



*На правах рукописи*

**Маслов  
Михаил Николаевич**

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

Специальность 03.02.13 – почвоведение

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2015

Работа выполнена на кафедре общего почвоведения факультета почвоведения  
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель: **Макаров Михаил Иванович**

доктор биологических наук,  
заведующий кафедрой общего почвоведения

Официальные оппоненты: **Безносиков Василий Александрович**

доктор сельскохозяйственных наук,  
заведующий лабораторией химии почв  
ФГБУ науки Институт биологии Коми научного центра  
Уральского отделения АН (ИБ Коми НЦ УрО РАН)

**Ермак Антон Александрович**

кандидат биологических наук, ведущий эколог  
Филиал ОАО «Институт по проектированию  
магистральных трубопроводов» - «Инженерные изыскания»

Ведущая организация: ФГБУ науки Полярно-альпийский ботанический сад  
институт имени Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН

Защита состоится «17» марта 2015 года в 15:30 в аудитории М-2 на заседании  
диссертационного совета Д 501.001.57 при Московском государственном  
университете имени М.В. Ломоносова по адресу 119991, Москва, ГСП-1,  
Ленинские горы, д. 1, стр. 12, факультет почвоведения МГУ

С диссертацией можно ознакомиться в фундаментальной библиотеке МГУ имени  
М.В. Ломоносова и на сайте факультета почвоведения <http://soil.msu.ru>

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 201\_\_ г.

Приглашаем Вас принять участие в обсуждении диссертации на заседании  
диссертационного совета или прислать отзыв на автореферат в двух экземплярах,  
заверенный печатью, по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1,  
стр. 12, факультет почвоведения МГУ, Ученый совет. Факс: (495) 939-29-47

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
доктор биологических наук, профессор



Никифорова А.С.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Активно обсуждаемая в последние десятилетия проблема глобального изменения климата в наибольшей степени затронет Арктику (Gorham, 1991; Chapin et al., 2000; ACIA, 2004; Callagan et al., 2006; Wieder et al., 2006; IPCC 2007). Так, по данным метеостанции Абиско (северная Швеция) за период с 1913 по 2006 г. среднегодовая температура воздуха в этом регионе увеличилась на 2,5 °С при общепланетарном повышении на 0,6 °С (Callagan et al., 2010). Прогнозируемые изменения могут оказать воздействие на функционирование наземных экосистем Арктики, что отразится на перераспределении запасов углерода и других элементов между их компонентами. 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 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. Оценить 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 ос-

новых видов и групп тундровых растений. Уточнены показатели активности процессов минерализации органического вещества и органических соединений азота в лабораторных и природных условиях. Выявлены факторы, ограничивающие активность почвенных микроорганизмов.

**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 применены 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).

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.

Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н. М.И. Макарову и сотрудникам кафедры общего почвоведения за оказанные внимание и помощь в работе; заведующему кафедрой геоботаники биологического факультета МГУ д.б.н., профессору В.Г. Онипченко за оказанные консультации; к.б.н., научному сотруднику Н.Е. Королевой (ПАБСИ им. Н.А. Аврорина) за предоставленные геоботанические описания экспериментальных площадок и помощь в полевом определении растений; А.Г. Зудкину, А.А. Шулакову и Е.И. Копеиной за помощь в сборе полевого материала; к.б.н., ассистенту Ю.А. Завгородней, к.б.н. с.н.с. В.В. Демину, к.б.н., н.с. М.М. Карпухину за предоставленную возможность использования лабораторного оборудования. Отдельная благодарность профессору кафедры системной экологии Свободного университета Амстердама (Нидерланды) Dr. J.H.C. Cornelissen и сотрудникам стационара Абиско за возможность работать на научно-исследовательской станции.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. Обзор литературы

В главе дана характеристика растительного покрова, запасов фитомассы, содержания и трансформации углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах. Обсуждены особенности отечественной и зарубежной классификаций подзон тундры (Александрова, 1970; Bliss, 1978; Чернов, Матвеева, 1986), приведены основные характеристики растительных сообществ разных подзон. Приведены данные по запасам биомассы и мортмассы в тундровых растительных сообществах разных географических районов.

В главе рассматриваются вопросы содержания и трансформации углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах. Приведены оценки запасов углерода в почве и фитомассе (Честных, 1999; Замолодчиков, 2003; Chapin et al., 2004 и др.), а также оценки интенсивности основных процессов трансформации углерода в экосистемах (Шмакова и др., 2008). Описана роль растворимого органического вещества почвы в процессах функционирования экосистемы. Охарактеризованы процессы трансформации соединений азота (минерализации, нитрификации, денитрификации, азотфиксации) в экосистемах холодных биомов (Chapin et al., 1990; Bowman et al., 1993; Макаров и др., 1999; Soudzilovskaia, Onipchenko, 2005; Stark, 2007 и другие); рассмотрены современные концепции азотного питания растений и микроорганизмов и вопросы их конкуренции за ограниченный ресурс (Hodge et al., 2000; Schimel, Bennett 2004); описаны особенности азотного питания растений холодных биомов (Schmidt, 2002). Приведены данные по формам аккумуляции фосфора в почвах (Jonasson et al., 1993; Litaor et al., 2005; Макаров, 2009)

и компонентному составу его органических соединений (Turner et al., 2004). Рассмотрены вопросы минерализации и иммобилизации фосфора в почвах (Giblin et al., 1991; Jonasson et al., 1993; Schmidt et al., 1999); обсуждены критерии оценки лимитированности тундровых сообществ доступностью фосфора и азота (Aerts, Chapin, 2000; Gusewell, 2004; MacGroddy et al., 2004; Madan et al., 2007 и др.).

## Глава 2. Объекты и методы исследования

Исследования проведены в северной Швеции в окрестностях научно-исследовательской станции Абиско (Abisko Naturvetenskapliga station), расположенной в 200 км севернее полярного круга (68°21'N, 18°49'E) в период 2011-2013 гг. Работы выполнены в горно-тундровом поясе на юго-западном макросклоне г. Ньюла (Nuolja) на высоте 700-800 м н.у.м. и на равнинной части тундры на юго-западном берегу о. Турнетреск (Torneträsk) на высоте около 340 м н.у.м. (рис. 1).



Рис. 1. Район исследований. Участки: 1 – горная тундра, 2 – равнинная тундра.

Исследования выполнены в 8 тундровых экосистемах наиболее характерных для северной Фенноскандии. Пять экосистем характерны для горной тундры – флавоцетрариево-вороничная (ФВ), зеленомошно-кустарничковая (ЗК), ивово-мелкотравная рядом с рано тающим (ИМР) и поздно тающим (ИМП) снежником и душисто-колосково-разнотравная (ДКР). Три экосистемы выбраны на равнинной тундре – ерниковая (ЕР), кустарничково-лишайниковая (КЛ) и экосистема верхового болота (ВБ). Экосистемы горной тундры располагались по топографическому градиенту, который определяет разный уровень накопления снега и ув-

лажнения почвы. Основные характеристики исследованных растительных сообществ приведены в табл. 1.

