



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА

ФАКУЛЬТЕТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ
КАФЕДРА ОБЩЕГО ПОЧВОВЕДЕНИЯ

На правах рукописи

М а с л о в

Михаил Николаевич

**УГЛЕРОД, АЗОТ И ФОСФОР
В ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМАХ
СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

Специальность 03.02.13 – почвоведение

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2015

Список принятых сокращений

ФВ – флавоцетрариево-вороничная экосистема горной тундры

ЗК – зеленомошно-кустарничковая экосистема горной тундры

ИМР – ивово-мелкотравная экосистема горной тундры вблизи снежника, тающего в начале июля (относительно рано)

ИМП – ивово-мелкотравная экосистема горной тундры вблизи снежника, тающего в конце июля (относительно поздно)

ДКР – душистоколосково-разнотравная луговая экосистема горной тундры

ЕР – ерниковая экосистема равнинной тундры

КЛ – кустарничково-лишайниковая экосистема равнинной тундры

ВБ – экосистема верхового болота равнинной тундры

C_{экстр} – органические соединения углерода, экстрагируемые из почвы 0,05 М раствором K_2SO_4

N_{экстр} – соединения азота, экстрагируемые из почвы 0,05 М раствором K_2SO_4

N_{орг} – органические соединения азота, экстрагируемые из почвы 0,05 М раствором K_2SO_4

P_{экстр} – соединения фосфора, экстрагируемые из почвы 0,5 М раствором $NaHCO_3$

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	9
1.1. Растительный покров и запасы фитомассы в тундровых экосистемах	9
1.2. Углерод, азот и фосфор в экосистемах холодных биомов	21
1.2.1. Углерод в экосистемах холодных биомов	21
1.2.2. Азот в экосистемах холодных биомов	32
1.2.3. Фосфор в экосистемах холодных биомов	46
ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ	56
2.1. Общая характеристика района исследований	56
2.2. Характеристика исследованных тундровых сообществ	57
2.3. Характеристика исследованных почв	61
2.4. Методы исследований	66
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	72
3.1. Запасы и структура фитомассы тундровых экосистем северной Фенноскандии	72
3.2. Содержание и запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах	88
3.2.1. Содержание углерода, азота и фосфора в фитомассе	88
3.2.2. Содержание углерода, азота и фосфора в почве	102
3.2.3. Углерод, азот и фосфор лабильных компонентов почвы и микробной биомассы	112
3.2.4. Соотношение концентраций углерода, азота и фосфора в компонентах фитомассы и почве	126
3.2.5. Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах	132
3.3. Минерализация органического вещества и органических соединений азота в тундровых почвах	140
3.3.1. Минерализация органического вещества	140

3.3.2. Минерализация органических соединений азота	145
3.3.3. Трансформация соединений азота в присутствии растений	151
3.4. Минерализация и мобилизация органического вещества при внесении доступных форм элементов питания	156
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	168
ВЫВОДЫ	174
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	177
Приложения	218

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы: К настоящему времени представления о характере биологического круговорота в разных природных зонах Земли можно считать в основном сложившимися (Базилевич, Родин, 1971; Базилевич, 1993а). Прежде всего, хорошо освещены в литературе вопросы круговорота углерода (Базилевич, 1993а,б; Карелин и др., 1994; Вомперский, 1995; Орлов, Бирюкова, 1995; Честных и др., 1999; Заварзин, 2001; Елсаков, 2003; Замолодчиков, 2003; Кудеяров, Курганова, 2005; Титлянова и др., 2005; Шмакова и др., 2008; Пастухов, Каверин, 2013; Щепаченко и др., 2013; Billings, 1987; Larsen, 2001; Tanocat et al., 2009; Freschet, 2011; Heliasz, 2012 и др.). Огромный накопленный фактический материал не исключает, однако, постановки новых вопросов в изучении биологического круговорота. Особенно это касается биогеоценозов тундрового биома, в том числе, горной тундры, в связи со сложностью горизонтальной структуры растительного покрова и трудностями изучения функционирования их корневых систем. Проведенные к настоящему времени исследования биологической продуктивности и параметров биологического круговорота элементов в тундровых сообществах не всегда скоординированы общими целями, единой трактовкой основных понятий, методиками, применяемыми в исследованиях, поэтому результаты, полученные в разных регионах, часто трудносопоставимы (Шмакова и др., 2008).

Считается, что активно обсуждаемая в последние несколько десятилетий проблема глобального изменения климата затронет прежде всего Арктику (Gorham, 1991; Chapin et al., 2000; ACIA, 2004; Wieder et al., 2006; IPCC 2007). Так, по данным метеостанции Абиско (северная Швеция) за период между 1913 и 2006 гг. среднегодовая температура увеличилась на 2,5 °С. При этом общепланетарное повышение температуры составило 0,6 °С (Callagan et al., 2010). Прогнозируемые изменения могут оказать воздействие

на функционировании наземных экосистем Арктики, что отразится на перераспределении запасов углерода и других элементов между компонентами биогеоценоза. В этом плане крайне важно оценить современное состояние тундровых экосистем, что позволит в будущем проводить сравнительный анализ и определять основные тренды их развития в меняющихся условиях. Изучение вопросов круговорота углерода, азота и фосфора в тундровых биогеоценозах может дать важную информацию о направлении продукционных и деструкционных процессов в тундре при возможных климатических изменениях.

Цель работы заключалась в изучении распределения углерода, азота и фосфора между компонентами тундровых экосистем северной Фенноскандии и определении биологической активности тундровых почв.

Задачи:

1. Изучить структуру и запасы фитомассы в тундровых растительных сообществах.
2. Определить содержание и запасы углерода, азота и фосфора в разных компонентах тундровых экосистем (фитомасса, почва, почвенные микроорганизмы).
3. Изучить активность минерализации соединений углерода и азота в почвах.
4. Установить факторы, лимитирующие активность и рост микроорганизмов тундровых почв.

Научная новизна работы: Проведенные исследования уточняют запасы надземной биомассы и мортмассы в тундровых сообществах северной Фенноскандии. Впервые для региона по единой схеме оценены запасы, структура и профильное распределение подземной биомассы в 8 наиболее

характерных тундровых экосистемах, различающихся по флористическому составу и положению в ландшафте. Уточнены запасы углерода и впервые оценены запасы азота и фосфора в экосистемах. Впервые для северной Фенноскандии определен химический состав основных видов и групп тундровых растений. Выявлены факторы, ограничивающие активность почвенных микроорганизмов. Уточнены показатели активности процессов минерализации органического вещества и органических соединений азота в лабораторных и природных условиях.

Практическая значимость работы: Полученные результаты могут быть использованы для прогнозирования реакции тундровых экосистем на изменения климата, а также при проведении комплексного мониторинга состояния окружающей среды. Результаты работы могут быть использованы для выработки рекомендаций по оптимизации минерального питания растений при хозяйственном использовании тундровых сообществ, прежде всего, повышения их продуктивности для обеспечения кормовой базы оленей, а также восстановления при нарушениях, связанных с перевыпасом и рекреационной нагрузкой. Материалы работы дополняют данные по экосистемам национального парка «Абиско» и могут быть использованы в целях экологического образования и просвещения.

Апробация работы: Основные результаты диссертационной работы были доложены и обсуждались на Всероссийской научной конференции «Геохимия ландшафтов и география почв» (к 100-летию М.А. Глазовской) (Москва, 2012), Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Почвоведение в России: вызовы современности, основные направления развития» (к 85-летию Почвенного института им. В.В. Докучаева (Москва, 2012), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (Москва, 2012, 2014),

Международной научно-практической конференции «Почвенно-земельные ресурсы: оценка, устойчивое использование, геоинформационное обеспечение» (Минск, 2012), Международной научной конференции Докучаевские молодежные чтения (Санкт-Петербург, 2013, 2014), Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты» (Майкоп, 2014), Международной школе-семинаре для молодых исследователей «Биогеохимия химических элементов и соединений в природных средах» (Тюмень, 2014) и на заседаниях кафедры общего почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, 2011, 2012, 2013).

Публикации: По теме диссертации опубликовано 5 статей (2 – в журналах из списка ВАК) и 8 тезисов докладов на конференциях.

Структура и объем диссертации: диссертационная работа изложена на 233 страницах, содержит 18 рисунков, 27 таблиц; состоит из введения, 3 глав, выводов, списка литературы, включающего 381 источник (из них 284 на иностранном языке) и 2 приложений.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Растительный покров и запасы фитомассы в тундровых экосистемах

Тундровая природная зона ограничена с юга зоной лесотундры, а с севера зоной полярных пустынь. Северная граница тундры проходит по среднеиюльской изотерме +2 °С (Чернов, Матвеева, 1986). Тундровые экосистемы занимают площадь около 850 млн. км² и располагаются на территории Российской Федерации, США, Канады, Дании (провинция Гренландия), Норвегии, Швеции и Финляндии.

Если выделение общих границ тундровой зоны Земли не вызывает разночтений среди исследователей, то внутреннее деление тундры на подзоны имеет разное толкование (Андреев, 1966; Александрова, 1971; Чернов, Матвеева, 1979; Bliss, 1978). Наиболее сильные разночтения наблюдаются при сравнении отечественной схемы классификации подзон тундры, предложенной В.Д. Александровой (1971), Ю.И. Черновым, Н.В. Матвеевой (1979) и зарубежной системы, разработанной L.C. Bliss (1975, 1978).

В зарубежной системе выделяют зоны высокой и низкой Арктики (Bliss, 1978). В зону высокой Арктики входят подзоны полярных пустынь и полупустынь. Полярные пустыни приурочены к наиболее суровым местообитаниям, их растительность представлена в основном лишайниками и мхами, а также немногочисленными видами злаков. Растительность полярных полупустынь, расположенных южнее полярных пустынь, более разнообразна и включает в себя большее количество видов высших растений. Одной из характерных черт растений этой подзоны является подушковидная форма, служащая приспособлением к острому дефициту тепла. Растительность низкой Арктики (собственно тундры) представлена вечнозелеными и листопадными кустарничками, большим разнообразием

злаков и осок, а также типичными болотными видами. Лесотундра относится к зоне тайги.

Отечественная классификация предполагает выделение зоны полярных пустынь, арктической и субарктической тундры (Александрова, 1970; Чернов, Матвеева, 1986). Субарктическую тундровую зону в свою очередь подразделяют на типичные и южные тундры. Лесотундра, также как и в американской системе, относится к зоне тайги.

Арктическая тундра приурочена к островам Северного Ледовитого океана и располагается в основном в западном полушарии. Среди характерных для этой зоны высших растений можно выделить представителей рода *Salix* sp., а также *Alopecurus alpinus*, *Deshcampsia borealis* и *Luzula confusa*. Однако основная часть биомассы в фитоценозах этой зоны приходится на мхи и накипные лишайники. При этом высшие растения предпочитают расти в моховых матах, т.к. поверхность почвы и лишайниковые маты высыхают к концу лета (Sohlberg, Bliss, 1984). Общее проективное покрытие в этих сообществах составляет от 5 до 40 (редко до 60%) и в среднем составляет 21% (Матвеева, 1979).

В составе сообществ типичной тундры преобладают вечнозеленые кустарнички, а также мхи и некоторые злаки. Наиболее характерными типами растительных сообществ для этой зоны являются кустарничково-злаково-моховые бугорковатые и пятнистые тундры (Вильчек, 1987). Участки типичных тундр приурочены к положительным элементам рельефа, подверженных воздействию сильных ветров, в том числе в зимнее время, что определяет малую мощность снежного покрова и промерзание почвы. Здесь формируются монодоминантные сообщества с невыраженной ярусностью и проективным покрытием не более 80% (Матвеева, 1998). Для этой подзоны характерно наличие полигональных участков, растительный покров которых изрежен и представлен лишайниками, мхами и низкорослыми высшими растениями, такими как *Juncus biglumius*, *Minuartia rubella*, *Epilobium*

davuricum и др. Немаловажным типом растительности в этой зоне являются верховые болота, формирующиеся по берегам водоемов и водотоков, а также в других постоянно переувлажненных местообитаниях. Доминантами в этих сообществах являются сфагновые мхи, а также растения семейства осоковых (Bliss, Matveeva, 1992).

В подзоне южной тундры в составе растительности преобладают кустарнички. Доминирующими видами являются листопадные кустарнички рода *Salix* sp., *Betula nana*, а также вечнозеленые *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, *Cassiope tetragona* и другие. В травяном покрове наиболее часто встречаются осоковые *Carex* sp., *Eriophorum* sp. Среди мхов преобладают виды сфагнума *Sphagnum* sp. и другие виды зеленых мхов (*Hilacomium* sp., *Polytrichum juniperinum* и другие), среди лишайников – виды рода *Cladonia*. На плакорных хорошо обдуваемых и малооснеженных участках тундры максимальная высота кустарничкового яруса как правило не превышает 10-20 см, в то время как в защищенных от ветра и хорошо оснеженных местах высота кустарничкового яруса может достигать 50-60 см (Bliss, Matveeva, 1992). Проективное покрытие в этих сообществах достаточно большое и может составлять до 100%.

Горно-тундровые растительные сообщества по флористическому составу и внешнему облику близки к равнинным (Горчаковский, 1967). При этом самые суровые по микроклиматическим условиям местообитания в горной тундре (наиболее открытые участки) занимают лишайниковые и мохово-лишайниковые сообщества, характерные для зоны арктических тундр (Андреяшкина, 1988). Более благоприятные по микроклиматическим параметрам участки, как правило, приуроченные к склонам, занимают кустарничковые сообщества, а на нижней границе горно-тундрового пояса могут формироваться интразональные луговые сообщества. В горной тундре Фенноскандии соотношение основных типов растительности варьирует в

зависимости от территории, но в целом здесь доминируют олиготрофные пустоши, характерные для северных территорий (Naapasaari, 1988; Wielgolaski, 1997). Так, даже для более южных районов горной Фенноскандии характерным типом растительности являются хионофильные и олиготрофные пустоши, представленные вересковыми кустарничками. Этот тип растительности занимает до $\frac{1}{3}$ всей территории. Лишайниковые пустоши, формирующиеся в наиболее суровых микроклиматических условиях на бедных почвах занимают до 10% территории, а луговая растительность и болота покрывают приблизительно по 20%. В регионах с более континентальным климатом (северная Финляндия) площадь болот составляет не более 1% (Kyllönen, 1988), а основу растительности в этих районах составляют кустарничковые пустоши.

Для тундровых экосистем характерен широкий диапазон запасов растительной биомассы: от 0,05 до 10 кг/м². Основные данные по запасам биомассы в тундровых экосистемах были получены при реализации Международной Биологической программы (МБП) в 1964-1974 гг. В течение 10 лет исследователями проводилось согласованное изучение запасов биомассы и продуктивности различных экосистем, в том числе и тундровых. Основными центрами изучения тундрового биома являлись биологические стационары СССР (Кольский полуостров, Полярный Урал, Таймыр, Новосибирские острова, Колыма), США (Аляска, Колорадо), Канады (острова Девон, Виктории и др., долина реки Юкон), Гренландии (Диско), Ирландии (Гленамой), Великобритании, Норвегии (Хардангервиддэ), Финляндии (Кево) и Швеции (Абиско, Стордален) (Bliss, 1981). В дальнейшем исследователи, как правило, руководствовались полученными в годы реализации МБП данными по запасам биомассы в тундровых экосистемах. Однако в последние несколько лет вновь возродился интерес к данной проблеме, что связано с оценкой влияния изменения климата на тундровые экосистемы. Некоторые данные о запасах надземной и подземной

биомассы растений в тундровых биогеоценозах Мира представлены в табл.

1.

Таблица 1

Запасы биомассы растений в тундровых экосистемах Мира

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных
			надземная	подземная		
Северная Швеция: Абиско, Стордален	68° 18' с.ш. 18° 38' в.д.	Регион в среднем	0,48	-	-	Epstein et al., 2012
		Осоково-кустарничковое болото	0,49	0,40	1,2	Rosswall, Heal, 1975
		Кустарничковая	0,50	0,85	0,6	Bliss, 1972
		Кустарничковая	0,65	-	-	Dannesboe, 1999
		Кустарничковая	1,81	-	-	Sorensen et al., 2008
		Кустарничково-лишайниковая	2,40	-	-	
Шпицберген и Северная Норвегия	78° 13' с.ш. 15° 33' в.д.	Лишайниковая	0,44	0,19	2,3	Østbye et al., 1975
		Разнотравно-кустарничковая	0,21	0,54	0,4	
		Лишайниковая пустошь	0,91	0,32	2,8	Rosswall, Heal, 1975
		Осоковый луг	3,24	2,66	1,2	
		Злаковый луг	1,24	0,72	1,7	
		Ивово-мелкотравная	2,64	1,35	2,0	
		Ерниковая	4,90	1,97	2,6	
Земля Франца-Иосифа	80° 40' с.ш. 54° 50' в.д.	Мохово-лишайниково-травяная	0,13	0,29	0,4	Александрова, 1971
		Мохово-лишайниковая	0,14	0,18	0,9	Александрова, 1969
Кольский полуостров: Хибины	67° 44' с.ш. 33° 43' в.д.	Воронично-лишайниковая	0,57	0,19	3,0	Переверзев и др., 2005
		Вороничная	0,75	0,32	2,3	
		Кустарничковая	1,18	0,54	2,2	
		Горная тундра	0,65	0,59	1,1	Chepurko, 1972
			0,53	2,16	0,2	
		Кустарничковая	0,55	1,23	0,5	Шмакова и др., 2008
		Кустарничковая	0,17	0,48	0,4	
Воронично-черничная	0,76	1,65	0,5			

Табл. 1. Продолжение

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных		
			надземная	подземная				
Кольский полуостров: Хибины	67° 44' с.ш. 33° 43' в.д.	Злаковая	0,33	2,03	0,2	Шмакова и др., 2008		
		Мохово-ерниковая	0,86	0,93	0,9			
		Воронично-ерниковая	0,74	0,80	0,9			
		Арктоусово-лишайниковая	0,97	0,56	1,7			
		Мохово-кустарничковая	0,59	0,87	0,7			
		Воронично-лишайниковая	0,54	0,79	0,7			
		Лишайниковая	0,73	0,42	1,7	Владыченский, Абысова, 2004		
		Кустарничково-лишайниковая	1,55	1,25	1,2			
		Ерниковая	2,41	1,82	1,3			
				Злаковая	0,95	2,59	0,4	Манаков, 1970
				Мохово-кустарничковое болото	1,55	0,24	6,5	
Республика Коми: Большеземельская тундра	67° 30' с.ш. 64° 02' в.д.	Ерnikово-моховая	0,89	6,20	0,1	Shamurin, 1970		
		Кустарничково-моховая	2,90	-	-	Елькина, Лаптева, 2013		
		Кустарничково-лишайниковая	1,57	-	-			
		Кустарничково-лишайниково-моховая	2,18	-	-			
		Кустарничково-мохово-лишайниковая бугристая	0,43	0,78	0,5	Базилевич, 1993а		
		Кустарничково-лишайниково-моховая бугристая	0,95	1,40	0,7			
		Кустарничково-моховая мелкобугристая	0,51	1,37	0,4	Shamurin, 1970		
		Ерnikово-моховая	1,25	1,93	0,6	Игнатенко и др., 1973		
		Кустарничково-лишайниковая	0,43	0,43	1,0	Вильчек, 1986		
				Злаковая	0,32	1,20	0,3	Shamurin, 1970

Табл. 1. Продолжение

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных
			надземная	подземная		
Полярный Урал: Харп	66° 48' с.ш. 65° 48' в.д.	Регион в среднем	0,31	-	-	Epstein et al., 2012
		Кустаничковая	0,60	0,89	0,7	Gorchakovsky, Andreyashkina, 1972
		Кустарничковая	1,37	2,04	0,7	
		Ерниково-зеленомошниковая	0,66	2,94	0,2	Гашева, 1974
		Кустарничково-пушицевая мелкобугристая	0,66	5,84	0,1	
		Кустарничково-пушицевая мелкобугристая	0,80	-	-	
		Кустарничково-пушицевая мелкобугристая	0,65	2,00	0,3	Гашева, 1974
		Кустарничковая	0,26	0,34	0,8	
		Ерниково-моховая	0,67	1,38	0,5	Горчаковский, Андреяшкина, 1975
		Осоково-сфагновое болото	0,49	1,00	0,5	Гашева, 1974
		Злаково-осоковая	0,31	0,61	0,5	
		Осоково-злаковая	0,51	0,70	0,7	Горчаковский, Андреяшкина, 1975
Ямал: Байдарацкая губа	69° 00' с.ш. 67° 30' в.д.	Кустарничково-травяно-моховая	0,45	0,88	0,5	Базилевич, 1993а
		Кустарничково-моховая	0,41	0,88	0,5	
		Кустарничково-моховая	0,52	0,59	0,9	
		Кустарничково-моховая	0,82	1,50	0,5	
		Кустарничково-сфагновое болото с осокой	0,90	0,2	4,5	
		Дриадово-моховая	0,41	0,88	0,5	Игнатенко, Хакимзянова 1971
		Ерниково-моховая	0,82	0,94	0,9	
		Ивковая	1,66	2,58	0,6	

Табл. 1. Продолжение

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных
			надземная	подземная		
Западный Таймыр: Агапа и Таряя	71° 27' с.ш. 89° 15' в.д.	Регион в среднем	0,47	-	-	Epstein et al., 2012
		Дриадово-моховая	0,70	9,74	0,1	Khodachek, 1969
		Дриадово-осоково-моховая	0,55	6,67	0,1	
		Кустарничково-осоково-моховая	0,89	12,49	0,1	Pavlova, 1969
		Пушицево-дриадово-осоковая	0,66	2,70	0,2	Поспелова, 1973
		Ерниково-моховая	0,87	1,31	0,7	Вильчек, 1987
		Ерниково-осоково-моховая	0,39	0,91	0,4	Богатырев, 1976
			0,69	1,67	0,4	
		Осоково-моховая	0,56	0,90	0,6	Поспелова, 1983
		Травяно-моховая	0,80	1,28	0,6	Поспелова, 1973
		Травяная	0,09	1,30	0,1	
		Дриадово-осоково-моховая	0,65	1,55	0,4	Шамурин и др., 1972
Пушицево-осоково-моховое болото	0,99	1,25	0,8			
Восточный Таймыр	72° 27' с.ш. 101° 45' в.д.	Осоково-кустарничково-моховая	1,29	6,94	0,2	Ignatenko et al., 1972
Якутия: Тикси	71° 38' с.ш. 128° 52' в.д.	Лишайниковая	0,23	0,07	3,3	Базилевич и др., 1986
		Ивово-мелкотравно-моховая	0,28	1,02	0,3	
		Кустарничково-травяно-лишайниковая	0,21	0,40	0,5	Базилевич, 1993а
		Пушицево-сфагновое болото	0,34	1,5	0,2	
Новосибирские острова	75° 16' с.ш. 145° 15' в.д.	Регион в среднем	0,14	1,00	0,1	Alexandrova, 1970
		Кустарничково-мохово-лишайниковая	0,25	0,82	0,3	Alexandrova, 1958
		Моховая полигональная	0,12	0,26	0,5	
		Ивово-мелкотравная	0,19	0,51	0,4	

Табл. 1. Продолжение

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных
			надземная	подземная		
Новосибирские острова	75° 16' с.ш. 145° 15' в.д.	Травяно-кустарничково-моховая	0,15	0,38	0,4	Базилевич, 1993а
Остров Врангеля	71° 14' с.ш. 179° 24' в.д.	Кустарничково-травяно-моховая	0,35	0,60	0,6	Базилевич, 1993а
Колымская низменность	62° 17' с.ш. 147° 43' в.д.	Кустарничково-моховая	0,40	1,0	0,4	Базилевич, 1993а
Аляска: озеро Бэрроу, река Купарук	54° 35' с.ш. 3° 11' з.д.	Регион в среднем	0,57	-	-	Epstein et al., 2012
		Осоковый луг	0,08	1,91	0,1	Dennis, Tieszen, 1972
			0,99	1,05	0,9	Bliss, 1975
			1,16	0,69	1,7	
			0,61	0,35	1,7	
			2,48	0,83	3,0	Bliss, Svoboda, 1980
			0,13	1,23	0,1	Johnson et al., 2011
			0,25	-	-	
		Зеленомошно-кустарничковая	0,35	-	-	Johnson et al., 2011
		Осоково-лишайниково-моховая	0,30	-	-	
		Ерниковая	1,00	-	-	Bret-Harte et al., 2008
		Багульниковая	1,00	-	-	
		Моховая	1,10	-	-	
		Моховое болото	0,20	-	-	Williams, Rastetter, 1999
Злаково-кустарничковая	0,40	-	-			
Злаково-кустарничковая	1,50	-	-	Bret-Harte et al., 2008		
Канада: остров Девон	75° 08' с.ш. 87° 51' з.д.	Кустарничковая	0,14	0,67	0,2	Bliss et al, 1977
		Осоково-моховая	1,20	2,00	0,6	Rosswall, Heal, 1975
Канада: континентальная часть	64° 52' с.ш. 111° 34' з.д.	Регион в среднем	0,36	-	-	Epstein et al., 2012
		Кустарничково-моховая	0,42	1,95	0,2	Reader, Stewart, 1972

Табл. 1. Продолжение

Географический район	Координаты	Экосистема	Биомасса, кг/м ²		Соотношение надземная: подземная биомасса	Источник данных
			надземная	подземная		
Канада: континентальная часть	64° 52' с.ш. 111° 34' з.д.	Кустарничково-травяная	0,74	-	-	Bliss, Matveeva, 1992
		Кустарничково-травяная	1,85	-	-	
		Кустарничковая	2,07	-	-	
		Кустарничково-злаково-разнотравная	3,87	-	-	
		Чернично-пушицевая	0,58	-	-	Dagg, Lafleurt, 2011
		Андромедово-пушицевая	0,28	-	-	
		Кустарничковая пустошь	0,28	-	-	
		Кустарничковая	0,41	-	-	
		Осоковый луг	0,22	-	-	

При анализе представленных данных можно сделать несколько обобщений. Во-первых, запасы надземной биомассы в тундре повышаются в направлении от полярных пустынь к южным тундрам, что является результатом увеличения среднегодовых температур и продолжительности вегетационного периода в подзоне южной тундры. Так, по усредненным оценкам общие запасы биомассы в арктических тундрах, приуроченных к вершинам холмов, составляют около 0,24 кг/м², а на склонах и равнинах – до 0,5 кг/м² (Смородникова, 1983). В типичных субарктических тундрах средние показатели запаса биомассы составляют 1,1-1,3 кг/м² для водоразделов и 1,7-4,5 кг/м² для склонов и равнинных участков (Павлова, 1969; Богатырев, 1973, 1976; Вильчек, 1987). В южных тундрах средние значения запасов биомассы составляют 0,4-1,2 кг/м² для вершин холмов и до 1,0-1,7 кг/м² для экосистем, расположенных на склонах (Манаков, 1972; Базилевич, 1993). Относительное повышение запасов биомассы в тундровых экосистемах более низких широт связано преимущественно с увеличением запасов сосудистых растений, а не с изменением запасов биомассы лишайников и мхов (Wiegolasky, 1997). Для

горных тундр также наблюдается увеличение запасов биомассы в экосистемах более низкого высотного пояса, в сравнении с более высоким. На такое распределение помимо температуры влияет перераспределение почвенной влаги и ее аккумуляция в естественных депрессиях ландшафта. Средние запасы общей биомассы в экосистемах горной тундры составляют 1,2-1,6 кг/м² (Манаков, Никонов, 1979; Хлыновская и др., 1988).

Во-вторых, в Евразии наблюдается закономерное уменьшение запасов надземной биомассы при продвижении с запада на восток, что связано с нарастанием континентальности климата, т.е. снижением среднегодовых температур и количества осадков, а также снижением влажности. Изменение климатических характеристик территорий определяет не только общие запасы биомассы, но и состав растительных сообществ. В более влажных и теплых западных тундрах преобладают кустарнички и травянистые растения.

В-третьих, тундровые экосистемы заметно различаются по соотношению надземной и подземной биомассы. Экосистемы с преобладанием кустарничков отличаются наиболее высокой долей надземной биомассы в общем ее запасе. Это связано с большой массой лигнифицированных стеблей в составе надземной биомассы. В то же время, лишайниковые и моховые экосистемы также характеризуются большой долей надземной биомассы, что связано с отсутствием корней у этих групп растений. В экосистемах с преобладанием травянистых растений преобладающая часть запасов биомассы приходится на подземные органы. Преобладание подземной биомассы над надземной связано с доминированием жизненных форм гемикриптофитов и геофитов, а также хамефитов (Wiegolasky, 1997).

В-четвертых, для тундровых экосистем характерно широкое варьирование запасов надземной и подземной биомассы. Это связано со сложной горизонтальной структурой растительного покрова, а также пестротой почвенного покрова и микрорельефа. Малые размеры тундровых

растений не могут нивелировать гетерогенность среды, поэтому различия гидротермического режима отражаются в размещении организмов и определяют мозаичность покрова (Шмакова и др., 2008). Среди возможных вариантов горизонтальной структуры тундровых растительных сообществ выделяют гомогенную и гетерогенную (узловую, спорадично-пятнистую, регулярно-циклическую, нерегулярно-мозаичную и их сочетания). В связи с этим возникает проблема выделения минимального однородного участка (Матвеева, 1998). Значительное варьирование запасов подземной биомассы может быть связано с методическими особенностями ее изучения. Так, среди исследователей до сих пор нет единого мнения о глубине учета подземной биомассы (5, 10, 20 см, весь почвенный профиль и т.д.). Немаловажным источником ошибки является и сама процедура выборки подземных органов из почвы при которой неизбежны потери материала. К.И. Кобак (1988) отмечает, что экспериментальные данные по массе корней в природных сообществах всегда менее точны, чем данные по массе надземных частей растений, как следствие, велика несогласованность результатов разных авторов даже для одинаковых экосистем.

Немаловажны данные о запасах мортмассы в экосистемах. В зоне арктических пустынь запасы мортмассы сравнимы с запасами биомассы и составляет около $0,16 \text{ кг/м}^2$. Большая часть мортмассы приходится на подземную часть растений. Запасы мортмассы в арктических тундрах на относительно повышенных элементах ландшафта составляют $0,15-0,30 \text{ кг/м}^2$, а на склонах и равнинах $0,50-0,80 \text{ кг/м}^2$ (Базилевич, 1993). Они также сравнимы с запасами биомассы. Основу мортмассы арктических тундр составляет подземная часть растений.

Лучшие условия увлажнения, характерные для типичных тундр, создают условия для консервации опада и формирования значительных запасов мортмассы – до $0,30-0,70 \text{ кг/м}^2$ (Базилевич, 1993). Особенно значительны запасы мортмассы в азиатской части тундрового биома. В

южных тундрах на склонах и равнинах запасы мортмассы составляют 0,20-0,50 (до 0,80) кг/м² и превышают запасы биомассы в 2-3 раза.

В горной тундре накапливаются значительные запасы мортмассы – до 0,60 кг/м², что превышает более чем в 5 раз запасы биомассы.

1.2. Углерод, азот и фосфор в экосистемах холодных биомов

В данном обзоре под экосистемами холодных биомов мы будем понимать все биогеоценозы арктической и тундровой зон Евразии и Северной Америки.

1.2.1. Углерод в экосистемах холодных биомов

Подробное исследование бюджета углерода в экосистемах необходимо для точного понимания и прогнозирования возможных последствий в связи с изменением климата. Особенно эта работа актуальна для экосистем Арктики, в почвах которых сосредоточено до 190 Гт С (Post et al., 1982; Schlesinger, 1991; Hobbie et al., 2000; Schuur et al. 2008; Tarnocai et al., 2009), что составляет до 14% всего почвенного углерода и до 28% всего углерода атмосферы планеты. На протяжении последних 50 лет исследователи пытаются определить – станет ли Арктика зоной эмиссии углерода в атмосферу или останется зоной стока, как это было на протяжении последних 10 тыс. лет (Harden et al., 1992; Pries et al., 2012). Способность тундровых экосистем аккумулировать значительные количества углерода связана с коротким вегетационным периодом, переувлажненностью почвы и низкими среднегодовыми температурами, создающими условия для медленного разложения растительных остатков и их накопления в виде

слабогумифицированного органического вещества почвы (Chapin et al., 1980; Miller et al., 1983; Billings, 1987; Oechel, Billings, 1992; Hobbie et al., 2000).

В тундровых почвах разложение органического вещества сдерживается комбинацией высокой кислотности, низких температур, функциональных ограничений микробных сообществ, участвующих в минерализации, часто подавлением оксидазной активности из-за недостатка кислорода и наличием химически сложных субстратов с низким содержанием азота (Freeman et al., 2001; Moore, Basiliko, 2006). Низкое содержание доступного азота в почве ограничивает не только продуктивность растений, но и дыхание почвы (Kaiser et al., 2011). Так, эксперименты по обогреву тундры и внесению минеральных удобрений привели к увеличению скорости эмиссии углекислого газа из влажных тундровых почв Аляски (Johnson et al., 2000), что авторы связывают с повышением активности почвенной микробиоты. Исследования, основанные на инкубационных экспериментах, показали большую вариабельность качества органического вещества почв тундровых экосистем, по-разному реагирующего на изменение температуры (Hobbie et al., 2000). Активность почвенных микроорганизмов в разложении органического вещества при повышении температуры может ограничиваться также доступностью энергетических и питательных ресурсов. В связи с этим проводились эксперименты по изучению влияния на эмиссию CO₂ почвами не только доступности азота, но и углерода и фосфора (Harndorf, 2005; Lagerström et al., 2009; Hartley et al., 2010; Song et al., 2010 и др.). Эти эксперименты охватывали широкое разнообразие почв, однако их недостатком является отсутствие унификации экспериментальных воздействий на разные почвы, сформированные в разных экосистемах.

Общая схема круговорота углерода в экосистеме приведена на рис. 1. Каждый экосистемный пул углерода связан с определенной функцией биогеоценоза (содержание углерода в надземной биомассе растений

отражает интенсивность фотосинтеза, содержание С в корнях – интенсивность поглощения воды и минеральных элементов и т.д.) (Lambers et al., 1998).

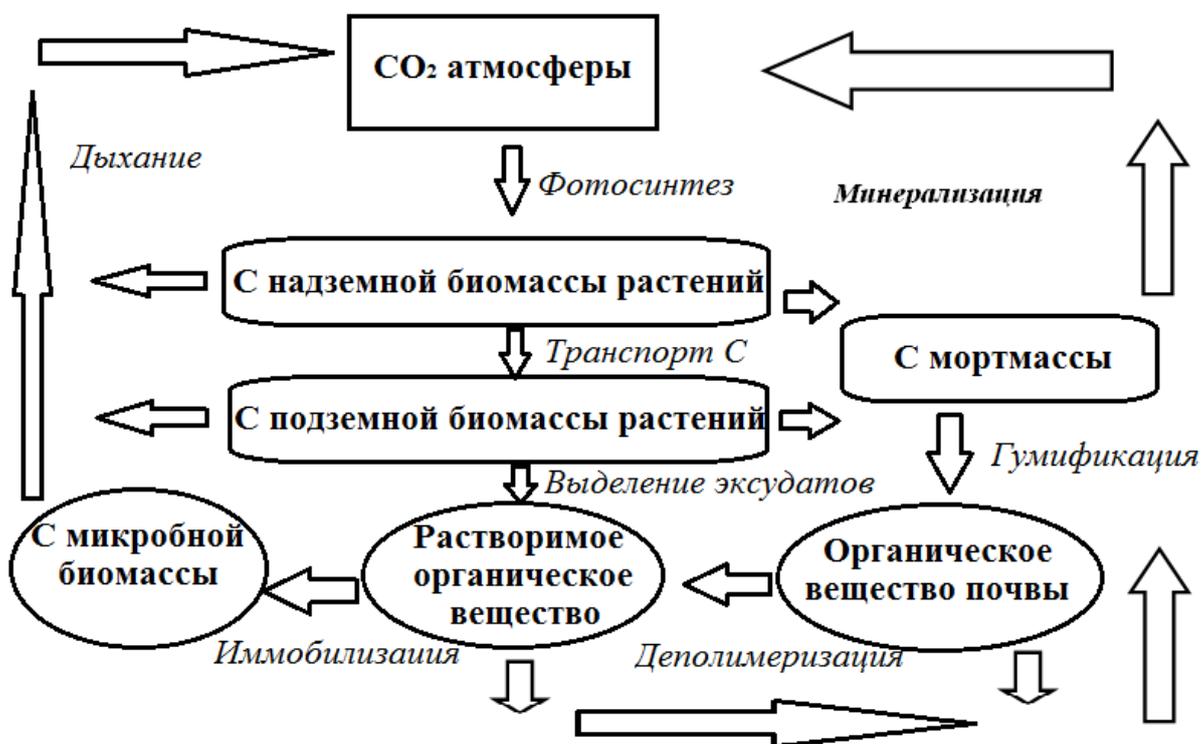


Рис. 1. Общая схема цикла углерода в экосистеме (основные пулы и процессы).

Ежегодный баланс фотосинтеза и дыхания в конкретных условиях обитания предопределяет запас и прирост фитомассы экосистемы. Надземная часть растительной биомассы во многом определяет углеродный баланс, поскольку является наиболее динамичным резервуаром органического вещества (Карелин и др., 1995, 1996). Преобладание интенсивности фотосинтеза над дыханием установлено для осоковых и мохово-кустарничковых экосистем Воркутинской тундры (Елсаков, 2002, 2003), осоково-моховых экосистемах Архангельской области (Назаров и др, 1994), кустарничковых и лишайниковых экосистем Хибин (Шмакова и др., 2008).

Углеродный баланс тундровых экосистем Таймыра (Замолодчиков и др., 1997б), а также злаковых и субнивальных экосистем Хибин (Шмакова и др., 2008), близок к нулю. В то же время, для кустарничковой мохово-лишайниковой экосистемы Воркутинской тундры установлена интенсивная эмиссия углекислоты в весенний период, пока не распустились листья. В период вегетации отмечены как положительный (эмиссия), так и отрицательный (сток) баланс углерода, что определяется среднесуточной температурой (Замолодчиков и др., 1998). При температуре ниже 14 °С происходит накопление углерода в экосистеме, при температуре выше 14 °С – его эмиссия в атмосферу (Замолодчиков и др., 1997а,б, 1998). Преобладание эмиссии углекислоты над ее поглощением отмечено для лишайниковой и дриадово-разнотравной экосистем Архангельской области (Назаров и др., 1994).

В наземной фитомассе тундровых растительных сообществ России и мира депонируется до 1 кг С/м² (табл. 2), при этом основная масса углерода депонируется в составе многолетних лигнифицированных частей растений. Однако фитомасса не является основным пулом углерода в экосистеме. Так, во влажных осоковых растительных сообществах Аляски доля углерода фитомассы не превышает 1% от общего запаса элемента в экосистеме. Для кустарничковых экосистем этот показатель составляет около 3% (McKane et al., 1997).

Основным пулом углерода в тундровых экосистемах является почва, аккумулирующая в себе значительные количества слабогумифицированного органического вещества. В литературе приведены разные оценки содержания органического углерода в тундровых почвах, наиболее подробный анализ был проведен для тундровой зоны Российской Федерации (табл. 3).

Запасы углерода в фитомассе тундровых экосистем

(по Карелин и др., 1995)

Регион	Экосистема	Запасы углерода, кг С/м ²
Среднее по миру	Тундра всех типов	0,97
Среднее по России	Тундра всех типов	0,80
	Болото	0,80
Кольский полуостров	Тундра всех типов	0,48
	Болото	0,59
Восточно-Европейская тундра	Тундра всех типов	0,90
	Болото	0,91
Полярный Урал	Тундра всех типов	0,62
Западные острова Северного ледовитого океана	Тундра всех типов	0,37
Западная Сибирь	Тундра всех типов	0,81
	Болото	0,72
Центральная Сибирь	Тундра всех типов	0,78
	Болото	1,05
Якутия	Тундра всех типов	0,62
	Болото	0,84
Восточные острова Северного Ледовитого океана	Тундра всех типов	0,34
Чукотка	Тундра всех типов	1,08

Запасы органического углерода в почвах тундровой зоны

Регион	Экосистема	Запасы С, кг/м ²	Источник данных
Среднее по миру	-	21,6	Schlesinger, 1977
		12,7	Ajtay et al., 1979
		21,8	Billings, 1987
		32,2-69,6	Tanocat et al., 2009
Российская тундра	-	20,4	Kolchugina, Vinson, 1993

Табл. 3. Продолжение

Регион	Экосистема	Запасы С, кг/м ²	Источник данных
Российская тундра	-	21,4	Kolchugina et al., 1995
		18,6	Рожков и др., 1997
		10,3	Честных и др., 1999
		17,8	Щепаченко и др., 2013
Европейская часть Российской тундры	-	27,5	Щепаченко и др., 2013
		8,4	Орлов, Бирюкова, 1995
Кольский полуостров	Среднее	11,6	Честных и др., 1999
	Горная тундра	5,3	
	в т.ч. Болото	20,4	
Восточно-Европейская тундра	Среднее	17,7	Честных и др., 1999
		17,8	Мажитова и др., 2003
		39,5	Пастухов, Каверин, 2013
	Арктическая тундра	6,8	Честных и др., 1999
	Типичная тундра	7,9	
	в т.ч. Болото	15,5	
	Южная тундра	14,1	
	в т.ч. Болото	32,1	
Полярный Урал	Среднее	10,4	Честных и др., 1999
	Горная тундра	10,5	
	Типичная тундра	7,9	
	Южная тундра	14,1	
Азиатская часть Российской тундры		16,7	Щепаченко и др., 2013
Западная Сибирь	Среднее	9,1	Честных и др., 1999
	Арктическая тундра	5,8	
	в т.ч. Болото	21,3	
	Типичная тундра	7,95	

Табл. 3. Продолжение

Регион	Экосистема	Запасы С, кг/м ²	Источник данных
Западная Сибирь	в т.ч. Болото	15,5	Честных и др., 1999
	Южная тундра	8,3	
	в т.ч. Болото	15,2	
Средняя Сибирь	Среднее	9,4	
	Горная тундра	8,6	
	Арктическая тундра	5,8	
	Типичная тундра	8,6	
	в т.ч. Болото	15,5	
	Южная тундра	12,1	
	в т.ч. Болото	14,8	
Якутия	Среднее	16,0	Desyatkin et al., 1994
		10,8	
	Горная тундра	7,9	Честных и др., 1999
	Арктическая тундра	9,2	
	в т.ч. Болото	21,2	
	Типичная тундра	10,4	
	Южная тундра	12,1	
Чукотка	Среднее	10,1	Честных и др., 1999
	Горная тундра	8,5	
	Арктическая тундра	9,1	
	Типичная тундра	10,4	
Аляска	Среднее	18,9	Billings, 1987

Анализ приведенных данных показывает довольно разнообразные оценки запасов органического углерода в тундровых почвах. Расхождения в оценках могут быть связаны как с учетом углерода в разных по мощности слоях почвы (0-10, 0-20, 0-100, 0-300 см), так и с неполнотой первичных данных, на которые опираются авторы при расчетах. Так, очень часто в базах данных о запасах органического углерода в почвах используется аппроксимация данных о плотности почвенного горизонта или массе

мелкозема в нем. Отсутствие таких экспериментальных данных для каждого конкретного горизонта является важным фактором неопределенности запасов С в почвах и подчеркивает важность получения корректных первичных данных.

Тем не менее, на основе приведенных данных можно сделать несколько выводов. Во-первых, при движении с севера на юг (т.е. от арктических к южным тундрам) запасы органического углерода в почвах повышаются. Подобное изменение связано с описанным ранее увеличением запасов надземной фитомассы, поскольку связывание атмосферного С фитомассой в процессе фотосинтеза является важнейшим источником почвенного углерода. Запасы почвенного углерода постепенно снижаются при движении с запада на восток, также повторяя тенденцию распределения запасов фитомассы.

Во-вторых, запасы почвенного углерода в болотных экосистемах тундры значительно выше, чем в неболотных тундровых экосистемах, расположенных в аналогичных условиях. Это подтверждает важное значение заболачивания как фактора стабилизации и аккумуляции углерода в почве (Заварзин, 2003).

Одним из важных звеньев круговорота углерода в тундровых экосистемах являются процессы образования и метаболизма растворимого органического вещества – РОВ или лабильного углерода почвы (Kielland, 1994). РОВ образуется из растительных остатков, почвенного органического вещества, микробной биомассы, корневых выделений (Kalbitz et al., 2000; Kuzyakov, Domanski, 2000) и продуктов жизнедеятельности почвенных животных (Шамрикова и др., 2014). Взаимодействие этих источников лабильного органического вещества крайне тесное и оценка вклада каждого источника в общий пул затруднительна (Состояние биотического комплекса..., 2011). РОВ состоит из органических кислот, сахаров, аминокислот, других соединений. Наиболее распространенными

компонентами РОВ являются карбоновые кислоты (щавелевая, лимонная, глюконовая, яблочная и др.), основную массу которых продуцируют микромицеты рода *Penicilium* и др., обнаруженные в тундровых почвах (Хабибуллина, Панюков, 2010). Бактерии, в частности представители рода *Clostridium*, продуцируют уксусную, масляную и молочную кислоты (Емцев, 1966). Различные слизи, содержащие сахара, а также карбоновые кислоты могут выделять в почву и растения (Olsrud, Christensen, 2004).

Лабильный почвенный углерод является важнейшим путем потери С экосистемой, т.к. он является субстратом для гетеротрофного дыхания, а также мигрирует из почвы в водоемы (Kling, 1995; Neff, Asner, 2001).

В арктических экосистемах продукция РОВ может оставлять до 37% от первичной продукции растительного сообщества или даже превышать ее в годы с низким приростом (Judd, Kling, 2002). Продукция РОВ сильно различается в разных экосистемах. Так, например, в кустарничковой экосистеме Абиско продукция РОВ в 10 раз ниже, чем в злаковой (Olsrud, Christensen, 2004). Скорость продукции лабильного углерода определяется такими факторами, как состав опада и органического вещества почвы, активность микроорганизмов, плотность корней и интенсивность фотосинтеза (Kalbitz et al., 2000; Kuzyakov, Cheng, 2001), а также температурой и влажностью. В сухих олиготрофных экосистемах района Абиско температура окружающей среды объясняет 50% вариации содержания РОВ в почве (Olsrud, 2004).

Наблюдающееся повышение температуры в Арктическом регионе (Oechel et al., 1993; Osterkamp, Romanovsky, 1999; Chapin et al., 2005; IPCC 2007) может привести к изменению баланса С в тундровых экосистемах. Несмотря на пристальное внимание исследователей к этому вопросу, однозначной оценки роли тундры в бюджете углерода до сих пор нет (Шмакова и др., 2008). Большая часть исследователей склоняется к мнению, что повышение температуры приведет к увеличению эмиссии CO_2 из

тундровых почв в атмосферу за счет оттаивания многолетнемерзлых грунтов и стимулирования разложения почвенного органического вещества (Карелин и др., 1999; Замолотчиков, 2000; Shaver et al., 1992; Oechel et al., 1993; Oechel, Vourlitis, 1994; Vourlitis, Oechel, 1997; Grogan, Chapin, 2000; Hobbie et al., 2000; Schuur et al., 2008; McGuire et al., 2009; Grosse et al., 2011). При этом увеличение эмиссии CO_2 в атмосферу будет способствовать еще большему ее разогреванию по принципу обратной положительной связи (Billings et al., 1984). В то же время высказывается и обратное предположение, согласно которому повышение температуры приведет к увеличению первичной продуктивности тундровых растений как за счет прямого воздействия более высокой температуры окружающей среды, так и косвенно, за счет удлинения вегетационного периода и повышения доступности элементов минерального питания, высвобождающихся при разложении органического вещества почвы (Заварзин, 2003; Rustad et al., 2001; Aerts et al., 2001; Bragazza et al., 2006). При этом, если валовая первичная продуктивность экосистемы будет превышать эмиссию CO_2 , экосистема будет являться зоной стока C , а регулирование цикла углерода будет осуществляться по принципу отрицательной обратной связи (Belshe et al., 2013).

Последние объединенные климатические модели, описывающие отклик поведения углерода северных почв на глобальное потепление, указывают на умеренные потери C из северных экосистем. Смоделированные прогнозы эмиссии углекислого газа значительно ниже величин, которые можно ожидать по результатам полевых и лабораторных экспериментов (Zimov et al., 2006; Schuur et al., 2008), что свидетельствует о недостаточной достоверности результатов моделирования из-за недостатка качественных входных данных. Для повышения достоверности входных данных и параметризации процессов в целях улучшения результатов моделирования баланса углерода на глобальном и региональном уровнях в последнее десятилетие проведены лабораторные и полевые эксперименты по оценке

почвенных и экосистемных процессов, а также основных регулирующих факторов, которыми являются температура, свойства почвы, микробиологические характеристики и химический состав почвенного органического вещества. Такие эксперименты проводились на разных уровнях, от масштаба микробиологических процессов (Добровольская и др., 2013; Bjork et al., 2007; Rinnan et al., 2007; Wagner, Liebner, 2009; Deslippe et al., 2012; Sistla et al., 2013) до ландшафтного уровня (Chapin et al., 2000; Turetsky, 2004; Kuhry et al., 2010; Natali et al., 2011).

Существуют довольно значительные расхождения во взглядах исследователей на направленность и размеры потоков углекислого газа из атмосферы и обратно, поскольку на эти процессы воздействует большое число факторов, учет которых представляет значительные трудности (Шмакова и др., 2008). Основным управляющим фактором трансформации органического вещества тундровых почв является, вероятно, температура (Raich, Schlesinger, 1992; Davidson, Janssens, 2006; von Lützow, Kögel-Knabner, 2009). Так, многолетнее изучение эмиссии CO₂ из тундровых почв Аляски в условиях естественного потепления климата показало, что экосистемы этого региона трансформируются из зоны стока в источник атмосферного углекислого газа (Oechel et al., 1993, 1995; Grogan, Chapin, 1999, 2000). Установлено, что эмиссия CO₂ кустарничковой экосистемой в окрестностях Абиско хорошо коррелирует с температурой почвы и воздуха (Olsrud, Christensen, 2004). В сфагновых экосистемах Финляндии продукция углекислоты увеличивается в дневные часы при повышении температуры почвы (Silvova et al., 1992). Положительный эффект повышения температуры на разложение органического вещества почвы и на первичную продуктивность экосистемы продемонстрирован для многих биогеоценозов севера (Kirschbaum, 1995; Lambers et al., 1998; Grogan, Chapin, 2000; Dutta et al., 2006; Natali et al., 2011).

Интенсивность продукции CO₂ также зависит от влажности почвы и уровня грунтовых вод (Schuur et al., 2008). Так, сезонное изменение интенсивности эмиссии CO₂ из почвы сухой вересковой пустоши в окрестностях Абиско контролируется, прежде всего, влажностью почвы, температурой и, в меньшей степени, доступностью минеральных элементов (Illeris, Jonsson, 1999). В прибрежных экосистемах Аляски скорость эмиссии углекислого газа зависит, прежде всего, от глубины стояния воды, а затем уже от влажности и температуры почвы (Oberbauer et al., 1992). Уровень грунтовых вод контролирует окислительно-восстановительные условия и диффузию газа в почвенном профиле. Заболачивание, которое индуцирует анаэробные условия, снижает скорость эмиссии CO₂ (Wagner, Liebner, 2009) и является важным фактором связывания углерода (Заварзин, 2003).

1.2.2. Азот в экосистемах холодных биомов

Экосистемы холодных биомов характеризуются достаточно высоким содержанием азота, большая часть которого (до 95%), подобно углероду, сосредоточена в составе слабогумифицированного органического вещества почвы (Stottlemyer et al., 2001), что связано с низкой среднегодовой температурой, низким значением рН почв и высокой влажностью, ограничивающими процессы гумификации и минерализации. Согласно оценкам K. van Cleve и V. Alexander (цит. по Stark, 2007), в тундрах ежегодно минерализуется только 0,4–1,3% N, содержащегося в почве, тогда как, в экосистемах умеренного климата этот показатель составляет 3–7%. Поэтому ключевым процессом трансформации азота в тундровых почвах, определяющим во многом продуктивность растительных и микробных сообществ, является скорость минерализации азотсодержащего органического вещества почвы и растительной мортмассы (Limpens et al., 2006). В свою очередь разложение почвенного органического вещества и

опада растений зависит от содержания в них азота и фосфора и определяется соотношениями C:N и C:P (Aerts, 1997; Cornwell et al., 2008; Weedon et al., 2009).

Среднегодовая скорость минерализации соединений азота в тундровых почвах Абиско составляет 0,22-1,06 г N/м² (Dannesboe, 1999), тундрах Аляски – 0,05-0,5 г N/м² (Giblin et al., 1991), в горно-луговых почвах Альп и Кордильер – 0,14-1,2 г N/м² (Fisk, Schmidt, 1995; Jacot et al., 2000b), горно-луговых почвах Кавказа – 0,64-1,78 г N/м² (Булатникова и др., 2003), а в некоторых почвах Хибин среднегодовая минерализация соединений азота равна нулю (Макаров, неопубл. данные). При этом в тундровых почвах преобладающим процессом является аммонификация. Интенсивность нитрификации значительно ниже интенсивности аммонификации (Giblin et al., 1991; Fisk, Schmidt, 1995), поэтому процессы нитрификации и денитрификации в почвах экосистем холодных биомов не рассматриваются как важный компонент биологического круговорота азота (Глазовская, Добровольская, 1984; Schmidt et al., 2002; Jonasson et al., 2006). Концентрация нитратов в тундровых и высокогорных почвах незначительна (Giblin et al., 1991). Так, запасы нитратного азота в тундровых почвах Аляски составляет от 0 до 15 мг N/м² (Brooks, Williams, 1999), в то время как запасы аммонийного азота значительно выше и составляют от 47 до 412 мг N/м² (Schimel et al., 2004). Незначительная концентрация нитратов отмечена и для почв Скалистых гор Колорадо (Lipson et al., 1999), арктических почв Канады (Edwards et al., 2006) и тундровых почв окрестностей Абиско (Schmidt et al., 2002; Jonasson et al., 2006). Предполагается, что низкая интенсивность нитрификации (или даже ее полное отсутствие) обусловлена теми же экологическими факторами, которые ограничивают минерализацию. Кроме того, нитрифицирующие бактерии менее конкурентоспособны за источники аммонийного азота в сравнении с другими микроорганизмами в условиях ограниченной доступности питательных элементов (Schimel et al., 1996). В то

же время, некоторые авторы отмечают достаточно высокую активность нитрификации в почвах экосистем холодного климата. Так, согласно данным Giblin et al. (1991) нитраты могут составлять до половины всего минерализованного азота во влажных кочкарных тундрах Аляски, тогда как в близлежащих сообществах сухих пустошей и влажных осоковых тундр нитрификация не была зафиксирована вовсе. В почвах разных луговых экосистем Швейцарских Альп интенсивности аммонификации и нитрификации также значительно не различались (Jacot et al., 2000b).