Таблица 1

Общая характеристика исследованных тундровых сообществ

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

Почвы горной тундры формируются на гнейсах. В экосистеме ФВ развит сухоторфяно-подбур иллювиально-гумусовый (Классификация и диагностика..., 2004) или Folic Leptosol (WRB, 2006), характеризующийся профилем мощностью до 40 см и органомленным горизонтом Т1 до 25 см. Для экосистемы ЗК характерен литозем перегнойно-темногумусовый или Folic Leptosol, имеющий единственный горизонт АН мощностью до 15 см. В экосистемах ИМР, ИМП и ДКР формируется литозем перегнойно-темногумусовый или Нарlic Leptosol, характеризующийся малой мощностью (от 5 до 12 см) и значительной каменистостью профиля.

Почвы равнинной тундры сформированы на гранитах (отложения озерной гальки). В экосистеме ЕР формируется сухоторфяно-литозем перегнойно-торфяный или Folic Leptosol с единственным горизонтом Т1 общей мощностью до 23 см. В экосистеме КЛ развит литозем перегнойный типичный или Folic Leptosol, характеризующийся перегнойным горизонтом Н мощностью около 10 см. В верховом болоте (ВБ) формируется торфяная олиготрофная остаточно-эутрофная

почва или Gistosol. Под слоем сфагнового очеса мощностью 20-25 см, располагается слаборазложившийся вороничный торф мощностью 25-30 см.

Запасы и структуру надземной биомассы и мортмассы определяли на пробных площадках 25×25 см в 12-кратной повторности для каждого сообщества. Надземную биомассу разбирали по видам растений, а для мортмассы определяли общее количество. Для определения подземной биомассы и мортмассы в каждом сообществе в 10-кратной повторности отбирали образцы почвы в виде монолитов 10×10 см по генетическим горизонтам на всю глубину профиля. Монолит взвешивали и размывали водой на системе сит (минимальный размер ячейки 0,25 мм). Подземные органы разделяли на живые и мертвые корневища и корни с диаметром до 1 мм и крупнее. В монолитах определяли массу мелкозема для расчета запасов элементов в почве.

Во фракциях биомассы растений, мортмассе и почве определяли общее содержание углерода и азота на элементном анализаторе Elementar Vario EL III. Общее содержание фосфора в растительном материале определяли после мокрого озоления образца смесью концентрированных серной кислоты и перекиси водорода, а в почве – смесью концентрированных серной и хлорной кислот, при нагревании до 120 °С. Фосфор органических соединений почвы ( $P_{орг}$ ) определяли по модифицированному методу Саундерса-Вильямса. Фосфор определяли колориметрически по Мэрфи-Райли в модификации Ватанабе-Олсена.

Лабильные соединения углерода и азота экстрагировали 0,05 М  $K_2SO_4$ , а фосфора – 0,5 М  $NaHCO_3$ . Углерод, азот и фосфор микробной биомассы ( $C_{микр}$ ,  $N_{микр}$  и  $P_{микр}$ ) определяли методом фумигации почвы в парах хлороформа с последующей экстракцией элементов соответствующими растворителями. Определение экстрагируемого органического углерода ( $C_{экстр}$ ) и общего экстрагируемого азота ( $N_{экстр}$ ) проводили на автоматическом анализаторе TOC-V<sub>CPN</sub> (Shimadzu), азот аммонийных соединений ( $N-NH_4^+$ ) определяли индофенольным методом, азот нитратов ( $N-NO_3^-$ ) – после восстановления на кадмиевой колонке и получения окрашенного азосоединения по Гриссу. Азот экстрагируемых органических соединений ( $N_{орг}$ ) рассчитывали как разницу между  $N_{экстр}$  и суммой неорганических соединений элемента.  $C_{микр}$  рассчитывали как разницу между  $C_{экстр}$ , в фумигированных и нефумигированных образцах, а  $N_{микр}$  как соответствующую разницу концентраций  $N_{экстр}$ . Из-за окрашенности вытяжек определение общего экстрагируемого фосфора  $P_{экстр}$  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 P почвой. Коэффициент сорбции определяли для каждой почвы.

Содержание  $C_{\text{микр}}$  также определяли методом субстрат-индуцированного дыхания. Концентрацию  $\text{CO}_2$  определяли с использованием газового хроматографа Кристалл-2000 с катарометром в качестве детектора.

Потенциальную скорость минерализации органического вещества почв ( $\text{PR}_{\text{min}}$ ), соответствующую интенсивности базального дыхания (Курганова и др., 2012), определяли по скорости выделения  $\text{C-CO}_2$  в ходе лабораторной инкубации образцов почвы при  $+22\text{ }^\circ\text{C}$  в течение суток. Эффективность использования органического вещества микроорганизмами оценивали по показателю  $q\text{CO}_2$ , который рассчитывали как частное от деления  $\text{PR}_{\text{min}}$  на содержание углерода микробной биомассы (Ананьева и др., 2009).

В лабораторных и полевых условиях исследовали минерализацию, нитрификацию и микробную иммобилизацию азота в ходе 21-дневной инкубации образцов почвы. Нетто-минерализацию азота ( $\Delta\text{N}_{\text{мин}}$ ) рассчитывали как разницу концентраций суммы  $\text{N}$  неорганических соединений ( $\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_3^-$ ) в почве после и до инкубации, нетто нитрификацию ( $\Delta\text{N}_{\text{нитр}}$ ) – как разницу концентраций  $\text{N-NO}_3^-$ , а нетто иммобилизацию ( $\Delta\text{N}_{\text{имм}}$ ) – как разницу  $\text{N}_{\text{микр}}$ .

В почвах экосистем ФВ, ДКР и КЛ также определяли скорость трансформации соединений азота в присутствии растений. Для этого в течение 21 дня в условиях *in situ* при естественной температуре, а также при температуре  $+22\text{ }^\circ\text{C}$  инкубировали почвенные монолиты ненарушенного сложения с сохранением надземной и подземной частей растений, а также с удалением надземной, но сохранением подземной части растений. Монолиты помещали в предварительно перфорированные полиэтиленовые пакеты. В образцах определяли скорость образования минерального азота, скорость нитрификации и микробной иммобилизации.

В почвах этих же трех экосистем (слой 0-10 см) в лабораторном эксперименте изучали лимитирование роста и активности микробной биомассы. Для этого в почву вносили углерод в форме глюкозы (2 мг  $\text{C}$  на 1 г почвы), азот в форме  $\text{NH}_4\text{Cl}$  (0,2 мг  $\text{N}$  на 1 г почвы) и фосфор в форме  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  (0,02 мг  $\text{P}$  на 1 г почвы) по схеме: 0 (контроль – дистиллированная вода), +C, +N, +P, +C+N, +C+P, +N+P и +C+N+P. Образцы инкубировали при температуре  $+22\text{ }^\circ\text{C}$  в инкубаторе Sanyo MIR-153. Через 1, 2, 3, 5 и 7 суток после начала эксперимента в пробах измеряли интенсивность выделения  $\text{C-CO}_2$  и содержание экстрагируемых и микробных форм элементов.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием программ MS Excel и STATGRAPHICS 5.0. Для всех полученных результатов рассчитаны среднее значение и его ошибка.

## Глава 3. Результаты и обсуждение

### 3.1. Запасы и структура фитомассы тундровых экосистем северной Фенноскандии

Исследованные тундровые сообщества различаются по запасам биомассы и мортмассы, а также по соотношению надземной и подземной частей растений.

По запасам надземной биомассы сообщества можно разделить на 2 группы. Относительно высокими запасами ( $636-1172 \text{ г/м}^2$ ) характеризуются кустарничковые сообщества горной и равнинной тундры (ФВ, ЗК, ЕР, КЛ) и сообщество верхового болота. Значимо меньшие запасы надземной биомассы ( $204-271 \text{ г/м}^2$ ) отмечены для травяно-кустарничковых и травяного сообщества горной тундры (ИМР, ИМП, ДКР). Различия запасов надземной биомассы связаны, прежде всего, с долей участия в ней многолетних органов растений. Основу надземной биомассы в кустарничковых сообществах составляют многолетние растения 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.

Более детальные различия в структуре надземной биомассы изученных сообществ (соотношение основных ботанических групп – лишайники, мхи, травянистые растения, вечнозеленые и листопадные кустарнички) показаны на рисунке 2. В сообществах горной тундры основу надземной биомассы составляют сосудистые растения, доля которых превышает 75%. При продвижении от элювиальных к аккумулятивным позициям ландшафта происходит уменьшение участия лишайников и вечнозеленых кустарничков и повышение участия мхов, травянистых растений и листопадных кустарничков.

В составе сообществ равнинной тундры также преобладают сосудистые растения, а доля лишайников минимальна в сообществе ВБ. При этом большая часть биомассы в равнинных сообществах приходится на мхи и вечнозеленые кустарнички. Изменение доли разных ботанических групп в структуре надземной биомассы связано с разной влагообеспеченностью. Больше мхов, травянистых растений и листопадных кустарничков в надземной биомассе характерно для сообществ, занимающих более влагообеспеченные положения в ландшафте (ИМР, ИМП, ДКР, ВБ), а преобладание вечнозеленых кустарничков и лишайников характерно для сообществ более сухих местообитаний (ФВ, ЗК, ЕР).

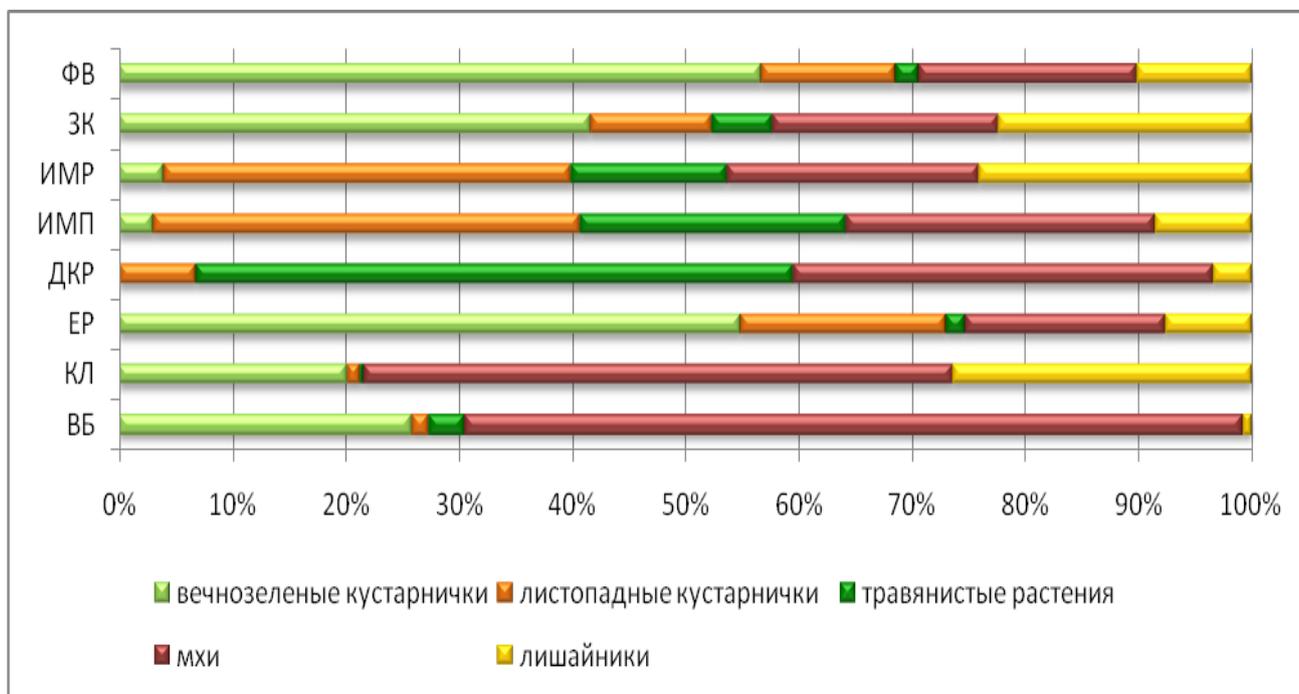


Рис. 2. Структура надземной биомассы тундровых сообществ северной Фенноскандии

Запасы подземной биомассы в сообществах горной тундры варьируют в пределах 300-600 г/м<sup>2</sup> и составляют от 46 до 75% от общей биомассы. Для сообществ равнинной тундры в целом характерны большие запасы подземной биомассы. От 50 до 90% подземной биомассы составляют корневища, что связано с развитием в тундре многолетних растений с системой подземных побегов. Среди корней преобладают тонкие корни с диаметром менее 1 мм. Максимальные запасы корневищ отмечены для поверхностных органогенных горизонтов почвы, а корней – для минеральных горизонтов.

Максимальные запасы мортмассы сосредоточены в кустарничковых сообществах ФВ и ЗК, а также сообществе верхового болота. Запасы подземной мортмассы в тундровых фитоценозах в 2-16 раз меньше, чем надземной.

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

#### *3.2.1. Содержание углерода, азота и фосфора в фитомассе*

Средневзвешенное содержание углерода в надземной биомассе тундровых сообществ составляет 38-46% (табл. 2). Наименьшие значения характерны для травяного сообщества ДКР и травяно-кустарничкового сообщества ИМР, что связано с преобладанием в их составе травянистых растений.

Таблица 2

Средневзвешенное содержание углерода, азота и фосфора в надземной биомассе

Экосистема	С, %	N, %	P, %
Горная тундра			
ФВ	46,4±1,0	0,75±0,09	0,10±0,01
ЗК	43,9±0,9	0,71±0,08	0,06±0,01
ИМР	40,4±1,5	0,92±0,11	0,13±0,02
ИМП	43,3±1,7	1,34±0,14	0,17±0,01
ДКР	38,5±1,2	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

Содержание азота и фосфора в надземной биомассе горно-тундровых сообществ закономерно возрастает от сообществ, занимающих элювиальные элементы ландшафта (ФВ, ЗК) к сообществам аккумулятивных позиций (ДКР). Концентрация азота в надземной биомассе кустарничковых экосистем равнинной и горной тундры примерно равна (0,7-0,8%). Это же характерно и для содержания фосфора, что объясняется схожим флористическим составом с преобладанием кустарничков, мхов и лишайников.