Процессы денитрификации в экосистемах холодного климата протекают в основном только в насыщенных водой почвах, и ограничены, как правило, практически полным отсутствием нитратов в большинстве почв (Stark, 2007). В связи с этими обстоятельствами, считается, что потери азота при денитрификации в тундровых экосистемах незначительны.

На примере лабораторных (Marion et al., 1982; Nadelhoffer et al., 1991; Hardorf, 2005) и полевых (Булатникова и др., 2003; Rustad et al., 2001; Dorrepaal et al., 2004; Weedon, 2013 и др.) экспериментов по инкубированию тундровых почв было показано, что температура является важным фактором, влияющим на интенсивность процессов трансформации азота, хотя во многом изменение интенсивности минерализации его соединений может зависеть от местных экологических условий (Shaw, Harte, 2001; Jonasson et al., 2004; Aerts et al., 2006). Большинство изменений выявлено для широкого температурного диапазона (5-35 °C). Относительно небольшие изменения при низких температурах не оказывали заметного влияния на скорость минерализации соединений азота. Так, в тундровых почвах Аляски интенсивность минерализации N практически не отличалась при инкубировании почвы при температуре +3 °C и +9 °C, но увеличивалась в 2 раза при инкубировании при температуре +15 °C (Nadelhoffer et al., 1991). Для сухих местообитаний в летние месяцы не менее важным фактором,

определяющим интенсивность минерализации является влажность почвы (Ермак, 2012; Fisk et al., 1998; Schmidt, Lipson, 2004).

Часть исследователей отмечают низкую скорость минерализации органических соединений азота и ее сезонную изменчивость (Макаров и др., 2010; Rosswall, Granhall, 1980; Chapin et al., 1988; Giblin et al., 1991; Jonnasson et al., 1993; Fisk, Schmidt, 1995; Schmidt et al., 1999; Dannesboe, 1999). Так, для тундровых почв Аляски выявлена положительная скорость минерализации органических соединений азота в осенне-зимне-весенний период и отрицательные значения минерализации в течение вегетационного периода (Giblin et al., 1991). В то же время, для некоторых экосистем кустарничковых пустошей Абиско выявлена противоположная тенденция сезонного изменения интенсивности минерализации (Jonasson et al., 1993; Schmidt et al., 1999).

В некоторых работах приводятся сравнительные оценки скорости нетто-минерализации соединений азота и его потребления растениями, показывающие, что в почвах экосистем холодного климата во время сезона вегетации может минерализоваться намного меньше азота, чем поглощается фитоценозом (Schimel, Chapin, 1996). Традиционно считалось, что растения способны потреблять только минеральные формы азота, которые становятся доступны им в периоды массовой гибели микроорганизмов за счет высвобождения N из микробной биомассы. Однако согласно современным представлениям азот может быть доступен растениям и микроорганизмам как в виде минеральных, так и в виде органических соединений (Neff et al., 2003; Schimel, Bennett, 2004; Clemmensen et al., 2008; Paungfoo-Lanhienne et al., 2008; Näsholm et al., 2009; McFarland et al., 2010). При этом становится очевидным, что традиционный метод оценки минерализации азота в экспериментах с инкубацией почв без растений не дает адекватных представлений о масштабах доступности питательных элементов растениям

(Schmidt et al., 2002; Schimel et al., 2004; Weintraub, Schimel, 2005; Jonasson et al., 2006).

Пытаясь объяснить вышеотмеченные несоответствия, J.P. Schimel и J. Bennett (2004) выдвигают концепцию азотного питания растений в экосистемах холодного климата (рис. 2).

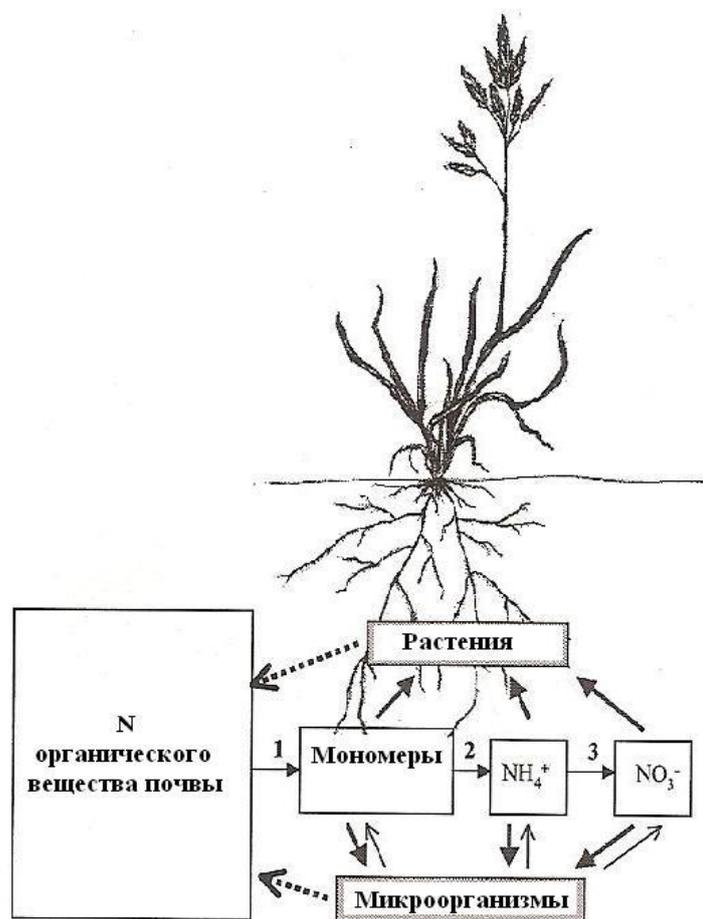


Рис. 2. Концепция азотного питания растений в экосистемах холодного климата (Schimel, Bennett, 2004).

1 – экзоферменты микроорганизмов катализируют разложение высокомолекулярных азотсодержащих соединений почвенного органического вещества до биодоступных мономеров; 2 – микроорганизмы минерализуют мономеры до аммонийного азота; 3 – окисление аммонийного азота до нитратного.

Авторы данной концепции предполагают, что высокомолекулярные органические вещества могут быть непосредственно недоступны для почвенной биоты. Эти молекулы дробятся на мономеры (аминокислоты, аминсахара, и т.д.) с помощью внеклеточных энзимов. Такие органические молекулы уже могут быть доступны не только микроорганизмам, но и растениям (рис. 2). В экстремальных условиях (в периоды промерзания и оттаивания, иссушения и переувлажнения и т.д.) может происходить массовая гибель микроорганизмов и, как следствие этого, пополнение пула органического вещества почвы микробными остатками. J.P. Schimel и J. Bennett (2004) считают, что не минерализация, а деполимеризация органического вещества является наиболее важной стадией в цикле азота, так как она регулирует скорость перехода азота подстилки и полимеризованного органического вещества в доступные соединения. Однако, какие именно формы доступного азота (органические или минеральные) будут преобладать в почве определяет доминирующий процесс круговорота азота в системе «микроорганизмы-почва-растение». В связи с этим авторы предположили гипотетический градиент доступности азота для разных экологических условий (рис. 3).

В экстремальных условиях бедных азотом биогеоценозов, где наблюдается сильно заторможенный круговорот (в тундровых и альпийских экосистемах) микроорганизмы и растения конкурируют за азот (рис. 3А). В борьбе за субстрат микроорганизмы оказываются более успешными, но некоторое количество аминокислот диффундирует к корням растений. В таких условиях значения минерализации близки к нулю или отрицательны.

При увеличении обогащенности почвы азотом (рис. 3В), увеличивается интенсивность процессов разложения органического вещества и деполимеризации и возрастает содержание мономеров. Рост микроорганизмов в данных условиях менее лимитирован доступностью азота, по сравнению с предыдущим случаем. Минерализация соединений

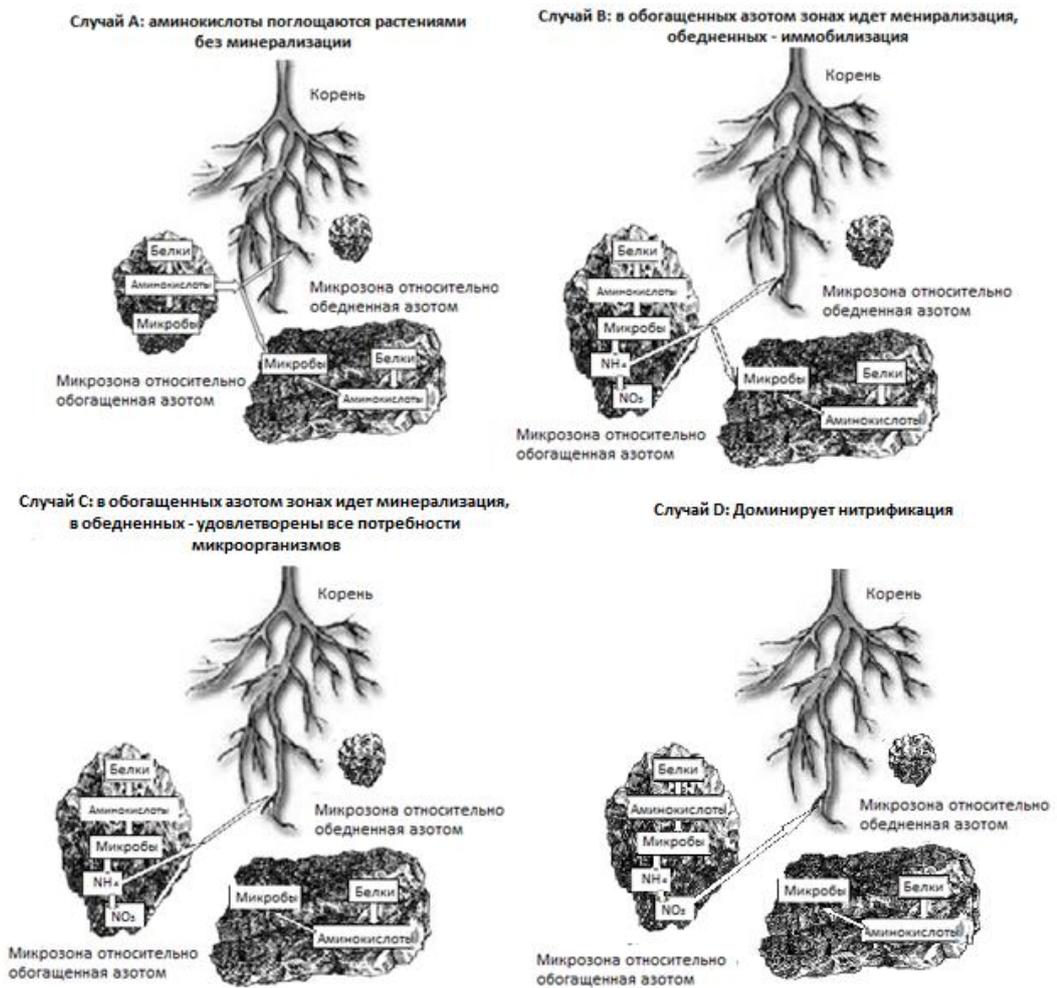
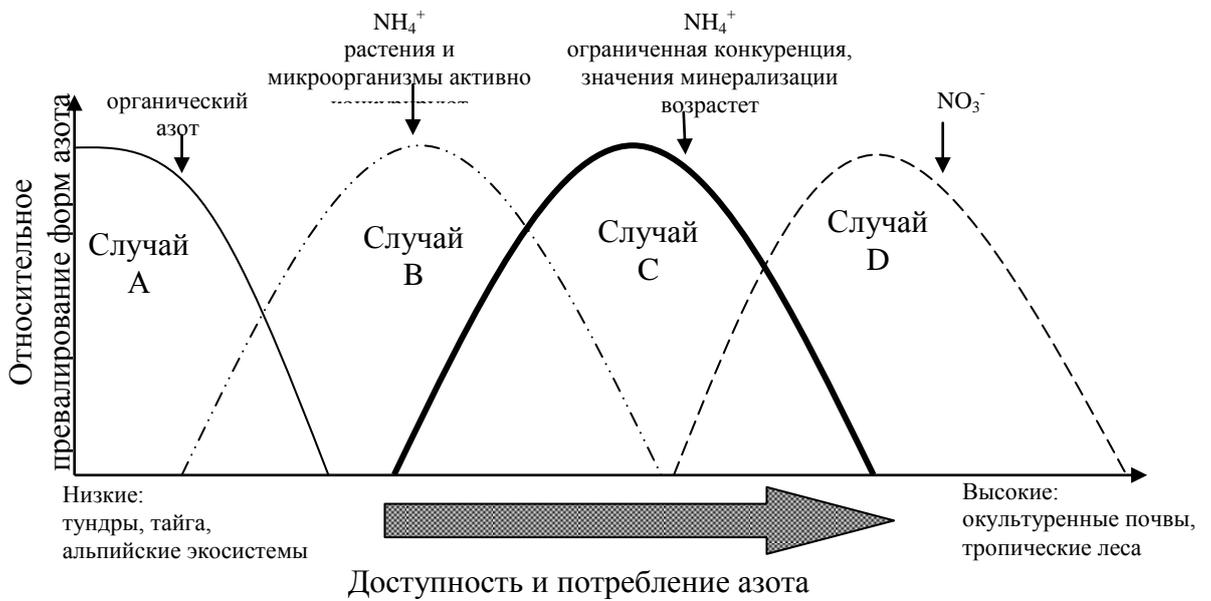


Рис. 3. Схема гипотетического градиента доступности азота (Schimel, Bennett 2004)

азота ограничена в основном только микроразонами относительно обогащёнными азотом. Минерализованный аммоний диффундирует из обогащённых азотом микроразонов и может быть доступен как растениям, так и микроорганизмам в обеднённых азотом микроразонах. Если микроразоны находятся в почве достаточно плотно, то может возникать ограниченная нитрификация. При этом растения все еще, вероятно, продолжают поглощать органические соединения азота. Данные условия наиболее характерны для лесов умеренного пояса.

В почвах под травяными сообществами и лесами умеренного климата (рис. 3С) все большее число популяций микроорганизмов может полностью удовлетворить потребности в азоте из локальных источников органического вещества, что снижает их зависимость от обогащённых азотом микроразонов. Острота конкуренции между микроорганизмами и растениями за азот падает. Эта ситуация характеризуется повышением значений минерализации и доступности азота.

Когда в биогеоценозе наблюдается высокое содержание доступного азота, то соперничество между растениями и микроорганизмами за этот элемент питания становится менее острым и обнаруживаются все большие количества доступного азота (рис. 3D). В этой ситуации растения переключаются на нитраты. Этот случай характерен для тропических лесов и хорошо окультуренных агроценозов.

Проблема конкурирования растений и микроорганизмов за азот, обозначенная J.P. Schimel и J. Bennett (2004) как ключевая для тундровых экосистем, получила неоднозначную трактовку в экспериментальных работах. Часть авторов при исследовании этого вопроса полагает, что микроорганизмы способны эффективно конкурировать с растениями за доступный азот. Так, например, I.K. Schmidt et al. (1997) подтвердили способность микроорганизмов удерживать значительные количества питательных элементов, установив существенное увеличение

продуктивности растений после стерилизации арктических почв, в результате чего высвобождался и становился доступным для растений азот иммобилизованный микробной биомассой. Это подтверждает и тот факт, что при уменьшении запасов микробной биомассы в почвах может происходить значительное увеличение содержания доступного растениям азота (Stark, 2007). Высокая конкурентноспособность микроорганизмов подтверждается и тем, что в тундровых и альпийских экосистемах значительная часть питательных элементов может быть иммобилизована микроорганизмами. Например, S. Jonasson et al. (1999) подсчитали, что в арктических тундровых пустошах Абиско на растения приходится 10%, а на микробную биомассу – 6,5% от запасов азота во всём биогеоценозе, т.е. пул азота растительной биомассы только в 1,5 раза больше по сравнению с пулом микробной биомассы.

Количество азота, иммобилизованного микробной биомассой как правило значительно превышает запасы минерального N в тундровых почвах. Например, в почвах альпийского пояса Тебердинского заповедника содержание N микробной биомассы составляет 64–85 мг/кг (Makarov et al., 2003), что в несколько раз превышает содержание в них обменного $N-NH_4^+$. В почвах горной тундры Швеции содержится от 2,3 до 5,4 г/м² N микробной биомассы, что в 10–13 раз больше содержания неорганических соединений N (Schmidt et al., 1999, 2002), а в тундровых почвах Скалистых гор Колорадо в период вегетации количество N микробной биомассы может достигать 5,9 г/м², что также сравнимо с содержанием минеральных форм N (Brooks, Williams, 1999). Эксперименты с использованием стабильного изотопа ¹⁵N позволили показать, что потребление азота микроорганизмами происходит в 1,7-20 раз быстрее, чем растениями (Jackson et al., 1989; Schimel et al., 1989; Zak et al., 1990).

Несмотря на вышеуказанные факты, в некоторых работах показано, что в ряде экосистем холодного климата растения могут более эффективно

утилизировать минеральные вещества, чем микроорганизмы. Так, согласно P.T. Jaeger et al. (1999) микробная активность горных почв низкая и потребление ими азота составляет около 4-7% от количества, запасаемого растениями. По их данным интенсивность микробной иммобилизации азота увеличивается только в конце вегетационного сезона при отмирании растений. M.C. Fisk и S.K. Schmidt (1996) в экспериментах с внесением удобрений показали, что увеличение доступности питательных элементов в почве не приводит к соответствующему увеличению запасов азота микробной биомассы в течение всего вегетационного периода; его содержание в почвах возросло только после отмирания растительности. В субарктических лугах внесение удобрений значительно увеличило продуктивность растений, но не повлияло на иммобилизацию азота микроорганизмами даже после искусственного скашивания всей растительности (Stark, Kytöviita, 2006). По данным S. Jonasson et al. (1999) в арктических экосистемах внесение питательных элементов само по себе не влияет на распределение ресурсов в системе «микроорганизмы-растения», а увеличение запасов азота микробной биомассы происходит только при внесении удобрений в сочетании с затемнением растений. Высокая иммобилизация N микроорганизмами наблюдается в почвах при удалении корней. В то же время, при сохранении корней растений в почве содержание азота микробной биомассы остается постоянным, либо несколько снижается (Schmidt et al., 2002), что доказывает способность растений регулировать потребление азота микроорганизмами. Возможный механизм регуляции объясняется тем, что растения могут запасать питательные вещества в своей биомассе, прежде всего подземной, на значительно больший период времени, чем почвенные микроорганизмы (Fisk, Schmidt, 1996; Hodge et al., 2000; Stark, Grellmann, 2002; Stark, Kytöviita, 2006).

На основе анализа литературы Kuzyakov и Xu (2013) установили основные экологические факторы, определяющие напряженность

конкуренции между растениями и микроорганизмами за источники азота. Во-первых, на взаимодействие микроорганизмов и растений оказывает влияние плотность корней в почве. Этот фактор определяет, насколько быстро корни будут поглощать доступный азот, а также определяют количество лабильного углерода, выделяемого корнями в почву. Так, в почве альпийского луга распределение метки ^{15}N между биомассой растений и микроорганизмов зависело от глубины почвы и, соответственно от плотности корней. Показано, что при плотности корней менее 30 кг/м^3 микроорганизмы поглощают меченный азот в 5-10 раз быстрее, чем растения, тогда как при плотности корней более 53 кг/м^3 скорость поглощения азота корнями значительно превосходит скорость его микробной иммобилизации (Kuzyakov, Xu, 2013). Вторым фактором, оказывающим непосредственный эффект на напряженность конкуренции между растениями и микроорганизмами за доступные источники азота в почве является степень микоризации корней. Развитие микоризы (прежде всего, эктомикоризы, а также экто-эндомикоризы верескового типа) на корнях растений приводит к значительному увеличению объема почвы, охваченного корнями и гифами. Интенсивное развитие микоризы обуславливает снижение скорости выделения лабильного С корневыми экссудатами и значительно более эффективно поглощению лабильного азота растениями (включая азот свободных аминокислот почвы). Микробная иммобилизация азота (не учитывая иммобилизацию микоризными грибами) при этом падает за счет снижения эффективности использования углерода в отсутствие доступного азота. Немаловажное влияние на характер взаимоотношений растений и микроорганизмов оказывают и абиотические факторы среды. Их можно разделить на факторы, ограничивающие доступность азота в почве и факторы, регулирующие влажность почвы (и как следствие, потребление азота корнями растений). Среди первой группы факторов для тундровых почв наиболее важную роль играет низкая среднегодовая температура, а

также низкие значения рН, которые определяют активность микроорганизмов, а также способны влиять на скорость всасывания минеральных элементов корневыми волосками и гифами микоризных грибов (Rousk et al., 2010).

Основываясь на столь неоднозначных оценках конкуренции между растениями и микроорганизмами за доступный азот, можно поставить вопрос о возможности лимитирования роста и продуктивности организма не одним, как это предполагает закон «минимума» Ю. Либиха, а двумя или более факторами. Так, лимитирование роста и развития одной особи одним фактором вполне возможно в данный момент времени. Однако когда речь идет о более сложной системе, например, системе «почва-микроорганизмы-растения», несколько факторов могут быть лимитирующими, но соотношение их значимости для всей системы будет различаться, и организмы с разными экологическими оптимумами могут сосуществовать несмотря на конкуренцию (Tilman, 1977). Таким образом, в реальных условиях несколько факторов могут быть лимитирующими, но значимость этих факторов для целой системы будет зависеть от соотношения организмов. Возможны ситуации в которых приходится уклоняться от упрощенной схемы с одним лимитирующим фактором. Так, в работе К.Ф. Månsson (2005) показано, что микробная иммобилизация минерального азота определяется доступностью фосфора. При этом микробное сообщество почвы может содержать несколько групп микроорганизмов, ограничивающим фактором для которых может выступать как доступность углерода, так и фосфора (Månsson, 2005). Продуктивность растений в тундре, как правило, ограничена доступностью азота, в то время как доступность углерода часто ограничивает рост микробной биомассы почв и потребление ею азота (Tate, 1995). То, чем будет ограничен рост гетеротрофных микроорганизмов, во многом зависит от соотношения C:N в субстрате, который они потребляют (Killham, 1994). Рост грибов и бактерий

лимитирован доступностью N при соотношении C:N субстрата около 30. Однако в разных источниках (Кае, Hart, 1997; Hart, 1999) это соотношение варьирует от 13 до 30 в зависимости от эффективности использования субстрата, соотношения C:N в микробной биомассе и качества источников углерода. Потребление богатых углеродом субстратов с соотношением C:N выше 30 приводит к недостатку азота в микробной биомассе и, следовательно, высокой скорости микробной иммобилизации азота, что приводит к конкуренции между растениями и микроорганизмами за этот ресурс.

Соотношение C:N в субстрате, фактически потребляемом микроорганизмами, как правило отличается от этого соотношения в почве в целом (Hart et al., 1994). Микроорганизмы утилизируют, прежде всего, лабильные органические вещества и иммобилизация азота ими тем больше, чем больше они потребляют углерод. Основными источниками лабильного органического вещества в почве являются растительный опад, а также прижизненные корневые выделения. Корневые выделения являются важным фактором существования ризосферного микробного сообщества, которое может очень сильно отличаться от микробного сообщества всей почвы по своему составу и активности (Söderberg, Vååth, 1998; Schöttelndreier, Falkengren-Grerup, 1999), поскольку корневые выделения содержат богатые углеродом соединения – сахара, органические кислоты и др. (Uren, 2001), индуцирующие рост микробной биомассы (Blagodatskaya et al., 2009, 2010) и иммобилизацию ею N (Zak et al., 2000). Эти соединения легко усваиваются ризосферными микроорганизмами, поскольку имеют высокое отношение C:N, и способствуют тому, что доступность азота становится фактором, лимитирующим рост микробной биомассы (Liljeroth et al., 1990; Breland, Bakken, 1991; Jensen, Nybroe, 1999).

Одним из возможных источников поступления азота в экосистемы холодных биомов также может являться азотфиксация. Как правило, в

тундрах и высокогорьях азотфиксирующие организмы связаны со мхами на относительно переувлажненных территориях и с лишайниками – на относительно сухих ареалах (Stark, 2007). Несмотря на то, что экспериментальные данные свидетельствуют о снижении активности азотфиксации под влиянием низких температур (Kessler et al., 1990), в ряде работ показано, что в арктических, субарктических и высокогорных экосистемах симбиотическая азотфиксация хорошо адаптирована к климатическим и почвенным условиям и обеспечивает преимущественное азотное питание бобовых растений, способствуя тем самым заметному притоку N в экосистемы (Макаров и др., 2011; Michelsen et al., 1996; Jacot et al., 2000a,b). Так, в Швейцарских Альпах на высоте 2450 м н.у.м. *Trifolium alpinum* получал из атмосферы 61-85% азота (Arnone, 1999). Однако из-за низкого участия клевера в составе фитоценоза поступление атмосферного азота составляет лишь около 75 мг/м² в год, что в 1,7 раза меньше поступления N в сообщества Скалистых гор Колорадо (Bowman et al., 1996). Согласно данным М.И. Макарова с соавторами (2011) вклад азотфиксации в азотное питание отдельных видов бобовых растений альпийского пояса Тебердинского заповедника составляет 34–43% для *Anthyllis vulneraria*, 85–91% для *Astragalus levieri* и 96–98% для *Oxytropis kubanensis*. В то же время, клевер *Trifolium polyphyllum* не образует симбиоза с азотфиксирующими бактериями, что подтверждается не только морфологическим строением растения (отсутствием клубеньков на корнях) и неспособностью восстанавливать ацетилен до этилена (Макаров и др., 2011), но и положительной реакцией *T. polyphyllum* на применение азотных удобрений (Soudzilovskaya, Onipchenko, 2005).

В некоторых экосистемах холодного климата биологическая фиксация N₂ может составлять до половины от годового поступления азота в виде твердых и жидких осадков (Chapin, Bledsoe, 1992). Свободноживущие азотфиксирующие бактерии для экосистем холодного климата не типичны

(Robinson, Wookey, 1997), количество бактерий, осуществляющих симбиотическую азотфиксацию, как правило, минимально, однако локально, они могут играть важную роль в биологическом круговороте (Chapin, Bledsoe, 1992).

1.2.3. Фосфор в экосистемах холодных биомов

Первичная продуктивность и разложение растительных остатков в тундровых и высокогорных экосистемах во многом определяются доступностью фосфора (Billings, Mooney, 1968; Weintraub, 2011), поэтому изучение особенностей цикла фосфора является ключом к пониманию механизмов изменений, происходящих в этих регионах.

Основными почвенными факторами, влияющими на доступность фосфора, являются содержание органического вещества, возраст почвы, минералогический состав материнской породы, pH и концентрация растворимых форм алюминия, железа и кальция. Тундровые почвы, содержащие большое количество органического вещества, часто содержат мало доступного растениям фосфора за счет его консервации в составе органического материала (Walker, Syers, 1976). Так, Chapin et al. (1978) показали, что до 64% P, находящегося в верхних 20 см почвы под влажным осоковым лугом на Аляске приходится на органические соединения. Кроме того, они установили, что до 84% неорганического P приходится на неэкстрагируемую фракцию, а большая часть экстрагируемого неорганического P связана в комплексы с железом. По оценке авторов годовая потребность растений влажного осокового луга в фосфоре в 6,5 раз больше общего пула лабильного P и в 150 раз больше пула лабильного неорганического P.

Высокая доля органических фосфатов в общем пуле P тундровых и высокогорных почв отмечена и в других работах: в альпийских почвах

северо-западного Кавказа доля органического Р составляет 75-83%, в субальпийских – 65-67% от общего содержания элемента в почве (Макаров, 2009). В примитивных почвах субальпийского и альпийского поясов Тебердинского заповедника доля органических фосфатов составляет около 70% (Булатникова, Макаров, 2000). В почвах Скалистых гор Колорадо содержание органического Р составляет 36-79%, минерального – 10-45% от общего Р (Litaor et al., 2005). Эти данные согласуются с другими сообщениями о низком содержании лабильного Р в тундровых почвах (Chapin, Shaver, 1981; Jonasson et al., 1993).

Исследование состава индивидуальных фосфорсодержащих соединений в тундровых и альпийских почвах стало возможно при использовании ^{31}P -ЯМР спектроскопии. Так, для тундровых почв Фенноскандии, расположенных по топографическому градиенту, было установлено разнообразное сочетание органических и неорганических фосфорсодержащих соединений (Turner et al., 2004). Наиболее простая комбинация отмечена в торфе. В почвах было обнаружено высокое содержание неорганических полифосфатов и ортофосфорных диэфиров, которые авторы отнесли к компонентам микробной биомассы, что подтверждает данные Jonasson et al. (1996) о высокой доле микробного Р в общем содержании элемента в почвах Фенноскандии. В то же время, данные компоненты относительно лабильны и показывают, что почвы содержат большой пул потенциально биодоступного фосфора. Легкоразлагаемые соединения Р накапливаются в органическом веществе холодных кислых почв вследствие медленной минерализации органического вещества.

Для альпийских почв северо-западного Кавказа (Тебердинский заповедник) среди индивидуальных фосфорсодержащих соединений, идентифицированных с помощью ^{31}P -ЯМР спектроскопии, характерно доминирование фосфорных моноэфиров (Макаров, 1998; Макаров, 2009). Неорганические соединения (ортофосфат, пирофосфат и полифосфаты)

составляют существенную фракцию (около 40%) только в болотной альпийской почве, в остальных их содержание не превышает 16% (Макаров, 2009).

Для горных территорий, в том числе и горных тундр, характерен вынос фосфора с поверхностным и внутрипочвенным стоком из автономных элементарных ландшафтов и его аккумуляция в подчиненных (Smek, 1985; Roberts et al., 1985, 1989). В связи с перераспределением фосфора в ландшафтной системе его общие потери в почвах автономных ландшафтов выше, чем в сопряженных с ними почвах транзитных и аккумулятивных ландшафтов (Xiao et al., 1991). Так, например, для горных почв геохимического профиля в Тебердинском биосферном заповеднике минимальные концентрации минеральных и органических фосфатов характерны для альпийских пустошей, занимающих автономные положения в рельефе, а максимальные – для почв альпийских ковров, занимающих аккумулятивные положения (Макаров и др., 1999).

Преимущественной формой миграции фосфора в ландшафте являются органические соединения. Об этом свидетельствуют прямые наблюдения за миграцией элемента в почвах естественных экосистем, где концентрация фосфора органических соединений в почвенном растворе может значительно превышать концентрацию неорганических фосфатов (Фокин, Аргунова, 1974; Фокин, 1975; Toor et al., 2003; Turner, 2005). Так, вынос фосфора из тундровой почвы на Аляске на 91% определяется растворимыми органическими соединениями (Charin et al., 1978). Биологический фактор имеет большое значение в регулировании геохимической миграции фосфора. Например, для подзолистой тяжелосуглинистой почвы показано, что «биологическая перекачка» элемента из элювиальной части профиля на поверхность является основным процессом вертикального распределения элемента, тогда как его вертикальное перераспределение с фильтрующимися водами имеет подчиненное значение (Фокин, 1976).

Проводя исследование динамики питательных элементов вдоль топографического градиента в тундре Аляски, Giblin et al. (1991) установили, что большинство тундровых сообществ сформировано на сильновыветренных почвах с невысоким содержанием фосфорсодержащих первичных минералов и относительно высокой долей минерального фосфора, связанного с алюминием и железом. Из этого следует, что поступление фосфора в почву при выветривании минимально и пополнение пула растворимого Р и покрытие потребности растений в этом элементе происходят за счет биологически опосредованной минерализации органических соединений Р, которая является ключевым процессом в круговороте фосфора в органогенных почвах (Макаров, 2009; Chapin et al., 1978; Weintraub, 2011).

Различие в составе растительного опада может привести к достаточно большим различиям в скорости минерализации фосфора в почвах под разными растительными сообществами даже если они расположены относительно близко друг к другу (Jonasson et al., 1993; Schmidt et al., 1999). В то же время, данные большинства исследований показывают, что нетто-минерализация Р в арктических почвах в течение вегетационного периода крайне низкая, близка к нулю или отрицательна (Nadelhoffer et al., 1991; Giblin et al., 1991; Jonasson et al., 1993). Данные по скорости минерализации фосфора в зимний период в арктических почвах отсутствуют, но для почв других климатических зон показано ее увеличение. Так, повышение содержания лабильных форм фосфора в лесных пойменных почвах южной Франции (Fabre et al., 1996) и лесных и луговых почвах южного острова Новой Зеландии (Chen et al., 2003) в холодное время года было связано, по мнению авторов, с сочетанием высвобождения Р из свежего опада и снижением иммобилизации микроорганизмами и растениями.

Другие исследования при этом показали, что содержание микробной биомассы и активность внеклеточных ферментов в почвах, покрытых снегом,

относительно высока (Brooks et al., 1998; Lipson et al., 1999, 2002; Schmidt et al., 2004), и большая часть ежегодного разложения растительных остатков может происходить под снегом (Schmidt, Lipson, 2004). Глубокий снежный покров создает постоянную температуру около 0 °С, обеспечивает постоянное увлажнение и предохраняет микроорганизмы от экстремальных зимних условий.

Многие результаты показывают, что зимний период – это время высокой активности почвенной микробиоты в тундрах и высокогорьях. Например, Lipson с соавт. (1999) показали высокое содержание микробной биомассы в альпийских почвах под снегом. В период таяния снега, когда происходит периодическое промораживание и оттаивание почвы, наблюдается массовая гибель микроорганизмов и выход в почвенный раствор аккумулярованных в их биомассе элементов, в том числе и фосфора (Chapin et al., 1978; Schimel et al., 1996). Освободившийся фосфор может быть иммобилизован растениями. По оценке Chapin et al. (1978) в почвах влажных осоковых лугов Аляски в период весенней оттепели мобилизуется до 30% от ежегодно поглощаемого растениями Р. Освобождающийся при лизисе микробных клеток Р также может выщелачиваться из экосистемы, что особенно заметно проявляется в период снеготаяния (Larsen et al., 2007).

Лабораторные эксперименты по инкубированию образцов почв, сформированных под разными растительными сообществами северной Аляски, показали, что освобождение неорганического Р из почв кочкарной тундры и влажных осоковых лугов происходит в 5-10 раз быстрее при температуре +3 °С, чем при температуре +9 или +15 °С (Nadelhoffer et al., 1991). Эта закономерность может быть связана с тем, что иммобилизация Р с ростом температуры увеличивается быстрее, чем минерализация, либо с ростом температуры снижается активность фосфатаз, адаптированных к ее низким значениям.

Одним из самых значительных пулов потенциально минерализуемого Р в арктических почвах является биомасса микроорганизмов. Так, для тундровых почв в районе станции Абиско доля фосфора микробной биомассы может составлять до 36% от общего содержания органических фосфатов (Jonasson et al., 1996). Giblin et al. (1991) предположили, что низкая доступность Р в арктических почвах летом связана с микробной иммобилизацией этого элемента, а высокая скорость минерализации соединений фосфора зимой связана с частичной гибелью популяции микроорганизмов. Однако в некоторых работах сообщается, что в тундровых почвах сформированы холодостойкие микробные сообщества, относительно устойчивые к циклам промораживания-оттаивания (Lipson, Monson, 1998; Lipson et al., 2000; Grogan et al., 2004).

На основе анализа данных по соотношениям С:N:P в почвах и зависимости фосфатазной активности почв от концентрации минерального ортофосфата была выдвинута концепция «биохимической минерализации» фосфора органических соединений (McGill, Cole, 1981). По мнению авторов, большая вариабельность содержания в органическом веществе фосфора по сравнению с углеродом и азотом предполагает вероятность отсутствия единого механизма стабилизации этих элементов в почве. Согласно концепции «биохимической минерализации», фосфор органических соединений может минерализоваться не зависимо от минерализации углерода и азота в результате воздействия фосфатаз микроорганизмов и корней растений, активность которых контролируется концентрацией минеральных фосфатов в почве. Фосфатазы продуцируются при недостатке фосфора в почве и ингибируются при повышении его доступности (Malcolm, 1983; Quiquampoix, Mousain, 2005). Обзор результатов экспериментов по минерализации растительных остатков позволил предложить критические значения соотношения С:P в органическом веществе почвы: 200 (при меньших значениях наблюдается минерализация фосфора органических

соединений) и 300 (при более высоких его значениях происходит его иммобилизация) (Black, Goring, 1953).

Для тундровых растений характерна важная особенность минерального (азотного и фосфорного) питания в весенний период. Развитие этих растений в первой половине вегетации в основном зависит не от потребления питательных элементов из почвы, а от их запасов в растительных тканях (Chapin et al., 1980, 1986; Shaver, Kummerow, 1992; Mullen, Schmidt, 1993). Такая особенность растений связана с тем, что в условиях холодного климата почвы часто остаются промерзшими несколько недель даже после того, как температура воздуха превысит 0 °С (Shaver, Kummerow, 1992). Наиболее интенсивный период роста корней в фитоценозах кустарничковых тундр обычно начинается только после распускания листьев растений. Поэтому растения в течение всего вегетационного сезона накапливают питательные вещества в подземных органах (луковицах, клубеньках, корневищах), а весной, как только сойдет снег, быстро развиваются за счет этого запаса. При этом азот начинает поглощаться растениями из почвы гораздо раньше, чем фосфор. Так, в Скалистых горах Колорадо лютик *Ranunculus adoneus* начинает поглощать N в период снеготаяния (Mullen et al., 1998), а P – гораздо позже (Mullen, Schmidt, 1993). Подобная картина также характерна для растений кочкарной тундры и влажных осоковых лугов (Shaver, Chapin, 1995) и кустарничковых тундр (Weintraub, Schimel, 2005) Аляски.

На основании исследований тундровых сообществ, проведенных на Аляске, в районе Абиско, в Скалистых горах Колорадо и на северо-западном Кавказе (Тебердинский заповедник) принято считать, что рост растений в тундрах и высокогорьях лимитирован, прежде всего, доступностью азота, но доступность фосфора может выступать солимитирующим фактором (Shaver, Chapin, 1986; Theodose, Bowman, 1997; Jonasson et al., 1999; Soudzilovskaia, Onipchenko, 2005; Soudzilovskaia et al., 2005). Так, продуктивность тундровых

растений Шпицбергена увеличивается при внесении в почву не только 0,5 г/м²/год азота, но и дополнительно 1 г/м²/год фосфора (Madan et al., 2007).

На основе экспериментов по внесению минеральных удобрений, показано, что разные растительные сообщества, а также разные виды в одном сообществе могут быть лимитированы либо недостатком доступного азота, либо недостатком фосфора. Например, в условиях долгосрочных экспериментов (от 3 до 10 лет), проведенных на Аляске было показано, что продуктивность растений кочкарной тундры ограничена доступностью P, а влажных осоковых лугов – доступностью N (Shaver, Chapin, 1995). Nadelhoffer et al. (2002) также показали, что при внесении азотных и фосфорных удобрений содержание фосфора в тонких корнях растений влажных осоковых лугов повышается в большей степени, чем азота, что свидетельствует о лимитированности растений именно доступностью фосфора. Для альпийских пустошей северо-западного Кавказа (Тебердинский заповедник) показано, что рост и продуктивность злаков (*Festuca ovina*) определяется в большей степени доступностью фосфора, а не азота, а рост осоки (*Carex* sp.), напротив, зависит в большей степени от содержания азота (Soudzilovskaia, Onipchenko, 2005). Корреляционную взаимосвязь между содержанием подвижного P и развитием подземной биомассы злаков также показана для других регионов (Litaor et al., 2005), что доказывает, что злаки могут быть лимитированы доступностью фосфора.

В некоторых работах сообщается также о лидирующей роли фосфора в формировании структуры и продуктивности растительных сообществ. Так, Arnesen et al. (2007), проанализировав флористический состав горно-тундровых сообществ северной Норвегии и его зависимость от pH и других почвенных характеристик, установили, что важнейшими факторами, определяющими биоразнообразие являются pH и доступность фосфора. В исследовании Gordon et al. (2001) показано, что рост и продуктивность мхов в тундре в районе Шпицбергена ограничены только доступностью фосфора.

Эти данные, однако, противоречат большинству исследований, в которых показано, что внесение фосфора в почву снижает биомассу мхов за счет их затемнения кустарничками и травами.

Внесение дополнительных количеств азота и фосфора приводит также к изменению в составе микробной биомассы. На примере тундровых почв района Абиско показано, что внесение азота и фосфора не приводит к увеличению запасов микробной биомассы в почве, но увеличивает содержание азота и фосфора в ней (Jonasson et al., 1996). Высокое соотношение С:Р в органическом веществе почвы приводит к тому, что между растениями и микроорганизмами возможна конкуренция за фосфор и высвобождение элемента из состава микробной биомассы может быть крайне важно для питания растений (Schimel et al., 1996). Однако, Jonasson et al. (1999) установили, что прирост фосфора микробной биомассы происходит только при увеличении доступности фосфора неорганических соединений в почве (доступных растениям), что может свидетельствовать об успешной конкуренции растений и микроорганизмов за фосфор.

Соотношение N:P в биомассе растений (преимущественно в листьях) часто используется как индикатор лимитированности доступностью азота или фосфора отдельных видов растений и сообществ в разных природных зонах (Koerselman, Meuleman, 1996; Aerts, Chapin, 2000; Tessier, Raynal, 2003; Gusewell, 2004; MacGroddy et al., 2004; Reich, Oleksyn, 2004) и является более информативным показателем для понимания процессов в наземных экосистемах, чем соотношение С:N (Townsend et al., 2007). Считается, что соотношение N:P в листьях растений менее 14 свидетельствует о преимущественном лимитировании роста азотом, более 16 – фосфором. Соотношение N:P в диапазоне 14-16 свидетельствует о солимитировании роста растений азотом и фосфором (Aerts, Chapin, 2000). Однако, эти соотношения были получены преимущественно для болотных растений и могут отличаться для разных фитоценозов (Townsend et al., 2007), в

частности для растений альпийских сообществ (Soudzilovskaia, Onipchenko, 2005).

Соотношение N:P в микробной биомассе также может быть использовано для оценки лимитированности популяции доступностью азота и фосфора. Проведя анализ более 130 источников Cleveland и Liptzin (2007) пришли к выводу, что отношение N:P в микробной биомассе менее 6,9 свидетельствует о лимитированности микроорганизмов доступностью азота, а более 7 – доступностью фосфора.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ РАБОТЫ

2.1. Общая характеристика района исследований

Тундровая зона занимает значительные площади в Фенноскандии и включает в себя как горную тундру (в том числе расположенную южнее Северного полярного круга), так и равнинные тундровые участки. Скандинавские горы были покрыты льдом в плейстоцене и таяние ледника началось примерно 10 тыс. лет назад (Wielgolasky, 1997). Это нашло отражение в современном ландшафте территории и мозаичности ее растительного покрова (Wein, 1998; Vjork et al., 2007).

Исследования были проведены в северной Швеции в окрестностях научно-исследовательской станции Абиско (Abisko Naturvetenskapliga station). Район исследования расположен в 200 км севернее полярного круга ($68^{\circ}21'N$, $18^{\circ}49'E$) (рис. 4) в области северо-восточной окраины гигантской каледонской складчатости, где преобладают кембро-силурийские метаморфизированные осадочные породы.

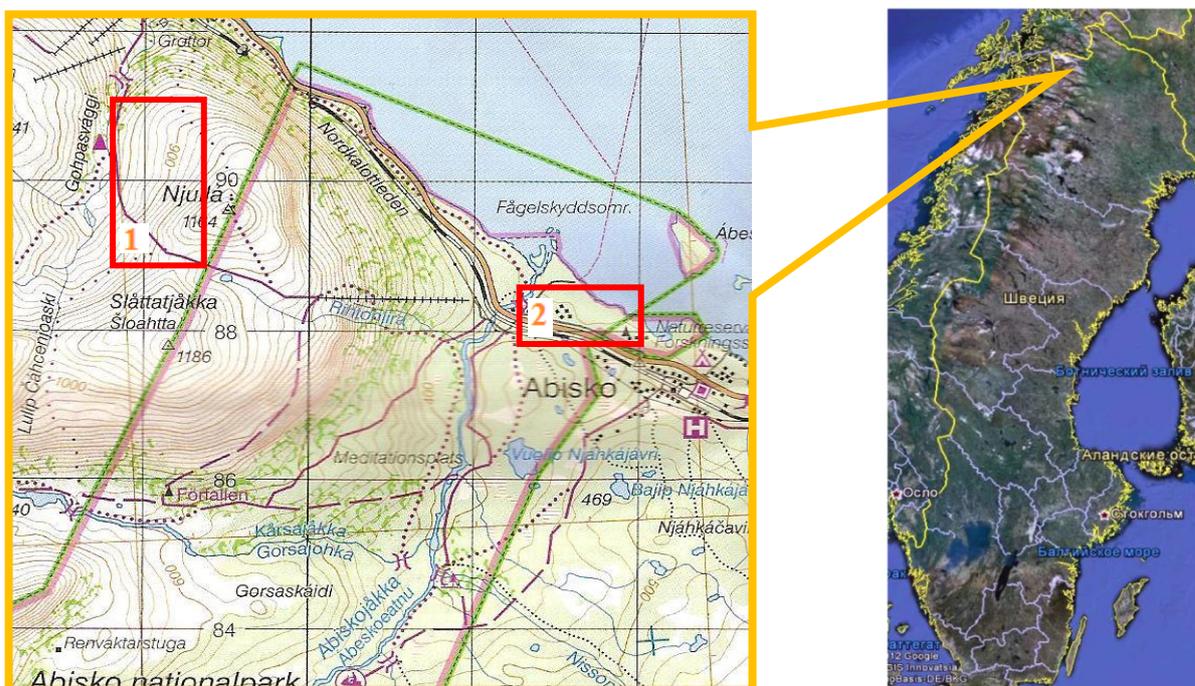


Рис. 4. Район исследований.

Участки: 1 – горная тундра, 2 – равнинная тундра.

Близость Норвежского моря (60 км к западу) приводит к формированию здесь более теплого климата по сравнению с другими территориями, расположенными на такой же географической широте (Andersson et al., 1996). Так, 100-летние наблюдения на метеостанции Абиско (с 1913 по 2012 гг.), расположенной на высоте 340 м н.у.м., свидетельствуют о том, что среднегодовая температура в данном районе близка к -1 °С. При этом, нередко наблюдается достаточно широкая сезонная температурная амплитуда: зимой температура может опускаться ниже -20 °С, летом – кратковременно превышать $+20$ °С (Abisko meteostations data). Средняя температура января составляет $-9,7$ °С, средняя температура июля $+12,3$ °С. Среднегодовое количество осадков 300-360 мм/год, около половины их выпадает зимой (Andersson et al., 1996). Такое количество осадков является минимальным для Скандинавии и примерно в 3 раза меньше, чем по данным других метеостанций, расположенных на широте 68° . Это связано с тем, что район Абиско отделен от моря грядой Скандинавских гор, препятствующих переносу осадков. Бесснежный период продолжается с мая-июня по сентябрь-октябрь (Kohler et al., 2006).

С высотой местности климатические параметры меняются, прежде всего, резко возрастает количество осадков. Так, по данным метеостанции Латняяуре (Latnajaure), расположенной на высоте около 980 м н.у.м. в 15 км западнее метеостанции Абиско, для территории характерно 840 мм осадков в год. Среднегодовая температура составляет $-2,2$ °С.

2.2. Характеристика исследованных тундровых сообществ

Для исследования было выбрано 8 наиболее характерных для северной Фенноскандии тундровых экосистем.

В горно-тундровом поясе исследовали пять экосистем, расположенных на юго-западном макросклоне г. Ньюла (Nuolja) на высоте 700-800 м н.у.м. Экосистемы расположены на топографическом градиенте, который

определяет разный уровень накопления снега и увлажнения почвы. Исследованный градиент растительного покрова представляет собой переход от хионофобных кустарничково-лишайниковых сообществ борта долины реки через кустарничковые сообщества склона к кустарничково-моховым и злаково-разнотравным сообществам днища долины и берега реки. Характеристика исследованных сообществ приведена в табл. 4 и табл. 1 Приложения.

Таблица 4

Общая характеристика исследованных тундровых сообществ

Экосистема	ОПП, %	Доминирующие виды	Положение в ландшафте
Горная тундра			
ФВ	90-100	<i>Empetrum nigrum, Dryas octopetata, Flavocetraria cucullata</i>	гребни и верхние части склонов, элювиальное
ЗК	85-95	<i>Betula nana, Vaccinium myrtillus, Dicranium sp., Polytrichum sp.</i>	верхние части склонов, элювиальное
ИМР	70-90	<i>Salix polaris, Salix herbacea, Festuca ovina, Anthoxantum alpinum</i>	средние части склонов, транзитное
ИМП	70	<i>Salix polaris, Phleum alpinum, Deschampsia flexuosa</i>	западины в нижней части склонов, транзитно-аккумулятивное
ДКР	95-100	<i>Anthoxantum alpinum, Carex bigelowii, Viola biflora</i>	выположенные подножия склонов, аккумулятивное
Равнинная тундра			
ЕР	95-100	<i>Betula nana, Vaccinium myrtillus, Empetrum nigrum</i>	склоны микроповышений
КЛ	70-90	<i>Rubus chamaemorus, Andromeda polyfolia, Vaccinium uliginosum</i>	гребни микроповышений
ВБ	100	<i>Sphagnum fuscum, Rubus chamaemorus</i>	выположенные участки около озера

Флавоцетрариево-вороничные экосистемы (ФВ) распространены на выпуклых элементах микрорельефа, на вершинах боковых моренных гряд, слабо оснеженных зимой и наиболее сухих летом. Они принадлежат к ассоциации *Flavocetrario-Dryadetum octopetalae* (Fries 1913) stat. nov. prov. Растительный покров сплошной, преобладают аркто-альпийские и гипоарктические кустарнички *Empetrum hermaphroditum*, *Betula nana*, *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona*, среди лишайников – кустистые хионофобные эпигейные *Cladonia* spp., *Flavocetraria nivalis*, *Alectoria ochroleuca*, сильно потравленные оленями, встречаются листоватые *Peltigera* spp., *Lobaria linita* и накипные напочвенные лишайники *Protopannaria pezizoides*, *Ochrolechia frigida*. Из мохообразных постоянны *Kiaeria glacialis*, *Sphenolobus minutus*, *Ptilidium ciliare*.

Зеленомошно-кустарничковые экосистемы (ЗК) занимают умеренные по оснеженности склоны разной экспозиции и крутизны. Пробные площади были заложены в сообществах ассоциации *Phyllodoce-Vaccinietum myrtilli* Nordh. (1928) 1943. Растительный покров сплошной, может быть выражен несомкнутый кустарниковый ярус из *Betula nana*, в кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium myrtillus*, постоянно встречается *Phyllodoce caerulea*. В мохово-лишайниковом покрове – дикрановые мхи, *Barbilophozia lycopodioides*, *Polytrichum juniperinum*, лишайники рода *Cladonia*.

Ивово-мелкотравные моховые экосистемы (ИМ) расположены в понижениях микрорельефа, на дне ложбин, в долинах пересыхающих ручьев и реки. Они отнесены к асс. *Cassiope-Salicetum herbaceae* Nordh. 1936. Начало вегетационного сезона здесь задерживается до начала (ИМР) или середины (ИМП) июля. Эта разница в начале вегетации не отражается на видовом составе. В травяно-кустарничковом ярусе высокое постоянство имеют простертые ивы (*Salix herbacea*, *S. polaris*) и травянистые многолетники *Omalotheca supina*, *Polygonum viviparum*. *Taraxacum* sp., *Viola biflora*, *Anthoxanthum alpinum*, *Carex bigelowii*. В мохово-лишайниковом

покрове преобладают печеночные (*Barbilophozia lycopodioides*, *Gymnomitrium* sp.) и листостебельные (*Sanionia uncinata*) мхи, встречаются лишайники *Cetraria islandica*, *Solorina crocea*, виды рода *Cladonia*.

Душисто-колосково-разнотравные луга (ДКР) протянулись полосой шириной не более нескольких метров в долинах ручьев. Сомкнутый травостой высотой до 0,5 м составлен разнотравьем *Ranunculus acris*, *Trollius europaeus*, *Astragalus subpolaris*, *Viola biflora* и злаками *Poa alpina*, *Anthoxanthum alpinum*. В моховом ярусе более постоянны *Barbilophozia lycopodioides*, *Sanionia uncinata* и *Brachythecium* sp.

В равнинной части тундры исследовали 3 типа экосистем, расположенных вблизи юго-западного берега о. Турнетреск (Torneträsk) на высоте около 340 м н.у.м. Характеристика сообществ приведена в табл. 4 и табл. 1 Приложения.

Ерниковая (ЕР) экосистема формируется на склонах микроповышений. Около 50% проективного покрытия приходится на кустарничек *Betula nana*.

На слабооснеженных полигонах, расположенных на гребнях микроповышений, формируется **кустарничково-лишайниковая** экосистема (КЛ). Она характеризуется разреженным проективным покрытием и представлено в основном *Rubus chamaemorus*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium uliginosum* и *V. vitis-idaea*, а также лишайниками *Cladonia arbuscula* и *C. rangiferina*.