Одни и те же виды растений, произрастающие в разных сообществах, могут различаться по содержанию азота и фосфора, что определяется их разной доступностью для растений. Так, почва луговой экосистемы ДКР содержит больше  $N-NH_4^+$ , чем почва пустоши ФВ (см. раздел 3.2.3), вследствие чего надземная биомасса растений луга содержит больше азота. В то же время, для фосфора не наблюдается четкой взаимосвязи концентраций доступных форм в почве и в биомассе растений, особенно при сравнении растений горной (почвы относительно богаты доступным P) и равнинной (почвы бедны P – см. раздел 3.2.3.) тундры. Примерно равное содержание фосфора в надземной биомассе растений, произрастающих на почвах с разной доступностью элемента может быть связано как с более интенсивным запасанием фосфора в растениях на почвах с меньшей доступностью P, так и с поступлением фосфора в растения посредством микоризы.

Концентрация углерода в годичном приросте кустарничков тундровых экосистем несколько выше или сравнима с его содержанием в надземной биомассе. При этом, содержание азота в годичном приросте как правило в 2-3 раза, а фосфора – в 3-4 раза выше, чем в общей надземной биомассе. Годичный прирост кустарничков горной тундры содержит больше азота и фосфора, чем у растений равнинной тундры. Одной из возможных причин этого является повышение активности фотосинтеза при увеличении инсоляции с высотой.

Для подземной биомассы тундровых экосистем характерно большее содержание углерода, азота и фосфора 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 физиологически активными. Содержание углерода в тонких корнях растений закономерно увеличивается от кустарничковых к травяной экосистеме горной тундры. Среди сообществ равнинной тундры минимальное содержание С 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 сообществ равнинной тундры. В кустарничковых экосистемах равнинной тундры содержание С в тонких корнях значительно выше, чем в горной.

В целом мортмасса тундровых экосистем наследует элементный состав биомассы, и для распределения углерода, азота и фосфора в ней характерны те же закономерности, что для надземной и подземной биомассы. Химический состав подземной мортмассы наиболее близок к составу корневищ.

### 3.2.2. Содержание углерода, азота и фосфора в почве

Тундровые почвы северной Фенноскандии характеризуются высокими концентрациями углерода, азота и фосфора органических соединений в поверхностных горизонтах, что связано с их биогенной аккумуляцией (табл. 3).

Таблица 3

#### Углерод, азот и фосфор в почвах

Экосистема	Горизонт	С, %	N, %	P <sub>общ</sub> , мг/кг	P <sub>орг</sub> , мг/кг
Горная тундра					
ФВ	TJ	32,1±3,9	1,2±0,1	1054±84	1023±84
	BH	4,4±0,5	0,2±0,02	460±67	428±62
ЗК	АН	14,5±2,9	0,8±0,1	986±146	923±137
ИМР	АН	16,7±2,6	1,2±0,2	1103±154	982±137
	C <sub>hi</sub>	2,3±0,6	0,2±0,05	1020±173	821±139
ИМП	АН	12,7±1,9	0,9±0,1	1344±251	1176±219
	C <sub>hi</sub>	2,5±0,3	0,3±0,03	839±101	656±77
ДКР	АН	14,4±2,5	1,2±0,2	1567±209	1276±170
	C <sub>hi</sub>	3,9±0,7	0,4±0,07	2764±980	2118±787
Равнинная тундра					
ЕР	TJ	47,2±0,9	1,4±0,1	482±31	405±51
КЛ	H	48,0±0,4	1,4±0,1	328±13	327±21
ВБ	ТО	41,2±0,1	0,4±0,03	46±3	47±6
	ТЕ	44,7±0,8	1,3±0,1	223±17	195±37

Максимальное содержание углерода характерно для почв кустарничковых и болотной экосистем, что связано с консервацией в них растительных остатков. Повышение доли относительно легкоразлагаемых остатков травянистых растений в других экосистемах приводит к ускорению гумификации/минерализации органического вещества. Это находит отражение не только в снижении содержания углерода в поверхностном перегнойно-темногумусовом горизонте АН, но и в заметном уменьшении его мощности (до 1-7 см).

По содержанию азота органогенные горизонты тундровых почв различаются незначительно. Максимальное содержание N характерно для органогенных горизонтов почв кустарничковых экосистем равнинной тундры.

Почвы горной тундры содержат достаточно большое количество  $P_{\text{общ}}$  (1-1,6 г/кг в органогенных и 0,5-2,8 г/кг в минеральных горизонтах). Почвы равнинной тундры содержат значительно меньшее количество  $P_{\text{общ}}$  (0,05-0,5 г/кг). Такие различия связаны с разным содержанием фосфора в породе (в среднем 720 мг/кг для гнейсов горной тундры и 600 мг/кг для гранитов равнинной) и разной степенью ее вовлечения в процесс почвообразования. От 77 до 99% всего фосфора в почве приходится на фосфор органического вещества. Максимальная доля  $P_{\text{орг}}$  в  $P_{\text{общ}}$  характерная для почв равнинной тундры с минимальным общим содержанием элемента, что свидетельствует о его биологической аккумуляции. В почвах горной тундры отмечено накопление  $P_{\text{орг}}$  в минеральных горизонтах почв подчиненных элементов ландшафта (особенно в почве экосистемы ДКР), что свидетельствует о его внутрипрофильной миграции.

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

Профиль почв горной тундры дифференцирован по содержанию  $C_{\text{экстр}}$  (табл. 4). Максимальные концентрации лабильных соединений углерода характерны для органогенных горизонтов, что связано с их образованием из растительных остатков. Наименьшее профильное различие в содержании  $C_{\text{экстр}}$  характерно для литозема перегнойно-темногумусовой луговой экосистемы, что может быть связано как с миграцией  $C_{\text{экстр}}$  по профилю почвы, так и с непосредственным образованием лабильных форм углерода в минеральном горизонте  $C_{\text{hi}}$  за счет прижизненных корневых экссудатов, а также продуктов их разложения. Органогенные горизонты почвы верхового болота не дифференцированы по содержанию лабильного углерода.

## Углерод, азот и фосфор лабильных соединений тундровых почв, мг/кг

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

По содержанию N<sub>орг</sub> почвы горной тундры достаточно хорошо различаются: минимальные концентрации приходятся на сухоторфяно-подбур (ФВ) и литозем перегнойно-темногумусовый (ЗК), занимающие элювиальные позиции в ландшафте. В перегнойно-темногумусовых литоземах остальных экосистем горной тундры, занимающих транзитные и аккумулятивные элементы ландшафта, концентрации N<sub>орг</sub> значительно выше. Профильное распределение N<sub>орг</sub> носит такой же характер, как и C<sub>экстр</sub> и связано с содержанием органического вещества в горизонтах почв и с миграцией лабильных органических соединений по профилю. Органогенные горизонты почв равнинной тундры содержат в 2-5 раз меньше N<sub>орг</sub>, несмотря на несколько большее содержание общего азота.