Верховое болото (ВБ) располагается в непосредственной близости от уреза воды озера. Доминантным видом является *Sphagnum fuscum* (Schimp.) Klinggr. Помимо сфагнового мха в состав этого сообщества входят *Rubus chamaemorus*, *Oxycoccus microcarpus*, *Empetrum hermaphroditum* и *Andromeda polifolia*.

2.3. Характеристика исследованных почв

Почвы горной тундры сформированы в относительно молодом ландшафте на элюво-делювии гнейса и характеризуются слаборазвитым профилем с высоким содержанием обломков породы. На этом фоне наличие плотной почвообразующей породы, залегающей на малой глубине, определяет большое варьирование мощности в целом маломощных горизонтов. В связи с этим, классификационное положение почв приведено по наиболее часто встречающемуся архетипу.

В экосистеме ФВ формируется сухоторфяно-подбур иллювиально-гумусовый (Классификация и диагностика..., 2004) или Folic Leptosol (WRB, 2006), характеризующийся развитием органогенного горизонта мощностью до 25 см. Эталонный профиль охарактеризован следующим образом:

TJ (0-25 см) – темно-бурый, влажный, бесструктурный, состоит из разложившихся растительных остатков, содержит большое количество корневищ растений.

ВН (25-40 см) – кофейно-бурый, влажный, бесструктурный, супесчаный, пронизан мелкими корнями, с большим количеством обломков породы.

М (40 см) – порода (гнейс).

В экосистеме ЗК формируется литозем перегнойно-темногумусовый или Folic Leptosol, характеризующийся наличием единственного генетического горизонта АН средней мощностью до 15 см:

АН (0-15 см) – темно-коричневый, влажный, бесструктурный, представлен разложившим растительным материалом, содержит большое количество корневищ и мелких корней, включения обломков породы незначительны.

М (15 см) – порода (гнейс).

В травяно-кустарничковых и травяной экосистемах ИМР, ИМП и ДКР формируется литозем перегнойно-темногумусовый или Haplic Leptosols.

Литозем перегнойно-темногумусовый в этих экосистемах отличается от описанного выше литозема ЗК, прежде всего, меньшей мощностью органического горизонта (с реднем 3 см, максимальная мощность – 7 см), а также наличием подповерхностного минерального горизонта C_{hi} , представляющего собой элювий породы со следами элювиирования органического вещества. Данные почвы характеризуются значительной каменистостью всего профиля:

АН (0-3 см) – черный, плотный, влажный, содержит большое количество корневищ и мелких корней.

C_{hi} (3-7 см) – темно-серо-бурый, сырой, супесчаный, рыхлый, содержит большое количество камней, переплетен мелкими корнями.

М (7 см) – порода (гнейс).

Почвы равнинной тундры сформированы на граните (отложения озерной гальки). Относительная выровненность мезорельефа приводит к формированию почвенных горизонтов, более однородных по мощности, чем в горной тундре.

В кустарничковой экосистеме ЕР формируется сухоторфяно-литозем перегнойно-торфяный или Folic Leptosol, имеющий следующее строение профиля:

ТJ (0-23 см) – темно-бурый, влажный, бесструктурный, состоит из разложившихся растительных остатков, содержит большое количество корневищ мезофильных растений.

М (23 см) – порода (гранит).

В кустарничково-лишайниковой экосистеме КJ формируется литозем перегнойный типичный или Folic Leptosol:

Н (0-10 см) – темно-коричневый, влажный, бесструктурный, представлен разложившим растительным материалом, содержит большое

количество корневищ и мелких корней, включения обломков породы незначительны.

М (10 см) – порода (гранит).

В экосистеме верхового болота формируется торфяная олиготрофная остаточно-эутрофная почва или Gistosol. Формирование почвы происходит в условиях застойного переувлажнения, что во многом определяет консервацию растительных остатков в почве. Под слоем сфагнового оочеса располагается слаборазложившийся вороничный торф. Профиль почвы имеет следующее строение:

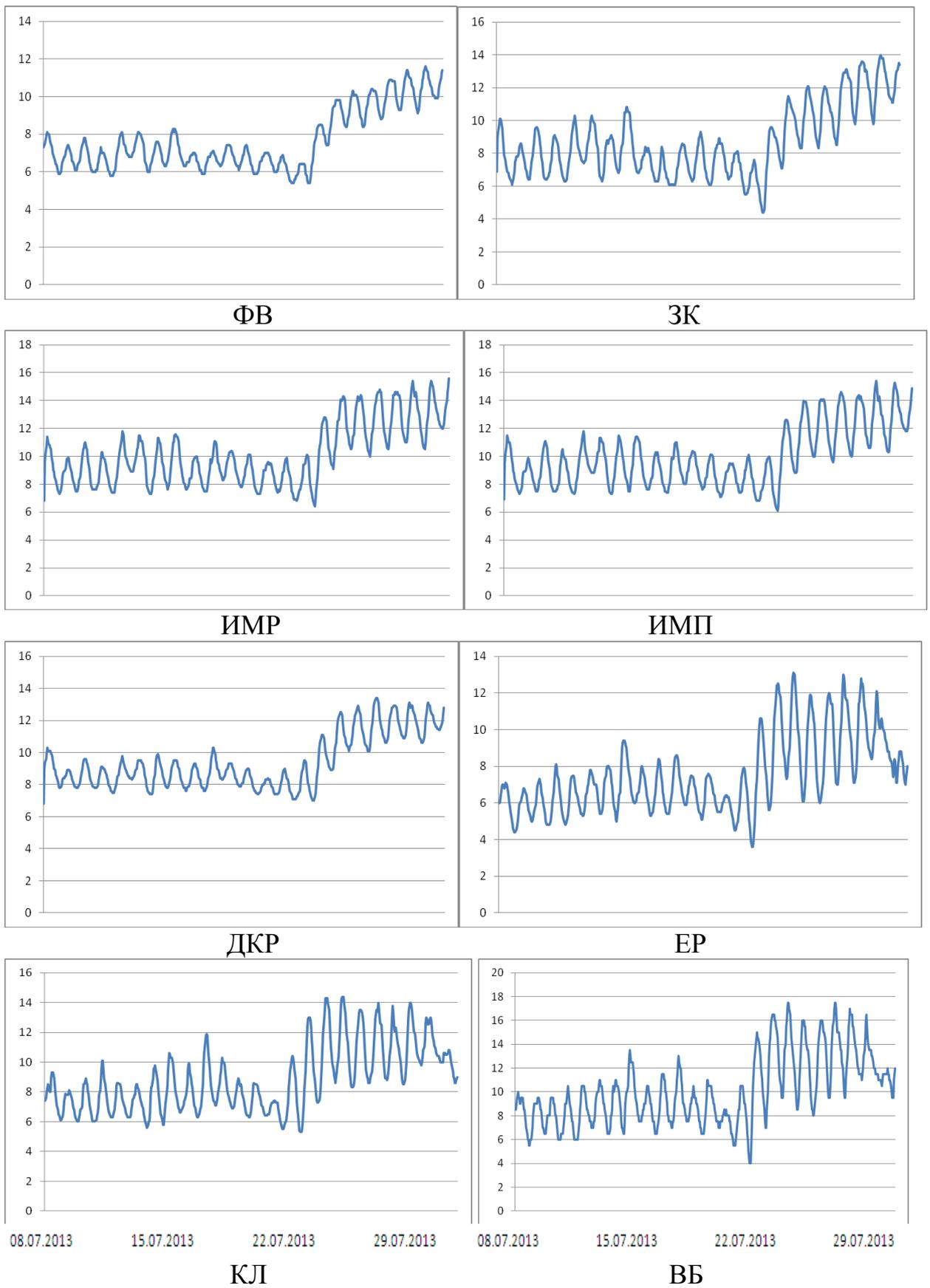
ТО (0-30 см) – очес сфагнума (*Sphagnum fuscum*), светло-бурый, сырой.

ТЕ (30-50 см) – темно-бурый, сырой, бесструктурный, состоит из слаборазложившихся остатков *Empetrum hermaphroditum*.

М (50 см) – порода (гранит).

Тундровые почвы северной Фенноскандии различаются по температурному режиму в период вегетации. В июле 2013 г. была определена температура почв на глубине 5 см. Исследование проводили с помощью автоматических датчиков температуры iButton DS 1921G (Dallas Semiconductor, USA). В каждом сообществе изучали суточный ход температуры на двух площадках. Результаты приведены на рис. 5.

Для всех изученных почв характерна выраженная суточная динамика температуры с варьированием в пределах 2-5 °С. Почвы горной тундры имеют более высокую температуру, чем почвы равнинной тундры, разница в среднем составляет 1-2 °С. Это различие может быть связано, во-первых, с расположением экосистем равнинной тундры в непосредственной близости от озера, являющегося естественным теплоприемником. При испарении воды с поверхности озера происходит поглощение тепловой энергии и охлаждение окружающей среды. Более низкие температуры почв равнинной тундры по сравнению с горными почвами также могут быть связаны с



КЛ ВБ
 Рис. 5. Динамика температуры почвы (глубина 5 см)
 в тундровых экосистемах (июль 2013 г).

теплоизоляционными свойствами торфа, препятствующими значительному прогреванию почвы. Этим же объясняется и более низкая температура почв кустарничковых экосистем горной тундры (ФВ, ЗК) по сравнению с почвами травяных и травяно-кустарничковых биогеоценозов (ИМР, ИМП, ДКР), характеризующихся менее мощным поверхностным органомным горизонтом.

Все изученные почвы характеризуются кислой или слабокислой реакцией (рН 3,9-5,7). При этом, в горной тундре, наблюдается постепенное повышение рН почвы при движении от элювиальных к аккумулятивным позициям ландшафта. Подповерхностные минеральные горизонты имеют более высокий рН, чем поверхностные органомные. Органогенные горизонты почв равнинной тундры (за исключением горизонта ТО торфяно-олиготрофной почвы) несколько менее кислые рН (5,3-5,5), чем поверхностные горизонты горно-тундровых почв (рН 4,1-5,2).

Таблица 5

Химическая характеристика исследованных почв

(среднее ± ошибка среднего)

Почва	Горизонт	рН _{Н2О}	С _{общ} , %	Обменные катионы, мг-экв/100 г почвы	
				Ca ²⁺	Mg ²⁺
Горная тундра					
ФВ	ТJ	4,1±0,1	32,12±3,92	0,32±0,05	0,02±0,01
	ВН	4,6±0,2	4,41±0,48	0,14±0,02	0,02±0,01
ЗК	АН	4,3±0,1	14,54±2,92	0,28±0,06	0,02±0,01
ИМР	АН	4,9±0,1	16,73±2,56	0,94±0,06	0,13±0,02
	С _{hi}	5,2±0,2	2,34±0,58	0,49±0,05	0,02±0,01
ИМП	АН	5,2±0,1	12,73±1,94	1,16±0,09	0,02±0,01
	С _{hi}	5,7±0,2	2,47±0,34	0,51±0,05	0,03±0,01
ДКР	АН	5,1±0,1	14,44±2,46	1,54±0,09	0,03±0,01
	С _{hi}	5,5±0,2	3,94±0,68	0,56±0,05	0,04±0,01
Равнинная тундра					
ЕР	ТJ	5,3±0,1	47,11±0,57	0,45±0,06	0,36±0,05
КЛ	Н	5,2±0,1	47,11±0,40	0,34±0,05	0,43±0,12
ВБ	ТО	3,9±0,1	41,37±0,19	0,27±0,05	0,18±0,02
	ТЕ	5,5±0,1	44,42±0,23	0,84±0,09	0,47±0,05

Поверхностные горизонты почв характеризуются высоким содержанием органического углерода. Однако наблюдается заметное варьирование его концентрации: максимальное содержание $C_{\text{общ}}$ характерно для органогенных горизонтов почв равнинной тундры (41-48%) и для горизонта Т1 сухоторфяно-подбура иллювиально-гумусового горной тундры (32%). Содержание $C_{\text{общ}}$ в поверхностных горизонтах литоземов перегнойно-темногумусовых (ЗК, ИМР, ИМП, ДКР) не превышает 13-17%. Минеральные горизонты почв горной тундры также имеют относительно высокое содержание С (2,5-4,5%).

Тундровые почвы бедны обменными формами кальция и магния. При этом, содержание обменного кальция в поверхностных органогенных горизонтах значительно выше, чем в подповерхностных минеральных. Содержание обменного кальция в органогенных горизонтах горных и равнинных почв различается слабо. Почвы горной тундры практически не различаются по содержанию обменного магния (кроме горизонта АН литозема ИМР, где его содержание значительно выше). Содержание обменного магния в почвах равнинной тундры практически равно содержанию обменного кальция в них. Содержание обменных катионов в почвах тесно связаны с значениями рН.

2.4. Методы исследований

Сбор материала проводили в июле-августе 2011-2013 гг.

В каждом биогеоценозе было заложено по 4 пробные площади размером 1,5×1,5 м. Каждую пробную площадь закладывали в центральной части относительно гомогенного участка фитоценоза (всего бралось 4 участка для каждого фитоценоза). Описание и классификацию растительных сообществ выполняли по методике Браун-Бланке (Westhoff, Maarel, 1973). Названия видов растений приводятся по следующим источникам: С.К. Черепанов (1995) для сосудистых, М.С. Игнатов и О.М. Афонина (1992) для

листочекных мхов, Н.А. Константинова и др., (1992) для печеночников, R. Santesson (1993) для лишайников.

Запасы и структуру надземной биомассы растений и общее количество надземной мортмассы определяли на пробных площадках 25×25 см (три площадки в пределах каждой пробной площади – всего 12-кратная повторность для каждого сообщества) (Александрова, 1958; Базилевич и др., 1978). Надземную биомассу разбирали по видам растений.

Для определения подземной биомассы растений в каждом сообществе отбирали образцы почвы в виде монолитов 10×10 см по генетическим горизонтам на всю глубину профиля. Отбор проводили на площадках, использовавшихся для учета запасов надземной биомассы (всего по 10 монолитов в каждом сообществе). Монолит размывали водой на системе сит (минимальный размер ячейки 0,25 мм) и разбирали вручную. Подземные органы разделяли на живые и мертвые корневища, а также на корни (без разделения на живые и мертвые) с диаметром до 1 мм и крупнее.

Образцы почв отбирали в тех же местах в виде монолитов 10×10 см по генетическим горизонтам на всю глубину профиля. Отбор производился также в 10-кратной повторности. Всего проанализировано 135 почвенных образцов. В монолитах определяли массу мелкозема для расчета запасов элементов.

В надземной и подземной биомассе растений, мортмассе и в почве определяли содержание углерода и азота методом сухого сжигания в токе кислорода на элементном анализаторе Elementar Vario EL III. Общее содержание фосфора в растениях и мортмассе определяли после мокрого озоления смесью концентрированной серной кислоты и перекиси водорода при нагревании до 120 °С. Общий фосфор почвы определяли после мокрого озоления образца смесью концентрированных серной и хлорной кислот при нагревании до 120 °С. Фосфор органических соединений ($P_{\text{орг}}$) почвы определяли по модифицированному методу Саундерса-Вильямса (Saunders,

Williams, 1955). При этом экстракцию фосфора из прокаленных при 550 °С и непрокаленных образцов проводили 1н H₂SO₄ в течение 2 часов при соотношении почва:раствор = 1:50. Фосфор в виде ортофосфата определяли колориметрически по Мэрфи-Райли в модификации Ватанабе-Олсена (Теория и практика..., 2006).

Коэффициент аккумуляции фосфора в почве (K_p) рассчитывали как отношение содержания общего фосфора в почве к содержанию фосфора в породе.

Лабильные экстрагируемые органические соединения углерода (C_{экстр}) и либильные органические и неорганические соединения азота (N_{орг}, N-NH₄⁺, N-NO₃⁻) почвы экстрагировали 0,05 М K₂SO₄. Углерод и азот микробной биомассы (C_{микр} и N_{микр}) определяли методом фумигации почвы в парах хлороформа с последующей экстракцией элементов (Brookes et al., 1985; Vance et al., 1987). C_{микр} рассчитывали как разницу между C_{экстр} в фумигированных и нефумигированных образцах, а N_{микр} как соответствующую разницу концентраций общего экстрагируемого азота (N_{экстр}). Фосфор микробной биомассы (P_{микр}) определяли методом фумигации образца почвы в парах хлороформа с последующей экстракцией Р 0,5 М раствором NaHCO₃ (Brookes et al., 1982). Из-за окрашенности вытяжек определение общего экстрагируемого Р проводили на рентгенофлуоресцентном анализаторе с полным внешним отражением Bruker Picofox. P_{микр} рассчитывали как разницу между P_{экстр} в фумигированных и нефумигированных образцах с учетом сорбции Р почвой. Коэффициент сорбции определяли для каждой почвы отдельно.

Определение C_{экстр} и N_{экстр} проводили на автоматическом анализаторе ТОС-V_{СРN} (Shimadzu), N-NH₄⁺ определяли индофенольным методом (Kandeler, 1996), N-NO₃⁻ – восстановлением нитратов до нитритов на кадмиевой колонке и получением окрашенного азосоединения по Грису (Dorich, Nelson, 1984). Колориметрические определения выполнены на

спектрофотометре GENESYS™ 10 UV (США). $N_{\text{орг}}$ рассчитывали как разницу между $N_{\text{экстр}}$ и суммой неорганических соединений элемента.

Содержание углерода микробной биомассы определяли также методом субстрат-индуцированного дыхания (Anderson, Domsh, 1978). Для определения $C_{\text{микр}}$ навеску почвы массой 1 г помещали в пенициллиновые флаконы объемом 15 мл и вносили в них раствор глюкозы из расчета 10 мг глюкозы на 1 г почвы. Флаконы герметично закрывали и инкубировали в течение 3 часов при температуре +22 °С.

Потенциальную скорость минерализации органического вещества почв (PR_{min}), соответствующую потенциальной биологической активности, или интенсивности базального дыхания (Курганова и др., 2012), определяли по скорости выделения $C\text{-CO}_2$ в ходе лабораторной инкубации образцов почвы при +22 °С в течение суток.

Концентрацию CO_2 определяли на газовом хроматографе Кристалл-2000 с катарометром в качестве детектора. Скорость субстрат-индуцированного дыхания (V_{SIR}) рассчитывали по формуле:

$$V_{\text{SIR}} = dC \times V_{\text{флак}} \times 1000 / m \times t \times 100.$$

Расчет содержания углерода микробной биомассы ($C_{\text{микр}}$, мг/кг почвы) производили согласно уравнению:

$$C_{\text{микр}} = 40 \times V_{\text{SIR}}.$$

Расчет PR_{min} (мг С/кг почвы/сутки) проводили по формуле:

$$PR_{\text{min}} = dC \times 12 \times V_{\text{флак}} \times 1000 / m \times 22,4 \times t \times 100,$$

где dC – концентрация CO_2 , объемные %; $V_{\text{флак}}$ – объем газовой фазы в флаконе, мл; m – масса навески, кг; t – время инкубации, сутки.

Эффективность использования органического вещества микроорганизмами оценивали по показателю $q\text{CO}_2$, который рассчитывали как частное от деления PR_{min} на $C_{\text{микр}}$, определенной методом субстрат-индуцированного дыхания (Ананьева и др., 2009).

В лабораторных условиях исследовали минерализацию, нитрификацию и микробную иммобилизацию азота в ходе 21-дневной инкубации образцов почвы при температуре +22 °С в инкубаторе Sanyo MIR-153. Нетто-минерализацию азота ($\Delta N_{\text{мин}}$) рассчитывали как разницу концентраций суммы N неорганических соединений ($N\text{-NH}_4^+ + N\text{-NO}_3^-$) в почве после и до инкубации, нетто нитрификацию ($\Delta N_{\text{нитр}}$) – как разницу концентраций $N\text{-NO}_3^-$, а нетто иммобилизацию ($\Delta N_{\text{имм}}$) – как разницу $N_{\text{микро}}$.

В июле-августе 2012 г. изучали актуальную скорость нетто-минерализации, нитрификации и микробной иммобилизации соединений азота в полевых условиях в почвах экосистем ФВ, ДКР (горная тундра) и КЛ (равнинная тундра). Использовали почвенные образцы с глубины 0-10 см, из которых вручную удалялись корневища и крупные корни, а также обломки породы. Оставшийся мелкозем помещали в предварительно перфорированные полиэтиленовые пакеты и инкубировали в условиях *in situ* в течение 21 дня. Исследования проведены в 5-кратной повторности. Скорости минерализации и мобилизации азота рассчитывали также, как и в лабораторном эксперименте.

В почвах этих же трех экосистем определяли также скорость трансформации соединений азота в присутствии растений. Для этого в течение 21 дня в условиях *in situ* при естественной температуре, а также в теплице научно-исследовательской станции Абиско при температуре + 22 °С инкубировали почвенные монолиты ненарушенного сложения с сохранением надземной и подземной частей растений, а также монолиты с удалением надземной, но сохранением подземной части растений. В образцах определяли скорость образования минерального азота, скорость нитрификации и микробной иммобилизации. Анализы проведены в 5-кратной повторности.

В лабораторных условиях был поставлен эксперимент по изучению лимитированности роста микробной биомассы доступными формами

углерода, азота и фосфора. Для этого были использованы образцы почв (слой 0-10 см) экосистем ФВ, ДКР и КЛ. Из образцов удаляли корни и корневища. Затем в почву вносили углерод в виде раствора глюкозы (из расчета 2 мг С на 1 г почвы), азот в виде раствора NH_4Cl (0,2 мг N на 1 г почвы) и фосфор в виде раствора Na_2HPO_4 (0,02 мг P на 1 г почвы). Растворы вносили в почву в следующих комбинациях: 0 (контроль – дистиллированная вода), +С, +N, +P, +С+N, +С+P, +N+P, +С+N+P. Подготовленную для эксперимента почву помещали в пластиковые флаконы объемом 125 мл и инкубировали при температуре +22 °С в инкубаторе Sanyo MIR-153. Через 1, 2, 3, 5 и 7 суток после начала эксперимента в пробах измеряли интенсивность выделения C-CO_2 и определяли потенциальную скорость минерализации органического вещества (PR_{min}). Через 1, 3, 5 и 7 суток после начала эксперимента в пробах определяли содержание углерода и азота всех лабильных фракций, включая микробную (см. выше).

При составлении баланса лабильного углерода (ΔC) учитывали изменение концентрации $\Delta \text{C}_{\text{экстр}}$ (разница между концентрацией $\text{C}_{\text{экстр}}$ в конце и начале инкубации), $\Delta \text{C}_{\text{микр}}$ (соответствующая разница $\text{C}_{\text{микр}}$) и потерю C-CO_2 почвой за период инкубации. Значение ΔC , отражающее мобилизацию стабилизированного углерода в ходе эксперимента включение углерода почвенного органического вещества в лабильный пул С, определяли по формуле:

$$\Delta \text{C} = \text{C-CO}_2 + \Delta \text{C}_{\text{экстр}} + \Delta \text{C}_{\text{микр}}$$

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием программ MS Excel и STATGRAPHICS 5.0. Для всех полученных результатов рассчитаны среднее значение и его ошибка. Для оценки взаимосвязи показателей использовали регрессионный анализ.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Запасы и структура фитомассы тундровых экосистем северной Фенноскандии

Тундровые экосистемы традиционно считаются низкопродуктивными, что связано с отрицательными среднегодовыми температурами воздуха и почвы, коротким вегетационным периодом и недостатком элементов минерального питания. В то же время, характерной чертой тундровой зоны является сложная горизонтальная расчлененность растительного покрова. С олигодоминантной горизонтальной структурой связана мозаичность пространственного размещения растений и неравномерное распределение фитомассы (Матвеева, 1998).

Исследованные тундровые экосистемы различаются по запасам биомассы и мортмассы, а также по соотношению надземной и подземной частей биомассы растений (табл. 6).

Надземная биомасса

Однофакторный дисперсионный анализ ($P < 0,01$; $F = 8,97$) показал, что большинство экспериментальных площадок, заложенных в пределах одного сообщества значимо не различаются по запасам надземной биомассы (рис. 6). Неравномерное распределение запасов надземной биомассы по площадкам внутри сообщества характерно для фитоценозов равнинной тундры. Различия в запасах надземной биомассы в этих сообществах связаны с варьированием проективного покрытия доминантных и субдоминантных видов. Так, например, меньшие запасы надземной биомассы на площадке КЛЗ по сравнению с площадкой КЛ1 связано с тем, что на площадке КЛ 3 большее проективное покрытие имеют лишайники, имеющие меньшую

Таблица 6

Запасы фитомассы в тундровых экосистемах северной Фенноскандии

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Общая биомасса, г/м ²	Надземная биомасса		Подземная биомасса		Надземная/Подземная биомасса	Надземная мортмасса, г/м ²	Подземная мортмасса, г/м ²	Надземная/Подземная мортмасса
		г/м ²	% от общей биомассы	г/м ²	% от общей биомассы				
Горная тундра									
ФВ	1238±106	670±27	54	568±97	46	1,2	656±85	84±12	7,8
ЗК	1234±180	670±64	54	564±186	46	1,2	912±158	242±54	3,8
ИМР	556±85	256±30	46	300±82	54	0,9	365±32	178±32	2,0
ИМП	792±102	271±32	34	521±142	66	0,5	383±63	147±28	2,6
ДКР	803±86	204±27	25	599±132	75	0,3	254±54	144±25	1,8
Равнинная тундра									
ЕР	2670±159	1172±69	44	1498±179	56	0,8	154±47	572±47	0,3
КЛ	1355±62	636±45	47	719±75	53	0,9	19±6	182±31	0,1
ВБ	1594±29	739±30	46	855±31	54	0,9	745±57	48±9	15,5

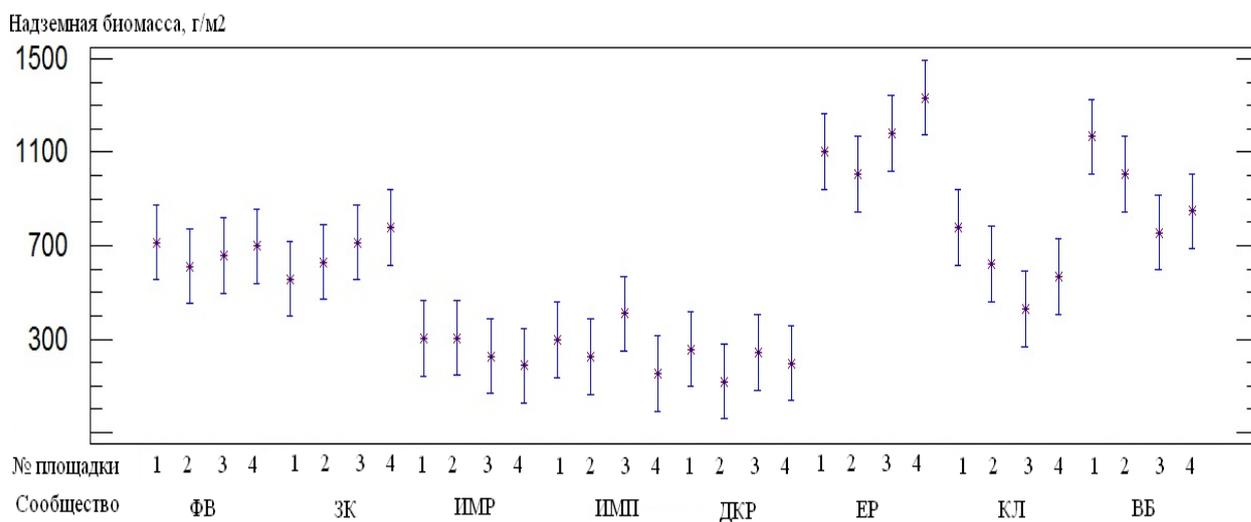


Рис. 6. Запасы надземной биомассы растений на экспериментальных площадках (среднее и ошибка среднего).

массу, чем вечнозеленые кустарнички рода *Vaccinium* и *Andromeda polypholia*.

По общим запасам надземной биомассы исследованные сообщества можно разделить на 2 группы (см. рис. 6): в первую группу входят кустарничковые сообщества горной и равнинной тундры (ФВ, ЗК, ЕР, КЛ) и сообщество верхового болота (ВБ), характеризующиеся относительно высокими запасами. Во вторую группу входят травяно-кустарничковые и травяное сообщества ИМР, ИМП и ДКР, запасы надземной биомассы в которых значимо ниже. Различия запасов надземной биомассы связаны, прежде всего, с долей участия в ней многолетних органов растений. Основу надземной биомассы в кустарничковых сообществах составляют многолетние виды с одревесневающими стеблями - *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *Betula nana*, *Cassiope tetragona*. Сохранение большей части надземной биомассы в течение нескольких лет, приводит к накоплению ее существенных запасов. Напротив, доля участия многолетних кустарничков в сообществах ИМР, ИМП и, особенно, ДКР значительно меньшая. Ежегодное отмирание и новое

развитие надземной биомассы травянистых растений приводит к формированию значительно меньших ее запасов.

На рис. 7 представлены данные по запасам надземной биомассы тундровых сообществ, оцененные в вегетационные сезоны 2011-2013 гг. Видно, что в сообществах горной тундры запасы надземной биомассы относительно постоянны. В то же время наблюдалось ее более заметное пространственное варьирование (увеличение значения ошибки среднего) в 2012 году, который являлся наиболее холодным из всех трех сезонов исследования (средняя температура июля $+9,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ при средней многолетней норме $+12,3\text{ }^{\circ}\text{C}$).

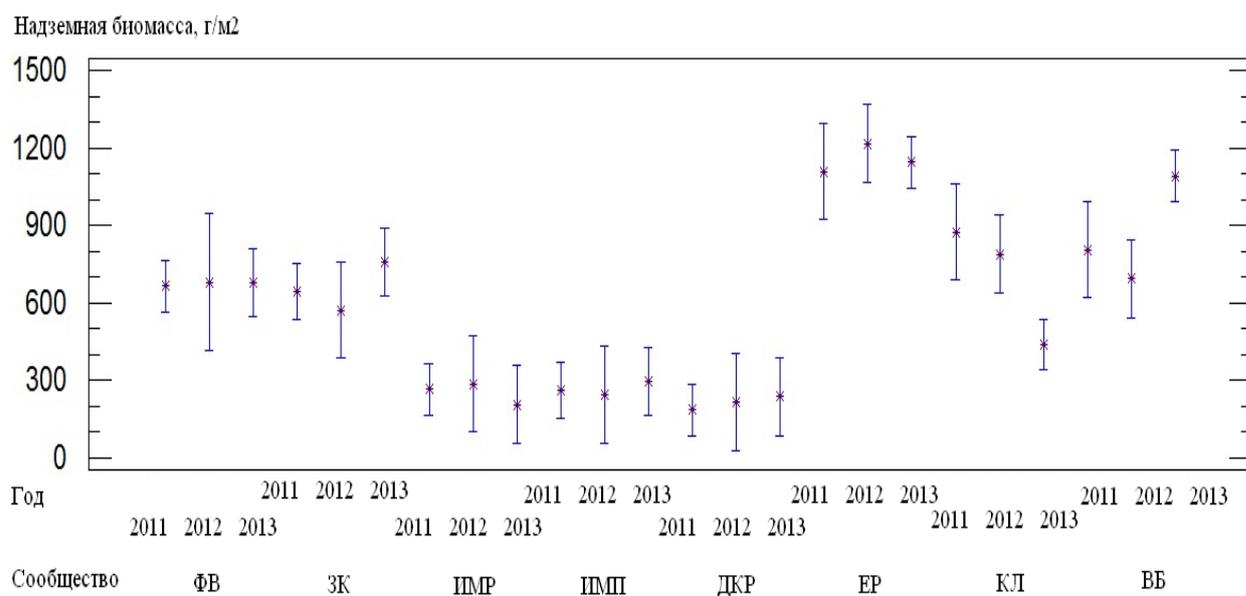


Рис. 7. Запасы надземной биомассы тундровых сообществ в разные годы (среднее и ошибка среднего).

Межгодовое варьирование запасов надземной биомассы в равнинных тундровых сообществах КЛ и ВБ связано, вероятно, с естественным варьированием проективного покрытия доминантных видов, в связи со сложной горизонтальной структурой сообществ и, следовательно, в большой степени со статистической погрешностью при случайном выборе пробной

площади. Так, для кустарничково-лишайникового сообщества КЛ характерно наличие участков почвы без растительности и низкая сомкнутость растительного покрова (табл. 1 приложения). Запасы надземной биомассы практически монодоминантного сообщества ЕР, в котором около 50% общего проективного покрытия приходится на кустарничек *Betula nana*, слабо подвержены межгодовому варьированию.

Изученные сообщества различаются по соотношению основных ботанических групп (лишайники, мхи, травянистые растения, вечнозеленые и листопадные кустарнички) в составе надземной биомассы (рис. 8).

Основу надземной биомассы сообществ горной тундры составляют сосудистые растения, доля которых превышает 75% от общего запаса надземной биомассы. При продвижении от элювиальных к аккумулятивным позициям ландшафта происходит закономерное уменьшение доли участия лишайников и вечнозеленых кустарничков. Так, доля лишайников в сообществах ФВ и ЗК составляет 11-23%, а в сообществе ДКР – только 4%, доля вечнозеленых кустарничков – 20-50% и 3-5% соответственно. Одновременно в сообществах транзитных и аккумулятивных элементов ландшафта происходит закономерное повышение доли участия мхов, травянистых растений и листопадных кустарничков. Так, доля мхов в сообществах ФВ и ЗК, занимающих вершины склонов, составляет 17-29%, в то время как в сообществе ДКР, сформированном в понижениях мезорельефа, на долю мхов приходится 37% биомассы. Доля травянистых растений в надземной биомассе сообществ ФВ и ЗК относительно невысока и не превышает 10%, в то время как в сообществе ДКР травянистые растения являются доминирующей группой и составляют более 50% надземной биомассы. Листопадные кустарнички составляют до 20-25% всей надземной биомассы в сообществах ИМР и ИМП и являются доминирующей группой растений в данных сообществах.

Равнинные сообщества также различаются по структуре надземной биомассы. В сообществе ЕР до 70% приходится на сосудистые растения (доминируют листопадные (до 50%) и вечнозеленые (до 15-20%) кустарнички), около 20% составляют мхи и до 10% – лишайники. В сообществе КЛ доля сосудистых растений, большая часть которых приходится на вечнозеленые кустарнички, резко сокращается и составляет всего около 15% надземной биомассы. Более 50% биомассы в этом сообществе приходится на мхи, около 30% составляют лишайники. В сообществе ВБ доля мхов максимальна и составляет 77%, а на лишайники приходится менее 1% биомассы.

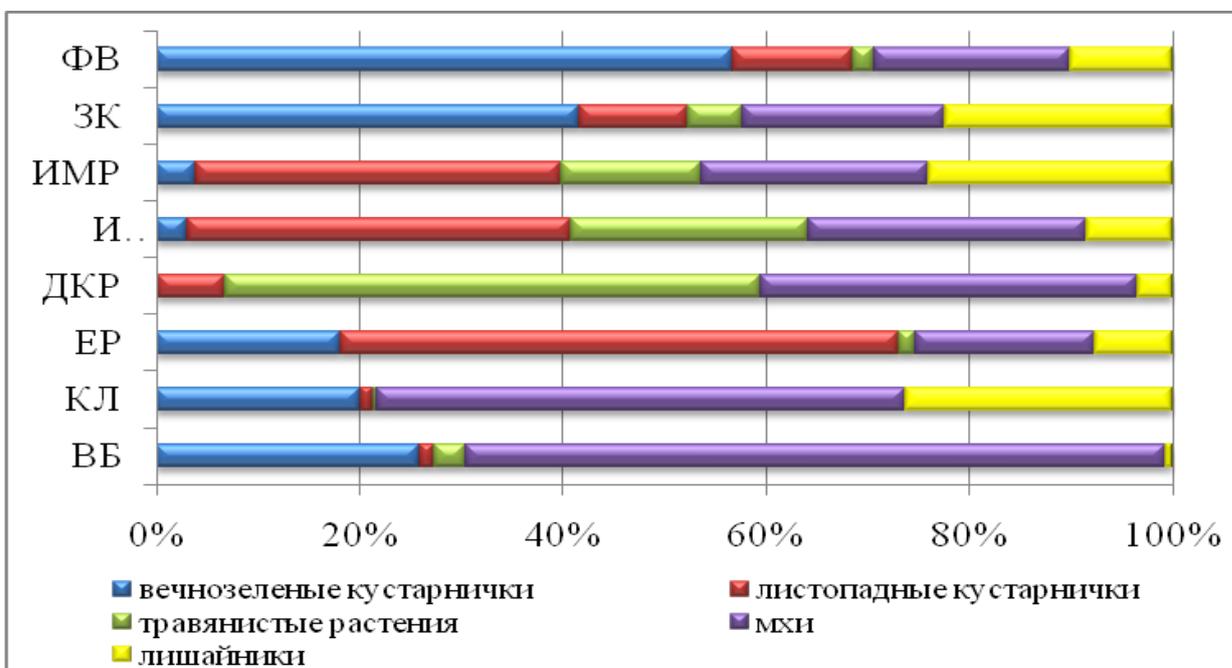


Рис. 8. Структура надземной биомассы тундровых сообществ.

Варьирование доли разных ботанических групп в структуре надземной биомассы в тундровых сообществах связано, очевидно, с разной влагообеспеченностью. Максимальная доля мхов, травянистых растений и листопадных кустарничков в надземной биомассе характерна для сообществ, занимающих наиболее влагообеспеченные положения в ландшафте (ДКР – в горной тундре, ВБ – в равнинной). Максимальная доля вечнозеленых

кустарничков и лишайников характерна для сообществ наиболее сухих местообитаний (ФВ, ЗК).

Подземная биомасса

Изученные сообщества различаются также по запасам подземной биомассы (табл. 6). В сообществах горной тундры они варьируют в пределах 300-600 г/м² и составляют от 46 до 75% от общей биомассы. Минимальные запасы подземной биомассы характерны для сообщества ИМР, что связано со слабым развитием почвенного профиля под ивково-мелкотравным сообществом вблизи рано тающего снежника. Общая мощность почвы здесь не превышает 5-6 см, а мощность поверхностного органогенного горизонта, в котором сосредоточена основная масса корневищ, не превышает 1-1,5 см. При этом в сообществе ФВ запасы подземной биомассы практически равны запасам в луговом сообществе ДКР не смотря на значительные различия в мощности почвенного профиля. Это связано с тем, что значительное участие в надземной биомассе в сообществе ФВ занимают лишайники, не обладающие подземными органами. В сообществе ДКР преобладают травянистые растения с развитой корневой системой. Таким образом, различия в запасах подземной биомассы обусловлены различием во флористическом составе фитоценозов, а при схожем флористическом составе различия определяются мощностью почвенного профиля.

Для сообществ равнинной тундры в целом характерны более высокие запасы подземной биомассы, чем в горно-тундровых сообществах. Максимальный запас характерен для относительно однородного по флористическому составу сообщества ЕР.

Однофакторный дисперсионный анализ ($P < 0,01$; $F = 4,12$) показал, что экспериментальные площадки, заложенные в пределах одного сообщества могут значимо различаться по запасам подземной биомассы (рис. 9).

В целом наблюдаемые максимумы и минимумы запасов подземной биомассы согласуются с максимальными и минимальными мощностями почвенного профиля в сообществах. Особенно это проявляется для сообществ горной тундры, что связано с разнообразием сочетания элементов мезорельефа в горных условиях. Под сообществами равнинной тундры формируются более однородные по мощности профиля почвы, поэтому варьирование запасов подземной биомассы в пределах одного сообщества менее выражено.

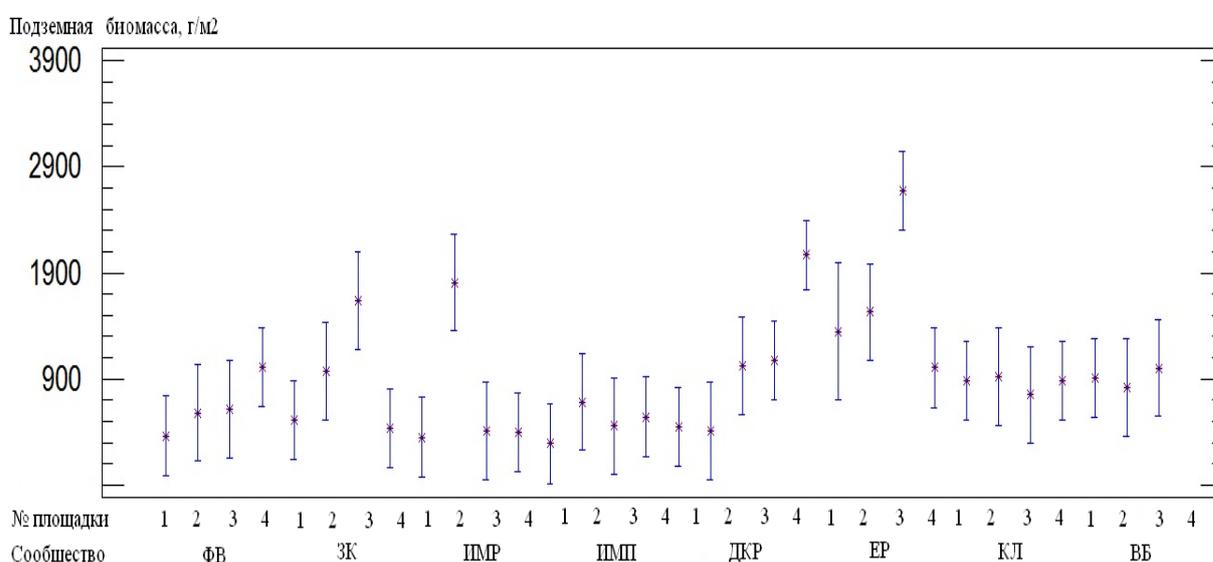


Рис. 9. Запасы подземной биомассы на экспериментальных площадках (среднее и ошибка среднего).

Основу подземной биомассы тундровых сообществ составляют корневища (рис. 10). На них приходится от 50 до 90% всей подземной биомассы. Суровые климатические условия и короткий вегетационный период приводят к доминированию в тундре многолетних растений с развитой системой подземных побегов. В горно-тундровых сообществах доля корневищ в подземной биомассе постепенно сокращается от сообщества ЗК к ДКР. Это связано с изменением ботанического состава растительности: доля кустарничков, обладающих хорошо развитой системой корневищ,

постепенно снижается, а доля злаков и осок с мощной мочковатой корневой системой, а также разнотравья, увеличивается. В сообществе ФВ корни составляют значительную часть подземной биомассы – до 40%. По этому показателю это сообщество сравнимо с сообществом ДКР. Высокая доля корней в подземной биомассе объясняется относительно развитым почвенным профилем сухоторфяно-подбура иллювиально-гумусового, сформированного под сообществом ФВ. Несмотря на то, что данное сообщество представлено кустарничками, их корневища сосредоточены в основном в поверхностном органогенном горизонте. В нижележащем минеральном горизонте сосредоточены большие запасы корней.

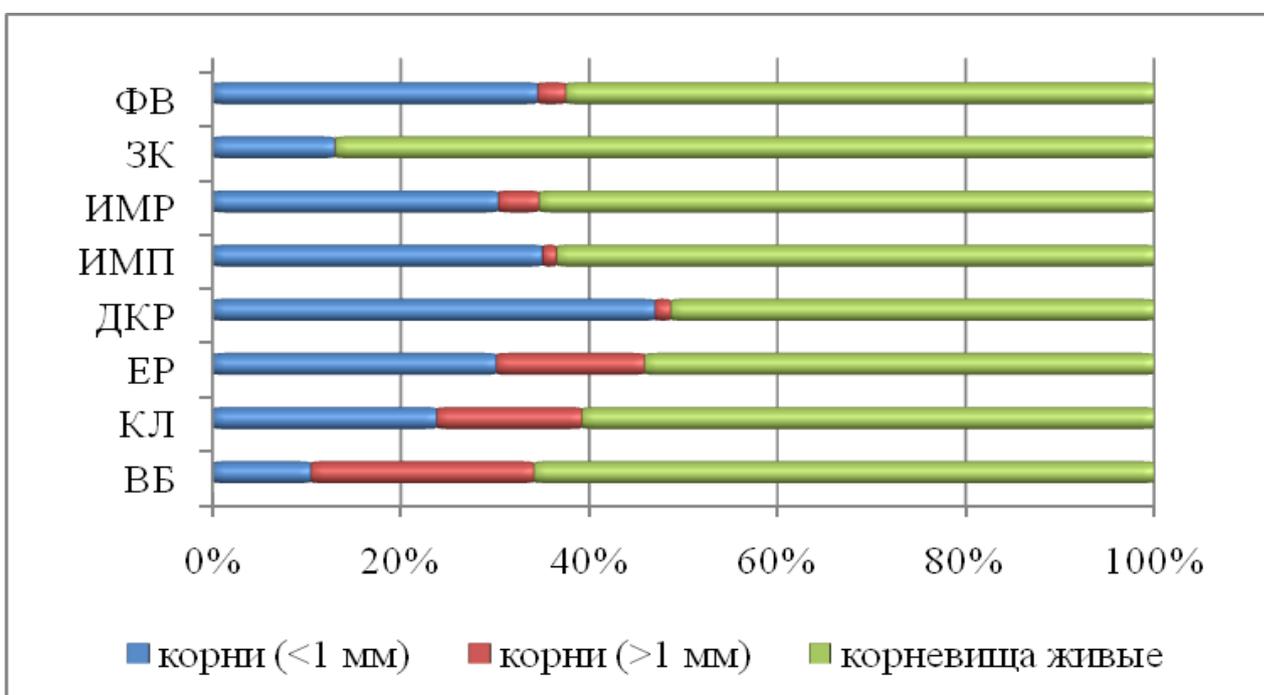


Рис. 10. Структура подземной биомассы тундровых сообществ.

В подземной биомассе горно-тундровых сообществ корни представлены в основном фракцией тонких корней (с диаметром менее 1 мм). Эти корни считаются наиболее метаболически активными, участвующими в процессах поглощения воды и элементов минерального питания. В условиях низкой обеспеченности тундровых почв доступными формами элементов

минерального питания развитие большой массы тонких корней экологически целесообразно.

Во всех сообществах равнинной тундры доля корневищ в подземной биомассе составляет от 55 до 65%. Отсутствие заметных различий в структуре подземной биомассы связано с относительной однородностью структуры надземной биомассы и преобладанием в ее составе с одной стороны лишайников и мхов, лишенных подземных органов, с другой – кустарничков с развитой системой подземных побегов.

Общая масса корней в сообществах равнинной тундры больше, чем в горно-тундровых сообществах. Обращает на себя внимание значительно большая доля корней крупной фракции (диаметром более 1 мм). Вероятно, это связано с развитием многолетних корней кустарничков. В сообществе ВБ низкое участие тонких корней в общей структуре подземной биомассы объясняется тем, что в сильнокислой среде при низких температурах поглощение воды и элементов минерального питания корнями замедленно. У растений верхового болота наблюдается так называемая физиологическая засуха, приводящая к развитию ксероморфизма у растений.

Во всех изученных сообществах горной тундры максимальные запасы корневищ приурочены к поверхностным органогенным горизонтам почв (табл. 7). Запасы корневой биомассы, напротив сосредоточены в подповерхностных минеральных горизонтах. За счет преобладания в структуре подземной биомассы корневищ, наибольшие общие запасы биомассы также приурочены к поверхностным горизонтам.

Сообщества ЕР и КЛ равнинной тундры сформированы на почвах с единственным выраженным почвенным генетическим горизонтом. Запасы биомассы корневищ превышают запасы корней в 2-3 раза. Под сообществом ВБ сформирована торфяная олиготрофная остаточно-эутрофная почва, имеющая в своем составе два генетических горизонта – ТО и ТЕ. Однако, подземная биомасса растений сосредоточена только в горизонте ТО.

Горизонт ТЕ расположен на глубине 25-30 см и постоянно переувлажнен. Анаэробные условия не способствуют развитию подземных органов растений в этом почвенном горизонте.

Показательным является соотношение запасов надземной и подземной биомассы в каждом из исследованных сообществ (см. табл. 6). В горной тундре это соотношение закономерно снижается при продвижении от

Таблица 7

**Распределение запасов подземной биомассы
по почвенным горизонтам, г/м²
(среднее ± ошибка среднего)**

Экосистема	Горизонт	Общие	Корни	Корневища
Горная тундра				
ФВ	ТJ	344±54	39±11	305±46
	ВН	233±71	178±74	45±15
ЗК	АН	554±96	64±26	490±140
ИМР	АН	271±81	35±10	236±71
	C _{hi}	117±41	83±30	34±11
ИМП	АН	353±122	65±19	288±163
	C _{hi}	187±54	140±47	47±16
ДКР	АН	445±79	167±84	278±75
	C _{hi}	170±42	138±43	32±8
Равнинная тундра				
ЕР	ТJ	1498±149	687±65	811±160
КЛ	Н	719±80	282±70	437±34
ВБ	ТО	856±29	292±13	564±28

сообществ элювиальных к сообществам аккумулятивных позиций ландшафта. Так, в сообществе ФВ соотношение надземной и подземной биомассы равно 1,2, что связано с преобладанием в составе надземной биомассы многолетних кустарничков. Для травяного сообщества ДКР соотношение запасов надземной и подземной биомассы составляет 0,3, что

свидетельствует о сосредоточении в подземной части сообщества до 75% всей биомассы.

Для сообществ равнинной тундры соотношение надземной и подземной биомассы составляет 0,8 для ерничкового и 0,9 для кустарничково-лишаникового сообщества и верхового болота. Такое соотношение надземной и подземной биомассы в сообществах равнинной тундры связано с преобладанием в надземной биомассе кустарничков (ЕР и КЛ), а также с доминированием в сообществе верхового болота (ВБ) сфагнового мха, лишённого корневой системы.

При сравнении полученных данных (см. табл. 6) с ранее опубликованными результатами (см. табл. 1) можно сделать вывод, что по запасам общей биомассы исследованные сообщества в целом соответствуют ранее изученным аналогичным сообществам Фенноскандии (Абиско, Стордален, северная Норвегия, Хибинь). При этом запасы биомассы в исследованных сообществах значительно отличаются от литературных данных, приведенных для других регионов (Российские тундры, Аляска). Такое распределение может быть связано с близостью климатических условий, в которых функционируют тундровые экосистемы Абиско, северной Норвегии и Хибинь.

Мортмасса

Формирование запасов мортмассы в разных экосистемах определяется комплексным сочетанием ряда факторов (запас биомассы, количество и биохимический состав опада, гидротермические условия и т.д.). Однофакторный дисперсионный анализ ($P < 0,01$; $F = 10,54$) показал, что экспериментальные площадки, заложенные в пределах одного сообщества могут значимо различаться по запасам надземной мортмассы (рис. 11).

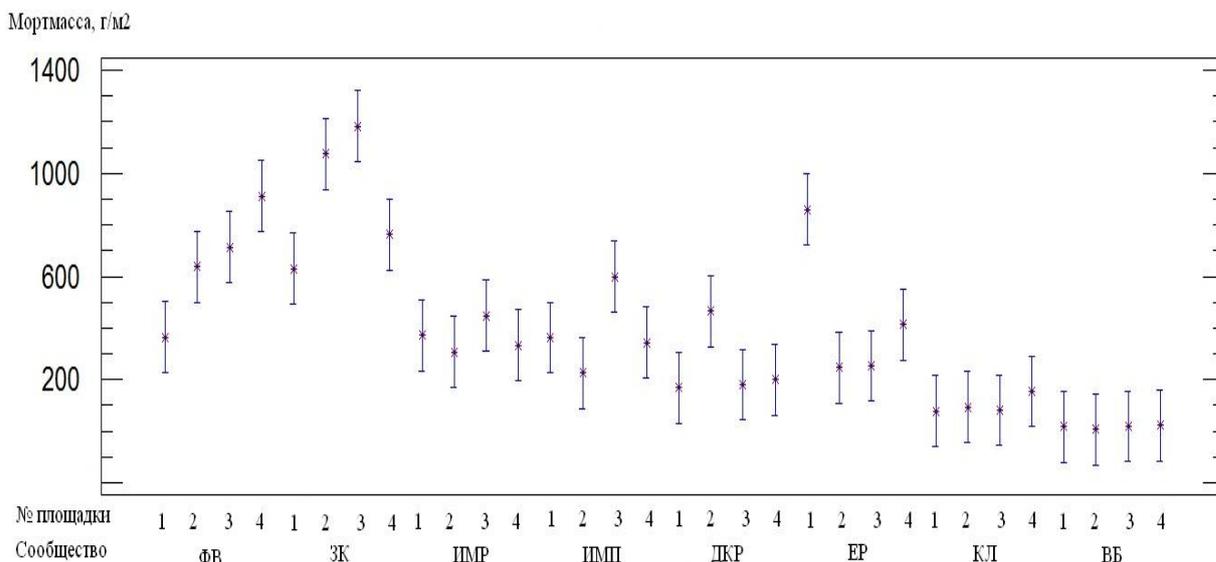


Рис. 11. Запасы надземной мортмассы на экспериментальных площадках (среднее и ошибка среднего).

Так, наиболее однородное пространственное распределение запасов надземной мортмассы наблюдается в горной тундре в травяно-кустарничковом сообществе ИМР, а в равнинной тундре – в кустарничково-лишайниковом сообществе и сообществе верхового болота. Большее варьирование запасов надземной мортмассы наблюдается в сообществах горной тундры, где самые низкие показатели характерны для площадок, расположенных на более крутых склонах. Очевидно, что особенности мезо- и микрорельефа в пределах одного сообщества влияют на неравномерное перераспределение опада. В целом, по усредненным показателям запасов надземной мортмассы, исследованные сообщества можно разделить на 2 группы: в первую входят кустарничковые сообщества горной тундры (ФВ, ЗК) с максимальными запасами надземной мортмассы, во вторую – остальные сообщества горной и равнинной тундры, запасы надземной мортмассы в которых в целом значительно не различаются.

Запасы надземной мортмассы в сообществах ФВ, ДКР и ВБ равны запасам надземной биомассы. Сообщество ФВ представлено в основном лишайниками и вечнозелеными кустарничками с малым количеством

ежегодного опада, что позволяет предполагать низкую скорость разложения мортмассы в данном сообществе и ее накопление в течении нескольких лет в законсервированном виде. Луговое сообщество ДКР сложено травянистыми растениями с ежегодно отмираемой надземной биомассой. Поскольку запасы надземной мортмассы и биомассы в этом сообществе практически равны, можно сделать предположение о достаточно высокой скорости разложения растительных остатков. Примерно равное соотношение надземной мортмассы и биомассы в сообществе верхового болота может свидетельствовать о сбалансированности ежегодного прироста и отмирания сфагнового мха. Причиной этого может являться создание анаэробных условий на определенной глубине моховой толщи и отмирание ее нижележащих частей при формировании ежегодного прироста.

Запасы надземной мортмассы в сообществах ЗК, ИМР и ИМП выше, чем запасы их надземной биомассы. В составе этих сообществ заметную роль играют листопадные кустарнички, а также травянистые растения, формирующие ежегодный опад. Накопление надземной мортмассы в этих сообществах, очевидно, связано с низкой скорости ее трансформации.

Запасы надземной мортмассы в сообществах ЕР и КЛ намного меньше их надземной биомассы. Для сообщества КЛ это связано с флористическим составом надземной биомассы, представленной лишайниками и вечнозелеными кустарничками с малым количеством ежегодного опада, а также с низким общим проективным покрытием. Расположение сообществ ЕР и КЛ на выположенных, хорошо продуваемых и малооснеженных зимой участках, очевидно, способствует сносу большей части надземной мортмассы ветром.

Различия в скорости разложения надземной мортмассы могут быть связаны с несколькими причинами. Во-первых, мортмасса в кустарничковых сообществах представлена преимущественно опадом, содержащим большое количество трудноразлагаемых соединений, прежде всего, лигнина. Опад

травянистых растений в значительно меньшей степени лигнифицирован и разлагается быстрее. Так, согласно неопубликованным данным Т.Г. Елумеевой с соавт. период полуразложения опада листьев большинства злаков (*Anthoxanthum odoratum*, *Bromus variegatus*, *Phleum alpinum*, *Deschampsia flexuosa*) и лугового разнотравья (*Alchemilla vulgaris*, *Campanula collina*, *Geranium gymnocaulon*), произрастающих в альпийских сообществах северо-западного Кавказа (Тебердинский заповедник), составляет от 1,03 до 1,34 лет. Исключение составляют листья овсяницы овечьей *Festuca ovina*, период полуразложения которых составляет 2,53 года. При этом период полуразложения опада листьев кустарничка *Vaccinium vitis-idaea* составляет 4,43 года, а его стеблей – 5,07 года. Согласно обзору (Freschet et al., 2013), скорость разложения опада листьев в альпийских сообществах северо-западного Кавказа и в окрестностях биостанции Абиско практически не различаются. Схожая тенденция более быстрого разложения опада травянистых растений по сравнению с опадом кустарничков и лишайников установлена и для других регионов. Так, опад листьев овсяницы и луговика за первый год разложения в условиях лишайниковой тундры Хибин потерял около 67% массы, а опад листьев вороники – только 31% (Переверзев, Логвинова, 1993; Переверзев, 2006). В условиях мохово-кустарничковой тундры опад листьев черники за первый год потерял 39% от первоначальной массы (Ушакова, 1999). Уменьшение массы опада лишайников в зависимости от вида составляла за первый год 16,7-23,7% (Паринкина и др., 1998). В лесотундре Зауралья (стационар «Харп») разложение опада листьев и стеблей доминантных видов в лишайниковом сообществе составило 4-7% в первый год и 12-20% после трех лет экспозиции. В условиях ерниково-мохового сообщества деструкция листового опада происходила более интенсивно – около 15% за первый год и до 34% после 3 лет экспозиции (Андреяшкина, Пешкова, 2003).

Вторая группа причин, определяющих скорость разложения мортмассы, очевидно, связана с различием температурного режима почвы в разных сообществах. Так, сообщество ДКР, характеризующееся относительно быстрым разложением мортмассы, располагается на выположенных участках мезорельефа и лучше прогревается, чем почвы кустарничковых сообществ горной и равнинной тундры. Согласно нашим данным, в первой половине июля почвы кустарничковых сообществ (ФВ, ЗК) на глубине 5 см имеют температуру 4-8 °С, во второй половине месяца температура почвы увеличивается до 8-14 °С (рис. 5). В то же время почва под луговым сообществом (ДКР) имела температуру 8-12 °С в начале июля, а к концу месяца прогревалась до 10-16 °С. Таким образом, более высокая температура почвы в травяном сообществе нивелирует менее продолжительный вегетационный (бесснежный) период, достигающий для этого фитоценоза с начала июля по конец сентября. Сход снега в кустарничковых сообществах наблюдается как правило в середине мая, а бесснежный период длится до конца сентября. В совокупности факторы меньшего прогрева почвы и более трудноразлагаемого лигнифицированного опада в кустарничковых сообществах нивелируют фактор большей продолжительности бесснежного периода при определении низкой интенсивности разложения опада.

Запасы подземной мортмассы в тундровых фитоценозах в 2-16 раз ниже, чем надземной. Исключение составляет лишь равнинные сообщества ЕР и КЛ, где запасы подземной мортмассы превышают запасы надземной в 3 и 10 раз соответственно. Такое распределение запасов надземной и подземной мортмассы в сообществах ЕР и КЛ может быть связано с потерей части надземной мортмассы за счет ее сдувания, т.к. фитоценозы располагаются на хорошо продуваемых равнинных участках.

3.2. Содержание и запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах

3.2.1. Содержание углерода, азота и фосфора в фитомассе

Фитомасса, включающая в себя как живые, так и отмершие части растений, как правило является вторым по величине (после органического вещества почвы) пулом углерода, азота и фосфора в экосистеме. Однако именно этот пул является одним из наиболее активных, поэтому в данной работе он будет рассмотрен в первую очередь.

Надземная биомасса

Данные о средневзвешенном содержании С, N и P в надземной биомассе растений тундровых экосистем представлены в таблице 8.

Таблица 8

Средневзвешенное содержание углерода, азота и фосфора в надземной биомассе тундровых экосистем, %

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	С	N	P
Горная тундра			
ФВ	46,4±0,9	0,75±0,09	0,10±0,01
ЗК	43,9±0,9	0,71±0,08	0,12±0,01
ИМР	40,4±1,4	0,92±0,11	0,13±0,02
ИМП	43,3±1,7	1,34±0,14	0,17±0,01
ДКР	41,5±2,2	1,64±0,10	0,17±0,01
Равнинная тундра			
ЕР	42,4±1,1	0,75±0,08	0,08±0,01
КЛ	44,1±2,4	0,79±0,12	0,10±0,01
ВБ	44,4±1,9	0,74±0,25	0,12±0,02

Средневзвешенное содержание углерода в надземной биомассе тундровых экосистем практически не различается и составляет 40-46%.

Несколько меньшие значения характерны для травяной ДКР и травяно-кустарничковой (ИМР) экосистем, что связано с преобладанием в их составе травянистых растений, содержание С в которых меньше, чем в кустарничках (табл. 9).

Средневзвешенное содержание азота и фосфора в надземной биомассе горно-тундровых экосистем возрастает от сообществ, занимающих элювиальные элементы ландшафта (0,71-0,75% N и 0,10-0,12% P) к сообществам аккумулятивных позиций (1,34-1,64% N и 0,17% P), что, связано как с большим содержанием азота и фосфора в травянистых растениях, так и с увеличением доступности минеральных форм N и P в почвах. Концентрация N в надземной биомассе кустарничковых экосистем равнинной тундры составляет 0,75-0,79% и практически не отличается от содержания азота в биомассе кустарничковых биогеоценозов горной тундры. Такая же закономерность характерна и для фосфора (0,08-0,10% в равнинной тундре, 0,10-0,12% в горной), что объясняется схожим флористическим составом этих сообществ с преобладанием кустарничков, мхов и лишайников. В то же время сообщество ВБ, в котором преобладает сфагновый мох, практически не отличается от кустарничковых сообществ по содержанию N и P в надземной биомассе.

Содержание углерода в надземной биомассе разных видов растений горной тундры колеблется в пределах 35-54% (табл. 9). При этом, биомасса лишайников состоит из углерода на 43-45%, мхов – 41-47%, кустарничков – 43-54%, злаков – 43-45%, осок – около 45%, разнотравья – 35-45%. Для сообществ равнинной тундры содержание С в надземной биомассе разных флористических групп несколько иное. Так, максимальная концентрация С характерна для кустарничков (44-51%), во мхах содержится 41-45% С, в лишайниках 35-45%, в травянистых растениях от 39 до 45%. Из приведенных данных видно, что чем менее однороден флористический состав группы, тем более изменчиво содержание углерода в надземной биомассе.

**Содержание углерода, азота и фосфора
в наземной биомассе растений тундровых экосистем, %**
(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Вид / группа	С	N	P
ФВ	Лишайники	44,8±0,2	0,95±0,15	0,10±0,02
	Мхи	46,6±0,3	0,88±0,04	0,13±0,01
	<i>Arctous alpina</i>	49,6±0,2	0,73±0,01	0,08±0,01
	<i>Betula nana</i>	51,9±0,3	0,65±0,06	0,09±0,02
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	43,2±0,3	1,06±0,01	0,13±0,02
	<i>Cassiope tetragona</i>	53,3±0,2	0,83±0,01	0,10±0,01
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	54,1±0,2	0,66±0,05	0,08±0,01
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	50,5±0,2	0,76±0,09	0,12±0,02
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	50,3±0,1	0,77±0,01	0,08±0,01
ЗК	Лишайники	44,9±0,4	1,23±0,23	0,15±0,01
	Мхи	45,6±0,3	1,07±0,07	0,14±0,01
	<i>Betula nana</i>	52,3±1,1	0,76±0,01	0,08±0,01
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	42,8±0,3	0,96±0,03	0,12±0,02
	<i>Carex bigelowii</i>	44,5±0,5	1,08±0,09	0,25±0,02
	<i>Deschampsia flexuosa</i>	43,7±0,4	0,84±0,02	-
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	52,9±0,5	0,74±0,02	0,09±0,01
	<i>Festuca ovina</i>	44,5±0,4	1,16±0,05	0,28±0,03
	<i>Omalotheca supina</i>	46,0±0,3	1,63±0,08	0,33±0,03
	<i>Hieracium alpinum</i>	43,7±0,3	1,66±0,12	-
	<i>Juncus trifidus</i>	47,2±0,5	0,88±0,08	0,09±0,01
	<i>Phyllodoce coerulea</i>	51,1±0,2	0,76±0,03	0,09±0,01
	<i>Vaccinium myrtilis</i>	50,4±0,5	0,88±0,05	0,25±0,10
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	48,1±1,1	1,59±0,24	0,09±0,01
<i>Vaccinium vitis-idea</i>	50,0±0,6	0,84±0,07	0,08±0,01	
ИМР	Лишайники	44,2±1,8	1,54±0,41	0,14±0,02
	Мхи	43,7±0,4	1,39±0,24	0,14±0,01
	<i>Agrostis borealis</i>	43,4±0,9	1,50±0,21	0,12±0,01
	<i>Antenaria dioica</i>	43,1±0,9	1,75±0,22	0,32±0,02
	<i>Anthoxantum alpinum</i>	43,9±1,2	1,77±0,18	0,30±0,03
	<i>Bartschia alpina</i>	45,3±0,4	2,17±0,33	0,37±0,04
	<i>Carex bigelowii</i>	44,7±0,9	1,54±0,31	0,35±0,02
	<i>Equisetum arvense</i>	38,8±0,9	1,88±0,18	0,17±0,01
	<i>Cassiope hypnoides</i>	50,9±1,2	1,28±0,21	0,11±0,01
	<i>Omalotheca supina</i>	44,9±0,5	1,68±0,14	0,29±0,04
	<i>Oxyria digyna</i>	39,6±0,6	2,03±0,31	0,19±0,01

Табл. 9. Продолжение

Экосистема	Вид / группа	С	N	P
ИМР	<i>Phleum alpinum</i>	44,0±0,9	1,21±0,15	0,07±0,01
	<i>Phyllodoce coerulea</i>	49,8±0,7	0,97±0,10	0,11±0,01
	<i>Salix herbacea</i>	48,7±0,2	1,53±0,21	0,13±0,01
	<i>Salix polaris</i>	43,5±1,1	1,58±0,28	0,10±0,01
	<i>Selaginella selaginoides</i>	46,7±0,9	3,31±0,40	0,33±0,03
	<i>Sibbaldia procumbens</i>	46,4±0,2	1,42±0,01	0,16±0,01
	Taraxacum sp.	42,5±0,7	2,00±0,20	0,22±0,02
	<i>Viola biflora</i>	41,5±0,8	2,64±0,41	0,26±0,02
ИМП	Лишайники	43,9±0,1	0,86±0,05	0,10±0,01
	Мхи	43,9±0,5	1,58±0,29	0,15±0,02
	<i>Agrostis borealis</i>	40,3±0,5	1,07±0,09	0,19±0,02
	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	45,6±1,6	1,92±0,13	0,20±0,04
	<i>Polygonum viviparum</i>	45,3±0,2	2,88±0,11	0,37±0,02
	<i>Carex bigelowii</i>	45,2±0,4	2,35±0,01	0,22±0,01
	<i>Epilobium anagallidifolium</i>	43,8±0,7	1,76±0,21	0,28±0,01
	<i>Equisetum arvense</i>	39,2±1,2	2,35±0,41	0,20±0,01
	<i>Omalotheca supina</i>	49,9±0,6	0,96±0,05	0,19±0,01
	<i>Nardus stricta</i>	43,8±0,7	1,47±0,02	0,16±0,01
	<i>Oxyria digyna</i>	40,3±0,8	3,06±0,94	-
	<i>Phleum alpinum</i>	43,9±0,4	1,28±0,42	0,24±0,02
	<i>Poa alpina</i>	43,8±1,0	1,20±0,51	0,18±0,01
	<i>Potentilla crantzii</i>	45,2±1,2	1,81±0,21	0,18±0,02
	<i>Rumex acetosa</i>	44,2±0,8	1,78±0,33	-
	<i>Salix herbaceae</i>	48,8±1,1	0,88±0,07	0,12±0,01
	<i>Salix polaris</i>	46,6±2,1	1,58±0,29	0,20±0,03
	<i>Sibbaldia procumbens</i>	46,6±0,6	1,44±0,17	0,17±0,01
Taraxacum sp.	44,4±2,0	2,16±0,11	0,24±0,06	
<i>Viola biflora</i>	41,3±0,9	2,75±0,13	0,21±0,03	
ДКР	Лишайники	43,0±0,1	3,26±0,03	0,17±0,01
	Мхи	41,0±1,7	1,71±0,18	0,16±0,01
	<i>Agrostis borealis</i>	42,4±0,4	1,24±0,02	0,11±0,01
	<i>Alchemilla</i> sp.	40,3±2,5	1,54±0,09	0,17±0,01
	<i>Anthoxanthum alpinum</i>	43,3±0,8	2,03±0,30	0,20±0,03
	<i>Astragalus alpinus</i>	43,9±0,3	2,95±0,46	0,33±0,02
	<i>Polygonum viviparum</i>	44,9±0,5	2,48±0,25	0,33±0,05
	<i>Carex bigelowii</i>	45,8±1,0	2,19±0,35	0,19±0,01
	<i>Equisetum arvense</i>	35,4±0,7	1,75±0,06	0,15±0,02
	<i>Festuca ovina</i>	44,6±0,2	2,55±0,41	0,20±0,02
	<i>Hieracium alpinum</i>	42,6±0,6	2,13±0,33	0,29±0,03
	<i>Phleum alpinum</i>	43,6±0,6	0,91±0,14	0,19±0,01

Табл. 9. Продолжение

Экосистема	Вид / группа	С	N	P
ДКР	<i>Poa alpina</i>	42,1±0,3	0,92±0,03	0,14±0,01
	<i>Ranunculus acris</i>	40,6±0,2	1,26±0,01	0,21±0,02
	<i>Ranunculus auricomus</i>	42,5±1,6	2,34±0,32	0,22±0,01
	<i>Rumex acetosa</i>	44,1±0,5	3,26±0,41	0,28±0,02
	<i>Salix herbaceae</i>	48,3±1,0	1,18±0,42	0,26±0,03
	<i>Salix polaris</i>	48,3±0,8	1,17±0,31	0,27±0,04
	<i>Selaginella selaginoides</i>	45,3±1,6	2,54±0,20	0,26±0,04
	<i>Taraxacum</i> sp.	41,3±0,1	2,09±0,17	0,25±0,03
	<i>Trollius europaеus</i>	41,2±0,4	1,80±0,17	0,19±0,02
	<i>Viola biflora</i>	40,4±0,7	2,53±0,37	0,19±0,03
ЕР	Лишайники	44,6±1,2	1,45±0,10	0,15±0,02
	Мхи	41,0±1,3	1,91±0,21	0,11±0,03
	<i>Betula nana</i>	50,9±0,3	0,67±0,14	0,24±0,04
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	44,3±0,6	0,91±0,05	0,09±0,01
	<i>Equisetum arvense</i>	39,3±0,1	2,38±0,07	0,06±0,01
	<i>Vaccinium myrtillus</i>	44,1±1,3	0,81±0,15	0,10±0,02
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	49,4±0,4	0,72±0,15	0,11±0,02
КЛ	Лишайники	35,4±0,9	0,83±0,05	0,12±0,03
	Мхи	45,3±1,2	1,02±0,21	0,13±0,02
	<i>Andromeda polifolia</i>	50,2±0,5	1,35±0,22	0,13±0,02
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	40,4±0,2	0,95±0,25	0,09±0,01
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	49,6±1,3	0,60±0,15	0,11±0,02
ВБ	Мхи	44,8±1,2	0,74±0,11	0,14±0,01
	<i>Calamagrostis lapponica</i>	39,8±0,4	0,74±0,05	0,07±0,01
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	51,2±0,5	0,64±0,04	0,07±0,01
	<i>Pinguicula villosa</i>	43,3±0,2	1,73±0,07	0,11±0,03
	<i>Rubus chamaemorus</i>	45,9±0,2	1,15±0,21	0,09±0,02
	<i>Oxycoccus microcarpus</i>	45,1±0,4	1,14±0,05	0,09±0,01

Минимальное содержание С в надземной биомассе характерно для хвоща *Equisetum arvense* – 35-39%. Этот вид характерен для травяно-кустарничковых экосистем ИМР и ИМП, а также единично встречается в травяной (ДКР) и кустарничковой (ЕР) экосистемах. Низкое содержание С в хвоще может быть связано не только с биологическими особенностями данной группы (накоплением кремния), но и с угнетением фотосинтеза за счет затемнения. Максимальное содержание С в надземной биомассе

характерно для кустарничков, что связано с тем, что производился анализ всей биомассы, включая стебли, содержащие большое количество лигнина.

Содержание N в надземной биомассе разных видов растений горной тундры варьирует в пределах 0,8-3,3%. По содержанию азота основные флористические группы можно расположить в следующем порядке: разнотравье > лишайники > осоки > злаки > мхи > кустарнички. Для равнинных сообществ это распределение несколько иное: травы > кустарнички > мхи = лишайники. Содержание фосфора в разных видах растений варьирует довольно существенно (от 0,08 до 0,35% в горных и от 0,06 до 0,24% в равнинных сообществах). Значительное варьирование наблюдается в том числе и внутри флористических групп. Несмотря на это все таки возможно выделить группу травянистых растений (злаки, осоки, разнотравье), которые имеют относительно высокое содержание P (0,14-0,35%) по сравнению с мхами (0,13-0,16%), лишайниками (0,10-0,17%) и кустарничками (0,08-0,25%).

Одни и те же виды растений, произрастающие в разных экосистемах могут различаться по содержанию элементов, прежде всего, азота и фосфора. Так, *Festuca ovina* и *Carex bigelowii*, произрастающие в экосистеме ДКР содержат в 2 раза больше азота, чем растения этих же видов в сообществе ЗК (см. табл. 9). При этом, содержание фосфора в растениях, произрастающих на пустоши (ЗК) выше, чем в растениях луга (ДКР). Подобное распределение может быть связано с разной доступностью элементов питания для растений. Так, почва луга содержит больше $N-NH_4^+$ в сравнении с почвой пустоши. Однако большее содержание P в надземной биомассе растений пустоши может быть связано с более интенсивным запасанием этого элемента в растениях на почвах с меньшей доступностью фосфора (см. раздел 3.2.3).

Для одних и тех же видов растений, произрастающих в кустарничково-травяных (ИМР, ИМП) и травяной (ДКР) экосистемах (*Salix herbaceae*, *Salix polaris*, *Equisetum arvense*, *Phleum alpinum*, *Carex bigelowii* и *Viola biflora*),

практически не наблюдается различий в содержании азота и фосфора в надземной биомассе (см. табл. 9). Это связано с однотипностью условий функционирования данных биогеоценозов, занимающих транзитно-аккумулятивные и аккумулятивные элементы ландшафта, хорошо обеспеченные влагой и доступными элементами питания.

При сравнении состава растений горной и равнинной тундры (*Calamagrostis lapponica*, *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idea* и *V. myrtillus*), установлено, что растения равнинных экосистем содержат сравнимое количество азота и сравнимое, либо несколько большее, количество фосфора (см. табл. 9). Исключение составляют растения, произрастающие на верховом болоте (ВБ), в которых содержание Р как правило ниже, что согласуется с более низким содержанием фосфора в почве этого сообщества (см. разделы 3.2.2 и 3.2.3).

Годичный прирост

Содержание углерода в годичном приросте кустарничков тундровых экосистем несколько выше или сравнимо с его содержанием в надземной биомассе (табл. 10). При этом, содержание азота в годичном приросте как правило в 2-3 раза выше, а фосфора – в 3-4 раза выше, чем в общей надземной биомассе.

Высокое относительное содержание углерода в годичном приросте, при повышении доли азота и фосфора, свидетельствует о интенсивном протекании процесса фотосинтеза в молодых органах по сравнению с общей надземной биомассой. По данным Körner (1989) величина физиологической активности (например, фотосинтеза) тесно связана с концентрацией белков, а, следовательно, и азота в тканях растения. Повышение содержания азота и фосфора в годичном приросте связано с их транслокацией из старых и отмирающих органов растений в растущие. Таким образом, эти элементы в значительной мере участвуют во внутреннем цикле растений в процессе

которого в тканях сохраняются элементы первого минимума. Для разных флористических групп концентрации азота в годичном приросте различаются: для вечнозеленых кустарничков – 1,5%, для листопадных кустарничков и трав – около 2,5%. Меньшее содержание азота в тканях может свидетельствовать о низкой скорости фотосинтеза и возможном угнетении растений.

Таблица 10

**Содержание углерода, азота и фосфора в годичном приросте
кустарничков тундровых экосистем, %**
(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Вид	С	N	P
ФВ	<i>Arctous alpina</i>	49,3±0,4	1,45±0,13	0,21±0,05
	<i>Betula nana</i>	51,5±0,6	2,39±0,21	0,36±0,07
	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	53,1±0,7	1,28±0,17	0,23±0,09
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	50,0±0,5	1,39±0,25	0,27±0,08
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	50,7±0,5	1,91±0,12	0,33±0,10
ЗК	<i>Betula nana</i>	52,1±0,9	2,27±0,34	0,35±0,09
	<i>Vaccinium myrtilis</i>	49,6±0,8	1,52±0,14	0,22±0,08
	<i>Vaccinium uliginosum</i>	48,1±0,9	1,59±0,20	0,22±0,07
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	51,1±0,7	1,36±0,14	0,27±0,08
ИМР	<i>Salix herbacea</i>	48,5±0,7	2,48±0,21	0,23±0,06
	<i>Salix polaris</i>	48,1±0,9	2,34±0,24	0,26±0,07
ИМП	<i>Salix herbacea</i>	49,5±0,8	2,48±0,19	0,30±0,05
	<i>Salix polaris</i>	47,5±0,9	2,46±0,18	0,28±0,05
ДКР	<i>Salix herbacea</i>	48,2±1,0	1,73±0,14	0,32±0,06
	<i>Salix polaris</i>	48,8±0,8	1,93±0,15	0,33±0,07
ЕР	<i>Betula nana</i>	51,1±0,7	2,02±0,11	0,25±0,06
	<i>Vaccinium myrtilis</i>	45,2±0,9	1,10±0,10	0,15±0,03
	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	50,0±0,8	0,98±0,10	0,16±0,03
КЛ	<i>Vaccinium vitis-idea</i>	50,4±0,6	1,04±0,11	0,15±0,02
ВБ	<i>Empetrum hermaphroditum</i>	46,7±0,8	1,18±0,17	0,16±0,02
	<i>Oxycoccus microcarpus</i>	51,1±0,7	1,41±0,18	0,14±0,02

Содержание азота в годичном приросте кустарничков экосистем Абиско в целом соответствует приведенным в литературе уровням

нормального функционирования растений. В то же время, для *Salix herbacea* и *S. polaris*, произрастающих в луговой экосистеме ДКР, характерны относительно низкие концентрации азота в годовом приросте (1,7-1,9%). Это, очевидно, связано с угнетением фотосинтеза данных растений, произрастающих под высокотравным пологом. Это предположение подтверждается тем, что в низкотравных экосистемах вблизи снежников, где данные виды ивы занимают доминирующее положение, концентрации азота в годовом приросте значительно выше и составляют около 2,5%, что свидетельствует о нормальной активности фотосинтеза у этих растений. Низкое содержание азота в приросте *Vaccinium myrtillus* и *V. vitis-idea*, произрастающих в экосистеме ЕР, также может быть объяснено снижением интенсивности их фотосинтеза при затемнении более высокими растениями *Betula nana*, проективное покрытие которых в данном сообществе составляет до 50%. Для верхового болота низкое содержание азота характерно для *Empetrum hermaphroditum*, не являющегося типичным растением верховых болот и встречающимся в сообществе ВБ относительно редко в качестве заносного вида. Низкое содержание азота в данном случае может быть объяснено влиянием физиологической засухи на интенсивность фотосинтеза. Кислая среда почвы и низкая температура способствуют ограничению потребления воды многими видами болотных растений и развитию у них склероморфных признаков (узкие листья, толстая кутикула, снижение количества устьиц и т.д.), способствующих сохранению воды в тканях. Кустарничек *E. hermaphroditum* более характерен для экосистем пустошей, где этот вид может являться доминантным, поэтому приспособления для преодоления последствий физиологической засухи у этого вида развиты слабо. Для более типичного болотного растения *Oxycoccus microcarpus* содержание азота в годовом приросте соответствует нормальным для вечнозеленых кустарничков значениям.

Годичный прирост кустарничков горной тундры содержит больше азота и фосфора, чем у растений равнинной тундры. Ранее для тундровых растений Скандинавских гор и Альп была установлена закономерность повышения концентрации азота в листьях с увеличением высоты произрастания (Woodward, 1986; Körner, 1989, 2003). Одной из возможных причин этого является повышение активности фотосинтеза при увеличении инсоляции с высотой. Для исследованных экосистем также установлено увеличение концентрации фосфора в годичном приросте с увеличением высоты произрастания растений (см. табл. 10). Так, среднее содержание P в годичном приросте растений горной тундры составляет около 0,25%, а в экосистемах равнинной тундры – 0,15%. Такое изменение также может быть объяснено более интенсивным процессом фотосинтеза у растений горной тундры. В более фотосинтетически активных листьях интенсивнее происходит синтез белков (увеличение концентрации азота), а, следовательно, и выше концентрация нуклеиновых кислот, составной частью которых является фосфор. Процесс фотосинтеза в листьях также приводит к синтезу АТФ, что также повышает концентрацию фосфора в годичном приросте кустарничков. Не менее важной причиной различий в содержании азота и фосфора в годичном приросте растений является и концентрация доступных форм элементов в почвах. Так, почвы горной тундры в целом содержат больше доступных растениям соединений азота и фосфора (см. раздел 3.2.3).

Подземная биомасса

Содержание углерода, азота и фосфора в компонентах подземной биомассы представлено в таблице 11. Для всех экосистем характерно большее содержание этих элементов в корнях с диаметром менее 1 мм. Эти корни в большей степени отвечают за поглощение воды и минеральных элементов питания из почвы и являются наиболее метаболически активными.

Более высокое содержание углерода и других элементов в тонких корнях установлено для большинства экосистем (Gordon, Jackson, 2000), в том числе и для высокогорных сообществ северо-западного Кавказа и Абиско (Онипченко и др., неопубл. данные). Высокое содержание N и P в тонких корнях может быть связано и с их взаимодействием с грибами (микоризой), которые не только увеличивают площадь поглощения корня, но и выделяют экзоферменты, способные минерализовать органические соединения почвы, содержащие азот и фосфор, увеличивая тем самым их доступность для растений.

Содержание углерода в тонких корнях растений закономерно увеличивается от кустарничковых к травяной экосистеме горной тундры (табл. 11). Однако, в кустарничковых экосистемах равнинной тундры содержание углерода в тонких корнях значительно выше, чем в тонких корнях растений горной тундры. Минимальное содержание C характерно для тонких корней растений верхового болота, что, вероятно, связано с их малой функциональной активностью, ограниченной кислой реакцией среды. При этом по содержанию азота и фосфора тонкие корни растений верхового болота не отличаются от корней растений кустарничковых экосистем равнинной тундры. В горной тундре содержание N и P в тонких корнях растений травяно-кустарничковых (ИМР, ИМП) и травяного (ДКР) сообществ значимо выше, чем в корнях растений кустарничковых (ФВ, ЗК) экосистем. В целом содержание азота и фосфора в тонких корнях растений разных сообществ соответствует описанному выше содержанию этих элементов в надземной биомассе (максимальное в травяных экосистемах и минимальное в кустарничковых). Это может быть связано как с большей доступностью элементов минерального питания в экосистемах ИМР, ИМП и ДКР, так и с биологическими особенностями кустарничковых и травянистых растений, составляющих соответствующие растительные сообщества. Так, согласно неопубликованным данным Ф.С. Салпагаровой и В.Г. Онипченко,

**Содержание углерода, азота и фосфора во фракциях
подземной биомассы тундровых экосистем, %**
(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Фракция биомассы	С	N	P
Горная тундра				
ФВ	корни < 1мм	49,3±0,2	0,98±0,01	0,10±0,01
	корни > 1 мм	44,8±0,4	0,82±0,01	0,08±0,01
	корневища живые	49,3±0,3	0,62±0,02	0,07±0,01
ЗК	корни < 1мм	49,8±0,1	0,89±0,01	0,11±0,01
	корни > 1 мм	-	-	-
	корневища живые	49,0±0,1	0,57±0,01	0,08±0,01
ИМР	корни < 1мм	50,2±0,1	0,99±0,01	0,11±0,01
	корни > 1 мм	48,2±0,2	0,84±0,01	0,09±0,01
	корневища живые	45,9±0,1	0,65±0,01	0,03±0,01
ИМП	корни < 1мм	50,6±0,1	1,02±0,01	0,13±0,01
	корни > 1 мм	48,7±0,2	0,86±0,01	0,10±0,01
	корневища живые	48,7±0,3	0,57±0,01	0,09±0,01
ДКР	корни < 1мм	50,3±0,1	1,16±0,01	0,14±0,01
	корни > 1 мм	46,0±0,6	1,01±0,02	0,11±0,01
	корневища живые	45,6±0,2	1,02±0,01	0,11±0,01
Равнинная тундра				
ЕР	корни < 1мм	55,1±0,2	0,78±0,01	0,09±0,01
	корни > 1 мм	49,6±0,3	0,73±0,01	0,07±0,01
	корневища живые	52,4±0,5	0,83±0,01	0,06±0,01
КЛ	корни < 1мм	52,7±0,3	0,83±0,01	0,10±0,01
	корни > 1 мм	50,6±0,3	0,79±0,01	0,09±0,01
	корневища живые	51,3±0,3	0,77±0,01	0,07±0,01
ВБ	корни < 1мм	48,7±0,1	0,70±0,01	0,09±0,01
	корни > 1 мм	48,3±0,2	0,67±0,01	0,09±0,01
	корневища живые	44,7±0,2	0,76±0,01	0,07±0,01

содержание фосфора в тонких корнях разных видах растений горной тундры в районе Абиско может сильно различаться. Для растений сообществ ФВ и ЗК содержание фосфора в тонких корнях составляет для *Vaccinium myrtillus* 0,04-0,08%, *Empetrum hermaphroditum* и *Dryas octopetala* – около 0,01%. В то же время для травянистых растений из этих экосистем содержание фосфора в тонких корнях значительно выше: для *Deschampsia caespitosa* 0,16-0,32%, для

Hieracium alpinum 0,10-0,13%. Заметное варьирование содержания Р в тонких корнях выявлено и для растений луга: для *Anthoxanthum odoratum* – 0,11-0,24%, для *Viola biflora* и *Trollius europaeus* – около 0,01%.

В корнях с диаметром более 1 мм содержание С, N и Р ниже, чем в тонких корнях, что объясняется меньшей метаболической активностью более старых корней и, возможно, реутилизацией азота и фосфора.

Корневища, как правило, имеют относительно высокое содержание С, N и Р, близкое к содержанию элементов в тонких корнях. Высокое содержание азота и фосфора в корневищах, очевидно, связано с особенностями азотного и фосфорного питания растений в начале вегетационного периода, когда развитие надземной биомассы происходит еще до полного оттаивания почвы за счет предварительно запасенных элементов. Такая особенность является приспособлением к короткому вегетационному периоду и характерна для многих видов тундровых растений (Mullen, Schmidt, 1993; Shaver, Chapin, 1995; Mullen et al., 1998; Weintraub, Schimel, 2005).

Мортмасса

Надземная мортмасса тундровых экосистем, в целом, наследует элементный состав биомассы и для распределения С, N и Р в ней характерны те же закономерности, что и для распределения в надземной биомассе (табл. 12). Так, максимальное содержание углерода характерно для надземной мортмассы кустарничковых и болотной экосистем. Содержание азота и фосфора в надземной мортмассе травяной и травяно-кустарничковых экосистем, напротив, выше, чем в мортмассе кустарничковых экосистем.

Надземная мортмасса тундровых экосистем состоит из углерода на 37,2-51,4%. Максимальное содержание С характерно для мортмассы кустарничковых биогеоценозов (45,6-51,4%), а также верхового болота (49,7%). В экосистемах с преобладанием травянистых растений содержание С

**Содержание углерода, азота и фосфора
в мортмассе тундровых экосистем, %**

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Мортмасса	С	N	P
Горная тундра				
ФВ	Надземная	49,3±1,5	1,08±0,24	0,10±0,01
	Подземная	49,5±0,3	0,63±0,03	0,07±0,01
ЗК	Надземная	45,6±1,3	1,30±0,21	0,11±0,01
	Подземная	49,7±0,1	0,53±0,01	0,07±0,01
ИМР	Надземная	37,2±1,0	1,59±0,12	0,12±0,02
	Подземная	46,8±0,2	0,70±0,01	0,03±0,01
ИМП	Надземная	42,6±1,2	1,94±0,33	0,15±0,02
	Подземная	47,9±0,4	0,61±0,01	0,08±0,01
ДКР	Надземная	41,1±1,5	1,81±0,24	0,15±0,02
	Подземная	45,6±0,2	0,97±0,01	0,10±0,01
Равнинная тундра				
ЕР	Надземная	51,4±1,7	1,02±0,12	0,07±0,01
	Подземная	42,6±0,4	0,77±0,01	0,06±0,01
КЛ	Надземная	46,1±1,1	0,96±0,09	0,10±0,01
	Подземная	49,8±0,3	0,73±0,02	0,05±0,01
ВБ	Надземная	49,7±1,0	1,44±0,10	0,12±0,01
	Подземная	43,6±0,2	0,67±0,01	0,04±0,01

в надземной мортмассе значительно ниже (37,2-42,6%). Опад кустарничковых экосистем содержит лигнифицированные части растений, которые с одной стороны долго разлагаются, а с другой – депонируют в себе большое количество углерода (более 50% от массы – см. табл. 9). Высокое содержание С в мортмассе верхового болота, практически не содержащей сильнолигнифицированных компонентов, может быть обусловлено крайне низкой активностью микроорганизмов-деструкторов за счет кислой реакции почвенной среды и антисептических свойств сфагнового мха.

Химический состав подземной мортмассы наиболее близок к составу корневищ. Содержание углерода в подземной фитомассе в целом сравнимо или несколько выше, а содержание азота и фосфора – ниже, чем в надземной мортмассе. Такое распределение элементов унаследовано от биомассы.

3.2.2. Содержание углерода, азота и фосфора в почве

Тундровые почвы северной Фенноскандии характеризуются высокими концентрациями углерода, азота и фосфора в поверхностных горизонтах, что связано с их биогенной аккумуляцией (табл. 13).

Среди почв горной тундры максимальная концентрация углерода (32,1%) характерна для сухоторфяного горизонта сухоторфяно-подбура иллювиально-гумусового, сформированного в экосистеме ФВ. Аккумуляция относительно мощного и слабо минерализованного органогенного горизонта способствует характер поступающего опада, в котором преобладают богатые лигнином трудноразлагаемые остатки кустарничков. Литоземы перегнойно-темногумусовые (ЗК, ИМР, ИМП, ДКР) имеют маломощные поверхностные горизонты с содержанием углерода от 12,7 до 16,7%. Меньшее содержание углерода в поверхностных горизонтах этих почв связано, вероятно, с более интенсивной минерализацией и гумификацией поступающего растительного опада, представленного в большей степени травянистыми растениями. Это находит отражение не только в снижении содержания углерода в перегнойно-темногумусовом горизонте, но и в заметном уменьшении его мощности (до 15 см в почве экосистемы ЗК и до 1-7 см в почве экосистем ИМР, ИМП, ДКР).

Вниз по профилю почвы содержание углерода резко убывает, хотя содержание углерода в минеральных горизонтах все-же достаточно высоко и составляет от 2,3 до 4,4%. Это отражает относительно большое содержание здесь корней (см. табл. 7) и, следовательно, возможность поступления С в минеральные горизонты вместе с опадом подземных органов растений. Одновременно нельзя исключать наличие гумусово-иллювиального процесса.

Таблица 13

Углерод, азот и фосфор органических соединений в почвах тундровых экосистем северной Фенноскандии

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	C, %	N, %	P _{орг} , мг/кг	C:N	C:P _{орг}
Горная тундра						
ФВ	TJ	32,1±3,9	1,2±0,1	1023±84	26,5±1,1	328±47
	BH	4,4±0,5	0,2±0,02	428±62	19,3±1,5	117±16
ЗК	АН	14,5±2,9	0,8±0,1	923±137	16,5±0,8	177±37
ИМР	АН	16,7±2,6	1,2±0,2	982±137	14,3±0,6	181±24
	C _{hi}	2,3±0,6	0,2±0,05	821±139	11,1±0,6	30±5
ИМП	АН	12,7±1,9	0,9±0,1	1176±219	13,2±0,6	125±20
	C _{hi}	2,5±0,3	0,3±0,03	656±77	10,0±0,7	40±8
ДКР	АН	14,4±2,5	1,2±0,2	1276±170	12,6±0,3	125±25
	C _{hi}	3,9±0,7	0,4±0,07	2118±787	11,2±0,8	31±6
Равнинная тундра						
ЕР	TJ	47,2±0,9	1,4±0,1	405±51	33,7±1,2	1165±72
КЛ	H	48,0±0,4	1,4±0,1	327±21	33,8±2,5	1462±62
ВБ	ТО	41,2±0,1	0,4±0,1	47±6	96,2±6,1	8770±25
	TE	44,7±0,8	1,3±0,1	195±37	33,3±1,9	2301±42

Для почв равнинной тундры (единственные в профиле органогенные горизонты) характерны более высокие концентрации углерода – от 41 до 48% (см. табл. 13). Несколько большее содержание С характерно для сухоторфяного и перегнойного горизонтов почв кустарничковых экосистем ЕР и КЛ. В торфяной олиготрофной остаточно-эутрофной почве (ВБ) содержание С немного ниже (41-45%). Высокое содержание углерода в почвах ЕР и КЛ объясняется поступлением сильнолигнифицированного трудноразлагаемого опада. В экосистеме ВБ опад в основном представлен оочесом сфагнового мха, разложению которого препятствуют повышенная влажность, связанный в ней недостаток кислорода и кислая реакция среды. Сложившиеся условия способствуют консервации растительных остатков и накоплению в почве значительного количества органического вещества.

Максимальное содержание азота (1,2%) характерно для сухоторфяного горизонта ТЛ сухоторфяно-подбура иллювиально-гумусового (ФВ), а также для литоземов перегнойно-темногумусовых (ИМР, ДКР) (см. табл. 13). Для литоземов перегнойно-темногумусовых других экосистем (ЗК, ИМП) характерно меньшее содержание N (0,8-0,9%) в органогенных поверхностных горизонтах. Содержание азота в минеральных горизонтах заметно ниже (0,2-0,4%). Оно статистически не различается в большинстве изученных почв, но имеет слабовыраженную тенденцию к повышению в почвах, занимающих транзитные и аккумулятивную позиции в ландшафте.

Почвы кустарничковых биогеоценозов равнинной тундры (ЕР, КЛ) содержат 1,4% азота, что несколько больше, чем в почвах кустарничковых экосистем горной тундры (ФВ, ЗК). Для почвы верхового болота содержание N в горизонте ТО составляет 0,4%, однако в горизонте ТЕ его содержание повышается до 1,3%. Подобное профильное распределение азота связано с различием в ботаническом составе торфа горизонтов ТО и ТЕ. Поверхностный горизонт ТО представлен сфагновым торфом, а горизонт ТЕ – вороничным торфом и, очевидно, унаследован от предыдущих сообществ,

произрастающих на данной территории. Содержание азота в вороничном торфе горизонта TE соответствует его содержанию в органогенных горизонтах почв кустарничковых экосистем (ФВ, ЕР, КЛ).

Органогенные горизонты почв горной тундры содержат достаточно большое количество $P_{\text{орг}}$ (около 1 г/кг). По его содержанию почвенный профиль дифференцирован в меньшей степени по сравнению с содержанием С и N. В минеральных горизонтах содержится лишь в 1,5-2 раза меньше $P_{\text{орг}}$, чем в органогенных (см. табл. 13). В минеральном горизонте литозема перегнойно-темногумусового, сформированного в наиболее аккумулятивных позициях ландшафта под луговой растительностью (ДКР), концентрация $P_{\text{орг}}$ выше, чем в органогенном и составляет 2,1 г/кг. Накопление $P_{\text{орг}}$ в минеральном горизонте почвы подчиненных элементов ландшафта свидетельствует о миграции органических фосфатов. В геохимическом ландшафте фосфор выносится с поверхностным и внутрипочвенным стоком из автономных элементов ландшафта и аккумулируется в подчиненных (Smeck, 1985; Roberts et al., 1989; Xiao et al., 1991). Геохимическая миграция фосфора в составе органических соединений показана в целом ряде опубликованных работ (Фокин, 1975; Chapin et al., 1978; Turner et al., 2005), выполненных как в тундровой зоне, так и на других почвах. Например, для тундровой почвы Аляски вынос до 91% фосфора связан с водорастворимым органическим веществом (Chapin et al., 1978). По мнению Schoenau и Bettany (1987) факт обогащенности фосфором органического вещества нижних горизонтов может быть отчасти объяснен миграцией в профиле фульвокислот богатых фосфором и относительно большим содержанием элемента в мигрирующем органическом веществе по сравнению с соединениями, не способными к миграции. В то же время авторы отмечают, что обогащенность фосфором органического вещества нижних горизонтов почв может быть связана с низкой микробиологической активностью в этих горизонтах и, следовательно, пониженной скоростью минерализации

органических фосфатов. Такой точки зрения придерживаются и другие авторы (Холопова, 1980; Honeycutt et al., 1990).

Почвы равнинной тундры содержат значительно меньше фосфора органических соединений по сравнению с почвами горной тундры. Здесь большее содержание $P_{орг}$ характерно для почв кустарничковых экосистем ЕР и КЛ. Однако в этих почвах этот показатель в 2,5-3 раза меньше, чем в органогенных горизонтах почв горной тундры. Почва верхового болота (ВБ) является самой бедной по содержанию фосфора органических соединений среди всех изученных почв.

Различия в содержании $P_{орг}$ между почвами горной и равнинной тундры связаны с составом почвообразующей породы, степенью ее проработанности почвообразовательным процессом и общим содержанием фосфора в почве (табл. 14).

Таблица 14

Содержание общего фосфора в почвообразующей породе и почве
(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	$P_{общ}$, мг/кг	P в породе, мг/кг*	K_P	$P_{орг}/P_{общ}$, %
Горная тундра					
ФВ	ТJ	1054 \pm 84	720	1,5	96,8 \pm 0,5
	ВН	460 \pm 67		0,6	93,2 \pm 0,5
ЗК	АН	986 \pm 146		1,4	93,7 \pm 0,2
ИМР	АН	1103 \pm 154		1,5	88,9 \pm 0,3
	C_{hi}	1020 \pm 173		1,4	80,4 \pm 0,2
ИМП	АН	1344 \pm 251		1,9	87,5 \pm 0,2
	C_{hi}	839 \pm 101		1,2	81,6 \pm 0,3
ДКР	АН	1567 \pm 209		2,2	81,5 \pm 0,3
	C_{hi}	2764 \pm 980		3,8	76,9 \pm 0,4
Равнинная тундра					
ЕР	ТJ	482 \pm 31	600	0,8	98,4 \pm 0,1
КЛ	Н	328 \pm 13		0,5	98,7 \pm 0,1
ВБ	ТО	46 \pm 3		0,1	99,5 \pm 0,1
	ТЕ	223 \pm 17		0,4	97,1 \pm 0,2

* по данным (Овчинников, 1990; Ронов и др., 1990).

Почвы горной тундры формируются на элюво-делювии гнейсов. Почвообразующая порода сильно разрушена и ее обломки составляют значительную часть массы минеральных и органогенных горизонтов почв, т.е. для них характерно формирование вторичных минеральных и органических фосфатов за счет выветривания первичных фосфорсодержащих минералов. Общее содержание фосфора в органогенных горизонтах почв горной тундры составляет 1-1,5 г/кг, а для минеральных – 0,5-2,5 г/кг. При этом максимальное содержание общего фосфора характерно для почв, занимающих транзитные и аккумулятивные позиции в ландшафте (ИМП, ДКР).

Почвы равнинных экосистем сформированы на отложениях озерной гальки, состоящей из гранита. При этом порода практически не затронута почвообразованием, о чем свидетельствует в частности отсутствие минеральных горизонтов в почвах всех изученных экосистем (органогенный горизонт залегает непосредственно на неветрелой породе). Низкое содержание фосфора в породе определяет низкие концентрации $P_{\text{общ}}$ в почвах равнинной тундры, которое в 3-4 раза ниже, чем в почвах горной тундры и составляет от 46 до 482 мг/кг (см. табл. 14). Такие низкие значения содержания P были ранее получены и для равнинных тундровых и болотных экосистем северной Швеции (Aerts et al., 1992, 2001; Cheesman et al., 2014), а также для сфагнового очеса верховых болот Польши и Западной Сибири (Биеньковски и др., 2008; Turetsky, 2004).

По химическому составу гнейсы близки к глинистым сланцам. Средневзвешенное содержание фосфора в глинистых сланцах составляет около 720 мг/кг (Овчинников, 1990; Ронов и др., 1990). Средневзвешенное содержание фосфора в гранитах, на которых формируются почвы равнинной тундры, составляет около 600 мг/кг (Овчинников, 1990; Ронов и др., 1990). Для исследованных почв отмечены разные коэффициенты аккумуляции фосфора K_p по отношению к породе. В горной тундре коэффициент K_p

постепенно увеличивается от почв элювиальных к почвам транзитных и аккумулятивных позиций в ландшафте, что может свидетельствовать о миграции фосфора и его концентрировании в подчиненных элементах ландшафта (Xiao et al., 1991). Высокие показатели коэффициента аккумуляции K_p характерны для органогенных горизонтов почв, что связано с биогенным концентрированием фосфора. Однако, максимальный коэффициент K_p в почвах горной тундры характерен для минерального горизонта C_{hi} литозема перегнойно-темногумусового ДКР, что также связано с геохимической миграцией фосфора в профиле и ландшафте.

Для почв равнинной тундры характерна меньшая степень аккумуляции фосфора в почве по сравнению с породой, что связано со слабым включением породы в почвообразовательный процесс. Для почвы верхового болота, особенно для торфяного олиготрофного горизонта Т0, характерен минимальный коэффициент аккумуляции, что связано с преимущественно атмосферным типом питания сфагнового мха, остатки которого образуют этот горизонт.

Доля органических соединений фосфора достаточно велика во всех исследованных почвах (см. табл. 14). Это связано с консервацией в почвах слабогумифицированного органического вещества вследствие пониженной активности микробной деструкции, что в целом характерно для почв холодных регионов. Относительное содержание фосфора органических соединений общем фосфоре почвы варьирует в пределах 77-99%. Максимальная доля органического фосфора характерна для органогенных горизонтов. В почвах горной тундры прослеживается четкое снижение доли $P_{орг}$ в общем содержании фосфора в почвах транзитной и аккумулятивной позиций ландшафта. Так, в сухоторфяно-подбуре иллювиально-гумусовом, занимающем элювиальное положение, доля органического фосфора составляет 96,8% для органогенного сухоторфяного горизонта и 93,2% для минерального иллювиально-гумусового горизонта. В литоземе перегнойно-

темногумусовом, сформированном под лугом ДКР в аккумулятивной части катены, доля $P_{\text{орг}}$ в общем содержании фосфора снижается до 81,5% для перегнойно-темногумусового горизонта АН и до 76,9% для горизонта C_{hi} .

Для почв равнинной тундры характерно большее включение фосфора в состав органических соединений. Так, в литоземах с ними связано до 98,4-98,7% фосфора. В торфяной олиготрофной почве верхового болота доля органических соединений фосфора составляет до 99,5%.

Подобная картина распределения относительного содержания фосфора органических соединений в составе общего фосфора связана с генезисом почвы и отдельных горизонтов. Максимальная доля органических соединений фосфора отмечена в органогенных почвах (торфяная олиготрофная) и органогенных горизонтах (сухоторфный ТТ), в которых крайне слабо представлены минеральные вторичные фосфаты. Напротив, в минеральных горизонтах доля органических соединений фосфора меньше за счет присутствия первичных и вторичных минеральных фосфатов.

Качественный состав органического вещества изученных почв охарактеризован отношениями $C:N$ и $C:P_{\text{орг}}$, показывающими степень его насыщенности азотом и фосфором (см. табл. 13).

Для горно-тундровых почв максимальное отношение $C:N$ наблюдается в сухоторфяно-подбуре. Бедность органического вещества азотом ($C:N=26$) говорит об увеличении вклада негумифицированного материала в состав органического вещества этой почвы. При продвижении по катене от элювиальной позиции к аккумулятивной наблюдается тенденция к постепенному уменьшению отношения $C:N$, что косвенно свидетельствует об увеличении степени гумифицированности органического вещества. При этом следует подчеркнуть, что даже в литоземе перегнойно-темногумусовом под луговой растительностью (ДКР) в аккумулятивной части катены, отношение $C:N$ в перегнойно-темногумусовом горизонте превышает 12, т.е. степень гумификации органического вещества относительно невысокая. Очевидно,

что основным фактором, ограничивающим процессы гумификации, является низкая среднегодовая температура.

Органическое вещество минеральных горизонтов более обогащено азотом, что, очевидно, связано с большей степенью его гумификации. В этих горизонтах также наблюдается тенденция повышения обогащенности органического вещества азотом при движении от элювиальных к аккумулятивным позициям (см. табл. 13).

Органическое вещество почв равнинной тундры менее обогащено азотом по сравнению с почвами горной тундры. Отношение C:N для большинства горизонтов составляет 33-34, а для горизонта Т0 торфяной олиготрофной почвы достигает 96. Это свидетельствует о низкой насыщенности органического вещества почв азотом и слабой степени его гумификации, что связано с ингибированием микробиологической активности.

Содержание фосфора органического вещества в целом подчинено той же закономерности, что и содержание азота (см. табл. 13). Соотношение C:P_{орг} изменяется с глубиной в почвенном профиле и это изменение имеет устойчивый однонаправленный характер, заключающийся в уменьшении от поверхностного органогенного к нижележащему минеральному. Так, соотношение C:P_{орг} в горизонте Т1 сухоторфяно-подбура (ФВ) составляет 328, а в нижележащем горизонте ВН – 117. Такая же тенденция характерна для всех изученных почв, что может свидетельствовать о действии единого механизма, определяющего повышение концентрации фосфора в органическом веществе подповерхностных почвенных горизонтов, причины которого были отмечены выше.

За счет высокой степени аккумуляции углерода и низкого содержания фосфора почвы равнинной тундры характеризуются очень высокими соотношениями C:P_{орг} (см. табл. 13).

Обогащенность органического вещества почвы фосфором зависит от того, насколько общая минерализация органических соединений превышает минерализацию $P_{\text{орг}}$. В рамках концепции «биохимической минерализации» McGill и Cole (1981) предположили, что уровень аккумуляции фосфора в органическом веществе почвы контролируется доступностью минеральных фосфатов для питания микроорганизмов. При достаточном содержании в почве доступных минеральных фосфатов минерализация $P_{\text{орг}}$ невелика, и фосфор накапливается в органическом веществе, определяя меньшее соотношение $C:P_{\text{орг}}$. В бедных ортофосфатом почвах элювиальных элементов ландшафта в горной тундре и особенно в равнинной тундре, $P_{\text{орг}}$ минерализуется в большей степени, и органическое вещество обедняется фосфором.