Для почв горной тундры наблюдается тенденция увеличения концентрации N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> от почв элювиальных местоположений (ФВ, ЗК) к почвам аккумулятивных позиции ландшафта (ДКР). Концентрации аммонийного азота в почвах равнинной тундры в среднем меньше, чем в горной и составляют от 0,5 до 4,5 мг N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup>/ кг почвы. Максимальное содержание N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> здесь характерно для почвы сообщества ЕР, формирующегося на микроповышениях, где в более сухих и аэробных условиях создаются предпосылки для лучшей минерализации и накопления аммония в почве.

Во всех исследованных почвах концентрация  $N-NO_3^-$  составляет менее 0,01 мг/кг, что типично для почв экосистем холодного климата, где нитрификация не рассматривается как важный компонент биологического круговорота азота.

Доля лабильных соединений фосфора в почвах горной тундры составляет от 6 до 13% от  $P_{орг}$ , а в почвах равнинной тундры – от 8 до 19%. Различия почв разных экосистем по содержанию лабильных форм фосфора в целом повторяют закономерности, характерные для  $P_{орг}$ .

Углерод, азот и фосфор микробной биомассы сосредоточены преимущественно в поверхностных органогенных горизонтах почв. В минеральных горизонтах содержание элементов микробной биомассы снижается от 2-3 (ДКР, ВБ) до 10 (ФВ, ИМР, ИМП) раз (табл. 5). Это связано, очевидно, с приуроченностью микробной активности в северных холодных почвах к маломощным поверхностным горизонтам.

Таблица 5

Углерод, азот и фосфор микробной биомассы тундровых почв, мг/кг

Экосистема	Горизонт	С	Н	Р
Горная тундра				
ФВ	ТJ	1763±486	145±44	84±20
	ВН	142±50	11±4	7±4
ЗК	АН	802±222	77±21	58±21
ИМР	АН	1447±336	147±37	82±23
	$C_{hi}$	121±34	13±4	8±4
ИМП	АН	947±282	97±30	78±25
	$C_{hi}$	132±21	19±5	11±5
ДКР	АН	1037±162	115±20	87±25
	$C_{hi}$	788±450	90±55	48±15
Равнинная тундра				
ЕР	ТJ	2847±345	276±27	92±27
КЛ	Н	2888±453	239±32	89±25
ВБ	ТО	3578±543	280±42	16±5
	ТЕ	1186±388	141±25	43±17

В составе микробной биомассы почв находится, как правило, не более 1% от общего содержания С в почве. Доля  $N_{микр}$  в общем пуле азота в поверхностных горизонтах почв горной тундры составляет от 1 до 1,2%, а для почв равнинной тундры значительно выше – 1,8-2%. Доля  $P_{микр}$  в пуле  $P_{орг}$  почв горной тундры составляет от 6,4 до 8,4%, а в почвах равнинной тундры 22-35%. Увеличение доли микробных азота и фосфора в почвах равнинной тундры свидетельствует о их низкой обеспеченности N и P, т.к. в условиях лимитированности живые организмы вынуждены максимально полно использовать доступные азот и фосфор для обеспечения своей жизнедеятельности.

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

В течение жизни фитомассы происходит изменение ее химического состава. Максимальные концентрации элементов характерны для молодых органов растений – годовичного прироста и тонких корней, что связано с их функциональной активностью. При транслокации азота и фосфора из старых в более молодые и активные органы осуществляется внутренний цикл азота и фосфора в растении, который сохраняет элементы первого минимума в тканях. При этом, концентрации азота и фосфора в годовичном приросте всегда выше, чем в тонких корнях. В мортмассе по сравнению с биомассой происходит снижение концентрации углерода и увеличение концентрации азота, что связано с частичной минерализацией углеродных соединений в процессе разложения мортмассы и потерей части углерода в виде С-СО<sub>2</sub>. Концентрация фосфора в мортмассе остается на том же уровне, что и для биомассы, что является следствием более низкого, чем для азота, содержания фосфора в тканях, когда минерализация части органического вещества мортмассы не приводит к заметному изменению его содержания в этой фракции.

Содержание углерода в органическом веществе почвы всегда меньше, чем в мортмассе (для экосистем ЕР и КЛ – показатели статистически не различаются), что связано с потерей части углерода при минерализации наименее устойчивых компонентов в ходе почвообразования. Концентрация азота в почве довольно изменчива и зависит от степени гумифицированности органического вещества. Содержание фосфора в почве значительно меньше, чем в мортмассе, что свидетельствует о поглощении растениями фосфорсодержащих соединений.

### 3.2.5. Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах

В экосистемах равнинной тундры запасы углерода и азота значительно выше, чем в горной, а запасы фосфора в разных экосистемах сравнимы (табл. 6).