3.2.3. Углерод, азот и фосфор лабильных компонентов почвы и микробной биомассы

Различие условий формирования почв накладывает отпечаток на содержание и распределение в профиле лабильных соединений углерода, азота и фосфора (табл. 15).

В почвах горной тундры содержание лабильного $C_{\text{экстр}}$ в поверхностных горизонтах варьирует в широких пределах от 270 до 872 мг/кг. При этом минимальная концентрация характерна для перегнойно-темногумусового горизонта в литоземе экосистемы ЗК. В поверхностных горизонтах других почв горной тундры не установлено статистически значимых различий в содержании $C_{\text{экстр}}$. Концентрация лабильных соединений углерода в почвах равнинной тундры выше, чем в горной и составляет от 825 до 945 мг/кг. По содержанию $C_{\text{экстр}}$ почвы равнинной тундры значимо не различаются.

Профиль почв горной тундры дифференцирован по содержанию $C_{\text{экстр}}$. Более высокие концентрации характерны для органогенных горизонтов, что связано с образованием $C_{\text{экстр}}$ из растительных остатков, поступающих преимущественно на поверхность почвы. Наименьшие различия в содержании $C_{\text{экстр}}$ между поверхностным органогенным и подповерхностным минеральным горизонтами характерны для литозема перегнойно-темногумусовой луговой экосистемы (ДКР), что может быть связано как с миграцией $C_{\text{экстр}}$ вниз по профилю почвы, так и с непосредственным образованием лабильных форм углерода в минеральном горизонте C_{hi} за счет корневого опада и прижизненных корневых экссудатов. Вероятность более интенсивной, чем в других почвах горной тундры, миграция $C_{\text{экстр}}$ по профилю почвы ДКР связана с тем, что экосистема ДКР формируется в аккумулятивных позициях ландшафта, характеризующихся наибольшим снегонакоплением.

Таблица 15

Углерод, азот и фосфор лабильных соединений в тундровых почвах северной Фенноскандии, мг/кг
(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	C _{экстр}	N _{экстр}		P _{экстр}	C _{экстр} :N _{орг}
			N _{орг}	N- NH ₄ ⁺		
Горная тундра						
ФВ	TJ	675±128	50±9	2,1±0,5	134±17	13,2±0,9
	ВН	87±15	11±1	1,0±0,1	42±3	8,2±2,9
ЗК	АН	270±75	25±7	1,2±1,2	97±18	10,7±2,9
ИМР	АН	872±167	167±32	4,8±0,3	129±13	6,0±1,0
	C _{hi}	112±28	19±5	2,3±0,3	53±7	7,8±2,0
ИМП	АН	758±144	151±20	7,0 ±1,5	141±12	5,0±0,7
	C _{hi}	93±19	20±2	2,0±0,1	55±15	4,5±0,7
ДКР	АН	657±69	161±17	6,0±0,6	161±35	4,2±0,4
	C _{hi}	369±143	100±49	6,6±2,3	137±17	4,9±0,4
Равнинная тундра						
ЕР	TJ	907±82	22±4	4,5±0,6	78±14	42,1±2,0
КЛ	Н	945±78	32±4	3,6±0,4	56±12	30,3±3,3
ВБ	ТО	895±109	20±3	0,5±0,2	4±1	44,7±5,5
	ТЕ	825±170	21±8	1,1±0,4	32±6	39,7±2,8

По содержанию лабильного $N_{\text{орг}}$ почвы горной тундры достаточно хорошо различаются: меньшие концентрации для соответствующих горизонтов приходятся на сухорфяно-подбур (ФВ) и литозем перегнойно-темногумусовый (ЗК), занимающие элювиальные позиции в ландшафте. В перегнойно-темногумусовых литоземах остальных экосистем горной тундры концентрации $N_{\text{орг}}$ значительно выше. Аналогичное распределение $N_{\text{орг}}$ для горно-тундровых почв было показано ранее (Björk et al., 2007; Eskelinen et al., 2010; Sundqvist et al., 2011). Профильное распределение лабильного $N_{\text{орг}}$ носит такой же характер, как и лабильного $C_{\text{экстр}}$ и связано с распределением общего содержания С и N в профиле почвы и миграцией лабильного органического вещества по профилю почвы ДКР.

Почвы равнинной тундры содержат в 2-5 раз меньше лабильных соединений $N_{\text{орг}}$ по сравнению с почвами горной тундры, не смотря на большее содержание общего азота (см. табл. 13 и 15).

Тундровые почвы северной Фенноскандии бедны аммонийным азотом. Поверхностные горизонты почв горной тундры содержат от 1 до 6 мг $N-NH_4^+$ /кг почвы (см. табл. 15). В подповерхностных минеральных горизонтах его в среднем в 2 раза меньше. Исключение составляет лишь литозем перегнойно-темногумусовый ДКР, где профиль не дифференцирован по содержанию аммонийного азота, что связано с положением почвы на аккумулятивных элементах ландшафта.

Для почв горной тундры наблюдается тенденция увеличения концентрации $N-NH_4^+$ от почв элювиальных местоположений (ФВ, ЗК) к почвам, занимающим транзитно-аккумулятивные и аккумулятивные позиции ландшафта (ИМР, ИМП, ДКР). Меньшее содержание $N-NH_4^+$ в почвах арктической пустоши и сухих альпийских лугов, формирующихся на элювиальных элементах ландшафта, в сравнении с почвами влажных лугов, типичных для геохимически подчиненных условий, отмечалось также на Аляске и в Скалистых горах Колорадо (Giblin et al., 1991; Lipson et al., 1999).

Аналогичное распределение минеральных форм азота известно и для геохимически сопряженных почв Северо-Западного Кавказа (Макаров и др., 2010). В то же время Miller и Bowman (2003) отмечали обратную закономерность для почв Скалистых гор. Schmidt et al. (1999) для района Абиско также показали, что большее содержание $N-NH_4^+$ характерно для почв пустошных фитоценозов по сравнению с почвами заболоченных лугов.

Концентрации аммонийного азота в почвах равнинной тундры меньше, чем в горной и составляют от 0,5 до 4,5 мг $N-NH_4^+$ /кг почвы. Это может быть связано с меньшей скоростью минерализации органического вещества в более холодных почвах равнинной тундры. Максимальное содержание $N-NH_4^+$ характерно для почв ЕР, формирующихся на микроповышениях, а минимальное – для почвы ВБ (см. табл. 15). Более сухие и аэробные условия в почве ЕР по сравнению с верховым болотом создают предпосылки для лучшей минерализации органических соединений азота и накопления аммония в почве.

Во всех исследованных почвах концентрация нитратного азота составляет менее 0,01 мг/кг, что типично для почв экосистем холодного климата (Глазовская, Добровольская, 1984; Schmidt et al., 2002; Jonasson et al., 2006), где нитрификация не рассматривается как важный компонент биогеохимического цикла азота. Считается, что низкая скорость нитрификации в тундровых почвах связана, прежде всего, со слабой конкурентной способностью нитрифицирующих бактерий за $N-NH_4^+$, а также с их низкой активностью в кислой среде (Schimel, 1996). Малое содержание $N-NO_3^-$ в тундровых почвах приводит к тому, что процессы денитрификации в них ограничены (Stark, 2007) и газообразные потери азота в тундровых экосистемах незначительны.

Бедность почв холодного климата минеральными формами азота отмечается во многих работах. Так, в почвах тундровых сообществ Аляски в среднем за период вегетации концентрации $N-NH_4^+$ колебались от 0,34 до

0,84 мг/кг (Kielland, 1994), а по другим данным от 0,9 до 9,6 мг/кг (Hart, Gunther, 1989). Несколько более высокие концентрации $N-NH_4^+$ (от 3 до 15 мг/кг) отмечены в арктических почвах Канады (Wilson, Jefferies, 1996; Edwards et al., 2006) и в почвах альпийских лугов Скалистых гор Колорадо (Lipson et al., 1999). Еще более высокая концентрация $N-NH_4^+$ (от 10 до 20 мг/кг) отмечена для почв влажных осоковых лугов Канады (Edwards et al., 2006). Однако в некоторых работах приводятся и достаточно высокие концентрации аммонийного азота в тундровых почвах. Так, в почвах кочкарной тундры Аляски концентрация $N-NH_4^+$ может достигать 276 мг/кг (Brooks, Williams, 1999), но такие аномально высокие концентрации аммонийного азота встречаются крайне редко.

Исследованные почвы различаются по содержанию лабильных форм фосфора, экстрагируемых 0,5 М раствором $NaHCO_3$ (см. табл. 15). В органогенных горизонтах почв горной тундры содержится 100-160 мг/кг $P_{экстр}$, в минеральных – 40-140 мг/кг, что составляет от 6 до 13% от общего количества $P_{орг}$ в почве. Почвы равнинной тундры содержат гораздо меньшее количество $P_{экстр}$ (4-80 мг/кг), что составляет от 8 до 19% от общего содержания $P_{орг}$. Распределение лабильных форм P в целом повторяет распределение органического фосфора в почвах разных экосистем – максимальное содержание характерно для почв горной тундры, минимальное – для равнинной, что обусловлено разным содержанием фосфора в почвообразующей породе.

Внутрипрофильное распределение лабильного фосфора в почвах горной тундры в целом повторяет распределение фосфора органических соединений – максимальное содержание характерно для органогенных горизонтов (см. табл. 15). В минеральных горизонтах содержание лабильного фосфора меньше в 2-3 раза по сравнению с органогенными. Для литозема перегнойно-темногумусовой луговой экосистемы не обнаружено значимых

различий в содержании $P_{\text{экстр}}$ в разных горизонтах, подобно распределению лабильных соединений углерода и азота.

Распределение лабильных соединений фосфора в пределах биогеохимической катены в целом повторяет распределение лабильных органических соединений азота (см. табл. 15) – минимальное содержание характерно для сухоторфяно-подбура, занимающего элювиальное положение, а максимальное приходится на литозем перегнойно-темногумусовый, сформированный в аккумулятивных положениях ландшафта.

Качественный состав лабильного органического вещества изученных почв может быть охарактеризован по соотношению C:N, показывающему степень его обогащенности азотом (см. табл. 15). Для почв горной тундры характерно относительное обогащение азотом лабильного органического вещества почв в сообществах транзитных и аккумулятивных положений в ландшафте по сравнению с почвами элювиальных позиций. Лабильное органическое вещество почв равнинной тундры в меньшей степени обогащено азотом, о чем свидетельствуют достаточно высокие показатели отношения C:N.

Применение разных вытяжек для определения лабильных форм углерода (0,05 М K_2SO_4) и фосфора (0,5 М $NaHCO_3$) не позволяет провести корректную оценку обогащенности органического вещества фосфором.

Углерод, азот и фосфор микробной биомассы в строгом смысле, не входят в состав почвы, но чрезвычайно тесно связаны с ней.

В таблице 16 приведены концентрации $C_{\text{микро}}$, определенные методами субстрат-индуцированного дыхания (СИД) и фумигации-экстракции. Полученные результаты показали достаточно хорошую сходимость для двух методов. Хотя метод СИД дает несколько большие значения, различия для всех почв и горизонтов статистически не значимы.

Содержание углерода микробной биомассы в почвах тундровых экосистем (метод СИД и фумигации-экстракции), мг/кг
(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	$C_{\text{микр}}$		K_{EC}
		СИД	Фумигация-экстракция	
Горная тундра				
ФВ	ТJ	2057 \pm 451	1763 \pm 486	0,86
	ВН	264 \pm 72	142 \pm 50	0,54
ЗК	АН	960 \pm 115	802 \pm 222	0,84
ИМР	АН	1638 \pm 210	1447 \pm 336	0,88
	C_{hi}	197 \pm 45	121 \pm 34	0,61
ИМП	АН	1238 \pm 124	947 \pm 282	0,76
	C_{hi}	211 \pm 52	132 \pm 21	0,63
ДКР	АН	1426 \pm 243	1037 \pm 162	0,73
	C_{hi}	895 \pm 115	788 \pm 450	0,88
Равнинная тундра				
ЕР	ТJ	3256 \pm 284	2847 \pm 345	0,87
КJ	Н	3358 \pm 245	2888 \pm 453	0,86
ВБ	ТО	3759 \pm 349	3578 \pm 543	0,95
	ТЕ	1457 \pm 214	1186 \pm 388	0,81

В ряде работ (West, Sparling, 1986; Lin, Brookes, 1999) показано, что величины микробной биомассы, определенные метадами СИД и прямого микроскопирования, тесно связаны друг с другом, в том числе и при исследовании разлагающихся растительных остатков (Neely et al., 1991). В то же время, применение метода фумигации дает несколько меньшие, по сравнению с данными прямого микроскопирования, значения (Schnurer et al., 1985; Brookes et al., 1986), что может быть связано с частичной сорбцией продуктов лизиса клеток микроорганизмов на почвенных минералах, вследствие чего при пересчете полученных результатов используют поправочный коэффициент K_{EC} , равный в среднем 0,45. Величина коэффициента пересчета для разных почв может заметно варьировать и часто требует индивидуального определения. Если принять величину $C_{\text{микр}}$,

определенную методом СИД, за 100%, то для органогенных горизонтов почв значение коэффициента $K_{ЕС}$ составит 0,73-0,95, а для минеральных – от 0,54 до 0,88. Поскольку эти коэффициенты близки к единице, мы посчитали возможным для данных почв не использовать коэффициенты пересчета, а характеризовать содержание $C_{\text{микр}}$ как разницу в содержании $C_{\text{экстр}}$ в вытяжках из фумигированной и нефумигированной почвы.

В таблице 17 приведены концентрации азота и фосфора микробной биомассы, оцененные с помощью метода фумигации-экстракции.

Таблица 17

**Азот и фосфор микробной биомассы
в почвах тундровых экосистем, мг/кг
(среднее ± ошибка среднего)**

Экосистема	Горизонт	N	P
Горная тундра			
ФВ	TJ	145±44	84±20
	ВН	11±4	7±4
ЗК	АН	77±21	58±21
ИМР	АН	147±37	82±23
	C_{hi}	13±4	8±4
ИМП	АН	97±30	78±25
	C_{hi}	19±5	11±5
ДКР	АН	115±20	87±25
	C_{hi}	90±55	48±15
Равнинная тундра			
ЕР	TJ	276±27	92±27
КЛ	Н	239±32	89±25
ВБ	ТО	280±42	16±5
	ТЕ	141±25	43±17

Углерод, азот и фосфор микробной биомассы сосредоточены преимущественно в поверхностных органогенных горизонтах почв. В минеральных горизонтах содержание элементов, ассоциированных с микробной биомассой, снижается от 2-3 (ДКР, ВБ) до 10 (ФВ, ИМР, ИМП)

раз, что связано, очевидно, с общим распределением элементов по профилю, а также с распределением их лабильных форм.

В горной тундре содержание $C_{\text{микро}}$ максимально в органогенном горизонте сухоторфяно-подбура иллювиально-гумусового (около 1760 мг/кг). В перегнойно-темногумусовых горизонтах литоземов содержится около 1000 мг/кг $C_{\text{микро}}$, что сходно с почвой осокового луга в окрестностях Манитобы – около (Edwards et al., 2006). При этом исследование содержания $C_{\text{микро}}$ в почвах Гренландии показало обратную закономерность – максимальное содержание было характерно для более влажных почв в сравнении с более сухими (Шерис et al., 2003). Такая же закономерность отмечена для почв альпийской лишайниковой пустоши и гераниево-копеечникового луга в Тебердинском заповеднике (Макаров и др., 2010).

Для равнинной тундры не выявлено статистически значимых различий в содержании $C_{\text{микро}}$ в поверхностных горизонтах почв разных экосистем. Значение варьирует в пределах 2800-3600 мг/кг почвы. Несколько больше $C_{\text{микро}}$ содержится в горизонте ТО торфяной олиготрофной остаточно-эутрофной почвы (ВБ). Это может быть связано с развитием здесь эпифитной микробиоты, сосредоточенной на остатках сфагнового мха.

Содержание $N_{\text{микро}}$ в поверхностных горизонтах почв горной тундры колеблется в пределах 115-145 мг/кг почвы. Также как и $C_{\text{микро}}$, оно максимально в органогенном горизонте почвы сообщества ФВ и несколько снижается к почвам аккумулятивных положений (различия статистически не значимы). Содержание $N_{\text{микро}}$ в почвах равнинной тундры варьирует в пределах от 240 до 280 мг/кг почвы. По данным S. Jonasson et al. (2002, 2006) содержание $N_{\text{микро}}$ в тундровых почвах окрестностей Абиско достигает 700-1400 мг/кг почвы. В работе I.K. Schmidt et al. (2002) приводится еще более широкий диапазон – от 340 до 2000 мг /кг почвы. Для тундровых почв Аляски известны данные о концентрации азота микробной биомассы от 115 до 500 мг/кг почвы (Stark, Grellmann, 2002; Stark et al., 2002). Для сравнения,

в альпийских почвах Тебердинского заповедника содержится 64–85 мг/кг $N_{\text{микро}}$ (Makarov et al., 2003).

В пересчете на запасы, $N_{\text{микро}}$ в изученных почвах составляет от 1,2 до 1,6 г/м², что заметно меньше, чем в ранее опубликованных данных для почв горной тундры Швеции (от 2,3 до 5,4 г /м²) (Schmidt et al., 1999, 2002), и Скалистых гор Колорадо (может достигать 5,9 г/м²) (Brooks, Williams, 1999).

Содержание $P_{\text{микро}}$ в органогенных горизонтах тундровых почв варьирует в пределах 58-92 мг/кг почвы и не проявляет зависимости от положения почвы в мезорельефе (элювиальные или аккумулятивные положения) и макрорельефе (горная или равнинная тундра). Ранее для тундровых почв Швеции было показано широкое варьирование содержания фосфора микробной биомассы – от 50 до 400 мг/кг почвы (Jonasson et al., 1996, 2006). В работе I.K. Schmidt et al. (2002), выполненной на примере почв 4 разнотипных тундровых экосистем, приводятся данные о варьировании содержания $P_{\text{микро}}$ в пределах от 25 до 280 мг/кг почвы. Для тундровых почв Аляски опубликованы данные о значительно меньшем содержании $P_{\text{микро}}$ – от 30 до 70 мг/кг почвы (Stark, Grellmann, 2002; Stark et al., 2002), однако эти данные более всего схожи с полученными нами.

Микробная биомасса является одним из важных факторов включения элементов в биологический круговорот. По количеству элементов в составе микробной биомассы можно оценить долю их наиболее метаболически активного пула (табл. 18).

Доля углерода микробной биомассы в общем пуле элемента в почвах составляет, как правило, менее 1% – это характерно как для горно-тундровых, так и для равнинных почв. В почвах горной тундры доля $C_{\text{микро}}$ в $C_{\text{общ}}$ немного увеличивается в почвах транзитных (ИМР, ИМП) и аккумулятивных (ДКР) позиций по сравнению с почвами, занимающими элювиальные положения (ФВ, ЗК). В минеральных горизонтах почв доля $C_{\text{микро}}$ в общем углеродном пуле значительно ниже, чем в органогенных

горизонтах. Это связано с распределением микробной биомассы в почвенном профиле, при котором наибольшая часть микроорганизмов сосредоточена в верхних горизонтах почвы, наиболее обеспеченных легко доступными элементами питания, теплом, кислородом и влагой. Исключение составляет горизонт C_{hi} литозема перегнойно-темногумусового луговой экосистемы, в котором высокой относительной аккумуляции $C_{микр}$ сопутствует высокая обеспеченность лабильными азотом и фосфором.

Таблица 18

Доля углерода, азота и фосфора микробной биомассы от общего содержания элементов в почве, %
(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	С	Н	Р*
Горная тундра				
ФВ	ТJ	0,6 \pm 0,05	1,2 \pm 0,21	8,4 \pm 0,94
	ВН	0,3 \pm 0,03	0,6 \pm 0,10	1,7 \pm 0,33
ЗК	АН	0,6 \pm 0,06	1,0 \pm 0,11	6,4 \pm 0,60
ИМР	АН	0,9 \pm 0,09	1,2 \pm 0,22	8,2 \pm 0,72
	C_{hi}	0,5 \pm 0,05	0,7 \pm 0,11	1,0 \pm 0,22
ИМП	АН	0,8 \pm 0,08	1,1 \pm 0,24	6,5 \pm 0,62
	C_{hi}	0,5 \pm 0,05	0,6 \pm 0,12	1,8 \pm 0,31
ДКР	АН	0,7 \pm 0,07	1,0 \pm 0,23	6,7 \pm 0,72
	C_{hi}	2,0 \pm 0,21	2,3 \pm 0,42	2,5 \pm 0,63
Равнинная тундра				
ЕР	ТJ	0,7 \pm 0,05	2,0 \pm 0,33	22,8 \pm 3,52
КЛ	Н	0,6 \pm 0,05	1,8 \pm 0,33	27,2 \pm 2,61
ВБ	ТО	0,9 \pm 0,09	7,0 \pm 0,42	34,6 \pm 4,25
	ТЕ	0,3 \pm 0,04	1,1 \pm 0,25	22,2 \pm 3,01

* - доля от $P_{орг}$

Доля азота микробной биомассы в общем пуле азота в поверхностных горизонтах почв горной тундры несколько выше и составляет от 1 до 1,2% (см. табл. 18). В минеральных горизонтах почв доля микробного азота,

подобно углероду, снижается. Максимальная аккумуляция наблюдается в горизонте C_{hi} литозема перегнойно-темногумусового (ДКР). Возможные причины такого повышения указаны выше. В почвах равнинной тундры доля микробного азота в общем почвенном пуле элемента значительно выше и составляет 1,8-2,0%. Максимальное участие микробного азота в общем пуле характерно для горизонта Т0 торфяной олиготрофной почвы верхового болота. Увеличение доли «метаболически активного» азота в почвах равнинной тундры свидетельствует о низкой их обеспеченности азотом. В условиях жесткой лимитированности живые организмы вынуждены максимально полно использовать азот для обеспечения своей жизнедеятельности.

Участие фосфора микробной биомассы в фосфоре органических соединений почв горной тундры постепенно снижается от элювиальных к аккумулятивным позициям (см. табл. 18). Максимальное участие микробного фосфора – 8,4% – характерно для горизонта Т1 сухоторфяно-подбура. Почвы равнинной тундры содержат меньше фосфора органических соединений (в среднем около 0,5 г/кг), а доля элемента, ассоциированного с микробной биомассой достигает 22-35%. Максимальное участие $P_{\text{микр}}$ в почвенном пуле фосфора органических соединений наблюдается в торфяной олиготрофной почве ВБ, наиболее бедной этим элементом. Таким образом, увеличение содержания в почве фосфора подобно азоту, приводит к уменьшению доли элемента, ассоциированного с микробной биомассой.

В минеральных горизонтах почв горной тундры участие фосфора микробной биомассы в пуле органического фосфора значительно ниже и составляет от 1,0 до 2,5%.

Важным показателем эколого-физиологического состояния микробоценоза почв являются отношения C:N, C:P и N:P в микробной биомассе (табл. 19).

**Соотношения углерода, азота и фосфора в микробной биомассе почв
тундровых экосистем (среднее \pm ошибка среднего)**

Экосистема	Горизонт	C:N	C:P	N:P*
Горная тундра				
ФВ	TJ	12,4 \pm 0,6	22,1 \pm 1,7	3,8 \pm 0,6
	BH	12,6 \pm 4,5	22,4 \pm 2,1	3,5 \pm 0,8
ЗК	АН	10,4 \pm 2,9	13,6 \pm 1,5	2,9 \pm 0,5
ИМР	АН	9,8 \pm 0,8	17,7 \pm 2,2	4,0 \pm 0,4
	C _{hi}	9,3 \pm 1,3	15,0 \pm 1,3	3,6 \pm 0,6
ИМП	АН	9,8 \pm 0,8	12,3 \pm 1,7	2,8 \pm 0,4
	C _{hi}	9,1 \pm 1,2	12,5 \pm 2,0	3,8 \pm 0,5
ДКР	АН	10,1 \pm 1,1	11,5 \pm 2,1	2,9 \pm 0,2
	C _{hi}	9,8 \pm 0,9	16,5 \pm 2,0	4,1 \pm 0,7
Равнинная тундра				
ЕР	TJ	10,2 \pm 0,7	32,1 \pm 2,3	6,6 \pm 0,8
КЛ	Н	12,0 \pm 0,4	32,5 \pm 2,2	5,9 \pm 0,6
ВБ	ТО	13,2 \pm 1,4	58,3 \pm 3,2	38,7 \pm 3,8
	ТЕ	7,6 \pm 1,3	28,2 \pm 2,0	7,3 \pm 0,5

*- молярные отношения

Для всех изученных тундровых почв отношение $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$, характеризующее обогащенность микробной биомассы азотом, варьирует в пределах от 7 до 13. По данным Cleveland и Liptzin (2007) отношение $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ в пределах 8-16 является наиболее распространенным в почвах разных природных зон. Однако следует отметить, что в указанной работе почвы высоких широт практически не были представлены. В ряде работ приводятся данные о варьировании соотношения $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ в пределах от 8 до 12 (Paul, Clark, 1996; Wright, Coleman, 2006). Известно, что отношение C:N в микробной биомассе зависит от доступности азота и состава микробного сообщества и соотношения в нем грибов и бактерий: для почвенных бактерий отношение C:N варьирует в диапазоне 3-8, для грибов достигает 16 (Экология ..., 2004). Reiners (1986) приводит значение отношения $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ для бактериальной биомассы равное 6,5, а для биомассы грибов - от 5 до 17.

Такое же отношение $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ в биомассе почвенных грибов приводится в работе Sterner и Elser (2000).

В почвах горной тундры наблюдается тенденция к снижению отношения $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ в почвах транзитных и аккумулятивной позиций. Микробная биомасса почв равнинной тундры имеет соотношение $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$, близкое к показателю в почвах кустарничковых экосистем горной тундры.

Для тундровых почв северной Фенноскандии наблюдается варьирование показателя $C_{\text{микр}}:P_{\text{микр}}$ в пределах от 11 до 23 для почв горной тундры и от 28-33 до 58 для почв равнинных тундровых экосистем. В литературе приводятся данные о соотношении $C_{\text{микр}}:P_{\text{микр}}$ равном 46 для бактериальной биомассы (Reiners, 1986) и 60 в целом для микробной биомассы (Cleveland, Liptzin, 2007). Меньшее относительное содержание фосфора в микробной биомассе почв равнинной тундры соответствует меньшему общему содержанию фосфора в этих почвах по сравнению с почвами горной тундры. Для почв горной тундры наблюдается четкая статистически подтвержденная тенденция увеличения обогащенности микробной биомассы фосфором при продвижении от элювиальных к аккумулятивным позициям ландшафта (см. табл. 19).

Для тундровых почв северной Фенноскандии установлено соотношение $N_{\text{микр}}:P_{\text{микр}}$ в пределах от 2,8 до 4,1 в горной тундре и от 5,9 до 38,7 в почвах равнинной тундры. Поскольку для большинства исследованных почв полученные значения ниже принятого в литературе порогового значения (6,9), можно сделать вывод о том, что микробные сообщества в большей степени лимитированы доступностью азота, а не фосфора, что в целом характерно для тундровых экосистем (Tamm, 1991; Vitousek, Howarth, 1991; Sundqvist et al., 2011). При этом, соотношения N:P в микробной биомассе почв равнинной тундры выше, чем в горно-тундровых почвах, что свидетельствует о меньшей обеспеченности фосфором микроорганизмов почв равнинной тундры и связано с общим распределением фосфора в

почвах. Для почвы верхового болота соотношения $N_{\text{микр}}:P_{\text{микр}}$ выше порогового значения (6,9), а в поверхностном горизонте ТО достигают 38,7, можно сделать вывод, что микробное сообщество почвы верхового болота в большей степени лимитировано доступностью фосфора, а не азота. Такая особенность данной почвы связана с общим низким содержанием фосфора и его аккумуляцией в составе слабогумифицированного органического вещества (до 99% всего фосфора в горизонте ТО приходится на $P_{\text{орг}}$).

3.2.4. Соотношение концентраций углерода, азота и фосфора в компонентах фитомассы и почве

В течение жизни фитомассы происходит изменение ее химического состава. Динамика содержания элементов в разных частях фитомассы и почве представлена на рис. 12.

В надземной части фитомассы максимальное содержание углерода характерно для годового прироста, что может быть объяснено более интенсивным фотосинтезом и связыванием атмосферного углерода молодой биомассой растений. В процессе старения фитомассы (надземная биомасса и мортмасса) наблюдается постепенное снижение содержания углерода. Для надземной биомассы это снижение может быть объяснено снижением скорости фотосинтеза в старых листьях (для вечнозеленых кустарничков), а также меньшим количеством и площадью листьев, образующихся на старых частях растения (для листопадных кустарничков). Снижение содержания углерода в мортмассе связано с частичной минерализацией углеродных соединений в процессе разложения и потерей части углерода в виде $C-CO_2$. Однако такая тенденция характерна только травяно-кустарничковых и травяной экосистем. Для кустарничковых и болотной экосистем содержание углерода в мортмассе выше, чем в надземной биомассе и может даже превышать содержание углерода в годовом приросте. На наш взгляд такое

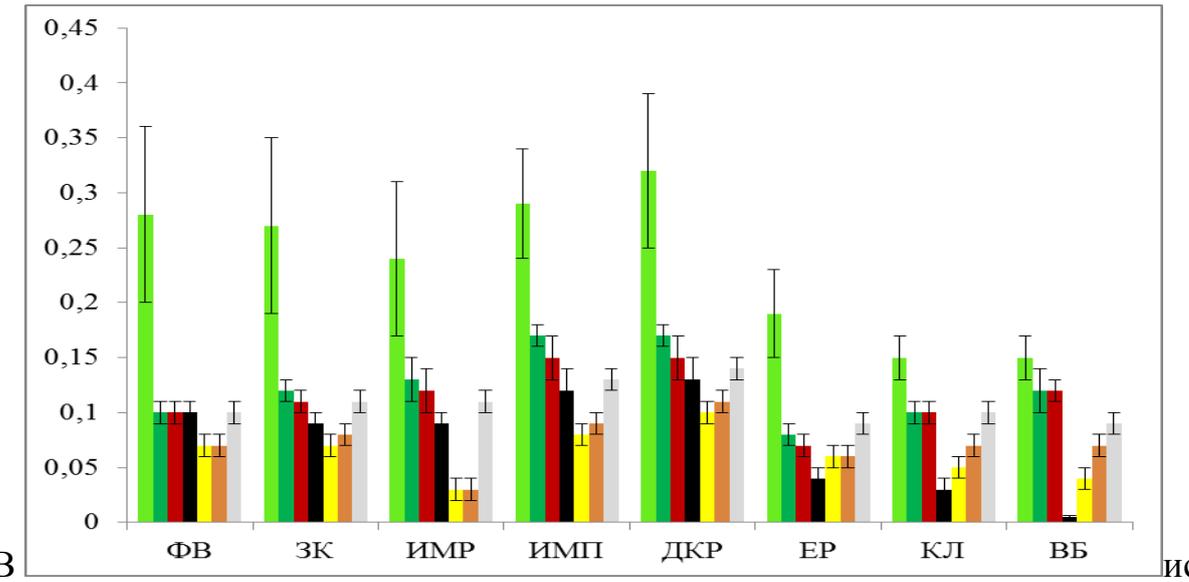
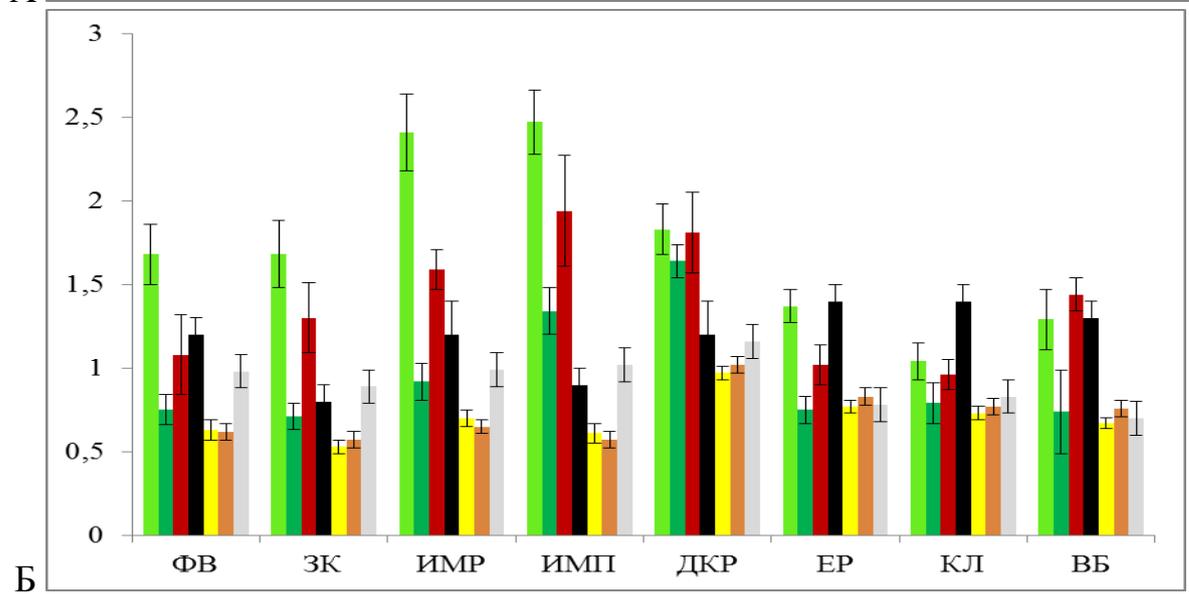
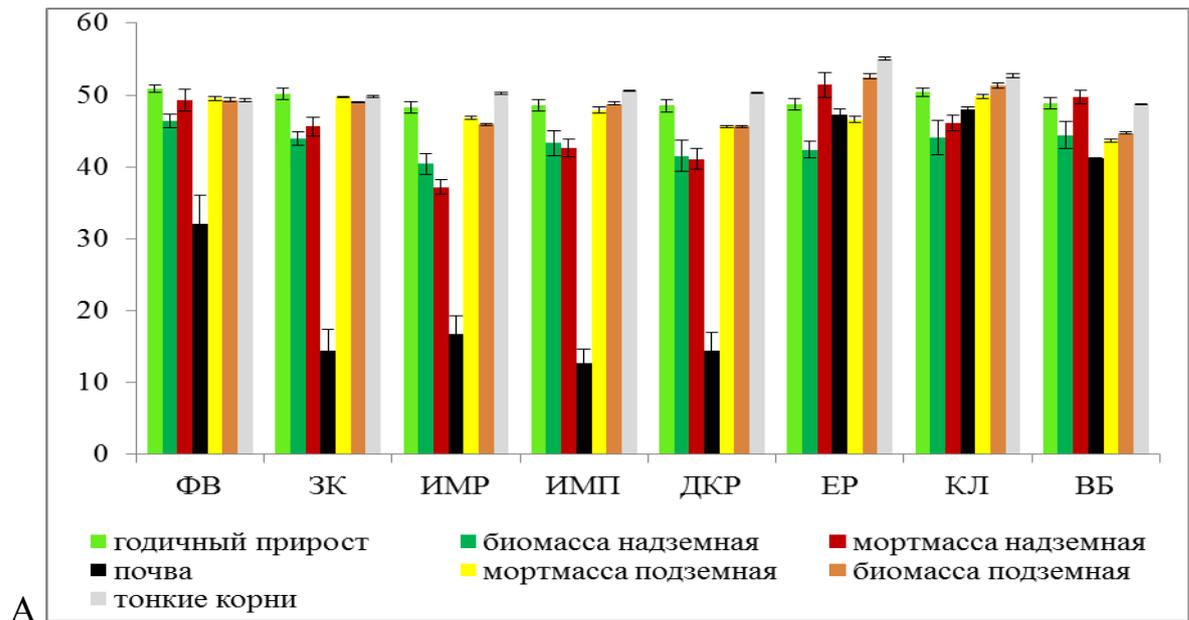


Рис. 12. Распределение (%) углерода (А), азота (Б) и фосфора (В) в надземной фитомассе и почве (среднее и ошибка среднего)

различие может быть связано с биохимическим составом мортмассы. Так, мортмасса травяно-кустарничковых и травяной экосистем представлена опадом трав с малым содержанием лигнифицированных частей растений. Поступающая на поверхность почвы мортмасса, вероятно, быстро разлагается в течение нескольких лет. О сбалансированности процессов формирования биомассы и разложения мортмассы в частности может свидетельствовать примерно равные их запасы в экосистеме ДКР (см. табл. 6). В кустарничковых экосистемах мортмасса представлена более лигнифицированными частями растений, разложение которых происходит медленнее, чем в травяной экосистеме. За счет многолетнего накопления отмирающих частей растений (т.е. смеси частично гумифицированного и свежего опада) происходит увеличение содержания углерода в мортмассе кустарничковых экосистем. В экосистеме верхового болота повышению содержания углерода в мортмассе способствует ее консервация в условиях постоянного переувлажнения.

Для подземной фитомассы максимальное содержание углерода характерно для тонких корней (см. рис. 12), т.е. наиболее физиологически активной части биомассы. Содержание углерода в подземной биомассе (живые корневища) и подземной мортмассе (мертвые корневища), как правило, очень близко, что объясняется наследованием подземной мортмассой химического состава корневищ, а также, очевидно, низкой скоростью трансформации растительных остатков в тундровых почвах.

Содержание углерода в органическом веществе почвы всегда ниже, чем в мортмассе (для экосистем ЕР и КЛ – показатели статистически не различаются), что связано с потерей части углерода при минерализации наименее устойчивых компонентов мортмассы в ходе почвообразования.

Максимальное содержание азота в надземной фитомассе, также как и для углерода, характерно для годовичного прироста (см. рис. 12). Очевидно, что в процессе формирования новых тканей растения, происходит

перераспределение азота внутри растения и его транслокация в молодые органы. Это связано с более интенсивным процессом фотосинтеза в молодых органах растений и синтезом белка в них. Таким образом осуществляется внутренний цикл N в растении, который сохраняет элементы первого минимума в тканях. Процесс транслокации минеральных элементов ранее был показан для лесных и травяных (Титлянова, 2007), а также болотных экосистем (Биеньковски и др., 2008). За счет внутреннего перераспределения азота от более старых частей растения к молодым происходит снижение содержания N в надземной биомассе. В меньшей степени этот процесс заметен для травяной экосистемы ДКР, что связано с ежегодным формированием надземной биомассы. Второй пик содержания азота отмечается в надземной мортмассе, где концентрация увеличивается за счет минерализации соединений, не содержащих азот.

Для подземной фитомассы максимальное содержание азота характерно для тонких корней и постепенно снижается к подземной мортмассе, что также свидетельствует о транслокации азота из старых и отмирающих тканей к молодым. При этом концентрация азота даже в тонких корнях часто бывает ниже или сопоставима с концентрацией элемента в надземной биомассе растений, что свидетельствует о большей важности азота для надземной части растений, прежде всего, годичного прироста и связано с активным синтезом белка в зеленых частях растений.

Концентрация азота в почве довольно изменчива и зависит, вероятно, от степени гумификации органического вещества. Так, в экосистемах со слабогумифицированным органическим веществом (ФВ, ЕР, КЛ, ВБ) содержание азота в почве сравнимо или выше, чем в надземной мортмассе. В то же время, для экосистем с более гумифицированным органическим веществом почвы (ЗК, ИМР, ИМП, ДКР) содержание азота в почве значительно ниже, чем в надземной мортмассе. Степень гумифицированности органического вещества в данном случае, вероятно,

имеет косвенное значение и определяет скорость минерализации органических соединений азота в почве. Так, в почвах со слабогумифицированным органическим веществом скорость минерализации соединений N, как правило, низкая (Jonasson et al., 1993), что препятствует поглощению азота растениями и способствует его аккумуляции в органическом веществе почвы. В почвах с более гумифицированным органическим веществом почвы скорость минерализации соединений азота – выше, что способствует возвращению элемента в состав растительной биомассы и, как следствие, обеднению почвы. Более подробно процессы минерализации органических соединений азота тундровых почв будут рассмотрены ниже – см. раздел 3.3.2.

Распределение фосфора между компонентами фитомассы и почвой носит несколько иной характер, чем для азота (см. рис. 12). Максимальное содержание фосфора, также как углерода и азота, в надземной фитомассе характерно для годовичного прироста, а в подземной – для тонких корней. Также как и для азота концентрация фосфора в годовичном приросте значительно выше, чем в тонких корнях. Повышение концентрации фосфора в молодых органах растений связано с его участием в составе нуклеиновых кислот и АТФ. Повышение концентрации фосфора молодых органах также связано с его транслокацией из биомассы и мортмассы при отмирании, о чем свидетельствует обеднение этих компонентов фитомассы фосфором. Однако, в противоположность азоту, концентрация фосфора в мортмассе не увеличивается, а остается на том же уровне, что и для биомассы. Это может являться следствием более низкого, чем для азота, содержания фосфора в тканях, когда минерализация части органического вещества мортмассы не приводит к заметному увеличению его содержания в этой фракции. Снижение концентрации фосфора в подземной мортмассе наиболее заметно для экосистем равнинной тундры, особенно КЛ и ВБ. Это, вероятно, связано с общим низким содержанием доступных форм фосфора в почвах этих

экосистем, что приводит к интенсивному сохранению элемента во внутреннем цикле растения и его активной транслокации в живые органы.

Содержание фосфора в почве значительно ниже, чем в мортмассе. Это может свидетельствовать о поглощении растениями фосфорсодержащих соединений как из почвы, так и из мортмассы. При этом происходит снижение концентрации Р в почве и мортмассе и ее увеличение в биомассе растений, прежде всего, годичном приросте.

3.2.5. Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах

Тундровые экосистемы северной Фенноскандии значительно различаются по запасам углерода, азота и фосфора и их распределению по основным пулам (рис. 13, табл. 20).

В экосистемах равнинной тундры запасы углерода и азота значительно выше, чем в горной, а запасы фосфора более сравнимы (табл. 20).

Таблица 20.

Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах, г/м² (среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	С	Н	Р
Горная тундра			
ФВ	6796±422	272±31	32,9±1,2
ЗК	2695±201	119±18	13,4±0,9
ИМР	3079±345	223±22	58,1±4,8
ИМП	3650±205	307±19	60,4±5,2
ДКР	3151±147	241±14	55,0±4,7
Равнинная тундра			
ЕР	35570±1841	1047±52	37,4±1,8
КЛ	39930±1056	1193±64	28,3±2,5
ВБ	46864±1237	1122±42	20,4±2,1

Максимальные запасы элементов в тундровых экосистемах сосредоточены в почве (рис. 13). Почвы разных экосистем, в свою очередь, сильно различаются по запасам элементов (табл. 21). Наряду с различиями в концентрациях углерода, азота и фосфора, разница в запасах этих элементов в почвах определяется варьированием мощности профиля и отдельных горизонтов, а также разной степенью каменистости.

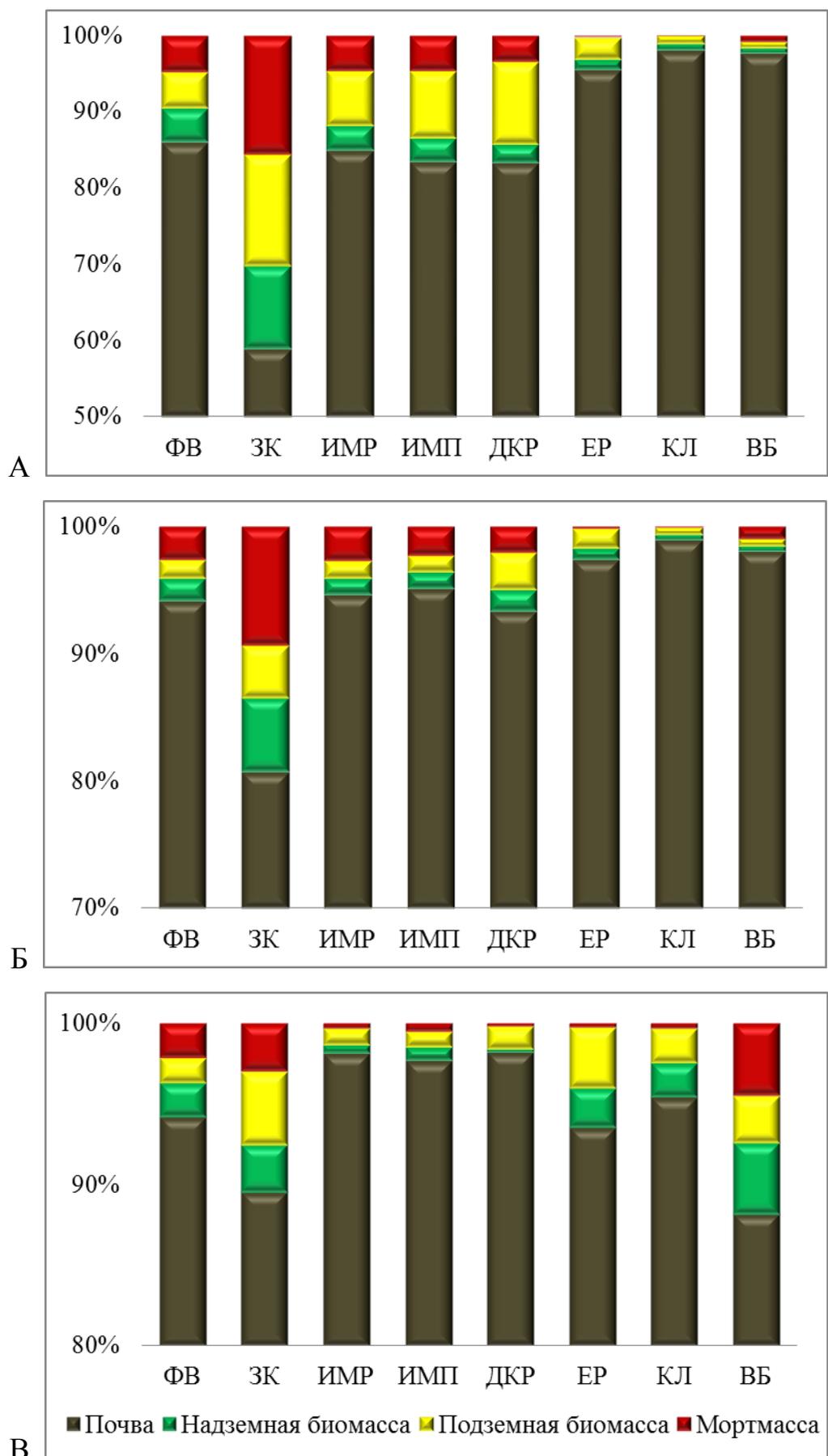


Рис. 13. Структура запасов углерода (А), азота (Б) и фосфора (В) в тундровых экосистемах.

Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых почвах, г/м²

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	С	N	P _{орг}
Горная тундра				
ФВ	TJ	4147±702	165±32	13±2
	BH	1695±101	91±7	18±4
ЗК	АН	1588±278	96±15	12±2
ИМР	АН	1523±300	107±19	9±2
	C _{hi}	1091±200	104±23	48±13
ИМП	АН	1133±465	90±9	11±2
	C _{hi}	1912±501	202±28	48±9
ДКР	АН	1450±433	117±25	13±2
	C _{hi}	1174±437	108±25	41±4
Равнинная тундра				
ЕР	TJ	33980±3010	1020±110	35±4
КЛ	Н	39190±4240	1180±120	27±3
ВБ	ТО	13210±640	140±10	2±1
	ТЕ	32550±1960	960±60	16±1

Максимальные запасы углерода в почвах горной тундры характерны для наиболее мощного (в среднем 25 см) сухоторфяного горизонта TJ, сформированного в флавоцетрариево-вороничной экосистеме. В менее мощных перегнойно-темногумусовых горизонтах литоземов (3-15 см) сосредоточено в среднем в 2-3 раза меньше углерода, чем в сухоторфяном (см. табл. 21). Запасы углерода в минеральных горизонтах почв в целом сравнимы с запасами в перегнойных горизонтах, что связано как с малой мощностью последних, так и с большей плотностью и с относительно высоким содержанием углерода в первых. Аккумуляция органического вещества в минеральных горизонтах определяется тем, что запасы корневой биомассы в них больше, чем в органогенных горизонтах (почвы экосистем ФВ, ИМР и ИМП) или равны (почва луговой экосистемы ДКР). Ежегодное отмирание и разложение корневой биомассы является важным источником, повышающим запасы органического углерода в минеральных горизонтах

горно-тундровых почв. Также вероятным механизмом такого повышения является иллювирирование водорастворимых соединений углерода, что наиболее ярко проявляется в литоземе иллювиально-гумусовом в экосистемах ИМП и ДКР.

Полученные нами данные по запасам углерода в органогенных горизонтах почв близки к данным по почвам Хибин под схожими растительными сообществами: воронично-черничным – $4,7 \text{ кг/м}^2$ и злаковым – $2,0 \text{ кг/м}^2$ (Шмакова и др., 2008). В работе О.В. Честных с соавторами (1999) для горной тундры Кольского полуострова также приводятся близкие значения запасов углерода в почве – $5,3 \pm 1,8 \text{ кг/м}^2$. В то же время, запасы С в почвах горных тундр других регионов превышают полученные нами значения. Например, для почв горной тундры Полярного Урала они оцениваются в $10,6 \pm 2,4 \text{ кг/м}^2$, для Якутии и островов моря Лаптевых – $7,9 \pm 1,5 \text{ кг/м}^2$, Чукотки – $8,5 \pm 3,5 \text{ кг/м}^2$, для горных тундр Средней Сибири – $8,6 \pm 1,0 \text{ кг/м}^2$ (Честных и др., 1999). Для арктических, тундровых и горно-тундровых почв Европейской части России приводится среднее значение запасов углерода около $18,5 \text{ кг/м}^2$ (Рожков и др., 1997), а для разных типов почв Аляски – от $14,2$ до $32,4 \text{ кг/м}^2$ (Eswaran et al., 1993). В целом для тундровых и альпийских экосистем запасы органического углерода оцениваются от $12,7 \text{ кг/м}^2$ (Ajtay et al., 1979) до $20,4 \text{ кг/м}^2$ (Schlesinger, 1977). Значительные расхождения в оценках запасов углерода в тундровых почвах разных регионов связаны, по-видимому, с особенностями регионального почвообразования – прежде всего, с разными климатическими условиями и составом почвообразующих пород. В то же время, расхождения в оценках запасов углерода для одних и тех же территорий могут быть обусловлены неполнотой исходных данных, прежде всего, данных об объемном весе почвы, поскольку большая доля неопределенности оценок запасов элементов в почвах во многом зависит от аппроксимации этих данных.

Для почв равнинной тундры характерны гораздо большие запасы углерода в сравнении с почвами горной тундры (см. табл. 21). Это связано, во-первых, с высокой концентрацией С (от 41,7% в горизонте ТО торфяной олиготрофной почвы ВБ до 47,1% в сухоторфяно-литоземе ЕР и перегнойном литоземе КЛ). Во-вторых, мощность органогенных горизонтов почв на равнинном участке составляет от 10 до 30 см, что, как правило, превышает мощность органогенных горизонтов почв горной тундры. Кроме того, почвы равнинного участка не содержат обломков породы.

Результаты, полученные нами для почв равнинной тундры, совпадают с оценками других авторов для тундровых почв Восточной Сибири, Аляски и Северной Канады. Для указанных регионов запасы органического углерода в почве колеблются от 20 до 45 кг С/м² (Кобак, 1988). Однако, для почв Якутии, сформированных в более суровых климатических условиях, приводятся меньшие значения запасов углерода – от 7,6 до 13,2 кг С/м² (Vockheim *et al.*, 1998). При этом Michaelson *et al.* (1996, 2003) в своих работах приводят достаточно широкий спектр оценок запасов почвенного органического углерода – от 3 до 110 кг С/м². Полученные нами данные по запасам органического углерода в торфяной олиготрофной почве под верховым болотом (13,2 кг/м² для горизонта ТО и 32,5 кг/м² для горизонта ТЕ) достаточно хорошо согласуются со значениями для болот Кольского полуострова (20,4 кг/м²) (Честных и др., 1999).

Запасы азота в органогенных горизонтах почв горной тундры варьируют в пределах 90-165 г/м² (см. табл. 21). Максимальные запасы приходится на горизонт ТЈ сухоторфяно-подбура, что связано с консервацией большого количества азота в составе слабогумифицированного органического вещества, образующего сухоторфяный горизонт. Запасы N в поверхностных маломощных горизонтах литоземов перегнойно-темногумусовых гораздо меньше, а в минеральных горизонтах С_{hi} равны или даже превышают запасы в перегнойно-темногумусовых горизонтах.

Подобно углероду запасы азота в почвах равнинной тундры выше, чем в горных почвах. Минимальные запасы азота в почвах равнинной тундры характерны для торфяно-олиготрофной почвы верхового болота. Это связано с естественными причинами крайней лимитированности сфагновых сообществ азотом и другими элементами минерального питания. Сфагновый мох, являющийся эдификатором данного сообщества, получает минеральное питание преимущественно за счет атмосферных выпадений, что определяет низкое содержание азота в нем. Максимальные запасы азота в почвах не только равнинной тундры, но и в целом для тундровых почв северной Фенноскандии, характерны для литоземов ЕР и КЛ. Запасы N в почвах этих экосистем колеблются в пределах 1000-1200 г/м², что связано с консервацией большого количества азота в слабогумифицированном органическом веществе.

Запасы фосфора в почвах горной тундры не превышают 12-59 г/м². Минимальные запасы характерны для почв, занимающих элювиальные положения в ландшафте (ФВ, ЗК). В почвах транзитных и аккумулятивных позиций (ИМР, ИМП, ДКР) запасы фосфора увеличиваются. При этом они максимальны в минеральных горизонтах (ВН в сухоторфяно-подбуре и С_{hi} в литоземах перегнойно-темногумусовых). Подобное распределение связано не только с большой объемной массой минерального мелкозема, но, возможно, и с иллювиацией Р_{орг} в профиле.