Таблица 6

Запасы углерода, азота и фосфора в тундровых экосистемах, г/м<sup>2</sup>

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

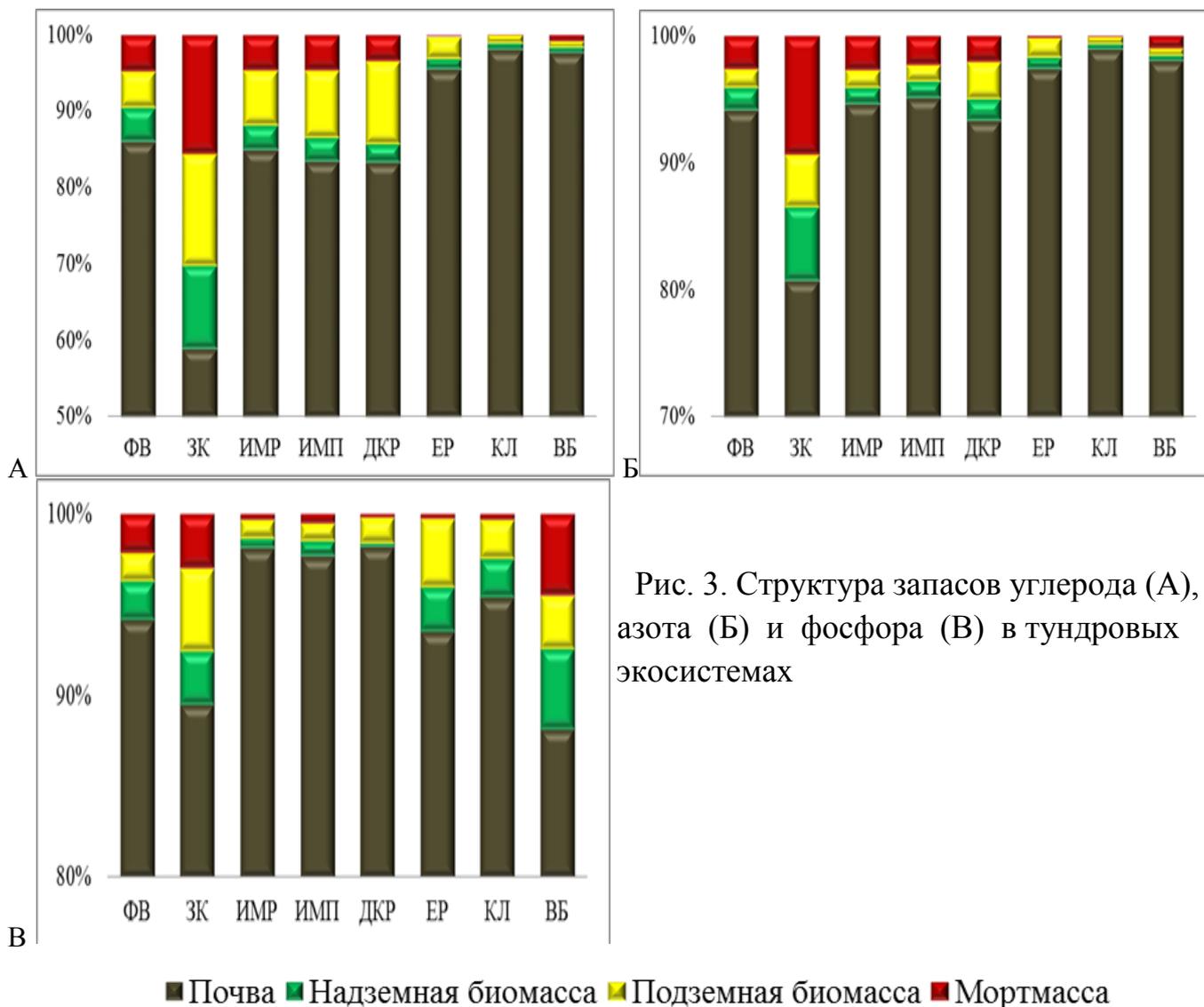


Рис. 3. Структура запасов углерода (А), азота (Б) и фосфора (В) в тундровых экосистемах

Максимальные запасы элементов в тундровых экосистемах сосредоточены в почве (рис. 3). Почвы разных экосистем, в свою очередь, сильно различаются по запасам элементов. 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.

Фитомасса является вторым по значимости пулом элементов в биогеоценозах. Для большинства тундровых экосистем установлено преимущественное запасаение углерода, азота и фосфора в подземной биомассе. Такое распределение запасов элементов в целом отражает соотношение надземной и подземной частей биомассы. Запасы элементов в мортмассе сравнимы, либо несколько превышают запасы элементов в биомассе. В кустарничковых экосистемах равнинной тундры запасы углерода, азота и фосфора в мортмассе значительно меньше, чем в биомассе, что связано с низкими запасами мортмассы в этих экосистемах. В целом распределение запасов элементов по компонентам экосистемы в большей степени зависит от массы компонента, чем от его химического состава.

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

#### 3.3.1. Минерализация органического вещества

Потенциальная скорость минерализации органического вещества почвы в органогенных горизонтах варьирует от 55 до 100 мг С/кг/сут для горной тундры и от 44 до 223 мг С/кг/сут для равнинной (табл. 7).

Таблица 7

Потенциальная скорость минерализации органического вещества и эффективность использования субстрата микроорганизмами тундровых почв

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

Величина  $PR_{min}$  тесно связана с концентрациями в почве  $C_{общ}$  и лабильного  $C_{экстр}$ , которые являются субстратом для минерализации и образования  $CO_2$ , и  $C_{микро}$ , характеризующего микробную составляющую, ответственную за минерализацию. В то же время, респираторная активность микроорганизмов не зависит от содержания в почве доступных форм азота и фосфора.

Наименее эффективное использование субстрата (т.е. наибольшее выделение С-СО<sub>2</sub> на единицу углерода микробной биомассы – большой коэффициент  $qCO_2$ ) происходит в подповерхностных горизонтах почв горной (ФВ и ИМР) и равнинной (ВБ) тундры. В почве сообщества ИМП показатели  $qCO_2$  для органогенного и минерального горизонтов близки, а в почве сообщества ДКР более эффективное использование субстрата характерно для минерального горизонта. Выявленные различия могут быть связаны с разной доступностью углерода для микроорганизмов. Такая доступность может быть охарактеризована соотношением  $C_{микро}$  и С немикробных фракций. Доля  $C_{микро}$  в составе  $C_{общ}$  тундровых почв не превышает 1%, за исключением горизонта С<sub>hi</sub> литозема перегнойно-темногумусового в биогеоценозе ДКР, где она достигает 2%. Это

свидетельствует о потенциально высоких запасах С для потребления микроорганизмами во всех почвах. Показатель  $q\text{CO}_2$  уменьшается с увеличением соотношения  $C_{\text{микр}}/C_{\text{общ}}$ , показывая, что с ростом доли  $C_{\text{микр}}$  эффективность использования субстрата возрастает. Та же закономерность характерна и для соотношения между  $C_{\text{микр}}$  и  $C_{\text{экстр}}$  – с ростом доступности лабильного органического вещества (уменьшение соотношения  $C_{\text{микр}}/C_{\text{экстр}}$ ) эффективность использования субстрата снижается. Таким образом, увеличение количества свободного субстрата не способствует его эффективному использованию микроорганизмами.

### 3.3.2. Минерализация органических соединений азота

Почвы кустарничковых и болотной экосистем характеризуются низкой потенциальной скоростью минерализации, часто отсутствием нитрификации и отрицательной микробной 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. В этих почвах наблюдается интенсивная иммобилизация азота микроорганизмами, которая значительно превышает скорость минерализации (табл. 8).

Таблица 8

Потенциальная скорость минерализации, нитрификации и микробной иммобилизации азота в тундровых почвах, мг/кг/сут

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

Отмеченные различия связаны с качественным составом органического вещества почв. При высоком соотношении С:N, характерном для почв равнинной тундры и кустарничковых экосистем горной тундры, минерализация органического вещества сопровождается небольшим высвобождением  $N\text{-NH}_4^+$  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; Giesler 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  $C_{\text{микро}}$  и ростом концентрации  $N_{\text{орг}}$  в почве. Высокие значения  $PR_{\text{мин}}$  (табл. 7), характерные для этих почв, приводят к потере за счет дыхания  $C_{\text{экстр}}$ , высвободившегося при лизисе клеток, что подтверждается снижением концентрации лабильного углерода в процессе инкубирования почвы.