Запасы фосфора в почвах равнинной тундры статистически не отличаются от запасов в почвах горной тундры (см. табл. 21). Минимальные запасы, как и для азота, характерны для торфяной олиготрофной почвы верхового болота. Запасы фосфора в литоземах кустарничковых экосистем ЕР и КЛ варьируют в пределах 27-35 г/м².

Фитомасса является вторым по величине пулом углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах северной Фенноскандии (табл. 22).

Таблица 22

Запасы углерода, азота и фосфора в фитомассе тундровых экосистем северной Фенноскандии, г/м²

(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	С			N			P		
	Надземная биомасса	Подземная биомасса	Мортмасса	Надземная биомасса	Подземная биомасса	Мортмасса	Надземная биомасса	Подземная биомасса	Мортмасса
Горная тундра									
ФВ	311±15	320±29	323±31	5,0±0,2	4,0±0,3	7,2±0,8	0,7±0,04	0,5±0,04	0,7±0,06
ЗК	294±21	395±30	418±51	6,6±0,5	4,6±0,4	11,2±0,9	0,4±0,06	0,6±0,06	0,4±0,03
ИМР	103±7	220±29	142±12	3,1±0,2	3,3±0,3	5,8±0,5	0,3±0,02	0,6±0,05	0,2±0,02
ИМП	117±15	321±37	167±23	3,8±0,3	4,1±0,3	7,4±0,9	0,5±0,05	0,6±0,05	0,3±0,04
ДКР	79±8	342±43	106±19	3,5±0,2	7,4±0,8	4,9±1,0	0,2±0,02	0,8±0,06	0,1±0,04
Равнинная тундра									
ЕР	497±12	1014±127	79±14	8,8±1,2	16,1±1,2	1,6±0,2	0,9±0,12	1,4±0,07	0,1±0,03
КЛ	281±13	451±52	9±1	5,0±0,8	6,8±0,9	0,2±0,1	0,6±0,06	0,6±0,05	0,1±0,02
ВБ	328±15	406±54	370±34	5,5±1,8	6,1±0,9	10,7±1,1	0,9±0,15	0,6±0,05	0,9±0,03

Максимальные запасы всех элементов в надземной биомассе характерны для кустарничковых и болотной экосистем. Это объясняется большей биомассой растений в этих сообществах. Таким образом, максимальные запасы азота и фосфора в надземной биомассе растений характерны для биогеоценозов с относительно низкой концентрацией этих элементов в биомассе и с наиболее бедными доступными формами азота и фосфора почвами, но с большими запасами надземной биомассы. Это может свидетельствовать о накоплении и удержании в составе биомассы растений, прежде всего многолетних органов, необходимого для роста количества элементов минерального питания.

Для большинства тундровых экосистем установлено преимущественное запасание углерода, азота и фосфора в подземной биомассе. Такое распределение запасов элементов в целом отражает соотношение надземной и подземной частей биомассы. В кустарничковых экосистемах (ФВ, ЗК), где соотношение надземной и подземной биомассы растений примерно равно, запасы азота и фосфора в надземной биомассе превышают или близки к запасам элементов в подземной. Это связано с активным участием азота и фосфора в процессах биологического синтеза, активно проходящего в зеленых частях растений в течение вегетационного периода. В травяно-кустарничковых и травяной экосистемах основные запасы биомассы растений приходятся на подземные органы, поэтому и преобладающая часть запасов азота и фосфора также сосредоточена в составе подземных органов.

Запасы углерода, азота и фосфора в мортмассе тундровых экосистем сравнимы, либо несколько превышают запасы элементов в биомассе, что делает мортмассу важным экосистемным пулом этих элементов. В кустарничковых экосистемах равнинной тундры запасы углерода, азота и фосфора в мортмассе значительно ниже, чем в биомассе, что связано с низкими запасами мортмассы в этих экосистемах.

3.3. Минерализация органического вещества и органических соединений азота в тундровых почвах

Функционирование экосистем зависит от скорости формирования и трансформации органического вещества, включающей в себя транспортирование элементов минерального питания из почвы и углерода из атмосферы в растение, минерализацию биологических остатков и их трансформацию в гумус (Шмакова и др., 2008). Эти процессы осуществляются в ходе биологического круговорота и являются основой продуктивности экосистем. Большая часть азота в тундровых почвах находится в составе слабогумифицированного органического вещества и недоступна микроорганизмам и растениям, поэтому устойчивое функционирование сообществ во многом зависит от скорости минерализации органического вещества и перевода элементов минерального питания в доступную форму.

3.3.1. Минерализация органического вещества

Потенциальная скорость минерализации органического вещества позволяет охарактеризовать разные почвы и провести их сравнительную оценку (Звягинцев и др., 2005). Значения PR_{\min} для тундровых почв и показатель эффективности использования субстрата микроорганизмами приведены в таблице 23.

Потенциальная скорость минерализации органического вещества почвы в поверхностных органогенных горизонтах варьирует от 55 до 100 мг С/кг/сут для почв горной тундры и от 44 до 223 мг С/кг/сут для почв равнинной тундры. Минимальное значение этого показателя характерно для горизонта Т0 торфяной олиготрофной почвы, в котором сильноокислая реакция среды (рН 3,9) ограничивает активность микроорганизмов.

**Потенциальная скорость минерализации органического вещества
и эффективность использования субстрата микроорганизмами**

тундровых почв

(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	PR_{\min} , мг С- CO ₂ /кг/сут	qCO_2 , мкг С-CO ₂ / мг С _{микр} /сут	$C_{\text{микр}}/C_{\text{общ}}$, %	$C_{\text{микр}}/C_{\text{экстр}}$, %
Горная тундра					
ФВ	ТJ	100 \pm 11	57 \pm 5	0,6 \pm 0.05	261 \pm 33
	ВН	27 \pm 6	189 \pm 21	0,3 \pm 0.03	163 \pm 12
ЗК	АН	83 \pm 8	103 \pm 15	0,6 \pm 0.06	297 \pm 25
ИМР	АН	98 \pm 16	68 \pm 6	0,9 \pm 0.09	165 \pm 11
	C _{hi}	19 \pm 3	155 \pm 24	0,5 \pm 0.05	108 \pm 12
ИМП	АН	81 \pm 17	85 \pm 6	0,8 \pm 0.08	125 \pm 18
	C _{hi}	10 \pm 2	74 \pm 7	0,5 \pm 0.05	142 \pm 13
ДКР	АН	55 \pm 15	53 \pm 4	0,7 \pm 0.07	158 \pm 21
	C _{hi}	5 \pm 2	6 \pm 1	2,0 \pm 0,21	214 \pm 25
Равнинная тундра					
ЕР	ТJ	93 \pm 22	33 \pm 2	0,7 \pm 0.05	314 \pm 28
КЛ	Н	223 \pm 11	77 \pm 6	0,6 \pm 0.05	306 \pm 25
ВБ	ТО	44 \pm 6	13 \pm 2	0,9 \pm 0.09	400 \pm 37
	ТЕ	161 \pm 44	136 \pm 15	0,3 \pm 0.04	144 \pm 25

Полученные значения потенциальной скорости минерализации органического вещества в целом близки к данным, полученным ранее для аналогичных почв окрестностей Абиско (Harndorf, 2005; Giesler et al., 2012).

Установлено наличие достаточно тесной взаимосвязи между величиной PR_{\min} и концентрацией $C_{\text{общ}}$ в почве (рис. 14). Это согласуется с ранее полученными данными о наличии такой взаимосвязи для тундровых почв (Moorhead, Reynoulds, 1993; Collins et al., 2000; Weintraub, Schimel, 2003), а также почв других природных зон (Лопес де Гереню др., 2004) и подтверждает, что общее содержание углерода органического вещества в почве является одним из важнейших факторов, определяющих микробную активность.

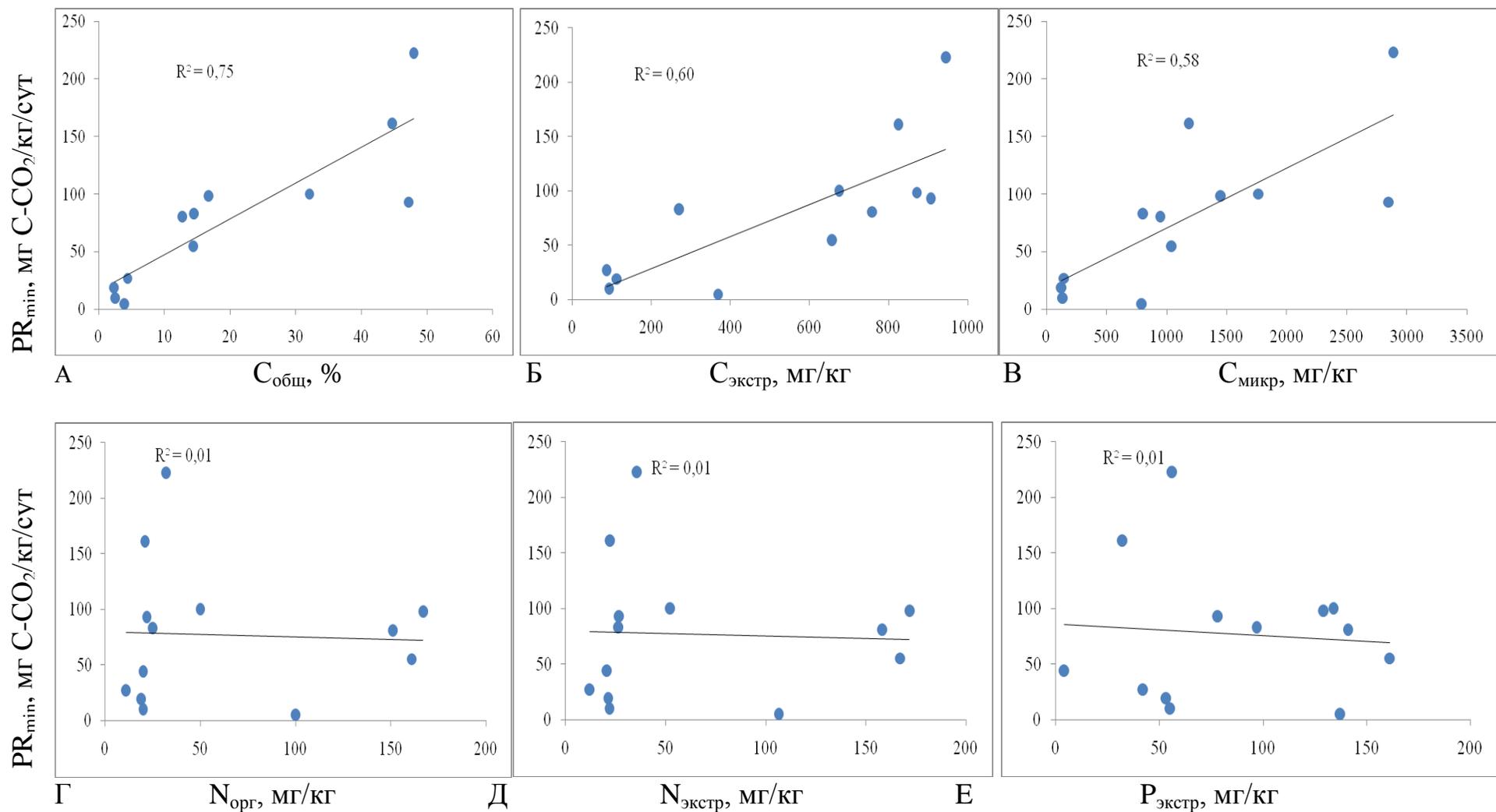


Рис. 14. Зависимость потенциальной скорости минерализации органического вещества (PR_{min} , мг С-СО₂/кг/сут) от содержания в почве общего (А), лабильного (Б) и микробного (В) углерода, органического (Г) и суммы органического и минерального (Д) азота и лабильного фосфора (Е) (без учета данных по горизонту Т0 торфяной олиготрофной почвы).

Величина PR_{\min} также закономерно связана с содержанием в почве лабильного $C_{\text{экстр}}$, являющегося субстратом для минерализации и образования CO_2 , и $C_{\text{микр}}$, характеризующего микроорганизмов, осуществляющих минерализацию (см. рис. 14). В то же время, дыхание микроорганизмов не проявляет зависимости от содержания в почве доступных форм азота и фосфора. Это свидетельствует о том, что активность микроорганизмов в почвах тундры не лимитирована доступностью этих элементов.

Удельное микробное дыхание qCO_2 является важным индикатором эффективности использования субстрата (Ананьева и др., 2009). В исследованных почвах этот показатель достаточно сильно варьирует (см. табл. 23). Наименее эффективное использование субстрата (т.е. наибольшее выделение $C-CO_2$ на единицу углерода микробной биомассы) происходит в подповерхностных горизонтах почв горной (ФВ и ИМР) и равнинной (ВБ) тундры. В почве сообщества ИМП показатели qCO_2 для поверхностного органогенного и подповерхностного минерального горизонтов близки, а в почве сообщества ДКР более эффективное использование субстрата характерно для подповерхностного горизонта.

Выявленные различия могут быть связаны с разной доступностью углерода для микроорганизмов в разных почвах. Такая доступность может быть охарактеризована соотношением $C_{\text{микр}}$ и C немикробных фракций. Доля $C_{\text{микр}}$ в составе $C_{\text{общ}}$ тундровых почв не превышает 1%, за исключением горизонта C_{hi} литозема перегнойно-темногумусового в биогеоценозе ДКР, где она достигает 2% (см. табл. 18), что свидетельствует о потенциально высоких запасах C для потребления микроорганизмами во всех почвах. Показатель qCO_2 уменьшается с увеличением соотношения $C_{\text{микр}}/C_{\text{общ}}$, показывая, что с ростом доли $C_{\text{микр}}$ эффективность использования субстрата возрастает (рис. 15).

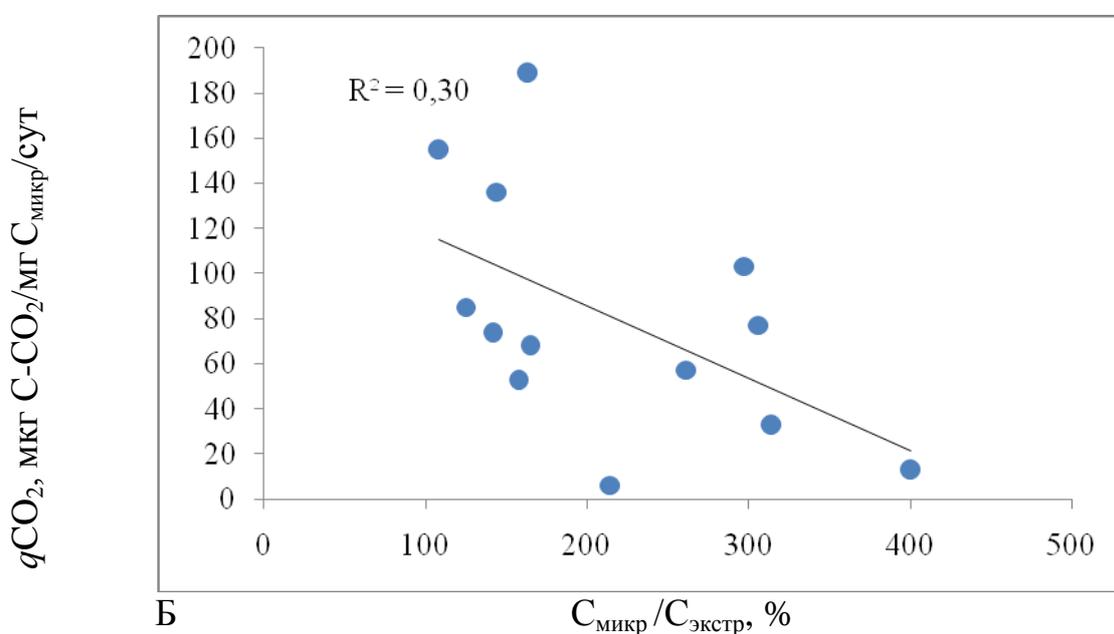
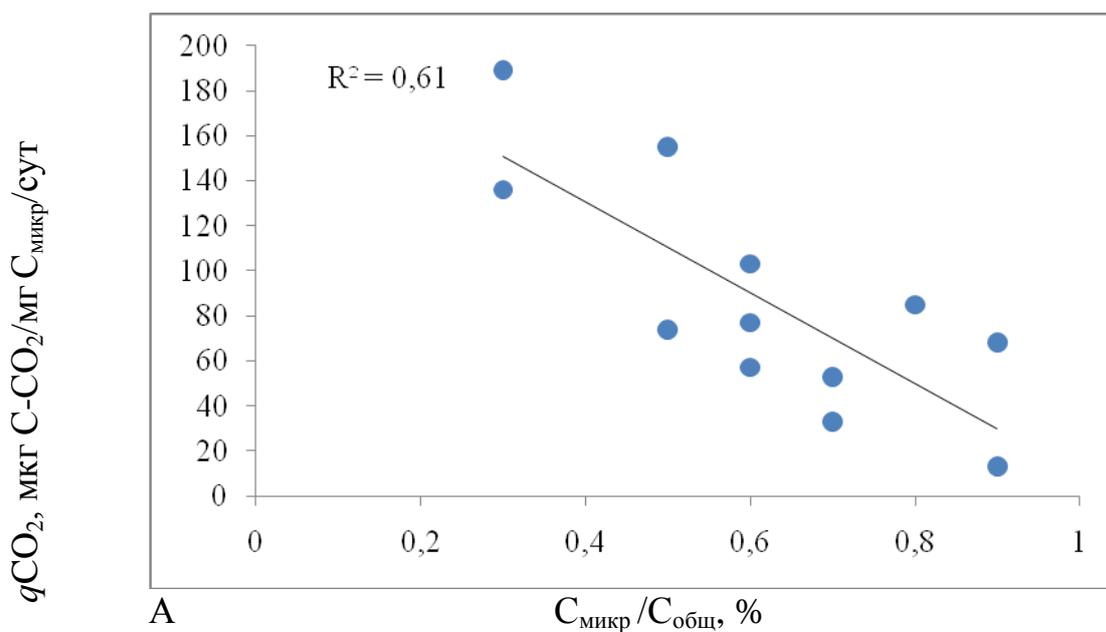


Рис. 15. Зависимость удельного микробного дыхания (qCO_2 , мкг С-СО₂/мг С_{микр}/сут) от доступности микроорганизмам общего (А) и лабильного (Б) углерода почвы.

Таким образом, увеличение количества свободного субстрата ($C_{\text{общ}}$) не способствует его эффективному использованию микроорганизмами. Та же закономерность характерна и для соотношения между $C_{\text{микр}}$ и $C_{\text{экстр}}$ – с ростом доступности лабильного органического вещества (уменьшение

соотношения $C_{\text{микро}}/C_{\text{экстр}}$) эффективность использования субстрата снижается. Казалось бы, соотношение между $C_{\text{микро}}$ и $C_{\text{экстр}}$ должно лучше отражать степень доступности C для микроорганизмов, однако отрицательная взаимосвязь между $q\text{CO}_2$ и соотношением $C_{\text{микро}}/C_{\text{экстр}}$ не является более значимой (см. рис. 15).

3.3.2. Минерализация органических соединений азота

Изученные почвы различаются по потенциальной скорости трансформации соединений азота (табл. 24).

Таблица 24.

Потенциальная скорость минерализации, нитрификации и микробной иммобилизации азота в тундровых почвах, мг/кг/сут
(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Горизонт	$\Delta N_{\text{мин}}$	$\Delta N\text{-NO}_3^-$	$\Delta N_{\text{имм}}$
Горная тундра				
ФВ	TJ	0,75 \pm 0,11	0,043 \pm 0,001	-1,67 \pm 0,59
	BH	0,03 \pm 0,01	0	-0,53 \pm 0,18
ЗК	АН	0,54 \pm 0,09	0	-1,37 \pm 0,91
ИМР	АН	1,57 \pm 0,38	0,095 \pm 0,002	3,10 \pm 0,70
	C_{hi}	0,72 \pm 0,29	0,013 \pm 0,002	1,12 \pm 0,54
ИМП	АН	2,25 \pm 0,55	0,038 \pm 0,009	3,41 \pm 1,58
	C_{hi}	1,01 \pm 0,47	0,010 \pm 0,003	1,29 \pm 0,42
ДКР	АН	2,14 \pm 0,27	0,153 \pm 0,004	5,40 \pm 1,93
	C_{hi}	1,32 \pm 0,41	0,082 \pm 0,009	2,47 \pm 0,81
Равнинная тундра				
ЕР	TJ	1,08 \pm 0,17	0,031 \pm 0,002	-3,70 \pm 0,79
КЛ	Н	0,75 \pm 0,22	0	-3,36 \pm 1,28
ВБ	ТО	0,32 \pm 0,05	0	-12,2 \pm 3,9
	ТЕ	1,41 \pm 0,20	0	-1,24 \pm 0,50

Почвы кустарничковых и болотной экосистем характеризуются низкой скоростью минерализации, часто отсутствием нитрификации и отрицательной иммобилизацией азота. В почвах травяно-кустарничковых и травяной экосистем $\Delta N_{\text{мин}}$ в 2-3 раза больше (до 2 мг/кг/сут), среди продуктов минерализации определяется не только аммонийный, но и нитратный азот. Иммобилизация азота микроорганизмами в этих почвах положительна и превышает скорость минерализации.

Вероятно, отмеченные различия связаны с качественным составом органического вещества почв. При высоком соотношении C:N, характерном для почв равнинной тундры и кустарничковых экосистем горной тундры, минерализация органического вещества сопровождается небольшим высвобождением N-NH₄⁺ и отсутствием микробной иммобилизации азота. Последнее связано, вероятно, с гибелью части популяции микроорганизмов при инкубации образцов почв при относительно высокой температуре (+22 °C), не свойственной им в естественных условиях. Микробное сообщество этих почв представлено преимущественно грибами (Björk et al., 2007; Eskelinen et al., 2010; Sundquist et al., 2011), среди которых велика доля психрофилов, не приспособленных к высоким температурам почвы. Гибель части популяции микроорганизмов при повышении температуры инкубирования подтверждается снижением концентрации $C_{\text{микр}}$ и ростом концентрации $N_{\text{орг}}$ в почве (табл. 25). Высокие значения $PR_{\text{мин}}$ (см. табл. 23), характерные для этих почв, приводят к потере за счет дыхания $C_{\text{экстр}}$, высвободившегося при лизисе клеток, что сопровождается также и снижением концентрации лабильного углерода в процессе инкубирования почвы.

**Изменение показателей лабильного органического вещества и
микробной биомассы при инкубировании образцов, мг/кг/сут**

(среднее \pm ошибка среднего)

Экосистема	Почвенный горизонт	$\Delta C_{\text{экстр}}$	$\Delta N_{\text{орг}}$	$\Delta C_{\text{микр}}$
Горная тундра				
ФВ	ТJ	-5,78 \pm 1,87	2,97 \pm 0,50	-4,92 \pm 1,02
ЗК	АН	-4,19 \pm 1,46	2,54 \pm 0,34	-4,46 \pm 1,13
ИМР	АН	-20,10 \pm 6,21	3,11 \pm 1,24	13,62 \pm 5,64
ИМП	АН	-15,41 \pm 3,80	3,83 \pm 1,08	23,10 \pm 7,91
ДКР	АН	-19,82 \pm 5,02	7,60 \pm 2,36	26,11 \pm 5,02
Равнинная тундра				
ЕР	ТJ	-4,75 \pm 1,20	1,89 \pm 0,50	-5,86 \pm 1,54
КЛ	Н	-6,15 \pm 1,45	2,36 \pm 0,48	-7,14 \pm 1,20
ВБ	ТО	-2,95 \pm 0,88	0,85 \pm 0,21	-4,22 \pm 1,13
	ТЕ	-4,33 \pm 1,46	1,68 \pm 0,44	-4,27 \pm 1,07

При меньших значениях C:N в почвах травяно-кустарничковых и травяной экосистемы горной тундры закономерности трансформации соединений азота принципиально меняются. Соотношение $C_{\text{микр}}:N_{\text{микр}}$ в этих почвах выше, чем соотношение $C_{\text{экстр}}:N_{\text{орг}}$, вследствие чего при инкубации происходит выраженная минерализация и иммобилизация азота. Эти процессы сопровождаются ростом микробной популяции, в которой в большей степени представлены психротолерантные бактерии (Sundquist et al., 2011), что подтверждается увеличением концентрации $C_{\text{микр}}$ (см. табл. 25). Одновременно отмечаются относительно высокие по сравнению с почвами кустарничковых экосистем скорости прироста лабильных $N_{\text{орг}}$ и потери $C_{\text{экстр}}$. Из этого следует, что активная минерализация органических соединений азота в почвах травяно-кустарничковых и травяной экосистем горной тундры определяется достаточной обеспеченностью микроорганизмов азотом и одновременно не ограничена доступностью углерода. Очевидно, что при повышении температуры и удалении растений в условиях лабораторного

эксперимента эти почвы переходят в состояние «азот-насыщенных», когда активность микробного сообщества перестает лимитироваться доступностью азота.

Различия в $\Delta N_{\text{мин}}$ для почв с разным соотношением C:N ранее были отмечены для почв горных тундр региона Абиско (Jonasson et al., 1993), субальпийских лугов Южных Альп (Zeller et al., 2000) и альпийских экосистем Северо-Западного Кавказа (Булатникова и др, 2003). В пределах одного типа тундровых почв Аляски различия $\Delta N_{\text{мин}}$, обусловленные разными соотношениями C:N, были более значимыми, чем различия, обусловленные температурой инкубирования почвенных образцов (Nadelhoffer et al., 1991).

Одной из причин низкой скорости минерализации органических соединений азота в почвах кустарничковых экосистем может быть конкуренция за источники азота между сапротрофными грибами почвы и грибами эктомикоризы и микоризы эрикоидного типа, характерной для большинства представленных в сообществах кустарничков. Микоризные грибы способны быстрее поглощать органические соединения N, прежде всего, аминокислоты (Hobbie, Högberg, 2012), что ограничивает доступ сапротрофных грибов почвы к этому ресурсу. В результате азот посредством микоризы попадает в растения, а почвенные грибы вынуждены потреблять менее богатые азотом субстраты, вследствие чего образование минеральных форм азота в почвах кустарничковых экосистем происходит медленно. В экосистемах ИМР, ИМП и, особенно, ДКР, преобладают травянистые растения у которых микориза либо отсутствует, либо представлена эндомикоризой. В данных условиях конкуренции между грибами почвы и микоризными грибами внутри корня растения не происходит, вследствие чего почвенные грибы могут потреблять и минерализовать более богатый азотом субстрат.

Процесс нитрификации в тундровых почвах не играет существенной роли. Максимальное значение $\Delta N_{\text{нитр}}$ не превышает $0,153 \pm 0,004$ мг/кг/сут и характерен для перегнойно-темногумусового горизонта литозема ДКР (см. табл. 24). Образование нитратов в кислых тундровых почвах возможно в ходе гетеротрофной нитрификации, условием осуществления которой является наличие достаточного количества $N-NH_4^+$ и органического вещества. Очевидно, что в исследованных почвах необходимое сочетание этих факторов не создается. То, что нитрификация в тундровых почвах крайне низка показано ранее на примере почв тундр Аляски (Brooks, Williams, 1999), альпийских лугов Скалистых гор Колорадо (Lipson et al., 1999), арктических почв Канады (Edwards et al., 2006), Северо-Западного Кавказа (Ермак, 2012), а также тундровых почв окрестностей Абиско (Schmidt et al., 2002; Jonasson et al., 2006).

Скорость минерализации соединений азота в тундровых почвах в естественных условиях в 6-25 раз ниже, чем при инкубации в лаборатории (табл. 26), что, очевидно, связано со снижением биологической активности почвы в условиях *in situ* по сравнению с условиях лабораторного эксперимента с заметным повышением температуры инкубации (в 2-3 раза по сравнению с естественными условиями).

Таблица 26.

**Актуальная нетто-минерализация и иммобилизация азота
микроорганизмами в тундровых почвах, мг/кг/сут
(среднее \pm ошибка среднего)**

Экосистема	$\Delta N_{\text{мин}}$	$\Delta N-NO_3^-$	$\Delta N_{\text{имм}}$
ФВ	$0,03 \pm 0,01$	0	$0,97 \pm 0,24$
ДКР	$0,21 \pm 0,04$	0	$1,51 \pm 0,30$
КЛ	$0,12 \pm 0,03$	0	$0,70 \pm 0,98$

При инкубировании почвы в условиях *in situ* нетто-иммобилизация азота во всех почвах положительна. Повышение $\Delta N_{\text{имм}}$ в почвах кустарничковых экосистем связано с отсутствием гибели психрофильных

микроорганизмов. В то же время, для почвы луговой экосистемы показатель $\Delta N_{\text{имм}}$ в стесненных условиях инкубации примерно в 4 раза ниже, чем в лаборатории, что связано со снижением активности психротолерантных микроорганизмов при понижении температуры.

Также как и при лабораторном инкубировании, в естественных условиях процессы нитрификации в тундровых почвах не выражены. Это подтверждает тот факт, что отсутствие нитратов в почве связано не с их ассимиляцией растениями, а с низкой активностью гетеротрофной нитрификации, ограниченной доступностью аммония и органического вещества.

Скорость нетто-минерализации азота в почвах кустарничковых экосистем ниже, чем в почве луга. Похожая закономерность была показана и для луговых альпийских сообществ в Скалистых горах Колорадо, где интенсивность процесса минерализации закономерно увеличивалась от почв сухих лугов, формирующихся на гребнях, к почвам более влажных сообществ, расположенных на склонах (Fisk, Schmidt, 1995), а также лишайниковых пустошей и альпийских лугов Северо-Западного Кавказа (Макаров и др., 2010). Скорость нетто-минерализации азота в почвах пустошей в районе Абиско также была минимальной по сравнению с другими экосистемами (Jonasson et al., 1993; Schmidt et al., 1999, 2002).

Для изученных почв характерны близкие интервалы температуры (6-14 °С в течение июля – см. рис. 5), но скорость минерализации различается в 2-7 раз. Вероятно, в условиях тундры скорость минерализации соединений азота могут определять другие факторы, контролирующие доступность N для минерализации и активность микроорганизмов. В частности, в летние месяцы важным фактором, контролирующим активность минерализации N в тундровых почвах, является влажность почвы (Fisk et al., 1998; Schmidt, Lipson, 2004). Максимальная скорость нетто-минерализации характерна для луговой почвы, хорошо увлажненной в течение всего вегетационного сезона.

Почвы кустарничковых экосистем в случае долговременного отсутствия атмосферных осадков в течение вегетационного периода могут пересыхать, что сказывается на снижении скорости $\Delta N_{\text{мин}}$.

3.3.3. Трансформация соединений азота в присутствии растений

Скорость нетто-минерализации, определенная в экспериментах с инкубацией почвы без растений, может быть далека от реальных величин, характерных для ненарушенной системы «почва–растение», поскольку при искусственном устранении конкуренции со стороны растений, иммобилизация элемента микроорганизмами может значительно возрастать, снижая показатели нетто-минерализации.

При инкубировании монолитов почвы в естественных гидротермических условиях с сохранением надземной и подземной биомассы растений (рис. 16 А), а также при удалении надземной части (рис. 16 Б), накопление минеральных форм азота в почве не происходит, что не свидетельствует, однако, об отсутствии минерализации. Для оценки истинных размеров минерализации азота в данном случае необходимо учитывать иммобилизацию элемента биомассой растений. Оценка изменения запасов азота в растительной биомассе, хотя и имела тенденцию к увеличению запасов N в конце инкубации образцов, но статистически значимых различий этого показателя установлено не было. Это может свидетельствовать о минимальном потреблении азота фитоценозом в середине периода вегетации.

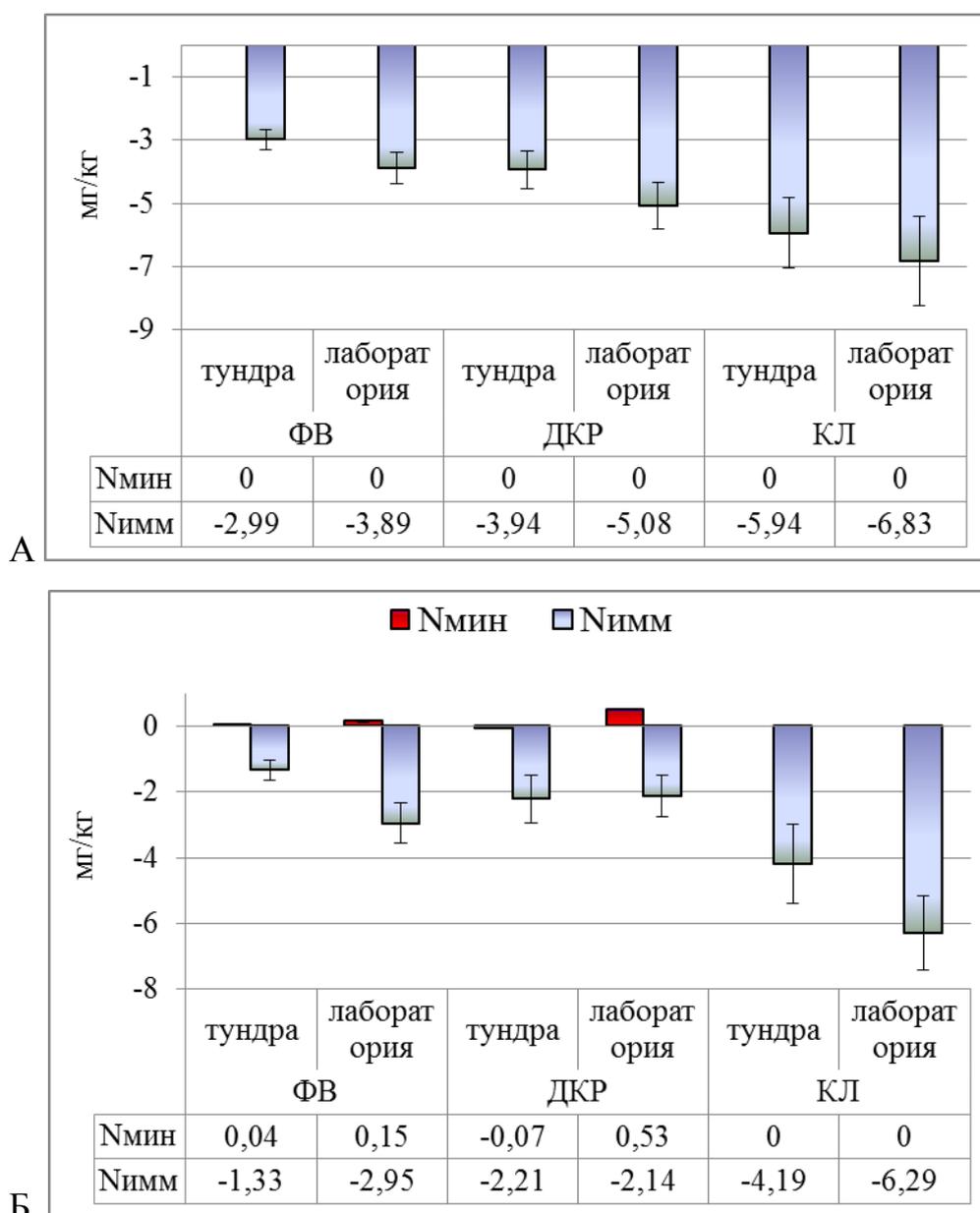


Рис. 16. Накопление минеральных форм и микробная иммобилизация азота в почвах при сохранении надземной и подземной (А) и подземной (Б) биомассы растений.

При повышенной температуре (+22 °С) и полном сохранении биомассы растений минеральный азот также не накапливается (рис. 16 А), однако при удалении надземной биомассы в почве луговой экосистемы ДКР происходит накопление $N-NH_4^+$ (до 0,53 мг/сут). В почвах кустарничковых экосистем

существенного накопления минерального азота при удалении зеленой части растений не происходит (рис. 16 Б).

Отсутствие или очень низкая концентрация в почве минерального азота в течение вегетационного периода является одной из характерных черт биологического круговорота N в экосистемах холодного климата (Giblin et al., 1991; Nadelhoffer et al., 1991; Schmidt et al., 1999; Макаров и др., 2007). Это объясняется ассимиляцией минерального N тундровыми растениями, рост которых ограничен доступностью азота. Jonasson et al. (1999) оценили годовое потребление азота кустарничковыми сообществами окрестностей Абиско в 1 г N/м^2 . При нехватке минерального азота растения могут поглощать низкомолекулярные азотсодержащие органические соединения, как с помощью микоризы, так и непосредственно (Neff et al., 2003; Schimel, Bennett, 2004; Stark, 2007). Удаление надземной биомассы приводит к снижению поглощения N, однако накопление минерального азота происходит только в почве луговой экосистемы, что связано с меньшей долей корневищных растений в составе лугового фитоценоза по сравнению с кустарничковыми экосистемами. Большая доля корневищ в подземной биомассе кустарничковых сообществ обеспечивает потребление и запасание N даже в отсутствии надземных органов. Важная роль подземных побегов в запасании азота была показана ранее в ряде работ (Chapin et al., 1980, 1986; Shaver, Kummerow, 1992; Mullen, Schmidt, 1993).

Микробная иммобилизация соединений азота отрицательна как при инкубировании монолитов с сохранением надземной и подземной биомассы растений, так и при удалении надземной биомассы (рис. 16 А, Б). Повышение температуры инкубирования приводит к гибели части популяции микроорганизмов и определяет еще более отрицательную иммобилизацию. При удалении надземной части растений микробная иммобилизация N остается отрицательной, но гибель микроорганизмов замедляется (рис. 16 А, Б).

Отрицательная скорость иммобилизации азота микроорганизмами может быть связана со сроками проведения экспериментов в середине вегетационного периода (конец июля-середина августа). Максимальное содержание углерода и азота микробной биомассы наблюдается в почве в весенний период (Fisk et al., 1998; Weedon, 2013), когда при таянии снежного покрова в результате периодических процессов промораживания и оттаивания почвы происходит высвобождение значительных количеств лабильного органического вещества, в том числе и микробного происхождения. В дальнейшем в ходе вегетационного сезона часть лабильного углерода почвы теряется, прежде всего, за счет дыхания микробного сообщества. Снижение концентрации $C_{экстр}$ в почве делает возможным рост микробной биомассы только после гибели части популяции и высвобождения дополнительного количества углерода. Таким образом, снижение численности активных клеток микроорганизмов (определяемое по снижению $C_{микр}$ в ходе инкубации) определяет отрицательные значения иммобилизации азота.

Отрицательные значения микробной иммобилизации азота при инкубировании монолитов почвы с сохранением растений может свидетельствовать о том, что в экосистемах холодного климата растения могут более эффективно утилизировать минеральные вещества, чем микроорганизмы. Это может быть объяснено тем, что растения способны запасать N в своей биомассе на значительно больший период времени (Fisk, Schmidt, 1996; Hodge et al., 2000; Stark, Grellmann, 2002; Stark, Kytöviita, 2006). Несмотря на то, что в процессе инкубирования монолитов нами не зафиксировано значимого увеличения запасов азота в биомассе растений, анализ данных литературы позволяет сделать такое предположение. Так, Fisk и Schmidt (1996) в экспериментах с внесением удобрений показали, что увеличение доступности питательных элементов в почве не приводило к соответствующему увеличению запасов азота микробной биомассы в течение

всего вегетационного периода. Содержание $N_{\text{микро}}$ в почвах возросло только после отмирания растительности. В субарктических лугах внесение удобрений значительно увеличило продуктивность растений, но не повлияло на иммобилизацию азота микроорганизмами даже после искусственного скашивания всей растительности (Stark, Kytöviita, 2006). По данным Jonasson et al. (1999) в арктических экосистемах внесение питательных элементов не влияет на распределение ресурсов в системе «микроорганизмы-растения», а увеличение запасов $N_{\text{микро}}$ происходит только при внесении удобрений в сочетании с затемнением растений. Высокая иммобилизация N микроорганизмами наблюдалась в почвах при удалении корней. В то же время, при сохранении корней растений в почве содержание азота микробной биомассы оставалось постоянным, либо несколько снижалось (Schmidt et al., 2002), что доказывает способность растений регулировать потребление азота микроорганизмами.

Отрицательные значения иммобилизации азота микроорганизмами даже в условиях наличия в почве минерального азота, как в ситуации с почвой ДКР, позволяет высказать предположение, что рост микробной биомассы и иммобилизация ею N ограничены не уровнем доступности этого элемента, а другими факторами, прежде всего, доступностью лабильного углерода. Очевидно, что этот вопрос требует пристального внимания и дополнительного изучения.

3.4. Минерализация и мобилизация органического вещества при внесении доступных форм элементов питания

В тундровых почвах разложение органического вещества сдерживается комбинацией низкой температуры, высокой кислотности, подавления оксидазной активности из-за недостатка кислорода, функциональных ограничений микробных сообществ, участвующих в минерализации химически сложных субстратов с низким содержанием азота (Freeman et al., 2001; Moore, Basiliko, 2006). Активность почвенных микроорганизмов в разложении органического вещества может ограничиваться также доступностью энергетических ресурсов. Вследствие этого важным представляется выяснение вопроса о роли доступности отдельных элементов питания в минерализации разного по качеству органического вещества почвы.

Внесение дополнительных количеств азота, фосфора и их сочетания не вызывает увеличения суммарной продукции CO_2 за 7 суток инкубации образцов трех исследованных тундровых почв, тогда как при внесении дополнительного количества углерода происходит существенное увеличение суммарной продукции CO_2 (рис. 17). Внесение дополнительного количества азота или фосфора вместе с источником углерода не приводит к дополнительному изменению суммарной продукции углекислого газа, которое наблюдается во всех трех почвах при внесении суммы углерода, азота и фосфора. Таким образом, реакция микробного сообщества разных почв на повышение доступности элементов одинакова, но почвы заметно различаются по степени респираторного отклика на внесение легкодоступного источника углерода. Так, в почве луговой экосистемы потеря углерода при дыхании в случае внесения глюкозы в 3 раза больше, чем в контроле, а в почвах кустарничковых экосистем ФВ и КЛ это

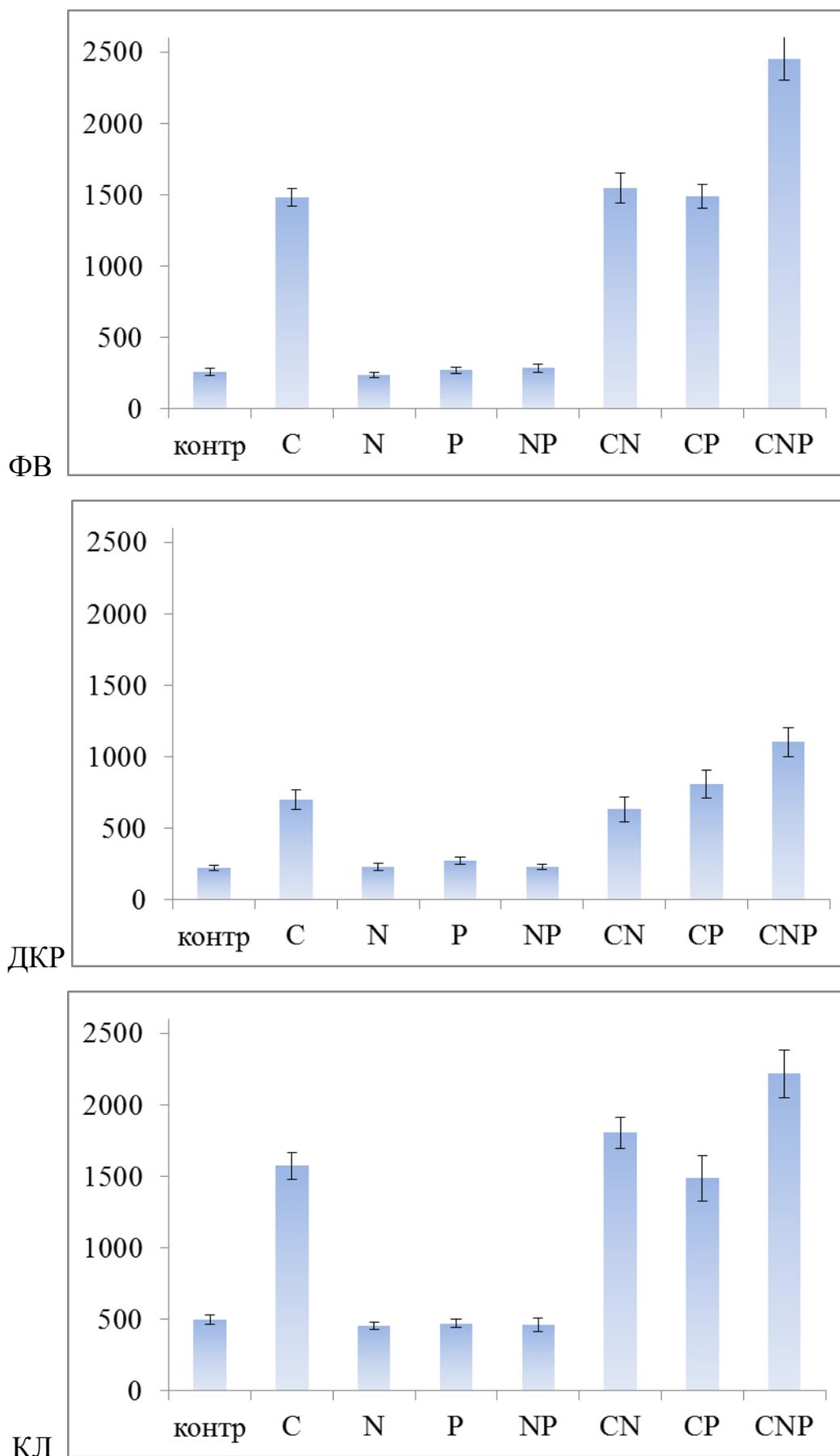


Рис. 17. Суммарная продукция C-CO₂ (мг/кг) почвами за 7 суток инкубации.

увеличение составляет от 3 до 6 раз. Подобная закономерность сохраняется при внесении суммы углерода, азота и фосфора в почву.

В почве луга наблюдается примерно четырехкратное увеличение суммарной потери углерода по сравнению с контролем, а для почвы кустарничковой экосистемы ФВ установлено 10-кратное увеличение этого показателя. В почвах кустарничковых экосистем ФВ и КЛ, содержащих больше $C_{\text{микро}}$ по сравнению с луговой почвой ДКР, вследствие чего отклик на внесение углерода в почву максимален.

В контроле, а также при внесении азота, фосфора и их суммы, скорость образования CO_2 относительно стабильна в течение всего периода инкубации (рис. 18). При внесении углерода, а также суммы углерода и элементов минерального питания максимальное значение отклика микробного сообщества почвы наблюдается на вторые сутки после внесения питательных элементов. Следовательно, микроорганизмам тундровых почв потребовалось около 2 суток для перехода в активное состояние. В целом, подобную динамику активности минерализации глюкозы можно объяснить быстрым потреблением субстрата и его использованием в ходе катаболизма в течение первых суток инкубации и дальнейшей реутилизацией иммобилизованного в микробной биомассе углерода.

Максимальное увеличение дыхания во всех изученных почвах наблюдается при внесении полного комплекса элементов (CNP), что связано с увеличением запасов микробной биомассы почвы. Сочетанное действие факторов (C+N, C+P) практически не отличается от эффекта внесения C (за исключением вторых суток инкубации, когда внесение комплекса углерода и азота значительно увеличивает отклик микробного сообщества почв кустарничковых сообществ (ФВ и КЛ)).

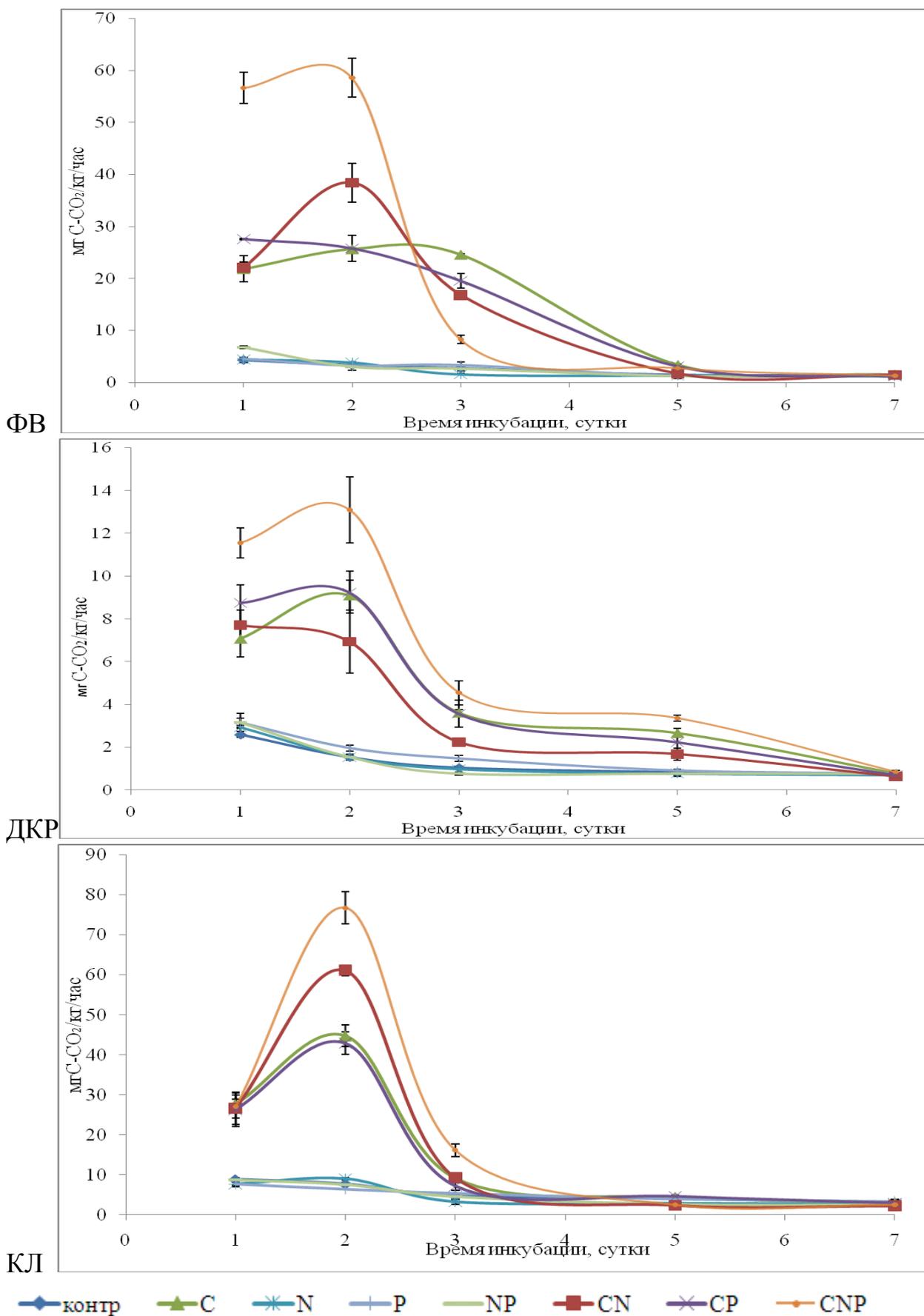


Рис. 18. Динамика продукции С-СО₂ (мг/кг/ч) почвами при внесении дополнительных количеств элементов.

Описанные закономерности влияния доступности элементов питания на продукцию CO_2 почвами во многом согласуются с ранее опубликованными данными. Так, при исследовании отклика микробных сообществ почв кустарничковой пустоши и лесотундры окрестностей Абиско, Hartley et al. (2010) установили, что внесение дополнительных количеств азота и фосфора в почву не приводит к изменению суммарной продукции CO_2 . Нейтральное воздействие дополнительных количеств азота на продукцию CO_2 северными почвами показано и в других работах (Sjöberg, Persson, 1998; Yoshitake et al., 2007b). В то же время, в литературе отмечается и отрицательные эффекты внесения дополнительных количеств N на суммарную продукцию углекислоты (Soderstrom et al., 1983; Cheshire, Chapman, 1996; Fierer et al., 2003; Ouyang et al., 2008), а также отмечены факты стимулирования продукции CO_2 при внесении азота (Cheshire, Chapman, 1996; Fierer et al., 2003). Yoshitake et al. (2007a) показали, что внесение дополнительного количества доступного азота в почву приводит к стимулированию почвенного дыхания лишь в краткосрочной перспективе, тогда как в долгосрочной перспективе этого не наблюдается. Степень проявления эффекта может быть связана с глубиной взятия образца для исследования. Так, Fierer et al. (2003) показали, что дополнительное внесение азота приводит к ингибированию почвенного дыхания в образцах поверхностных горизонтов, но приводит к существенному его стимулированию в образцах, взятых с глубины более 25 см. Эффект от внесения дополнительных количеств азота может зависеть от доступности фосфора. Amador и Jones (1993), а также Cheshire и Chapman (1996) показали, что в торфяниках дополнительное количество азота ингибирует дыхание почвы при низком содержании доступного фосфора и не оказывает влияния или стимулирует продукцию CO_2 при высоком содержании доступного P.

Одной из возможных причин отсутствия влияния доступности N на продукцию CO_2 почвами являются высокие энергетические затраты на синтез

экзоферментов микроорганизмами. Доступность соединений азота не может компенсировать энергозатраты на биосинтез ферментов, вследствие чего не происходит ускорения разложения органического вещества почвы (Schimel et al., 2003). Так, изучение кинетики ферментативных реакций в сухих почвах Антарктиды показало, что активность ферментов, за исключением дегидрогеназ, оставалась неизменной при внесении в почву азота и азота с небольшим количеством углерода (Hopkins et al., 2008).