При инкубации образцов почв травяно-кустарничковых и травяной экосистем происходит выраженная нетто-минерализация и микробная нетто-иммобилизация азота. Эти процессы сопровождаются ростом микробной популяции, основу которой составляют психротолерантные бактерии (Sundquist et al., 2011), что подтверждается увеличением концентрации  $C_{\text{микро}}$ . Одновременно отмечаются относительно высокие скорости прироста  $N_{\text{орг}}$  и потери  $C_{\text{экстр}}$ . Из этого следует, что активная минерализация органических соединений азота в почвах травяно-кустарничковых и травяной экосистем определяется достаточной обеспеченностью микроорганизмов азотом и одновременно не ограничена доступностью углерода. Следует отметить, что «насыщение» азотом наблюдается лишь при повышении температуры и удалении растений в условиях лабораторного эксперимента. Актуальная же скорость  $\Delta N_{\text{мин}}$  в тундровых почвах в 6-25 раз меньше потенциальной (табл. 9), что связано со снижением биологической активности почвы при 2-3 кратном снижении температуры в условиях *in situ* по сравнению с лабораторным экспериментом.

Таблица 9

Актуальные скорости трансформации N в тундровых почвах, мг/кг/сут

Экосистема	$\Delta N_{\text{мин}}$	$\Delta N\text{-NO}_3^-$	$\Delta N_{\text{имм}}$
ФВ	0,03±0,01	0	0,97±0,24
ДКР	0,21±0,04	0	1,51±0,30
КЛ	0,12±0,03	0	0,70±0,98

Процесс нитрификации в тундровых почвах не играет существенной роли. Образование нитратов в кислых тундровых почвах возможно в ходе гетеротрофной нитрификации, условием осуществления которой является наличие достаточного количества  $N\text{-NH}_4^+$  и органического вещества. Очевидно, что в исследованных почвах необходимое сочетание этих факторов не создается.

При инкубировании почвы в условиях *in situ*  $\Delta N_{\text{ИММ}}$  во всех почвах положительна. Повышение  $\Delta N_{\text{ИММ}}$  в почвах кустарничковых экосистем связано с отсутствием гибели психрофильных микроорганизмов. В тоже время, для почвы луговой экосистемы показатель  $\Delta N_{\text{ИММ}}$  в естественных условиях инкубации примерно в 4 раза меньше, чем в лаборатории, что связано со снижением активности микроорганизмов при понижении температуры.

### 3.3.3. Трансформация соединений азота в присутствии растений

При инкубировании монолитов почвы в естественных гидротермических условиях с сохранением надземной и подземной биомассы растений, а также при удалении надземной части, накопление минеральных форм азота в почве не происходит (рис. 4). При повышенной температуре (+22 °C) и полном сохранении биомассы растений минеральный азот также не накапливается. Заметное накопление  $N\text{-NH}_4^+$  (до 0,53 мг/кг/сут) при +22 °C происходит лишь в случае удаления надземной биомассы и только в почве луговой экосистемы ДКР.

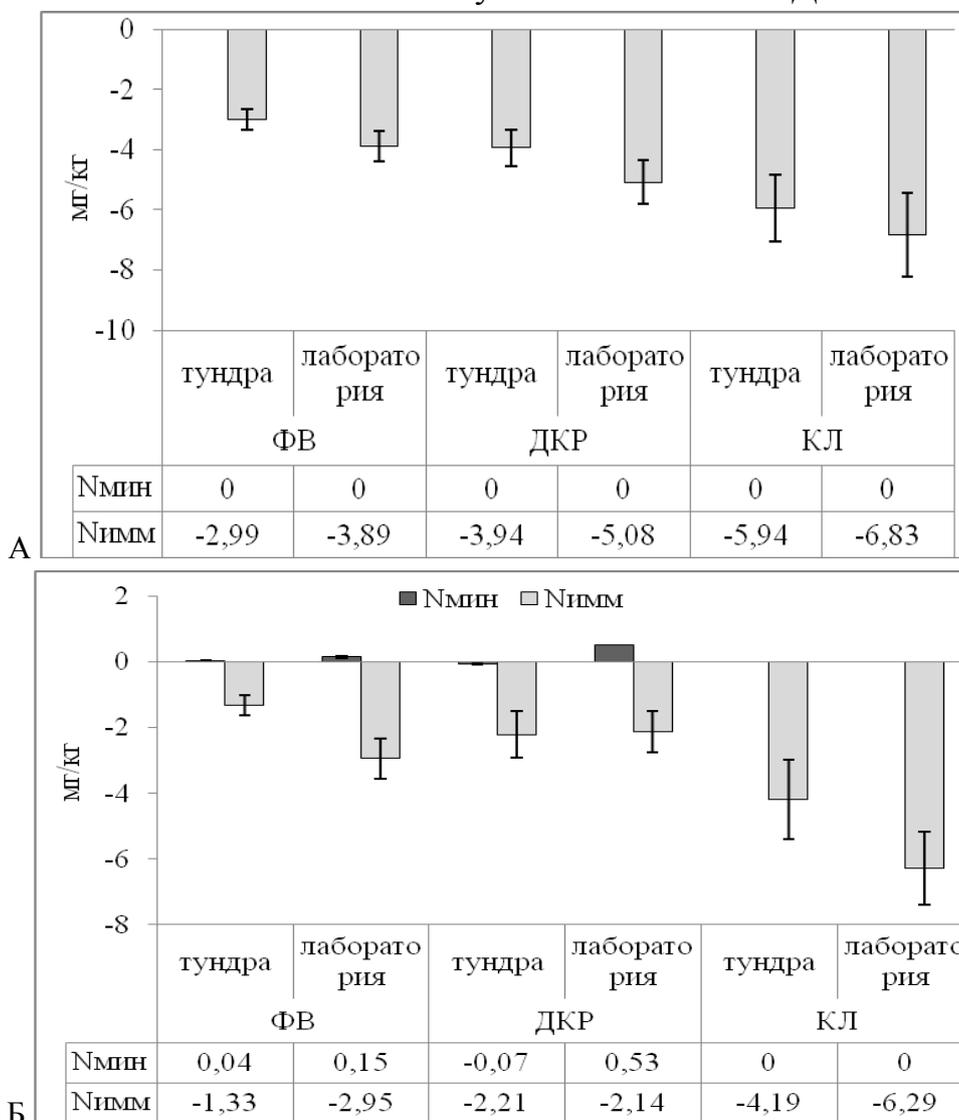


Рис. 4. Накопление минеральных форм и микробная иммобилизация азота в почвах при полном сохранении растений (А) и сохранении только их подземной биомассы (Б).

Отрицательные значения микробной иммобилизации азота при инкубировании монолитов почвы с сохранением растений могут свидетельствовать о том, что в экосистемах холодного климата растения способны 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, чем микроорганизмы. Отрицательные значения иммобилизации N микроорганизмами даже в условиях наличия в почве минерального азота, как в ситуации с почвой ДКР, позволяют высказать предположение, что рост микробной биомассы и иммобилизация N ограничены не уровнем доступности этого элемента, а другими факторами, прежде всего, доступностью лабильного углерода.

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

Внесение дополнительных количеств азота, фосфора и их сочетания не вызывает увеличения суммарной продукции  $\text{CO}_2$  за 7 суток инкубации почвенных образцов (рис. 5).