В отличие от наших данных, в большинстве опубликованных работ показано увеличение почвенного дыхания при внесении P (Amador, Jones, 1993; Fierer et al., 2003; Ouyang et al., 2008; Giesler et al., 2012). В то же время, Hartley et al. (2010) не выявили повышения продукции углекислого газа почвой кустарничковой пустоши окрестностей Абиско при внесении дополнительного количества фосфора. Авторы связали отсутствие реакции микробного сообщества на увеличение доступности фосфора с формой внесения элемента (Na_3PO_4 вместо K_2HPO_4 как в других исследованиях), однако в нашем случае отклика не наблюдалось и при внесении фосфора в виде дигидрофосфата калия.

В некоторых работах также показано, что совместное внесение азота и фосфора увеличивает продукцию CO_2 почвами (Fierer et al., 2003; Hartley et al., 2010), хотя наши данные говорят об отсутствии такого эффекта. Подобное различие экспериментальных результатов свидетельствует о важной роли местных факторов, в которых формируется микробное сообщество почвы, в формировании отклика микробоценоза на внесение дополнительного количества фосфора.

Динамика лабильных углерода, азота и фосфора, а также этих элементов в составе микробной биомассы в ходе инкубационного эксперимента представлена в Таблице 2 Приложения.

В почвах кустарничковых экосистем ФВ и КЛ в контроле концентрации углерода, азота и фосфора микробной биомассы почв

изменяются согласованно. Так, в первые пять суток инкубации зафиксировано их снижение. Подобное изменение, на наш взгляд, связано с гибелью части популяции микроорганизмов при резком изменении условий (повышение температуры). Однако уже к седьмым суткам инкубации концентрации элементов микробной биомассы достигают начальных значений. Концентрации лабильных форм углерода, азота и фосфора изменяются противофазно по сравнению с элементами микробной биомассы. Так, в первые несколько суток инкубации зафиксирован всплеск концентрации лабильных форм элементов в почве (согласуется с гибелью части микроорганизмов), после чего происходит их постепенное снижение, связанное с включением в состав микробной биомассы. Важно отметить, что суммарное содержание элементов в лабильном пуле и микробной биомассе остается практически постоянным, что свидетельствует о том, что в период инкубации происходит лишь перераспределение элементов в системе «микробная биомасса – лабильные соединения», связанное с адаптацией микроорганизмов к новым экологическим условиям.

В почве луговой экосистемы в контроле концентрации элементов лабильных соединений и микробной биомассы в первые несколько суток изменяются также как в почвах кустарничковых экосистем. Однако к пятым суткам инкубации наблюдается тенденция к увеличению концентрации элементов микробной биомассы, не сопровождающаяся увеличением концентрации лабильных форм элементов, что свидетельствует о возможном включении дополнительных количеств элементов из органического вещества почвы в состав микробной биомассы. Увеличения продукции CO_2 почвой при этом не наблюдается, что свидетельствует не о минерализации, а о деполимеризации органического вещества и потребления мономеров микроорганизмами.

Внесение дополнительного количества азота не влияет на динамику $C_{\text{микр}}$, $N_{\text{микр}}$, а также $P_{\text{микр}}$ и $P_{\text{экстр}}$. При этом к концу периода инкубации

происходит постепенное увеличение концентрации углерода в составе лабильных соединений, что может свидетельствовать о деполимеризации почвенного органического вещества при уменьшении соотношения C:N. Особенно это проявляется в почвах кустарничковых экосистем. Таким образом, внесение дополнительного количества азота в почву приводит к увеличению концентрации лабильных органических соединений в почве, но их потребление микроорганизмами не возрастает. Одной из причин этого может являться низкая доступность фосфора для микроорганизмов (Cheshire, Chapman, 1996).

Дополнительное количество фосфора, вносимого в почву приводит к увеличению концентраций лабильных и микробных углерода, азота и фосфора в конце инкубации. Ранее для тундровых почв Абиско было показано, что повышение доступности фосфора вызывает увеличение респираторной активности микроорганизмов (Giesler et al., 2012), хотя в нашем случае скорость продукции C-CO₂ оставалась на уровне контрольной почвы (см. рис. 17, 18). Очевидно, внесение фосфора вызывает деполимеризацию органического вещества и повышение концентрации C_{экстр} в почве, что в свою очередь способствует приросту микробной биомассы и повышению концентрации ассоциированных в ней элементов.

Сочетанное действие азота и фосфора приводит к увеличению концентрации C, N и P в микробной биомассе к концу инкубации. Ранее Cheshire и Chapman (1996) установили возможность эффекта повышения биологической активности торфяных почв при внесении дополнительных количеств азота на фоне высокой доступности фосфора. В то же время, концентрация органического углерода в составе лабильных соединений ниже, чем при внесении азота и фосфора по отдельности. При совместном внесении N и P также наблюдается более интенсивное снижение концентрации их экстрагируемых соединений в почве по сравнению с

отдельным внесением, что говорит о включении элементов в состав микробной биомассы.

Внесение в почву углерода в форме глюкозы приводит к сокращению периода адаптации к повышенной температуре (гибели части популяции, как это наблюдалось в первые несколько суток инкубации в предыдущих вариантах опыта) и способствует увеличению концентрации углерода, азота и фосфора микробной биомассы. Содержание лабильных форм этих элементов при этом закономерно снижается. Доступность углерода определяет способность почвенных микроорганизмов поглощать другие элементы питания, что для почв экосистем холодного климата показано в ряде работ (Schmidt et al., 1997; Michelsen et al., 1999). Так, внесение глюкозы в почву альпийского луга увеличивает доступность ресурсов углерода и приводит к значительной микробной иммобилизации питательных элементов (Song et al., 2010).

При внесении углерода в сочетании с азотом или фосфором и при внесении суммы углерода, азота и фосфора также наблюдается более короткий период адаптации микроорганизмов к новым условиям и отмечен прирост элементов микробной биомассы. При этом к концу периода инкубации наблюдается снижение концентрации лабильных соединений углерода, азота и фосфора.

Таким образом, доступность углерода для микроорганизмов является важным фактором супрессивности микробного сообщества почвы. При наличии достаточного количества доступного элемента адаптация микроорганизмов к резкому изменению температурного режима почвы происходит за более короткий период. Доступность соединений азота способствует приросту микробной биомассы тундровых почв только при наличии достаточного количества доступных соединений фосфора. В то же время, повышение доступности N приводит к интенсификации процесса деполимеризации органического вещества почвы и накопления C в

лабильном пуле без его потребления микроорганизмами и увеличения продукции CO_2 почвами.

Полученные данные позволяют составить баланс лабильных соединений углерода в тундровых почвах при разных условиях эксперимента (табл. 27) и определить возможность включения почвенного органического вещества в состав лабильных форм, включая микробную биомассу.

В контрольных условиях, а также при внесении в почву углерода, азота и их суммы, не наблюдается перехода стабильных органических соединений почвы в состав лабильных (ΔC близка к нулю – низкие положительные значения ΔC вероятнее всего связаны не с разложением почвенного органического вещества, а с суммированием аналитических погрешностей при составлении баланса). При внесении же в почву дополнительных количеств доступного фосфора (в том числе при его сочетании с азотом и углеродом) во всех тундровых почвах наблюдаются высокие значения ΔC , свидетельствующие о включении стабильных соединений углерода почвы в биологический круговорот. При этом при повышении доступности только фосфора увеличение ΔC происходит за счет прироста концентрации $\text{C}_{\text{экстр}}$, что, очевидно, связано с увеличением скорости деполимеризации почвенного органического вещества при изменении соотношения $\text{C}:\text{P}$ в почве. В то же время, концентрация $\text{C}_{\text{микр}}$ не увеличивается, что, вероятно, вызвано недостатком азота на фоне повышения концентрации доступного фосфора и лимитированием роста микробной биомассы. Это подтверждается тем, что при одновременном увеличении доступности азота и фосфора ΔC увеличивается не только за счет роста концентрации $\text{C}_{\text{экстр}}$, но и за счет $\text{C}_{\text{микр}}$.

Значительный прирост $\text{C}_{\text{микр}}$ при внесении в почву C и P , а также C , N и P определяет общий прирост ΔC несмотря на значительные потери $\text{C}_{\text{экстр}}$, в том числе и за счет дыхания. В то же время, потери $\text{C}-\text{CO}_2$ из системы в процессе инкубации всегда ниже или сравнимы с количеством вносимого в

Баланс углерода (лабильный пул) в почве при внесении дополнительных количеств С, N и P, мг/кг
(среднее ± ошибка среднего)

Экосистема	Вариант опыта	Начало инкубации		Окончание инкубации		С-СО ₂	Δ С _{микро}	Δ С _{экстр}	Δ С
		С _{микро}	С _{экстр}	С _{микро}	С _{экстр}				
ФВ	контроль	1521	768	1305	727	261	-216	-41	4
	+С		2768	1845	945	1508	325	-1823	10
	+N		768	1129	918	242	-391	150	1
	+P		768	1329	1128	275	-192	360	443
	+NP		768	1839	942	289	318	173	780
	+CN		2768	1952	795	1576	431	-1973	34
	+CP		2768	2021	785	1515	561	-1812	264
	+CNP		2768	2103	592	2500	582	-2176	906
ДКР	контроль	1037	657	916	568	225	-121	-89	15
	+С		2657	1738	1269	713	701	-1388	26
	+N		657	846	625	233	-191	-32	10
	+P		657	986	915	278	-51	258	485
	+NP		657	1254	916	235	217	259	710
	+CN		2657	1952	1120	644	915	-1537	22
	+CP		2657	1962	921	823	1025	-1737	112
	+CNP		2657	2136	694	1122	1099	-1963	258
КЛ	контроль	2890	945	2496	841	508	-394	-104	10
	+С		2945	3248	999	1602	358	-1946	14
	+N		945	2347	1033	459	-543	88	4
	+P		945	2524	1343	480	-366	392	512
	+NP		945	2975	1152	469	85	207	761
	+CN		2945	3154	895	1837	264	-2050	52
	+CP		2945	3663	914	1515	772	-2031	257
	+CNP		2945	3583	844	2258	693	-2101	850

пробу углерода. Это свидетельствует об отсутствии прайминг-эффекта, т.е. минерализации стабильных органических соединений почвы, инициированной внесением легкоразлагаемого субстрата. Минерализации стабильного органического вещества в тундровых почвах не отмечено, хотя ранее наибольшие прайминг-эффекты отмечались для почв с малой доступностью минеральных элементов (Cardon, 1996; Kuzyakov, 2002; Fontaine et al., 2004), особенно азота (Craine et al., 2007).

Возможной причиной отсутствия или слабого проявления прайминг-эффектов в исследованных почвах является низкая эффективность использования субстрата (см. табл. 23), приводящая к быстрой потере внесенного углерода. В то же время, повышение доступности фосфора приводит к деполимеризации органического вещества почвы. Возможно, более длительный по времени эксперимент позволил бы выявить наличие прайминг-эффекта при повышении концентрации фосфора в почве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сочетание климатических и орографических условий северной Фенноскандии создает предпосылки для формирования экосистем, различающихся по своим функциональным характеристикам. Хорошо описанная ранее мозаичность растительности в тундровой зоне взаимосвязана с неоднородностью почвенных свойств, что можно наглядно проследить на примере двух групп тундровых экосистем: к первой относятся кустарничковые и болотная экосистемы, ко второй – травяно-кустарничковые и травяная.

Травяно-кустарничковые и травяная экосистемы характеризуются большим биологическим разнообразием по сравнению с кустарничковыми и болотной экосистемами (см. Табл. 1 Приложения). В то же время, кустарничковые и болотная экосистемы характеризуются более высокими запасами фитомассы, что связано, прежде всего, с различиями флористического состава экосистем. В кустарничковых экосистемах преобладают растения с многолетними надземными органами, характеризующиеся малым количеством ежегодного опада. В травяно-кустарничковых и травяной экосистемах, напротив, преобладают растения, надземные органы которых, как правило, полностью или большей частью отмирают к концу вегетационного сезона. Важным фактором, определяющим видовой состав сообщества, а следовательно, и влияющим на запасы фитомассы в экосистеме, является мощность зимнего снегового покрова и степень увлажненности почвы в вегетационный сезон. Так, кустарничковые экосистемы горной тундры с высокими запасами фитомассы формируются на положительных элементах мезорельефа с малым количеством накапливаемого зимой снега и менее увлажненных летом, что обуславливает здесь преобладание хионофобных лишайников и кустарничков. На отрицательных элементах ландшафта формируются экосистемы с меньшей

долей лишайников и кустарничков, особенно, вечнозеленых, и с преобладанием травянистых растений и мхов. При этом в горной тундре на наиболее оснеженных зимой и увлажненных летом участках формируются травяные экосистемы – тундровые луга, характеризующиеся небольшими запасами фитомассы.

Экосистемы равнинной тундры функционируют в условиях гораздо менее пересеченного рельефа, однако здесь микрорельеф имеет также важное значение в перераспределении снега зимой и в формировании различий во влажности почвы в период вегетации. Так, кустарничково-лишайниковая экосистема, формирующаяся на наиболее выпуклых элементах микрорельефа часто оказывается неоснеженной зимой, что в частности приводит к формированию здесь участков почвы не покрытых растительностью. Это обуславливает высокую эвапорацию влаги из почвы летом и преобладание здесь хионофобных лишайников и ксероморфных кустарничков и, как следствие, формирование относительно низких (по сравнению с другими кустарничковыми экосистемами) запасов надземной биомассы. В понижениях микрорельефа, более защищенных от ветра и накапливающих большее количество снега зимой, формируется ерниковая экосистема с максимальным запасом надземной биомассы. На выположенных элементах мезорельефа в условиях постоянного переувлажнения (за счет застаивания поверхностных вод) формируется экосистема верхового болота с преобладанием сфагнового мха, что способствует созданию больших запасов фитомассы, сравнимых с кустарничковыми экосистемами.

Суровые климатические условия Арктики определяют преобладание в тундровых сообществах многолетних растений с развитой системой подземных побегов. Это определяет сосредоточение основных запасов биомассы фитоценозов в составе подземных органов.

Экосистемы кустарничкового и травяного типов существенно различаются не только по флористическому составу и запасам фитомассы, но

также по почвенным характеристикам и интенсивности некоторых почвенных процессов. Так, почвы экосистем травяного типа имеют более высокий рН, содержат меньше углерода в составе более гумифицированного органического вещества почвы, о чем свидетельствуют более низкие соотношения C:N и C:P_{орг}, более высокие концентрации лабильных органических и минеральных форм азота. Растения этих экосистем характеризуются более высоким относительным содержанием азота и фосфора в надземной и подземной фитомассе. В то же время, растения экосистем кустарничкового типа характеризуются большим содержанием углерода, что обусловлено преобладанием лигнифицированных органов и способствует формированию здесь более устойчивого слабогумифицированного органического вещества. В соответствии с этим общие запасы элементов в экосистемах сильно различаются. Так, более высокие запасы углерода характерны для экосистем кустарничкового типа, особенно для экосистем равнинной тундры за счет большей плотности почвенных горизонтов и отсутствия включений в виде обломков породы. Наибольшие запасы азота также приурочены к экосистемам кустарничкового типа в основном за счет аккумуляции большого количества N в составе слабогумифицированного органического вещества почвы. Запасы фосфора в экосистемах травяного типа превышают запасы элемента в кустарничковых экосистемах, что с одной стороны связано с большей концентрацией фосфора в растениях, а с другой – с аккумуляцией фосфора в почве за счет его геохимической миграции и аккумуляцией в отрицательных элементах мезорельефа.

Микробное сообщество почв кустарничковых экосистем со слабогумифицированным органическим веществом и низкой концентрацией элементов питания состоит преимущественно из грибов, а основу микробоценоза почв травяных экосистем составляют бактерии. В нашей работе такое изменение состава микробоценоза косвенно подтверждено

различием в соотношении C:N в микробной биомассе почв. Почвы экосистем кустарничкового типа имеют высокое соотношение C:N в микробной биомассе, свойственное почвенным грибам. Более низкие соотношения C:N в микробной биомассе почв в экосистемах травяного типа может свидетельствовать о преобладании в ее составе бактерий.

Различия в составе микробоценоза находят отражение также в разной биологической активности тундровых почв – в разной потенциальной скорости минерализации органического вещества почвы и эффективности использования субстрата микроорганизмами. Потенциальная скорость минерализации органического вещества максимальна для поверхностных горизонтов почв горной тундры, занимающих элювиальные положения в катене и постепенно снижается в почвах, занимающих транзитные и аккумулятивные позиции. При этом более высокая эффективность использования субстрата в почвах элювиальных позиций характерна для поверхностных органогенных горизонтов, а в почвах аккумулятивных позиций – для подповерхностного минерального горизонта.

В естественных условиях почвы как кустарничковых, так и травяной экосистем характеризуются низкими скоростями нетто-минерализации и микробной нетто-иммобилизации азота. При экспериментальном повышении температуры различия между кустарничковыми и травяными экосистемами становятся более заметными. Так, в почвах кустарничковых экосистем даже при повышении температуры процессы нитрификации практически не выражены, слабо проявляются процессы аммонификации, а микробная иммобилизация отрицательна. В почвах травяных экосистем, напротив, процессы аммонификации, нитрификации и микробной иммобилизации достаточно выражены. Подобные различия в биологической активности почв разных экосистем могут быть связаны с преобладанием в составе микробоценоза почв кустарничковых экосистем психрофильных грибов, а в составе микробоценоза почв травяных экосистем – психротолерантных

бактерий. Повышение температуры приводит к гибели части популяции психрофильных организмов, но способствует росту популяции психротолерантных.

В течение вегетационного периода в естественных условиях при сохранении растений не происходит накопление минеральных форм азота. Наше исследование показывает, что при экспериментальном повышении температуры окружающей среды, возможно повышение скорости минерализации органического вещества почвы и увеличение доступности минеральных элементов, прежде всего, азота. При этом следует ожидать повышение продуктивности растений и, соответственно, стока углерода из атмосферы в почву. Следует отметить, что увеличение минерализации органических соединений и образование минеральных соединений азота установлено только для почв экосистем травяного типа, что позволяет предположить увеличение продуктивности растений, прежде всего, в этих экосистемах. Однако по большинству прогнозов климат в Арктике будет становиться не только более теплым, но и более сухим. В таких условиях конкурентное преимущество будут иметь кустарничковые экосистемы, занимающие более сухие местообитания. Дополнительные количества азота для растений в этом случае поступает в почву при гибели микробной биомассы. Это может свидетельствовать об успехе растений в конкуренции с микроорганизмами за источники азотного питания.

Респираторная активность почвенных микроорганизмов, как в горной, так и в равнинной тундре лимитирована доступностью углерода. Повышение доступности азота и фосфора без повышения доступности углерода не приводит к изменению активности микроорганизмов тундровых почв, что связано с отсутствием прайминг-эффектов при дополнительном внесении минеральных элементов в почву. В то же время, повышение доступности фосфора положительно сказывается на продукции лабильных органических соединений тундровых почв. Демполимеризация органического вещества при

внесении фосфора может быть обусловлена снижением соотношения C:P в почве. Однако повышение доступности фосфора не приводит к росту микробной биомассы, поскольку микроорганизмы тундровых почв лимитированы доступностью азота в большей степени, чем фосфора. В пользу этого свидетельствуют как естественные соотношения N:P в микробной биомассе (ниже 6,9), так и рост микробной биомассы почвы при совместном внесении азота и фосфора. При этом увеличение доступности только азота не приводит к росту микробной биомассы тундровых почв. Это позволяет заключить, что микробсообщества тундровых почв лимитированы доступностью азота и фосфора примерно в равной степени.

ВЫВОДЫ

1. Тундровые экосистемы северной Фенноскандии различаются по запасам фитомассы. Высокими запасами биомассы и мортмассы характеризуются кустарничковые и болотная экосистемы. Травяно-кустарничковые и травяная экосистемы имеют значительно меньшие запасы фитомассы, но, благодаря ежегодному отмиранию большей части надземной биомассы, характеризуются более интенсивным биологическим круговоротом.
2. Структура надземной биомассы тундровых фитоценозов зависит от влагообеспеченности и характеризуется преобладанием кустарничков и лишайников в сухих элювиальных местообитаниях и трав и мхов – в более влажных транзитных и аккумулятивных. Подземная биомасса составляет от 50 до 80% от общей массы растений; в ее составе преобладают корневища, что связано с преимущественным развитием многолетних растений в условиях короткого вегетационного периода.
3. Максимальная концентрация углерода в растениях характерна для вечнозеленых и листопадных кустарничков, а азота и фосфора – для трав. Концентрация углерода в подземной биомассе выше, чем в надземной. Содержание азота и фосфора, напротив, выше в надземной биомассе. Наибольшие концентрации азота и фосфора характерны для наиболее физиологически активных частей растения: в надземной биомассе – для годовичного прироста, в подземной – для тонких корней.
4. В условиях тундры северной Фенноскандии основные типы почв представлены литоземами и подбурами, характеризующимися наличием поверхностных органогенных горизонтов небольшой мощности (от 3-7 до 15-25 см). Под верховым болотом развивается торфяная олиготрофная почва с общей мощностью профиля до 50 см. Маломощные органопрфили почв тундровых экосистем относятся к грубогумусному типу с содержанием углерода от 13 до 48%.

5. Тундровые экосистемы сильно различаются по общим запасам углерода (2,7-46,8 кг/м²), азота (0,12-1,20 кг/м²) и фосфора (0,01-0,06 кг/м²). Большие запасы углерода и азота характерны для экосистем равнинной тундры, а фосфора – для горной тундры. Несмотря на малую мощность почв, в них содержатся основные запасы углерода (60-97%), азота (80-95%) и фосфора (88-96%) тундровых экосистем. Содержание элементов в фитомассе в большей степени определяется ее запасом, а не химическим составом преобладающих видов растений.
6. Тундровые почвы северной Фенноскандии характеризуются низким содержанием минеральных форм азота и фосфора. В составе лабильных форм этих элементов преобладают органические соединения.
7. В составе микробной биомассы аккумулируется не более 1-2% углерода, 2-7% азота и до 35% фосфора от общего содержания элементов в почве. Доля азота и фосфора в составе микробной биомассы возрастает при снижении концентрации этих элементов в почве, однако увеличения обогащенности микробной биомассы азотом и фосфором при этом не происходит.
8. Потенциальная скорость минерализации органического вещества тундровых почв взаимосвязана с содержанием общего и лабильного углерода и углерода микробной биомассы, но не проявляет зависимости от концентрации доступных форм азот и фосфора. Эффективность использования органического вещества почвы (qCO_2) снижается с ростом его доступности для микроорганизмов.
9. В условиях *in situ* тундровые почвы характеризуются низкими скоростями нетто-минерализации органических соединений азота и его микробной иммобилизации. В лабораторных условиях скорость нетто-минерализации соединений азота увеличивается в 6-25 раз. Меньшие скорости минерализации органических соединений азота характерны для почв с

большой скоростью минерализации органического вещества, что определяется соотношением C:N в органическом веществе почв.

10. В почвах тундровых экосистем в период вегетации при сохранении растений не накапливаются минеральные формы азота, а концентрация азота микробной биомассы снижается. При экспериментальном повышении температуры микробная иммобилизация азота уменьшается в еще большей степени, что свидетельствует об успешной конкуренции растений за источники азота.
11. Активность микроорганизмов в тундровых почвах лимитирована доступностью углерода. Доступность азота и фосфора в условиях недостатка углерода не играет значимой роли в ограничении микробной активности. Повышение доступности углерода приводит к росту микробной биомассы, а при его сочетании с азотом и фосфором наблюдается также иммобилизация дополнительного количества азота. Мобилизация почвенного органического вещества проявляется при повышении доступности фосфора.

Список использованной литературы

1. Александрова В.Д. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре // Ботанический журнал. 1958. Т. 43, № 12. С. 1748-1761.
2. Александрова В.Д. Принципы зонального деления растительности Арктики // Ботанический журнал. 1971. Т. 56, № 1. С. 3-20.
3. Александрова В.Д. Структура и продуктивность растительных сообществ высокоширотной Арктики // Продуктивность биогеоценозов Субарктики. Свердловск, 1970. С. 6-8.
4. Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Рыжова И.М., Бочарникова Е.О., Стольников Е.В. Углерод микробной биомассы и продуцирование двуокиси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1108-1116.
5. Андреев В.Н. Особенности зонального распределения надземной фитомассы на Восточноевропейском Севере // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 10. С. 1401-1411.
6. Андреяшкина Н.И. Продуктивность основных типов горно-тундровых и близких к ним сообществ // Экология. 1988. № 5. С. 43-50.
7. Андреяшкина Н.И., Пешкова Н.В. К характеристике продукционного и деструкционного процессов в равнинных и горных тундрах Крайнего Севера // Экология. 2003. № 1. С. 57-60.
8. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем северной Евразии. М., Наука. 1993а. С. 10-19
9. Базилевич Н.И. Географические закономерности биологической продуктивности почвенно-растительных формаций северной Евразии // Почвоведение, 1993б. № 10. С. 10-18.

10. Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. 297 с.
11. Базилевич Н.И., Родин Л.Е. Продуктивность и круговорот элементов в естественных и культурных фитоценозах (по материалам СССР) // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. М., 1971. С. 5-32.
12. Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В., Родин Л.Е. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Наука, 1978. 182 с.
13. Биеньковски П., Титлянова А., Диттвалд Э., Шибарева С. Изменение элементного состава фитомассы сфагновых мхов в процессе торфообразования // Вестник ТПГУ. 2008. Вып. 4. С. 30-34.
14. Богатырев Л.Г. Биологический круговорот в тундрах Западного Таймыра. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 1976. 24 с.
15. Богатырев Л.Г. Биологический круговорот зольных элементов в кустарниково-осоково-моховой тундре / Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973. С. 36-42.
16. Булатникова И.В., Макаров М.И., Малышева Т.И., Волков А.В. Минерализация органических соединений азота и нитрификация в горно-луговых альпийских почвах Северо-Западного Кавказа // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2003. № 2. С. 8–14.
17. Булатникова И.В., Макаров М.И. Особенности примитивных почв на скалах в Тебердинском заповеднике // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2000. № 4. С. 10-15.
18. Вильчек Г.Е. Продуктивность некоторых фитоценозов Воркутинских тундр // Экология. 1986. № 2. С. 8-13.
19. Вильчек Г.Е. Продуктивность типичных тундр Таймыра // Экология. 1987. № 5. С. 38-43.

20. Владыченский А.С., Абысова О.Н. Продуктивность растительных сообществ горно-тундрового пояса юго-западной части Хибин (на примере хребтов Кукисвумчорр и Поачвумчорр) // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2004. № 3. С.11-18.
21. Вомперский С.Э. Принципы оценки депонирования углерода болотами // Лесоведение. 1995. № 5. С. 21-28.
22. Гашева А.Ф. Запасы фитомассы некоторых сообществ стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 106-107.
23. Глазовская М.А., Добровольская Н.Г. Биогеохимия азота / Геохимические функции микроорганизмов. М.: Изд. Московского университета, 1984. С. 56-71.
24. Горчаковский П.Л. О поясности растительности на Урале в связи вопросом о соотношении между лесами подгольцового пояса и равнинной лесотундрой // Растительность лесотундры и пути ее освоения. Л., 1967. С. 152-161.
25. Горчаковский П.Л., Андрешкина Н.И. Изучение первичной продуктивности сообществ лесотундры на стационаре «Харп» // Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975. Вып. 1. С. 25-33.
26. Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Инишева Л.И., Кураков А.В., Смагин А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Семенова Т.А., Степанов А.Л., Глушакова А.М., Початкова Т.Н., Кухаренко О.С., Качалкин А.В., Якушев А.В., Поздняков Л.А., Богданова О.Ю. Функционирование микробных комплексов верховых торфяников - анализ причин медленной деструкции торфа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
27. Елсаков В.В. Аккумуляция азота и углерода надземной массой растений в сообществах Большеземельской тундры // Научные доклады Коми НЦ УрО РАН. 2003. № 461. С. 1-26.

28. Елсаков В.В. Роль надземной биомассы растений модельных сообществ Воркутинской тундры при аккумуляции углерода // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы Международной научной конференции. Сыктывкар. 2002. С. 44-45.
29. Елькина Г.Я., Лаптева Е.М. Аккумуляция минеральных элементов в биоценозах кустарничково-лишайниково-моховой тундры // Биоразнообразие экосистем крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Сыктывкар. 2013. С. 53-55.
30. Емцев В.Г. Некоторые вопросы морфологии и физиологии азотфиксирующих *Clostridium*. М.: Колос, 1966. 60 с.
31. Ермак А.А. Трансформация соединений азота в системе «почва-микроорганизмы-растения» в альпийских экосистемах Тебердинского заповедника. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М, 2012. 24 с.
32. Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. С. 234-243.
33. Заварзин Г.А. Роль биоты в глобальных изменениях климата // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 2. С. 306-314.
34. Замолодчиков Д.Г. Баланс углерода в тундровых и лесных экосистемах России. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 56 с.
35. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Пороговая температура углеродного баланса южных тундр // ДАН. 1998. Т. 358, № 5. С. 708-709.
36. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Углеродный баланс тундровых ландшафтов центральной Сибири: наблюдения и моделирование на геоинформационной основе // Журнал общей биологии. 1997а. Т. 58, № 2. С. 15-33.
37. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В., Иващенко А.И. Углеродный баланс биогеоценозов тундровой зоны России // Углерод в биогеоценозах:

- доклады XV чтений памяти академика В.Н. Сукачева. М., 1997б. С. 99-121.
38. Замолодчиков Д.Г., Карелин Д.В. Исследование углеродного цикла экосистем термальных источников Чукотки как естественной модели потепления // Экология. 2000. № 6. С. 419-425.
39. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд. Московского университета, 2005. 448 с.
40. Игнатенко И.В., Хакимзянова Ф.В. Почвы и общие запасы фитомассы в ерничково-дриадовой и ивняковой тундрах Восточно-европейского Севера // Экология. 1971. № 4. С. 17-24.
41. Игнатенко И.В., Норин Б.Н., Рахманина А.Т. Круговорот зольных элементов и азота в некоторых биогеоценозах восточноевропейской лесотундры // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1973. С. 335-350.
42. Игнатов М.С., Афонина О.М. Список мхов территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Т.1, № 1-2. С. 1-85.
43. Карелин Д.В., Гильманов Т.Г., Замолодчиков Д.Г. К оценке запасов углерода в наземных экосистемах тундровой и лесотундровой зон российского севера: фитомасса и первичная продукция // Доклады Академии Наук. 1994. Т. 335, № 4. С. 530-532.
44. Карелин Д.В., Замолодчиков Д.Г., Гильманов Т.Г. Запасы продукция углерода в фитомассе тундровых и лесотундровых экосистем России // Лесоведение. 1995. № 5. С. 29-36.
45. Карелин Д.В., Иващенко А.И., Замолодчиков Д.Г. Геоинформационный подход в изучении сезонной динамики надземной фитомассы арктических экосистем: мода или необходимость? // Журнал общей биологии. 1996. Т. 57, № 5. С. 608-627.
46. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

47. Кобак К.И. Биотические компоненты углеродного цикла. Л.: Гидрометеиздат, 1988. 246 с.
48. Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н. Список печеночников и антоцеротовых территорий бывшего СССР // *Arctoa*. 1992. Т.1. С. 87-127.
49. Кудеяров В.Н., Курганова И.Н. Дыхание почв России: анализ базы данных, многолетний мониторинг, общие оценки // *Почвоведение*. 2005. № 9. С. 1112-1121.
50. Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Тиунов А.В., Курбатова Ю.А., Аничкин А.Е., Кузнецов А.Н. Микробная активность и скорость минерализации органического вещества почвы // Структура и функционирование почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, Южный Вьетнам. М.: Товарищество издательств КМК, 2012. С. 219-234.
51. Лопес де Гереню В.О., Курганова И.Н., Розанова Л.Н. Температурный контроль скорости разложения органического вещества в почвах различного землепользования. Материалы IV съезда Докучаевского общества почвоведов. Книга 1. Новосибирск, 2004. С. 360.
52. Макаров М.И. Органические соединения фосфора в высокогорных почвах Северо-Западного Кавказа // *Почвоведение*. 1998. № 7. С. 854-863.
53. Макаров М.И. Фосфор органического вещества почв. М.: ГЕОС, 2009. 397 с.
54. Макаров М.И., Ермак А.А., Леошкина Н.А., Малышева Т.И. Сезонная динамика минерализации органических соединений азота и нитрификации в горно-луговых альпийских почвах Тебердинского заповедника // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника. Труды Тебердинского государственного биосферного заповедника. М.: Министерство природных ресурсов РФ, 2007. Т. 27. С. 42–52.

55. 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.
56. Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А., Онипченко В.Г., Меняйло О.В., Степанов А.Л. Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504-1512.
57. Макаров М.И., Малышева Т.И., Недбаев Н.П., Окунева Р.М. Фосфор органических соединений в гранулометрических фракциях некоторых типов почв // Агрохимия. 1999. № 7. С. 25-33.
58. Манаков К.Н. Продуктивность и биологический круговорот в тундровых биогеоценозах. Л.: Наука, 1972. 148 с.
59. Манаков К.Н. Элементы биологического круговорота на Полярном Севере. Л.: Наука, 1970. 160 с.
60. Манаков К.Н., Никонов В.В. Закономерности биологического круговорота минеральных элементов и почвообразование в биогеоценозах трех горно-растительных поясов / Почвообразование в биогеоценозах Хибинских гор. Апатиты: Кольский филиал АН СССР, 1979. С. 65-94.
61. Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики // Труды БИН. Вып. 21. СПб., 1998. 219 с.
62. Матвеева Н.В. Структура растительного покрова полярных пустынь полуострова Таймыр (мыс Челюскин) // Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л., 1979. С. 5-27.
63. Назаров С.К., Сивков М.Д., Некучаева Е.В. Некоторые эколого-физиологические аспекты фотосинтеза арктических растений // Структурно-функциональная организация фитоценозов на Крайнем Севере. Сыктывкар, 1994. С. 121-136.
64. Овчинников Л.Н. Прикладная геохимия. М.: Недра, 1990. 248 с.

65. Орлов Д.С., Бирюкова О.Н. Запасы углерода органических соединений в почвах Российской Федерации // Почвоведение. 1995. № 1. С. 21-32.
66. Павлова Е.Б. О растительной массе тундр Западного Таймыра // Вестник МГУ. Сер. 6. Биология. Почвоведение. 1969. № 5. С. 62-67.
67. Паринкина О.М., Пайн Т.Х., Переверзев В.Н. Минерализация и гумификация лишайников в природных условиях Кольского полуострова // Почвоведение. 1998. № 10. С. 1225-1232.
68. Пастухов А. В., Каверин Д.А. Запасы почвенного углерода в тундровых и таежных экосистемах Северо-Восточной Европы // Почвоведение. 2013. № 9. С. 1084-1094.
69. Переверзев В. Н., Коробейникова Н.М., Кошлева Е.А. Биологическая продуктивность растительного покрова, запасы биомассы и органического вещества почв в ландшафтах Кольского полуострова // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Фенноскандии и сопредельных территорий. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 261-268.
70. Переверзев В.Н. Современные почвенные процессы в биогеоценозах Кольского полуострова. М.: Наука, 2006. 153 с.
71. Переверзев В.Н., Логвинова М.М. Минерализация и гумификация растительных остатков в почвах Хибинских гор // Биологическая продуктивность и почвообразование в лесных и тундровых фитоценозах. Апатиты, 1993. С. 81-93.
72. Поспелова Е.Б. Некоторые данные о продуктивности тундр Западного Таймыра. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1973. 24 с.
73. Поспелова Е.Б., Василевская В.Д. Первичная продуктивность тундр Таймыра // Ботанический журнал. 1985. Т.70, № 2. С. 190- 191.
74. Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 144 с.

75. Рожков В.А., Вагнер В.В., Когут Б.М., Конюшков Д.Е., Шеремет Б.В. Запасы органических и минеральных форм углерода в почвах России // Углерод в биоценозах. Доклады на XV ежегодных чтениях памяти академика В.Н. Сукачева. М, 1997. С. 5-58.
76. Ронов А.Б., Ярошевский А.А., Мигдисов А.А. Химическое строение земной коры и геохимический баланс главных элементов. М.: Наука, 1990. 181 с.
77. Смородникова Н.Ю. Запас и структура растительной массы арктической тундры острова Врангеля // Биологические проблемы Севера: X Всесоюзный Симпозиум. Магадан, 1983. С. 210-211.
78. Состояние биотического комплекса тундровых почв окрестностей Воркуты // Полярная криосфера и вода суши. М. – СПб, 2011. С. 205-214.
79. Теория и практика химического анализа почв. М.: ГЕОС, 2006. С. 186-187.
80. Титлянова А.А. Бюджет элементов питания в экосистемах // Почвоведение. 2007. № 12. С. 1422-1430.
81. Титлянова А.А., Кудряшова С.Я., Косых Н.П., Шибарева С.В. Биологический круговорот углерода и его изменение под влиянием деятельности человека на территории южной Сибири // Почвоведение. 2005. № 10. С. 1240-1250.
82. Ушакова Г.И. Биогеохимическая миграция элементов и почвообразование в биогеоценозах Хибин // Почвоведение. 1999. № 6. С. 712-720.
83. Фокин А.Д. Исследование процессов трансформации, взаимодействия и переноса органических веществ, железа и фосфора в подзолистой почве. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 1975.
84. Фокин А.Д. Радиоиндикаторные исследования переноса железа и фосфора в подзолистой тяжелосуглинистой почве // Почвоведение. 1976. № 6. С. 66-76.

85. Фокин А.Д., Аргунова В.А. Исследование миграции фосфора в подзолистой почве // Почвоведение. 1974. № 4. С. 85-93.
86. Хабибуллина Ф.М., Панюков А.Н. Трансформация микобиоты под влиянием сельскохозяйственного освоения почв в тундровой зоне // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 52-58.
87. Хлыновская Н.И., Нестеренко А.И., Подковыркина Н.Е. Проблемы изучения и охраны ландшафтов Северо-Востока СССР. Владивосток, 1988. С. 124-135.
88. Холопова Р.В. Состав и подвижность фосфатов дерново-подзолистых почв подтайги Средней Сибири // Агрохимия. 1980. №4. С. 40-46.
89. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
90. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Закономерности зонального распределения сообществ на Таймыре / Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. Л.: Наука, 1979. С. 166-200.
91. Чернов Ю.И., Матвеева Н.В. Южные тундры в системе зонального деления / Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 194-204.
92. Честных О.В., Замолотчиков Д.Г., Карелин Д.В. Запасы органического углерода в почвах тундровых и лесотундровых экосистем России // Экология. 1999. № 6. С. 426-432.
93. Шамрикова Е.В., Кубик О.С., Пунегов В.В., Груздев И.В. Влияние разнообразия биоты на состав низкомолекулярных водорастворимых органических соединений почв южной тундры // Почвоведение. 2014. № 3. С. 295-303.
94. Шамурин В. Ф., Александрова В. Д., Тихомиров Б. А. Продуктивность тундровых сообществ / Ресурсы биосферы. Л.: Наука, 1975. Вып. 1. с. 12-24.

95. Шмакова Н.Ю., Ушакова Г.И., Костюк В.И. Горно-тундровые сообщества кольской субарктики (эколого-физиологический аспект). Апатиты, 2008. 167 с.
96. Щепашенко Д.Г., Мухортова Л.В., Швиденко А.З., Ведрова Э.Ф. Запасы органического углерода в почвах России // Почвоведение. 2013. № 2. С. 123-132.
97. Экология микроорганизмов. Под ред. Нетрусова А.И.. Учебник для студентов ВУЗов. – М.: Издательский центр «Академия», 2004. С. 79.
98. ACIA Impacts of a Warming Arctic: Arctic climate impact Assessment. Cambridge University Press. 2004. 10 p.
99. Aerts R. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: A triangular relationship // Oikos. 1997. V. 79. P. 439-449.
100. Aerts R., van Logtestijn R.S.P., Karlsson P.S. Nitrogen supply differentially affects litter decomposition rates and nitrogen dynamics of sub-arctic bog species // Oecologia. 2006. V. 146. P. 652-658.
101. Aerts R., Berendse F. The effect of increased nutrient availability on vegetation dynamics in wet heathlands // Vegetatio. 1988. V. 76. P.63-69.
102. Aerts R., Chapin F.S. III The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns // Advances in Ecological Research. 2000. V. 10. P. 402-407.
103. Aerts R., Wallen B., Malmer N. Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply // Journal of Ecology. 1992. V. 80. P. 131-140.
104. Aerts R., Wallen B., Malmer N., De Caluwe H. Nutritional constraints on Sphagnum-growth and potential decay in northern peatlands // Ecology. 2003. V. 84. P. 3198-3208.

105. Aerts R., Wallen B., Malmer N., De Caluwe H., Nutritional constraints on Sphagnum-growth and potential decay in northern peatlands // *Journal of Ecology*. 2001. V. 89. P. 292-299.
106. Ajtay G.L., Ketner P., Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass / *The Global Carbon Cycle*. O6 Willey, New York. 1979. P. 129-182.
107. Alexandrova V.D. An attempt to measure the overground and underground productivity of plant communities in the arctic tundra // *Botanicheskii Zhurnal*. 1958. V. 43. P. 1748-1762.
108. Alexandrova V.D. The vegetation of the tundra zones in the USSR and data about its productivity // *Productivity and Conservation in Northern Circumpolar Lands*. IUCH Pub. Switzerland: Int. Conserv. Nature. 1970. P. 93-114.
109. Amador J.A., Jones R.D. Nutrient limitations on microbial respiration in peat soils with different total phosphorous content // *Soil Biology and Biochemistry*. 1993. V. 25. P. 793-801.
110. Anderson J.P.E., Domsch K.H. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biology and Biochemistry* 1978. V. 10. P. 215-221.
111. Andersson, N.A., Callaghan T.V., Karlsson, P.S. The Abisko scientific research station // *Ecological Bulletins*. 1996. V. 45. P. 11-14.
112. Arnesen G., Beck P.S.A., Engelskjøn T. Soil acidity, content of carbonates, and available phosphorus are the soil factors best correlated with alpine vegetation: evidence from Troms, North Norway // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 2007. V. 39. P. 189-199.
113. Arnone J.A. III Symbiotic N₂ fixation in a high alpine grassland: effects of four growing seasons of elevated CO₂ // *Functional Ecology*. 1999. V. 13. P. 383-387.

114. Belshe E.F., Schuur E. A. G., Bolker B. M. Tundra ecosystems observed to be CO₂ sources due to differential amplification of the carbon cycle // Ecology Letters. 2013. V. 16. P. 1307–1315.
115. Billings W.D. Carbon balance of Alaskan tundra and taiga ecosystems: past, present and future // Quaternary Science Reviews. 1987. V. 6. P. 165-177.
116. Billings W.D., Mooney H.A. The ecology of arctic and alpine plants // Biological Review. 1968. V. 43. P. 481-529.
117. Billings W.D., Peterson K.M., Luken J.D., Mortensen D.A. Interaction of increasing atmospheric carbon dioxide and soil nitrogen in the carbon balance of tundra microcosms // Oecologia. 1984. V. 65. P. 26-29.
118. Björk R.G., Klemetsson L., Molau U., Harndorf J., Odman A, Giesler R. Linkages between N turnover and plant community structure in a tundra landscape // Plant and Soil. 2007. V. 294. P. 247-261.
119. Black C.A., Goring C.A.I. Organic phosphorus in soils / Soil and Fertilizer Phosphorus in soils. ASA, Madison, WI. 1953. P. 123-152.
120. Blagodatskaya E., Littschwagek J., Lauerer M., Kuzyakov Y. Growth rates of rhizosphere microorganisms depend on competitive abilities of plants and N supply // Plant Biosystems. 2010. V. 144. P. 408-413.
121. Blagodatskaya E.V., Blagodatsky S.A., Anderson T.-H., Kuazykov Y. Contrating effects of glucose, living roots and maize straw on microbial growth kinetics and substrate availability in soil // European Journal of Soil Science. 2009. V. 60. P. 186-197.
122. Bliss L.C. North /American and /Scandinavian tundras and polar deserts // Tundra ecosystems: a comparative analysis. Cambridge University Press. 1981. P. 8-24.
123. Bliss L.C. Tundra, grasslands, herblands, and schrublands and the role of herbivores // Geosciences Manuscript. 1975. V. 10. P. 51-79.

124. Bliss L.C. Vascular plant vegetation of the southern circumpolar region in relation to the Antarctic, alpine and arctic vegetation // Canadian Journal of Botany. 1978. V. 57. P. 2167-2178.
125. Bliss L.C., Kerik J., Peterson W. Primary productions of dwarf shrub heath communities, Truelove Lowland // Truelove Lowland, Devon Island, Canada: a high arctic ecosystem. Edmonton: University of Alberta Press. 1977. P. 217-224.
126. Bliss L.C., Matveeva N.V. Circumpolar arctic vegetation // Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective. Academic, San Diego, Calif. 1992. P. 59-89.
127. Bobbink R., Den Dubbelden K.C., Willems J.H. Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland // Oikos. 1989. V. 55. P. 216-224.
128. Bockheim J.G., Walker D.A., Everett L.R. Soil carbon distribution in nonacidic and acidic tundra of Arctic Alaska // Advances in Soil Science – Soil Processes and the Carbon Cycle. CRC Press, Boca Raton, FL. 1998. P. 143–155.
129. Bowman J.L., Alvarez J., Weigel D., Meyerowitz E.M., Smyth D.R. Control of flower development in *Arabidopsis thaliana* by *APETALAI* and interacting genes // Development. 1993. V. 119. P. 721-743.
130. Bowman W.D. Schardt J.C., Schmidt S.K. Symbiotic N₂-fixation in alpine tundra: ecosystem input and variation in fixation rates among communities // Oecologia. 1996. V. 108. P. 345-350.
131. Bragazza L., Freeman C., Jones T., Rydin H., Limpens J., Fenner N., Ellis T., Gerdol R., Hajek M., Lacumin P., Kutnar L., Tahvanainen T., Toberman H. Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 2006. V. 103. P. 19386-19389.
132. Breland T.A., Bakken L.R. Microbial growth and nitrogen immobilization in the root zone of barley (*Hordeum vulgare* L.), Italian ryegrass (*Lolium*

- multiflorum* Lam.), and white clover (*Trifolium repens* L.) // *Biology and Fertility of Soils*. 1991. V. 12. P. 154-160.
133. Bret-Harte M.S., Mack M.C., Goldsmith G.P., Sloan D.B., DeMarco J., Shaver G.R., Ray P.M., Biesinger Z., Chapin F.S. III Plant functional types do not predict biomass responses to removal and fertilization in Alaskan tussock tundra // *Journal of Ecology*. 2008. V. 96. P. 713-726.
134. Brookes P.C., Heijnen C.E., McGrath S.P., Vance E.D. Soil microbial biomass estimates in soils contaminated with metals // *Soil Biology and Biochemistry*. 1986. V. 18. P. 383-388.
135. Brookes P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S. Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1985. V. 17. P. 837-842.
136. Brookes P.C., Powlson D.S., Jenkinson D.S. Measurement of microbial biomass phosphorus in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. 1982. V. 14. P. 319-329.
137. Brooks P.D., Williams M.W. Snowpack controls on nitrogen cycling and export in seasonally snow covered catchments // *Hydrological Processes*. 1999. V. 13. P. 2177-2190.
138. Brooks P.D., Williams M.W., Schmidt S.K. Inorganic nitrogen and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt // *Biogeochemistry*. 1998. V. 43. P. 1-45.
139. Callagan T.V., Bergholm F., Christensen T.R., Jonasson C., Kokfelt U., Jonasson M. A new climate era in sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts // *Geophysical Research Letters*. 2010. V. 37. P. 6.
140. Cardon Z.G. Influence of rhizodeposition under elevated CO₂ on plant nutrition and soil organic matter // *Plant and Soil*. 1996. V. 187. P. 277-288.

141. Chapin D., Bledsoe L.J. Nitrogen fixation in Arctic plant communities / Arctic Ecosystems in a Changing Climate: An Ecophysiological Perspective. Academic Press, San Diego. 1992. P. 301-319.
142. Chapin F. S. III, Sturm M., Serreze M.C., McFadden J.P., Key J.R., Lloyd A.H. Role of land-surface changes in Arctic summer // Science. 2005. V. 310. P. 657–660.
143. Chapin F.S. III, Barsdate R.J., Barel D. Phosphorus cycling in Alaskan coastal tundra: a hypothesis for the regulation of nutrient cycling // Oikos. 1978. V. 31. P. 189-199.
144. Chapin F.S. III, Fetcher N., KieIland K., Everett K.R., Linkins A.E. Productivity and nutrient cycling of Alaskan tundra: enhancement by flowing soil water // Ecology. 1988. V. 69. P. 693-702.
145. Chapin F.S. III, Johnson D.A., McKendrick J.D. Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory // Journal of Ecology. 1980. V. 68. P. 189-209.
146. Chapin F.S. III, Shaver G.R. Changes in soil properties and vegetation following disturbance of Alaskan arctic tundra // Journal of Applied Ecology. 1981. V. 18. P. 605-617.
147. Chapin F.S. III, Shaver G.R., Kedrowski R.A. Environmental controls over carbon, nitrogen and phosphorus fractions in *Eriophorum vaginatum* in Alaskan tussock tundra // Journal of Ecology. 1986. V. 74. P. 167-196.
148. Chapin F.S. III, Vitousek P.M., Van Cleve K. The nature of nutrient limitation in plant communities // American Nature. 1986. V. 127. P. 48–58.
149. Chapin F.S., McGuire A.D., Randerson J., Pielke R., Baldocchi D., Hobbie S.E., Roulet N., Eugster W., Kasischke E., Rastetter E.B. Zimov S.A., Running S.W. Arctic and boreal ecosystems of western North America as components of the climate system // Global Change Biology. 2000. 6, P. 211-223.

150. Cheesman A.W., Turner B.L., Reddy J.Y. Forms of organic phosphorus in wetlands soils // *Biogeosciences Discuss.* 2014. V. 11. P. 8569-8605.
151. Chen C.R., Condron L.M., Davis M.R., Sherlock R.R. Seasonal changes in soil phosphorus and associated microbial properties under adjacent grassland and forest in New Zealand // *Forest Ecology and Management.* 2003. V. 177. P. 539-557.
152. Chepurko N.L. The biological productivity and the cycle of nitrogen and ash elements in the dwarf shrub tundra ecosystems of the Khibiny mountains (Kola Peninsula) // *Proceedings IVth Internathional Meeting on the biological productivity of tundra.* Stockholm: Tundra Biome Steering Committee. 1972. P. 336-347.
153. Cheshire M.V., Chapman S.J. Influence of the N and P status of plant material and of added N and P on the mineralization of C from ¹⁴C-labelled ryegrass in soil // *Biology and Fertility of Soils.* 1996. V. 21. P. 166–470.
154. Cleveland C.C., Liptzin D. C:N:P stoichiometry in soil: is there a «Redfield ratio» for the microbial biomass? // *Biogeochemistry.* 2007. V. 85. P. 235-252.
155. Collins H.P, Elliott E.T, Paustian K. Soil carbon pools and fluxes in long-term corn belt agroecosystems // *Soil Biology and Biochemistry.* 2000. V. 32. P. 157–168.
156. Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Perz-Harguindeguy N., Quested H.M., Santiago L.S., Wardle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison D.E., van Bodegom P., Brovkin V., chatain A., Callagan T.V. Diaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vaieretti M.V., Westoby M. Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide // *Ecology Letters.* 2008. V. 11. P. 1065-1071.

157. Craine J.M., Morrow C., Fierer N.O. Microbial nitrogen limitation increases decomposition // *Ecology*. 2007. V. 88. P. 2105–2113.
158. Dagg J., Lafleur P. Vegetation community, foliar nitrogen, and temperature effect on tundra CO₂ exchange across a soil moisture gradient // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 2011. V. 43. P. 189-197.
159. Dannesboe J.E. Nutrient cycling and soil respiration along a moisture gradient in a subarctic health-implications for global change. M. Sc. Thesis. University of Copenhagen, 1999. 113 p.
160. Davidson E.A., Janssens I.A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feed-backs to climate change // *Nature*. 2006. V. 440. P. 165-173.
161. Dennis J.G., Tieszen L.L. Seasonal course of dry matter and chlorophyll by species of Barrow, Alaska // *Proceedings of Tundra Biome Symposium*. Ferbenks. 1972. P. 16-21.
162. Deslippe J.R., Hartmann M., Simard S.W., Mohn W.W. Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities // *Microbiology Ecology*. 2012. V. 82. P. 303–315.
163. Dorich R. A., Nelson D. W. Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils // *Soil Science Society American Journal*. 1984. V. 48. P. 72–75.
164. Dutta K., Schuur E. A. G., Neff J. C., Zimov S. A. Potential carbon release from permafrost soils of Northeastern Siberia // *Global Change Biology*. 2006. V. 12. P. 2336–2351.
165. Edwards K.A., McCulloch J., Kershaw G.P., Jefferies R.L. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. P. 2843-2851.
166. Epstein H.E., Reynolds M.K., Walker D.A., Bhatt U.S., Tucker C.J., Pinzon J.E. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar Arctic tundra

- during the past three decades // *Environmental Research Letters*. 2012. № 7. P. 1-12.
167. Esberg C. Phosphorus availability and microbial respiration across biomes: from plantation forest to tundra. PhD thesis. Umeå University. 2010. 32 p.
168. Eskelinen A., Stark S., Männistö M. Links between plant community compositions, soil organic matter quality and microbial communities in contrasting tundra habitats // *Oecologia*. 2009. V. 161. P. 113-123.
169. Eswaran H., Van Der Berg E., Reich P. Organic carbon in soils of the World // *Soil Science Society American Journal*. 1993. V. 67. P. 192-194.
170. Fabre A., Pinay G., Ruffinoni C. Seasonal changes in inorganic and organic phosphorus in the soil of a riparian forest // *Biogeochemistry*. 1996. V. 35. P. 419-432.
171. Fierer N., Schimel J., Holden P. Variations in microbial community composition through two soil depth profiles // *Soil Biology and Biochemistry*. 2003. V. 35. P. 167–176.
172. Fisk M.C., Schmidt S.K. Microbial responses to excess nitrogen in alpine tundra soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 1996. V. 28. P. 751-755.
173. Fisk M.C., Schmidt S.K. Nitrogen mineralization and microbial biomass dynamics in three alpine tundra communities // *Soil Science Society American Journal*. 1995. V. 59. P. 1036-1043.
174. Fisk M.C., Schmidt S.K., Seastedt T.R. Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in alpine tundra // *Ecology*. 1998. V. 79. P. 2253-2266.
175. Fontaine S., Bardoux G., Abbadie L., Mariotti A. Carbon input to soil may decrease soil carbon content // *Ecology Letters*. 2004. V. 7. P. 314–320.
176. Freeman C., Ostle N., Kang H. An enzymic «latch» on a global carbon store – A shortage of oxygen locks up carbon in peatlands by restraining a single enzyme // *Nature*. 2001. V. 409. P. 149.

177. Freschet G. T. The «after-life» effects of plant functional traits. How whole-plant economics strategies drive carbon and nutrient cycling in sub-arctic terrestrial forests and freshwater ecosystems. *Wohrmann Print Service*. Amsterdam, 2011. 169 p.
178. Freschet G. T., Cornwell W. K., Wardle D. A., Elumeeva T. G., Liu W., Jackson B. G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N. A., Tao J., Cornelissen J.H.C. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant–soil feedbacks worldwide // *Journal of Ecology*. 2013. V. 101. P. 943–952.
179. Giblin A.R., Nadelhoffer K.J., Shaver G.R., Laundre J.A., McKerrow A.J. Biogeochemical diversity along a riverside toposequence in arctic Alaska // *Ecol. Monogr.* 1991. V. 61. P. 415-436.
180. Giesler R, Esberg C, Lagerström A, Graae B Phosphorus availability and microbial respiration across different tundra vegetation types // *Biogeochemistry*. 2012. V. 108. P. 429-445.
181. Gorchakovskiy P.L., Andreyashkina N.I. Productivity of some shrub and herbaceous communities of forest-tundra // *Proceedings IVth International Meeting on the biological productivity of tundra*. Stockholm: Tundra Biome Steering Committee. 1972. P. 113-116.
182. Gordon C., Wynn J.M., Woodin S.J. Impacts of increases nitrogen supply on high arctic heath: the importance of bryophytes and phosphorus availability // *New Phytologist*. 2001. V. 149. P. 461-471.
183. Gordon W. S., Jackson R.B. Nutrient concentrations in fine roots // *Ecology*. 2000. V. 81, № 1. P. 275-280
184. Gorham E. Northern peatlands –role in the carbon –cycle and probable responses to climatic warming // *Ecological Applications*. 1991. 1. P. 182-195.
185. Grogan P., Chapin F.S. III Arctic soil respiration: effects of climate and vegetation depend on season // *Ecosystems*. 1999. V. 2. P. 451-459.

186. Grogan P., Chapin F.S. III Initial effects of experimental warming on above- and belowground components of net ecosystem CO₂-exchange in arctic tundra // *Oecologia*. 2000. V. 125. № 4. P. 512-520.
187. Grogan P., Michelsen A., Ambus P., Jonasson S Freeze-thaw regime effects on carbon and nitrogen dynamics in sub-arctic heath tundra mesocosms // *Soil Biology and Biochemistry* 2004. V. 36. P. 641-654.
188. Grosse G., Harden J., Turetsky M., McGuire A.D., Camill P., Tarnocai C., Frolking S., Schuur E.A.G., Jorgenson T., Marchenko S., Romanovsky V., Wickland K.P., French N., Waldrop M., Bourgeau-Chavez L., Striegl R.G. Vulnerability of high-latitude soil organic carbon in North America to disturbance // *Journal of Geophysical Research*. 2011. V. 116. P. 1-23.
189. Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance // *New Phytologist*. 2004. V. 164. P. 243-266.
190. Haapasaari M. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation // *Acta Botanica Fennoscandia*. 1988. V. 135. P. 1-219.
191. Harden J. W., Sundquist E. T., Stallard R. F., Mark R. K. Dynamics of soil carbon during the deglaciation of the Laurentide ice sheet // *Science*. 1992. V. 258. P. 1921–1924.
192. Harndorf J. Soil N dynamics under different alpine vegetations along a local gradient in north Sweden. PhD thesis. Umeå University. 2005. 16 p.
193. Hart S. C., Gunther, A. T. *In situ* estimates of annual net mineralization and nitrification in a subarctic watershed // *Oecologia*. 1989. V. 80. P. 284-288.
194. Hart S.C. Nitrogen transformations in fallen tree boles and mineral soil of an old-growth forest // *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1385-1394.
195. Hart S.C., Nason G.E., Myrold D.D., Perry D.A. Dynamics of gross nitrogen transformations in an old-growth forest: The carbon connection // *Ecology*. 1994. V. 75. P. 880-891.

196. Hartley I.P., Hopkins D.W., Sommerkorn M., Wookey P.A. The response of organic matter mineralization to nutrient and substrate additions in sub-arctic soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 2010. V. 42. P. 92-100.
197. Heliasz M. Spatial and temporal dynamics of subarctic birch forest carbon exchange. Lund University, 2012. 130 p.
198. Hobbie E.A., Högberg P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // *New Phytologist*. 2012. V. 196. P. 367-382.
199. Hobbie S.E., Schimel J.P., Trumbore S.E., Randerson J.R. Controls over carbon storage and turnover in high-latitude soils // *Global Change Biology*. 2000. № 6. P. 196-210.
200. Hodge A., Stewart J., Robinson D., Griffiths B.S., Fitter A.H. Competition between roots and soil microorganisms for nutrients from nitrogen-rich patches of varying complexity // *Journal of Ecology*. 2000. V. 80. P. 150-164.
201. Honeycutt C.W., Heil R.D., Cole C.V. Climatic and topographic relations of three Great Plains soils: II. Carbon, nitrogen and phosphorus // *Soil Science Society American Journal*. 1990. V. 54. P. 476-483.
202. Hopkins D.W., Sparrow A.D., Shillam L.L., English L.C., Dennis P.G., Novis P.M., Elberling B., [Gregorich E.G.](#), Greenfield L.G. Enzymatic activities and microbial communities in an Antarctic dry valley soil: Responses to C and N supplementation. // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. P. 2130-2136.
203. Ignatenko I.V., Knorre A.V., Lovelius N.V., Norin B.N. Standing crop in plant communities at the station Ary-Mas // *Proceedings IVth Internathional Meeting on the biological productivity of tundra*. Stockholm: Tundra Biome Steering Committee. 1972. P. 140-149.
204. Illeris L., Jonasson S. Soil and plant CO₂ emission in response to variations in soil moisture and temperature and to amendment with nitrogen, phosphorus and carbon in Northern Scandinavia // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1999. V. 31. P. 264-271.

205. Illeris L., Michelsen A., Jonasson S. Soil plus root respiration and microbial biomass following water, nitrogen, and phosphorus application at a high arctic semi desert // *Biogeochemistry*. 2003. V. 65. P. 15-29.
206. IPCC Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press, Cambridge. 2007.
207. IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources. World Soil Resources Reports № 103. FAO, Rome. 2006.
208. Jackson L.E., Schimel J.P., Firestone M.K. Short-term partitioning of ammonium and nitrate between plants and microbes in an annual grassland // *Soil Biology and Biochemistry*. 1989. V. 21. P. 409-415.
209. Jacot K.A., Lüscher A., Nösberger J., Hartwig U.A. Symbiotic N₂ fixation of various legume species along an altitudinal gradient in the Swiss Alps // *Soil Biology and Biochemistry*. 2000a. V. 32. P. 1043-1052.
210. Jacot K.A., Lüscher A., Nösberger J., Hartwig U.A. The relative contribution of symbiotic N₂ fixation and other nitrogen sources to grassland ecosystems along an altitudinal gradient in the Alps // *Plant and Soil*. 2000b. V. 225. P. 201-211.
211. Jaeger C.H., Monson R.K., Fisk M.C., Schmidt S.K. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem // *Ecology*. 1999. V. 80. P. 1883-1891.
212. Jensen L.E., Nybroe O. Nitrogen availability to *Pseudomonas fluorescens* DF57 is limited during decomposition of barley straw in bulk soil and in the barley rhizosphere // *Applied and Environmental Microbiology*. 1999. V. 65. P. 4320-4328.
213. Johnson D.R., Lara M.J., Shaver G.R., Batzli G.O., Shaw J.D., Tweedie C.E. Exclusion of brown lemmings reduces vascular plant cover and biomass in

- Arctic coastal tundra: resampling of a 50+ year herbivore exclosure experiment near Barrow, Alaska // *Environ. Res. Lett.* 2011. № 6. P. 1-8.
214. Jonasson S., Castro J., Michelsen A. Interaction between plants, litter and microbes in cycling of nitrogen and phosphorus in the arctic // *Soil Biology and Biochemistry.* 2006. V. 38. P. 526-532.
215. Jonasson S., Castro J., Michelsen A. Litter, warming and plants affects respiration and allocation of soil microbial and plant C, N and P in arctic mesocosms // *Soil Biology and Biochemistry.* 2004. V. 36. P. 1129-1139.
216. Jonasson S., Havström M., Jensen M., Callagan T.V. *In situ* mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change // *Oecologia.* 1993. V. 95. P. 179-186.
217. Jonasson S., Michelsen A. Nutrient cycling in subarctic and arctic ecosystems, with special reference to the Abisko and Tornetrask region // *Ecological Bulletens.* 1996. V. 5. P. 45-52.
218. Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I.K., Nielsen E.V. Responses in microbes and plants to changed temperature, nutrients, and light regimes in the arctic // *Ecology.* 1999. V. 80. P. 1828-1843.
219. Jonasson S., Michelsen A., Schmidt I.K., Nielsen E.V., Callagan T.V. Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and responses to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant nutrient uptake // *Oecologia.* 1996. V. 106. P. 507-515.
220. Judd K.E., Kling G.W. Production and export of dissolved C in arctic tundra mesocosms: the roles of vegetation and water flow // *Biogeochemistry.* 2002. V. 60. P. 213-234.
221. Kaiser C., Fuchslueger L., Koranda M., Gorfer M., Stange C.F., Kitzler B., Rasche F., Strauss J., Sessitsch A., Boltenstern S. Z., Richter A. Plants control the seasonal dynamics of microbial N cycling in a beech forest soil by belowground C allocation // *Ecology.* 2011. V. 92. P. 1036–1051.

222. Kalbitz K., Soliger S., Park J-H., Michalzik B., Matzner E. Control on the dynamics of dissolved organic matter in soils: a review // *Soil Science*. 2000. V. 165. P. 277-304.
223. Kandeler E. N-Mineralisation under waterlogged conditions / *Methods in Soil Biology*. Springer, Berlin. 1996. P. 141-143.
224. Kaye J.P., Hart S.C. Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms // *Trends in Ecology and Evolution*. 1997. V. 12. P. 139-143.
225. Kessler W., Boller B.C., Nösberger J. Distinct influence of root and shoot temperature on nitrogen fixation by white clover // *Annals of Botany*. 1990. V. 65. P. 341-346.
226. Khodachek E.A. Phytomass of the tundra phytocoenoses on the west Taimyr // *Botanicheskii Zhurnal*. 1969. P. 1059-1075.
227. Kielland K. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling // *Ecology*. 1994. V. 75. P. 2373-2383.
228. Killham K. *Soil Ecology*. Cambridge University Press. 1994. 242 p.
229. Kirschbaum M.U.F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic-C storage // *Soil Biology and Biochemistry*. 1995. V. 27. P. 753-760.
230. Kling G.W. Land-water interactions: The influence of terrestrial diversity on aquatic ecosystems. In: *Arctic and alpine biodiversity // Ecological Studies*. 1995. V. 113
231. Koerselman W., Meuleman A.F.M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation // *J. App. Ecol.* 1996. V. 33. P. 1441-1450.
232. Kohler J., Brandt O., Johansson M., Callaghan T. A Long-term arctic snow depth record from Abisko, Northern Sweden, 1913-2004 // *Polar Research*. 2006. V. 25, № 2. P. 91-113.

233. Kolchugina T.P., Vinson T.S. Climate warming and the carbon cycle in the permafrost zone of the former Soviet Union // *Permafrost and Periglacial Processes*. 1993. V. 4. P. 149-163.
234. Kolchugina T.P., Vinson T.S., Gaston G.G., Rozhkov V.A., Schletner S.F. Carbon pools, fluxes, and sequestration potential in soils of the former Soviet Union / *Soil Management and Greenhouse Effect*. Boca Ration, London, Tokio. 1995. P. 25-40.
235. Kuhry P., Dorrepaal E., Hugelius G., Schuur E. A. G., Tarnocai C. Potential Remobilization of Belowground Permafrost Carbon under Future Global Warming // *Permafrost and Periglacial Processes*. 2010. V. 21. P. 208–214.
236. Kuzyakov Y. Review: Factors affecting rhizosphere priming effects // *Journal of Soil Science and Plant Nutrition*. 2002. V. 165. P. 382–396.
237. Kuzyakov Y., Cheng W. Photosynthesis controls of rhizosphere respiration and organic matter ecomposition // *Soil Biology and Biochemistry* 2001. V. 33. P. 1915-1925.
238. Kuzyakov Y., Domanski G. Carbon input by plants into the soil // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2000. V. 163. P. 421-431.
239. Kuzyakov Y., Xu X. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance // *New Phytologist*. 2013. V. 198. P. 656-669.
240. Kyllönen H. Alpine and subalpine vegetation at Kilpisjarvi, Finnish Lapland: distribution of biomass and net production and annual variation in biomass. *Acta University Oul*. 1988. V. 202. P. 1-78.
241. Lagerström A., Esberg C., Wardle D.A., Giesler R. Soil phosphorus and microbial response to a long-term wildfire chronosequence in northern Sweden // *Biogeochemistry*. 2009. V. 95. P. 199-213.
242. Lambers H., Chapin F.S. III, Pons T.L. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag, Berlin. 1998. 540 p.

243. Larsen K. S. Winter carbon dioxide emissions from arctic soils and possible impacts of Global change. Copengagen, 2001. 81 p.
244. Larsen K.S., Grogan P., Jonasson S., Michelsen A. Dynamics and microbial dynamics in two subarctic ecosystems during winter and spring thaw: effects of increased snow depth // Arctic, Antarctic and Alpine Research. 2007. V. 39. P. 268-276.
245. Liljeroth E., Van Veen J.A., Miller H.J. Assimilate translocation in the rhizosphere of two wheat lines and subsequent utilization by rhizosphere microorganisms at two soil nitrogen concentrations // Soil Biology and Biochemistry. 1990. V. 22. P. 1015-1021.
246. Limpens J., Heijmans M.M.P.D., Berendse F. The nitrogen cycle in boreal peatlands / Boreal Peatland Ecosystems. Springer-Verlag. Berlin. 2006. P. 47-65.
247. Lin Q., Brookes P.C. Comparison of substrate-induced respiration, selective inhibition and biovolume measurements of microbial biomass and its community structure in unamended, ryegrass-amended, fumigated and pesticide-treated soils // Soil Biology and Biochemistry. 1999. V. 31. № 4. P. 1999-2014.
248. Lipson D.A., Monson R.K. Plant-microbe competition for soil amino acids in the alpine tundra: effects of freeze-thaw and dry-rewet events // Oecologia. 1998. V. 113. P. 406-414.
249. Lipson D.A., Schadt C.W., Schmidt S.K. Changes in soil microbial community structure and functions in an alpine dry meadow following spring snow melt // Microbiology Ecology. 2002. V. 43. P. 307-314.
250. Lipson D.A., Schmidt S.K., Monson R.K. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystems // Ecology. 1999. V. 80. P. 1623-1631.

251. Lipson D.A., Schmidt S.K., Monson R.K. Carbon availability and temperature control the post snowmelt decline in alpine soil microbial biomass // *Soil Biology and Biochemistry*. 2000. V. 32. P. 441-448.
252. Litaor M.I., Seastedt T.R., Sackett L.C. Nutrient status in alpine soils of the Colorado Front Range using the nitrogen/phosphorus ratio index // *Soil Science Society of America Journal*. 2008. V. 72. P. 1628-1636.
253. Litaor M.I., Seastedt T.R., Walker M.D., Carbone M., Townsend A. The biogeochemistry of phosphorus across an alpine topographic/snow gradient // *Geoderma*. 2005. V. 124. P. 49-61.
254. MacGroddy M.E., Daufresne T., Hedin L.O. Scaling of C:N:P stoichiometry in forests worldwide: implications of terrestrial Redfield-type ratios // *Ecology*. V. 85. P. 2390-2401.
255. Madan N.J., Deacon L.J., Robinson C.H. Greater nitrogen and/or phosphorus availability increase plant species cover and diversity at a high arctic polar semidesert // *Polar Biol*. 2007. V. 30. P. 559-570.
256. Makarov M.I., Glaser B., Zech W., Malysheva T.I., Bulatnikova I.V., Volkov A.V. Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus // *Plant Soil*. 2003. V. 256. P. 389-402.
257. Malcolm R.E. Assessment of phosphatase activity in soils // *Soil Biology and Biochemistry*. 1983. V. 15. P. 403-408.
258. Månsson K.F. Plant-bacterial and plant-fungal competition for nitrogen and phosphorus. PhD thesis. Lund University. 2005. 28 p.
259. Marion G.M., Miler P.C., Kummerow J., Oechel W.C. Competition for nitrogen in a tussock tundra ecosystem // *Plant and Soil*. 1982. V. 66. P. 317-327.
260. McGill W.B., Cole C.V. Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter // *Geoderma*. 1981. V. 26. P. 267-286.
261. McGuire A.D., Anderson L.G., Christensen T.R., Dallimore S., Guo L., Hayes D.J., Heimann M., Lorenson T.D., Macdonald R.W., Roulet N.

- Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change // Ecology Monographs. 2009. V. 79. P. 523–555.
262. McKane R.B., Rastetter E.B., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Giblin A.E., Laundre J.A., Chapin F.S. III. Climatic effects on tundra carbon storage inferred from experimental data and a model // Ecology. 1997. V. 78. P. 1170-1187.
263. Michaelson G.J., Ping C.L. Soil organic carbon and CO₂ respiration at subzero temperature in soils of the Arctic // Alaska Journal of Geophysical Research. 2003. V. 108.
264. Michaelson G.J., Ping C.L., Kimble J.M. Carbon storage and distribution in tundra soils of Arctic Alaska // U.S.A. Arctic and Apl. Res. 1996. V. 28 (4). P. 414–424.
265. Michelsen A., Graglia E., Schmidt I.K., Jonasson S., Sleep D., Quarmby C. Differential responses of grass and a dwarf shrub to long-term changes in soil microbial biomass C, N and P, following factorial addition of NPK fertilizer, fungicide and labile carbon to a heath // New Phytologist. 1999. V. 143. P. 523-538.
266. Michelsen A., Schmidt I.K., Jonasson S., Quarmby C., Sleep D. Leaf ¹⁵N abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular mycorrhizal species access different sources of soil nitrogen // Oecologia. 1996. V. 105. P. 53-63.
267. Miller A.E., Bowman W.D. [Alpine plants show species-level differences in the uptake of organic and inorganic nitrogen](#) // Plant and Soil. 2003. V. 250. № 2. P. 283-292.
268. Moore T., Basiliko N. Decomposition in boreal peatlands / Boreal Peatland Ecosystems. Springer-Varlag, Berlin. 2006. P. 125-143.
269. Moorhead D.L., Reynolds J.F. Changing carbon chemistry during decomposition of creosotebush fine litter in the northern Chihuahuan Desert // American Midland Naturalist. 1993. V. 130. P. 83-89.

270. Mullen R.B., Schmidt S.K. Mycorrhizal infection, phosphorus uptake, and phenology in *Ranunculus adoneus*: implications for the functioning of mycorrhizae in alpine systems // *Oecologia*. 1993. V. 94. P. 229-234.
271. Mullen R.B., Schmidt S.K., Jaeger C.H. Nitrogen uptake during snowmelt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1998. V. 30. P. 121-125.
272. Nadelhoffer K.J. Johnson L., Laundre J., Giblin A.E., Shaver G.R. Fine root production and nutrient content in wet and moist arctic tundras as influenced by chronic fertilization // *Plant and Soil*. 2002. V. 242. P. 107-113.
273. Nadelhoffer K.J., Giblin A.E., Shaver G.R., Laundre J.A. Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six arctic soils // *Ecology*. 1991. V. 72. P. 242-253.
274. Nadelhoffer K.J., Shaver G., Fry B., Giblin A., Johnson L., McKane L. ¹⁵N natural abundances and N use by tundra plants // *Oecologia*. 1996. V. 107. P. 386-394.
275. Natali S.M., Schuur E.A.G., Trucco C., Pries C.E.H., Crummer K.G., Baron Lopez A.F. Effects of experimental warming of air, soil and permafrost on carbon balance in Alaskan tundra // *Global Change Biology*. 2011. V. 17. P. 1394-1407.
276. Neely C.L., Beare V.H., Hargrove W.L., Coleman D.C. Relationship between fungal and bacterial substrate-induced respiration, biomass and plant residue decomposition // *Soil Biology and Biochemistry*. 1991. V. 23. № 10. P. 947-954.
277. Neff J.C., Asner G.P. Dissolved organic carbon in terrestrial ecosystems: synthesis and a model // *Ecosystems*. 2001. V. 4. P. 29-48.
278. Neff J.C., Chapin F. S. III, Vitousek P.M. Breaks in the cycle: dissolved organic nitrogen in terrestrial ecosystems // *Front. Ecol. Environ.* 2003 № 1(4). P. 205–211.

279. Oberbauer S.F., Gillespie C.T., Cheng W., Gebauer R., Serra S.A., Tenhunen J. D. Environmental effects on CO₂ efflux from riparian tundra in the northern foothills of the Brooks Range, Alaska, USA // *Oecologia*. 1992. V. 92. P. 568-577.
280. Oechel W.C., Hastings S.J., Vourlitis G., Jenkins M., Riechers G., Grulke N. Recent change of Arctic tundra ecosystems from net carbon dioxide sink to a source // *Nature*. 1993. V. 361. P. 520-523.
281. Oechel W.C., Vortilis G.L., Hastings S.J., Bochkarev S.A. Change in arctic CO₂ flux over two decades: Effects of climate change at Barrow, Alaska // *Ecological Applications*. 1995. V. 5. P. 846-855.
282. Olsrud M. Mechanisms of below-ground carbon cycling in subarctic ecosystems. PhD thesis. Lund University. 2004. 36 p.
283. Olsrud M., Christensen T.R. Carbon cycling in subarctic tundra: seasonal variation in ecosystem partitioning based on in situ ¹⁴C pulse-labeling // *Soil Biol. And Biochem*. 2004. V. 36. P. 245-253.
284. Østbye E., Berg A., Blehr O., Espeland M., Gaare E., Hagen A., Hesjedal O., Hågvær S., Kjølvik S., Lien L., Mysterud I., Sandhaug A., Skar H.-J., Skartveit A., Skre O., Skogland T., Soihøy T., Stenseth N.C., Wiegolaski F.E. Hardangervidda, Norway / Structure and Function of Tundra Ecosystems. *Ecological Bulletin*. V. 20. P. 225-264.
285. Osterkamp T.E., Romanovsky V.E. Evidence for warming and thawing of discontinuous permafrost in Alaska // *Permafrost and Periglacial Processes*. 1999. V. 10(1). P. 17-37.
286. Ouyang X.I., Zhou G.Y., Huang Z.I., Zhou C.Y., Li J., Shi J.H., Zhang D.Q. Effect of N and P addition on soil organic C potential mineralization in forest soils in South China // *Journal Environmental Science – China*. 2008. V. 20. P. 1082-1089.
287. Paul E.A., Clark F.E. *Soil microbiology and biochemistry*. Academic Press. San Diego. 1996. 340 p.

288. Pavlova E.B. On the plant mass of tundras of the western Taimyr // Vestnik of the Moscow University. Biology Series. 1969. № 5. P. 62-67.
289. Post W.M., Emanuel W.R., Zinke P.J., Stangenberger A.G. Soil carbon pools and world the zones // Nature. 1982. V. 298. P. 156-159.
290. Pries C.E.H., Schuur E. A. G., Crummer K. G. Holocene carbon stocks and carbon accumulation rates altered in soils undergoing permafrost thaw // Ecosystems. 2012. V. 12(1). P. 162–173.
291. Quiquampoix H., Mousain D. Enzymatic hydrolysis of organic phosphorus / Organic phosphorus in the environment. Wallingford, Cambridge, CABI Publ. 2005. P. 89-112.
292. Raich J.W., Schlesinger W.H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relation to vegetation and climate // Tellus. 1992. V. 44. P. 81-99.
293. Reich P.B., Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2004. V. 101. P. 11001-11006.
294. Reiners W. Complementary models for ecosystems. // Am. Nat. 1986. V. 127. P. 59-73.
295. Rinnan R., Michelsen A., Bååth E., Jonasson S. Mineralization and carbon turnover in subarctic heath soil as affected by warming and additional litter // Soil Biology and Biochemistry. 2007. V. 39. P. 3014-3023.
296. Roberts T.L., Bettany J.R., Stewart J.W.B. A hierarchical approach to the study of organic C, N, P and S in Western Canadian soils // Canadian Journal of Soil Science. 1989. V. 69. P. 739-749.
297. Roberts T.L., Stewart J.W.B., Bettany J.R. The influence of topography o the distribution of organic and inorganic soil phosphorus across a narrow environmental gradient // Canadian Journal of Soil Science. 1985. V. 65. P. 651-665.

298. Robinson C.H., Wookey P.A. Microbial ecology, decomposition and nutrient cycling in arctic environments / The Ecology of Arctic Environments. Special Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Scientific Publications. 1997. P. 41-68.
299. Rosswall T., Flower-Ellis J.G.K., Johansson L.G., Jonsson S., Ryden B.E., Sonesson M. Stordalen (Abisko), Sweden / Structure and Function of Tundra Ecosystems. Ecological Bulletin. 1975. V. 20. P. 265-294.
300. Rosswall T., Granhall U. Nitrogen cycling in a subarctic ombrotrophic mire // Ecological Bulletins. 1980. V. 30. P. 209-234.
301. Rousk J., Bååth E., Brookes P.C., Lauber C.L., Lozupone C., Caporaso J.G., Knight R., Fierer N. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil // The International Society for Microbial Ecology Journal. 2010. P. 1-12.
302. Rustad L.E., Campbell J.L., Marion G.M., Norby R.J., Mitchell M.J., Hartley A.E., Cornelissen J.H.C., Gurevitch J. Meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // Oecologia. 2001. V. 126. P. 543-562.
303. Santesson R. The lichens and lichencolous fungi of Sweden and Norway. Lund. 1993. 240 p.
304. Saunders W.M.H., Williams E.G. Observations on the determination of total organic phosphorus in soils // J. Soil Sci. 1955. V. 6. P. 254-267.
305. Schimel J.P., Bennett J. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm // Ecology. 2004. V. 85. P. 591-602.
306. Schimel J.P., Bilbrough C., Welker J.A. Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities // Soil Biology and Biochemistry. 2004. V. 36. P. 217–227.
307. Schimel J.P., Chapin F.S.III. Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen *in situ*: Plants compete well for amino acid N // Ecology. 1996. V. 77. P. 2142–2147.

308. Schimel J.P., Jackson L.E., Firestone M.K. Spatial and temporal effects on plant-microbial competition for inorganic nitrogen in a California annual grassland // *Soil Biology and Biochemistry*. 1989. V. 21. P. 1059-1066.
309. Schimel J.P., Kielland K., Chapin F.S. Nutrient availability and uptake by tundra plants / *Ecological studies*. Springer, Berlin. 1996. P. 203-221.
310. Schlesinger W.H. *Biogeochemistry: An Analysis of Global Change*. Academic Press, San Diego. 1991. 443 p.
311. Schlesinger W.N. Carbon balance in terrestrial detritus // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1977. V. 8. P. 51-81.
312. Schmidt I.K, Jonasson S., Michelsen A. Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment // *Applied Soil Ecology*. 1999. V. 11. P. 147–160.
313. Schmidt I.K., Jonasson S., Shaver G.R., Michelsen A., Nordin A. Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming // *Plant and Soil*. 2002. V. 242. P. 93-106.
314. Schmidt S.K., Lipson D.A. Microbial growth under the snow: Implications for nutrient and allelochemical availability in temperate soils // *Plant and Soil*. 2004. V. 259. P. 1–7.
315. Schmidt S.K., Lipson D.A., Ley R.E., Fisk M.C., West A.E. Impacts of chronic nitrogen additions vary seasonally and by microbial functional group in tundra soils // *Biogeochemistry*. 2004. V. 69. P. 1-17.
316. Schnurer J., Clarholm M., Rosswall T. Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic carbon contents // *Soil Biology and Biochemistry*. 1985. V. 17. № 6. P. 611-618.
317. Schoenau J.J., Bettany J.R. Organic matter leaching as a component of carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur cycles in a forest grassland, and gleyed soil // *Soil Sci. Soc. Amer. J.* 1987. V. 51. P. 646-651.

318. Schöttelndreier M., Falkengren-Grerup U. Plant induced alteration in the rhizosphere and the utilization of soil heterogeneity // *Plant and Soil*. 1999. V. 209. P. 297-309.
319. Schuur E.A.G., Bockheim J., Canadell J.G., Euskirchen E., Field C.B., Goryachkin S.V., Hagemann S., Kuhry P., Lafleur P.M., Lee H., Mazhitova G., Nelson F.E., Rince A., Romanovsky V.E., Shiklomanov N., Tarnocai C., Venevsky S., Vogel J.G., Zimov S.A. Vulnerability of Permafrost Carbon to Climate Change: Implications for the Global Carbon Cycle // *BioScience*. 2008. V. 58. P. 701-714.
320. Seastedt T.R., Vaccaro L. Plant species richness, productivity, and nitrogen and phosphorus limitations across a snowpack gradient in alpine tundra, Colorado, USA // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 2001. V. 33. P. 100-106.
321. Shamurin V.F. The main supply of phytomass in some tundra coassociations in the area of Vorkuty // *Biological foundations of utilization of nature of the Far North*. Syktyvkar: Komi Publishing House. 1970. P. 25-29.
322. Shaver G. R., Schimel J. P. Long-term warming restructures Arctic tundra without changing net soil carbon storage // *Nature*. 2013. V. 497. P. 615–618.
323. Shaver G.R., Chapin F.S. III Effect of fertilizer on production and biomass of tussock tundra, Alaska, USA // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 1986. V. 18. P. 261-268.
324. Shaver G.R., Chapin F.S. III Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species // *Ecography*. 1995. V. 18. P. 259-275.
325. Shaver G.R., Kummerow J. Phenology, resource allocation, and growth of arctic vascular plants. In: *Arctic ecosystems in a changing climate*. Academic, New York. 1992. P. 193-211.

326. Shaw M.R., Harte J. Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone // *Global Change Biology*. 2001. V. 7. P. 193-210.
327. Silvova J., Martikainen P.J., Nykanen H. A mobile automatic gas chromatograph system to measure CO₂, CH₄ and N₂O fluxes from soil in the field // *Suo*. 1992. V. 43. P. 263-266.
328. Sistla S.A., Moore J.C., Simpson R.T., Gough L., Sjöberg R.M., Persson T. Turnover of carbon and nitrogen in coniferous forest soils of different N-status and under different ¹⁵NH₄-N application rate // *Environmental Pollution*. 1998. V. 102. P. 385-393.
329. Smeck N.E. Phosphorus dynamics in soils and landscapes // *Geoderma*. 1985. V. 36. P. 185-199.
330. Söderberg K.H., Bååth E. Bacterial activity along a young barley root measured by the thymidine and leucine incorporation techniques // *Soil Biology and Biochemistry*. 1998. V. 30. P. 1259-1268.
331. Soderstrom B., Bååth E., Lundgren B. Decrease in soil microbial activity and biomasses owing to nitrogen amendments // *Canadian Journal of Microbiology*. 1983. V. 29. P. 1500-1506.
332. Sohlberg E.H., Bliss L.C. Microscale pattern of vascular plant distribution in two high arctic plant communities // *Canadian Journal of Botany*. 1984. V. 62. P. 14-20.
333. Song M., Jiang J., Cao G., Xu X. Effects of temperature, glucose and inorganic nitrogen inputs on carbon mineralization in a Tibetan alpine meadow soil // *European Journal of Soil Biology*. 2010. V. 46. P. 375-380.
334. Sorensen P.L., Clemmensen K.E., Michelsen A., Jonasson S., Strom L. Plant and microbial uptake and allocation of organic and inorganic nitrogen relates to plant growth forms and soil conditions at two subarctic tundra sites in Sweden // *Arctic, Antarctic and Alpine research*. V. 40, № 3. 2008. P. 171-180.

335. Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. Experimental investigation of fertilization and irrigation effects on an alpine heath, northwestern Caucasus, Russia // *Arctic, Antarctic and Alpine Research*. 2005. V. 37. P. 602-610.
336. Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community // *Journal of Vegetation Science*. 2005. V. 16. P. 399-406.
337. Stark S. Nutrient cycling in the tundra / Nutrient cycling in terrestrial ecosystems. *Soil Biology*. V. 10. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg. 2007. P. 309-331.
338. Stark S., Grellmann D. Soil microbial responses to herbivory in an arctic tundra heath at two levels of nutrient availability // *Ecology*. 2002. V 83. P. 2736–2744.
339. Stark S., Kytöviita M.M. Simulated grazer effects on microbial respiration in a subarctic meadow: implications for nutrient competition between plants and soil microorganisms // *Applied Soil Ecology*. 2006. V. 31. P. 20-31.
340. Stark S., Strommer R., Tuomi J. Reindeer grazing and soil microbial processes in two suboceanic and two subcontinental tundra heaths // *Oikos*. 2002. V. 97. P. 69–78.
341. Sterner R.W., Elser J.J. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University. 2000.
342. Stottlemeyer R., Rhoades C., Steltzer H. Soil temperature, moisture, and carbon and nitrogen mineralization at a taiga-tundra ecotone, Noatak National Preserve, Northwestern Alaska. // *Studies by the U.S. Geological Survey in Alaska*. 2001. P. 127-137.
343. Sundqvist M.K., Giesler R., Graae B.J., Wallander H., Fogelberg E., Wardle D.A. Interactive effects of vegetation type and elevation on aboveground and belowground properties in a subarctic tundra // *Oikos*. 2011. V. 120. P. 128-142.

344. Tamm C.O. Nitrogen in terrestrial ecosystems. *Ecological Studies*. 1991. V. 81. P. 1-115.
345. Tarnocai C., Canadell J.G., Schuur E.A.G., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S. Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region // *Global Biogeochemical Cycles*. 2009. V. 23. P. 1-11.
346. Tessier J.T., Raynal D.J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation // *Journal Applied Ecology*. 2003. V. 40. P. 523-534.
347. Theodose T.A., Bowman W.D. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two alpine tundra communities // *Ecology*. 1997. V. 78. P. 1861-1872.
348. Tilman D. Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach // *Ecology*. 1977. V. 58. P. 338-348.
349. Toor G.S., Condon L.M., Di H.J., Cameron K.C., Cade-Menun B.J. Characterization of organic phosphorus in leachate from a grassland soil // *Soil Biology and Biochemistry* 2003. V. 35. P. 1317-1323.
350. Townsend A.R., Cleveland C.C., Asner G.P., Bustamante M.M.C. Controls of foliar N:P ratios in tropical rain forests // *Ecology*. 2007. V. 88. P. 107-118.
351. Turetsky M.R. Decomposition and organic matter quality in continental peatlands: The ghost of permafrost past // *Ecosystems*. 2004. № 7. P. 740-750.
352. Turner B.L. Organic phosphorus transfer from terrestrial to aquatic environments / In: *Organic Phosphorus in environment*. Wallingford, Cambridge: CABI Publ. 2005. P. 269-294.
353. Turner B.L., Baxter R., Mahieu N., Sjogers ten S., Whitton B.A. Phosphorus compounds in subarctic Fennoscandian soils at the mountain birch (*Betula pubescens*) – tundra ecotone // *Soil Biology and Biochemistry* 2004. V. 36. P. 815-823.

354. Turner B.L., Mahieu N., Condron L.M., Chen C.R. Quantification and bio availability of scyllo-inositol hexakisphosphate in pasture soils // *Soil Biology and Biochemistry* 2005. V. 37. P. 2155-2158.
355. Uren N.C. Types, amounts, and possible functions of compounds release into the rhizosphere by soil-grown plant // *The Rhizosphere – Biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. 2001.
356. Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C // *Soil Biology and Biochemistry* 1987. V. 19. P. 703–707.
357. Vitousek P.M., Howarth R.W. Nitrogen limitation on land and in the sea – how can it occur? // *Biogeochemistry*. 1991. V. 13. P. 87-115.
358. von Lützow M., Kögel-Knabner I. Temperature sensivity on soil organic matter decomposition – what do we know? // *Biology and Fertility of Soils*. 2009. V. 46. P. 1-15.
359. Vourlitis G.L., Oechel W.C. The role of northern ecosystems in the global methane budget / *Global Change and Arctic Terrestrial Ecosystems*. Ecological Studies. 1997. V. 124. P. 266-289.
360. Wagner D., Liebner S. Global warming and carbon dynamics in permafrost soils: methane production and oxidation, *Permafrost Soils* // *Soil Biology*. 2009. V. 16. P. 219-236.
361. Walker T.W., Syers J.K. The fate of phosphorus during pedogenesis // *Geoderma*. 1976. V. 15. P. 1-19.
362. Weedon J.T. Climate change impacts and microbial controls on northern peatland nitrogen cycling. PhD thesis Vrije Universiteit Amsterdam. 2013. 170 p.
363. Weedon J.T., Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C. Zanne A.E., Wirth C., Coomes D.A. Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? // *Ecology Letters*. 2009. V. 12. P. 45-56.

364. Wein M. Seasonality of nutrient availability in soils of subarctic mountain birch woodlands, Swedish Lapland // *Arctic and Alpine Research*. 1998. V. 30. P. 19-25.
365. Weintraub M.N. Biological phosphorus cycling in arctic and Alpine soils. In: *Phosphorus in action. Biological processes in soil phosphorus cycling*. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg. 2011. P. 295-316.
366. Weintraub M.N., Schimel J. P. Interactions between carbon and nitrogen mineralization and soil organic matter chemistry in Arctic tundra soils // *Ecosystems*. 2003. V. 6(2). P. 129-143.
367. Weintraub M.N., Schimel J.P. The seasonal dynamics of amino acids and other nutrients in Alaskan arctic tundra soils // *Biogeochemistry*. 2005. V. 73. P. 359-380.
368. West A.W., Sparling G.P. Modification to substrate-induced respiration method to permit measurement of microbial biomass of different water contents // *Journal of Microbial Methods*. 1986. V. 5. P. 177-189.
369. Westhoff V., van der Maarel E. The Braun-Blanquet approach / *Handbook of vegetation science. Part 5. Classification and ordination of communities*. Junk, The Hague. 1973. P. 617-726.
370. Wieder R.K., Vitt D.H., Benscoter B.W. Peatlands and the boreal forest. *Boreal Peatland Ecosystems* Springer-Verlag, Berlin, 2006.
371. Wielgolaski F.E. Polar and alpine tundra. *Ecosystems of the World*. Elsevier. Amsterdam. 1997.
372. Williams M., Rastetter E.B. Vegetation characteristics and primary productivity along an arctic transect; implications for scaling up // *Journal of Ecology*. 1999. V. 87. P. 885-898.
373. Wilson D.J., Jefferies R.L. Nitrogen mineralization, plant growth and goose herbivory in an Arctic coastal ecosystem // *Journal of Ecology*. 1996. V. 84. P. 841-851.

374. Wright C.J., Coleman D.C. Cross-site comparison of soil microbial biomass, soil nutrient status, and nematode trophic groups // *Pedobiologia*. 2000. V. 44. P. 2-23.
375. Xiao X.J., Anderson D.W., Bettany J.R. The effect of pedogenic processes on the distribution of phosphorus, calcium and magnesium in Gray Luvisol soils // *Canad. J. Soil Sci.* 1991. V. 71. P. 397-410.
376. Yoshitake S., Sasaki A., Uchida M., Funatsu Y., Nakatsubo T. Carbon and nitrogen limitation to microbial respiration and biomass in an acidic solfatara field // *European Journal of Soil Biology*. 2007b. V. 43. P. 1-13.
377. Yoshitake S., Uchida M., Koizumi H., Nakatsubo T. Carbon and nitrogen limitation of soil microbial respiration in a High Arctic successional glacier foreland near Ny-Ålesund, Svalbard // *Polar Research*. 2007a. V. 26. P. 22-30.
378. Zak D.R., Groffman P.M., Pregitzer K.S., Christensen S., Tiedje J.M. The vernal dam: Plant-microbe competition for nitrogen in northern hardwood forests // *Ecology*. 1990. V. 71. P. 651-656.
379. Zak D.R., Pregitzer K.S., Curtis P.S., Holmes W.E. Atmospheric CO₂ and the composition and function of soil microbial communities // *Ecological Applications*. 2000. V. 10. P. 47-59.
380. Zeller V., Bahn M., Aichner M., Tappeiner U. Impact of land-use change on nitrogen mineralization in subalpine grasslands in the Southern Alps // *Biology and Fertility Soils*. 2000. V. 31. P. 441-448.
381. Zimov S. A., Schuur E.A.G., Chapin F.S. III Climate change: Permafrost and the global carbon budget // *Science*. 2006. V. 312. P. 1612-1613.

П Р И Л О Ж Е Н И Я

Таблица 1

Характеристика флористического состава исследованных тундровых сообществ северной Фенноскандии
(проективное покрытие, %)

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
	Кустарнички							
<i>Betula nana</i> L.	3	5	1	1		50		
<i>Salix glauca</i> L.	+		2					
<i>S. lapponum</i> L.					+			
<i>S. polaris</i> Wahlenb. L.			3	5	4			
<i>S. lanata</i> L.					2			
<i>S. herbacea</i> L.		+	4	2				
<i>S. reticulata</i> L.			3		4			
<i>Empetrum hermaphroditum</i> Hagerup.	10	1				20	3	5
<i>Arctous alpina</i> (L.) Nieenzu	1					5		
<i>Sibbaldia procumbens</i> L.		1	1	1	+			
<i>Cassiope tetragona</i> (L.) D. Don	5							
<i>C. hypnoides</i> (L.) D. Don			2	2				
<i>Vaccinium myrtilis</i> L.		10				1		
<i>V. uliginosum</i> L.	10	2				2	5	+
<i>V. vitis-idaea</i> L.	1	2				2	5	
<i>Andromeda polifolia</i> L.							2	1
<i>Oxycoccus microcarpus</i> Turcz. ex Rupr.								2

Табл. 1 Продолжение

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
<i>Phyllodoce coerulea</i> (L.) Bab.		1	1					
<i>Dryas octopetata</i> L.	2							
Проективное покрытие кустарничков	30	20	15	10	10	80	20	10
	Травянистые растения							
<i>Silene acaulis</i> L.		+						
<i>Trientalis europaea</i> L.		1						
<i>Viola biflora</i> L.			2	1	4			
<i>Ranunculus glacialis</i> L.			1	1				
<i>R. auricomus</i> L.					2			
<i>Trollius europaeus</i> L.					2			
<i>Thalictrum alpinum</i> L.			1		2			
<i>Geranium sylvaticum</i> L.					2			
<i>Taraxacum</i> sp.			1	1	4			
<i>Hieracium alpinum</i> L.			1					
<i>Saussurea alpina</i> (L.) DC					3			
<i>Antenaria dioica</i> (L.) Gärt.					1			
<i>Solidago lapponica</i> With.		1						
<i>Omalotheca supina</i> (L.) DC			1	1				
<i>O. norvegica</i> (Gunn.) Schultz Bip. & F.W. Schultz			1	1				
<i>Erigeron humilis</i> R.C. Graham					2			
<i>Astragalus alpinus</i> L.			1		2			
<i>Cerastium</i> sp.					1			

Табл. 1 Продолжение

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
<i>Pyrola</i> sp.			1					
<i>Polygonum viviparum</i> L.			1	1	2			
<i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill.			1	1	2			
<i>Rumex acetosa</i> L.				1				
<i>Pedicularis lapponica</i> L.		+						
<i>Veronica alpina</i> L.			1		2			
<i>Bartschia alpina</i> Andrz.		+	1	1	+			
<i>Alchemilla</i> sp.			1					
<i>Juncus trifidus</i> L.		1	1					
<i>Pinguicula villosa</i> L.							5	+
<i>Carex bigelowii</i> Torr. ex Schwein	2	+	1	2	5			
<i>C. canescens</i> L.		+						
<i>C. vaginata</i> Tausch.		+			2			
<i>C. caespitosa</i> L.					2			
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.					2			
<i>Calamagrostis lapponica</i> (Wahlenb.) Hartm.	2	+			+	+	+	+
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) P.B.					2			
<i>D. flexuosa</i> (L.) Trin.			1	1	2			
<i>Poa alpina</i> L.				1	2			
<i>P. nemoralis</i> L.					2			
<i>Phleum alpinum</i> L.			1	1	2			
<i>Anthoxantum alpinum</i> Löve et Löve			1	1	5			

Табл. 1 Продолжение

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
<i>Festuca ovina</i> L.			1	1	4			
<i>Lusula Wahlenbergii</i> Rupr.	2		1		2			
<i>L. arcuata</i> (Wahlenb.) Sw.	2							
<i>Rubus chamaemorus</i> L.						1	10	2
<i>Botrychium lunaria</i> (L.) Sw.			1	1				
<i>Equisetum arvense</i> L.			1	1	4	10		
<i>Selaginella selaginoides</i> (L.) Link				1				
<i>Lycopodium dubium</i> L.		+						
Проективное покрытие травянистых растений	10	5	25	20	70	10	10	2
	Мхи							
<i>Sphagnum fuscum</i> (Schimp.) H.Klinggr.								90
<i>Dicranium</i> sp.	5	3			2			+
<i>Polytrichum juniperium</i> Hedw.		10	2	5	2			
<i>P. commune</i> Hedw.						+	+	
<i>Brachythecium</i> sp.			2		4			
<i>Pohlia</i> sp.					2			
<i>Hylocomium</i> sp.	+	5	2	5	+			
<i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt.	5		3					
<i>Racomitrium lanuginosum</i> (Hedw.) Brid.			2					
<i>Sanionia uncinata</i> (Hedw.) Loeske			2		2			

Табл. 1 Продолжение

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
<i>Aulacomnium turgidum</i> (Wahlenb.) Schwaegr.			1					
<i>Marchantia alpestris</i> (Nees) Burgeff								
<i>Ptilidium ciliare</i> Nees	+	7			4	+	5	
<i>Barbilophozia lycopodioides</i> (Wallr.) Loeske			5	5	2			
<i>Lophozia</i> sp.			2	5				
<i>Tetralophozia setiformis</i> Nees					2			
Проективное покрытие мхов	10	25	20	20	20	<1	5	90
	Лишайники							
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.		1	2	1			1	
<i>Stereocaulon alpinum</i> Laurer ex Funck	2	1	1	+				
<i>Solorina crocea</i> L.		1	1	1				
<i>Nephroma arcticum</i> (Ach.) Ach.	1	2	5	5	+			
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flotow	5	1	5	1		+	10	
<i>C. stellaris</i> (Opiz) Pouzar & Vězda	2	2	+	5	+			
<i>C. uncinialis</i> (L.) F.H. Wigg.	5	3	2	2				
<i>C. amaurocracea</i> (Flk.) Schaer.	2	2	2	4				
<i>C. rangiferina</i> (L.) Nyl.							5	
<i>Peltigera aphthosa</i> (L.) Willd.	2	1	2		+	1		
<i>P. malacea</i> (Ash.) Funck						2	2	

Табл. 1 Продолжение

Виды	Горная тундра					Равнинная тундра		
	ФВ	ЗК	ИМР	ИМП	ДКР	ЕР	КЛ	ВБ
<i>Flavocetraria nivalis</i> (L.) Kärnefelt & A. Thell	20	4				2	15	+
<i>F. cucullata</i> (Bellardi) Kärnefelt & A. Thell	5	1				5	3	+
<i>Lobaria linita</i> (Ach.) Rabenh.	1	1						
Проективное покрытие лишайников:	45	20	20	20	<1	10	35	<1
Общее проективное покрытие	100	70	80	75	100	100	75	100

Таблица 2

Изменение концентраций углерода, азота и фосфора лабильных компонентов и микробной биомассы почвы в ходе инкубации при внесении элементов питания, мг/кг

—○— — микробная биомасса —▲— — лабильные компоненты

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
Контроль	С			
	N			

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
Контроль	P			
		+C	C	
N				

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
+C	P			
		+N	C	
N				

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема																																															
		ФВ	ДКР	КЛ																																													
+N	P	<table border="1"> <caption>Data for +N, P, ФВ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>135</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>145</td> <td>75</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>140</td> <td>72</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>135</td> <td>80</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	135	85	3	145	75	5	140	72	7	135	80	<table border="1"> <caption>Data for +N, P, ДКР</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>170</td> <td>88</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>160</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>150</td> <td>88</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>155</td> <td>88</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	170	88	3	160	85	5	150	88	7	155	88	<table border="1"> <caption>Data for +N, P, КЛ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>55</td> <td>90</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>60</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>65</td> <td>80</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>50</td> <td>85</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	55	90	3	60	85	5	65	80	7	50	85
		Year	Red Triangles	Blue Circles																																													
1	135	85																																															
3	145	75																																															
5	140	72																																															
7	135	80																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	170	88																																															
3	160	85																																															
5	150	88																																															
7	155	88																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	55	90																																															
3	60	85																																															
5	65	80																																															
7	50	85																																															
+P	C	<table border="1"> <caption>Data for +P, C, ФВ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>800</td> <td>1500</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>850</td> <td>1300</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>950</td> <td>1100</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>1100</td> <td>1300</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	800	1500	3	850	1300	5	950	1100	7	1100	1300	<table border="1"> <caption>Data for +P, C, ДКР</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>700</td> <td>1000</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>750</td> <td>950</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>750</td> <td>900</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>900</td> <td>1000</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	700	1000	3	750	950	5	750	900	7	900	1000	<table border="1"> <caption>Data for +P, C, КЛ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>950</td> <td>2900</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>1150</td> <td>2600</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>1200</td> <td>2400</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>1350</td> <td>2550</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	950	2900	3	1150	2600	5	1200	2400	7	1350	2550
		Year	Red Triangles	Blue Circles																																													
1	800	1500																																															
3	850	1300																																															
5	950	1100																																															
7	1100	1300																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	700	1000																																															
3	750	950																																															
5	750	900																																															
7	900	1000																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	950	2900																																															
3	1150	2600																																															
5	1200	2400																																															
7	1350	2550																																															
+P	N	<table border="1"> <caption>Data for +P, N, ФВ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>50</td> <td>150</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>60</td> <td>140</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>70</td> <td>100</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>120</td> <td>280</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	50	150	3	60	140	5	70	100	7	120	280	<table border="1"> <caption>Data for +P, N, ДКР</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>170</td> <td>110</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>180</td> <td>120</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>110</td> <td>160</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>90</td> <td>230</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	170	110	3	180	120	5	110	160	7	90	230	<table border="1"> <caption>Data for +P, N, КЛ</caption> <thead> <tr> <th>Year</th> <th>Red Triangles</th> <th>Blue Circles</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>30</td> <td>240</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>35</td> <td>210</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>50</td> <td>200</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>30</td> <td>250</td> </tr> </tbody> </table>	Year	Red Triangles	Blue Circles	1	30	240	3	35	210	5	50	200	7	30	250
		Year	Red Triangles	Blue Circles																																													
1	50	150																																															
3	60	140																																															
5	70	100																																															
7	120	280																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	170	110																																															
3	180	120																																															
5	110	160																																															
7	90	230																																															
Year	Red Triangles	Blue Circles																																															
1	30	240																																															
3	35	210																																															
5	50	200																																															
7	30	250																																															

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
+P	P			
+NP	N			

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
+NP	P			
		+CN	C	
N				

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
+CN	P			
		+CP	N	
+CP	C			

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема		
		ФВ	ДКР	КЛ
+СР	Р			
		+СНР	С	
+СНР	N			

Табл. 2 Продолжение

Вариант опыта	Элемент	Экосистема																																															
		ФВ	ДКР	КЛ																																													
+CNP	P	<table border="1"> <caption>ФВ Data</caption> <thead> <tr> <th>x</th> <th>Red (▲)</th> <th>Blue (○)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>155</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>165</td> <td>75</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>145</td> <td>90</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>140</td> <td>105</td> </tr> </tbody> </table>	x	Red (▲)	Blue (○)	1	155	85	3	165	75	5	145	90	7	140	105	<table border="1"> <caption>ДКР Data</caption> <thead> <tr> <th>x</th> <th>Red (▲)</th> <th>Blue (○)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>185</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>165</td> <td>95</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>125</td> <td>105</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>100</td> <td>145</td> </tr> </tbody> </table>	x	Red (▲)	Blue (○)	1	185	85	3	165	95	5	125	105	7	100	145	<table border="1"> <caption>КЛ Data</caption> <thead> <tr> <th>x</th> <th>Red (▲)</th> <th>Blue (○)</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>1</td> <td>75</td> <td>90</td> </tr> <tr> <td>3</td> <td>80</td> <td>85</td> </tr> <tr> <td>5</td> <td>70</td> <td>95</td> </tr> <tr> <td>7</td> <td>50</td> <td>125</td> </tr> </tbody> </table>	x	Red (▲)	Blue (○)	1	75	90	3	80	85	5	70	95	7	50	125
x	Red (▲)	Blue (○)																																															
1	155	85																																															
3	165	75																																															
5	145	90																																															
7	140	105																																															
x	Red (▲)	Blue (○)																																															
1	185	85																																															
3	165	95																																															
5	125	105																																															
7	100	145																																															
x	Red (▲)	Blue (○)																																															
1	75	90																																															
3	80	85																																															
5	70	95																																															
7	50	125																																															