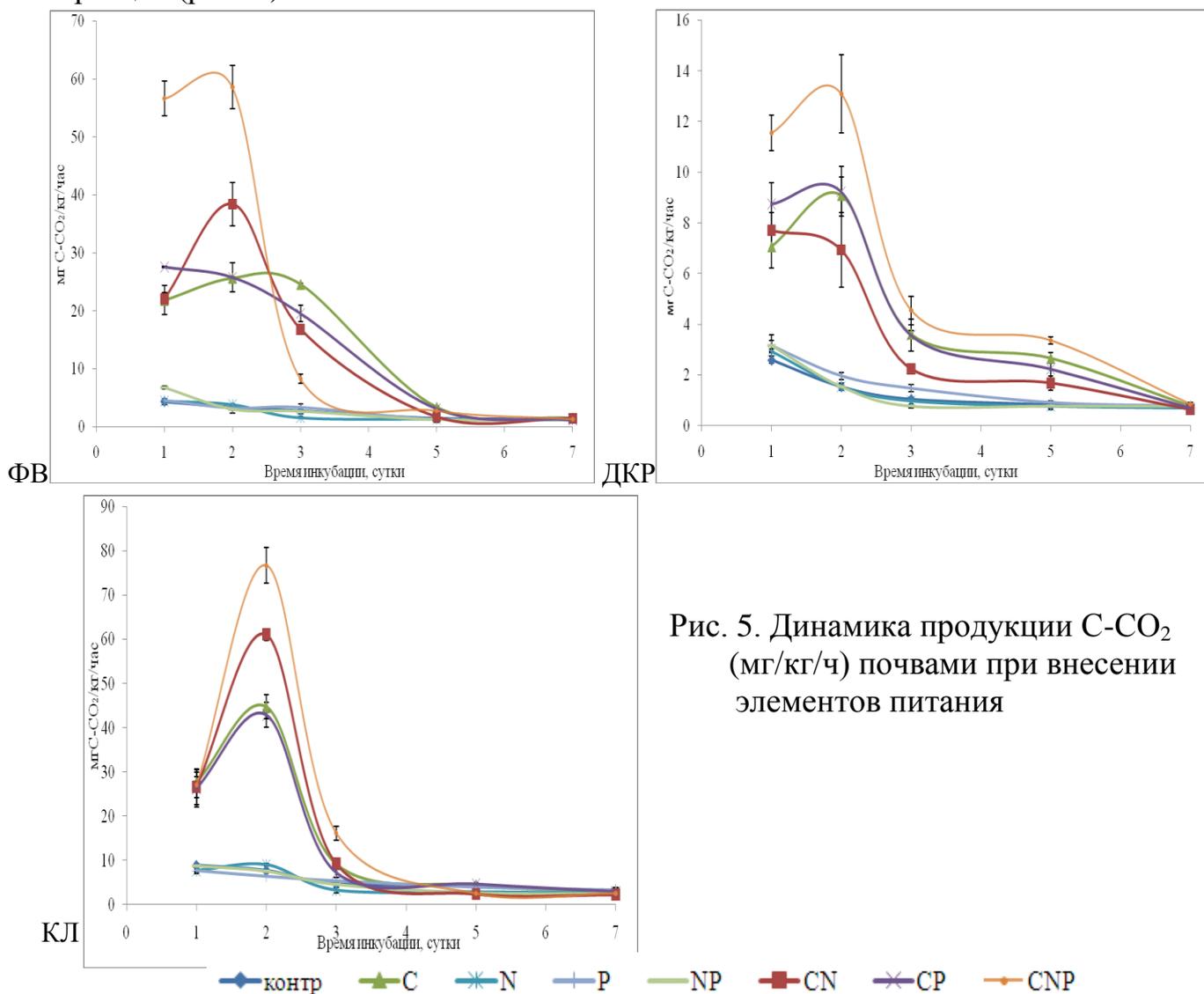


Рис. 5. Динамика продукции  $\text{C-CO}_2$  (мг/кг/ч) почвами при внесении элементов питания

При внесении углерода, а также углерода вместе с азотом и фосфором происходит увеличение дыхания во всех изученных почвах. Максимальный отклик микробного сообщества наблюдается при внесении полного комплекса элементов (CNP), а сочетанное действие факторов (C+N, C+P) практически не отличается от эффекта внесения одного углерода.

В контрольных условиях, а также при внесении в почву углерода, азота и их суммы, не наблюдается перехода стабильных органических соединений почвы в состав лабильных (определено по балансу  $C_{\text{экстр}}$ ,  $C_{\text{микр}}$  и  $C\text{-CO}_2$  в системе). При внесении дополнительных количеств фосфора (в том числе при его сочетании с азотом и углеродом) во всех тундровых почвах отмечен положительный баланс лабильного C в системе, свидетельствующие о включении стабильных соединений углерода почвы в биологический круговорот. Потери  $C\text{-CO}_2$  из системы в процессе инкубации всегда меньше или сравнимы с количеством вносимого в пробу углерода. Это свидетельствует об отсутствии прайминг-эффекта, т.е. минерализации стабильных органических соединений почвы, инициированной внесением легкоразлагаемого субстрата. Возможной причиной отсутствия прайминг-эффектов является низкая эффективность использования субстрата, приводящая к быстрой потере внесенного углерода.

## 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 годичного 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 разви-

вается торфяная олиготрофная почва с общей мощностью профиля до 50 см. Мало-мощные органо-профили 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/м<sup>2</sup>), азота (0,12-1,20 кг/м<sup>2</sup>) и фосфора (0,01-0,06 кг/м<sup>2</sup>). 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 азота 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 большей 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 работ, опубликованных по теме диссертации

1. **Маслов М.Н., Макаров М.И. Органическое вещество почв горной тундры северной Фенноскандии // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. 2013. № 3. С. 3–7.**
2. **Маслов М.Н. Углерод, азот и фосфор микробной биомассы в тундровых почвах северной Фенноскандии // Вестник Московского государственного областного университета. Серия «Естественные науки». 2014. № 2. С. 46–51.**
3. Маслов М.Н., Макаров М.И. Микробная иммобилизация углерода и азота в почвах горной тундры северо-западной Фенноскандии // Материалы Всероссийской научной конференции «Геохимия ландшафтов и география почв» (к 100-летию М.А. Глазовской). М. 2012. С. 210–212.
4. Маслов М. Н., Макаров М. И. Лабильные соединения углерода и азота в горно-тундровых почвах северо-западной Фенноскандии // Почвоведение в России: вызовы современности, основные направления развития. М. 2012. С. 354-358.
5. Маслов М.Н. Геохимическая подвижность фосфора в почвах горной тундры // Материалы докладов XIX Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов». 2012. С. 96.
6. Маслов М.Н. Геохимическая подвижность и иммобилизация органических соединений фосфора в почвах горной тундры северо-западной Фенноскандии // Почвенно-земельные ресурсы: оценка, устойчивое использование, геоинформационное обеспечение. Минск. 2012. С. 194-196.
7. Маслов М.Н. Углерод, азот и фосфор микробной биомассы почв горно-тундровых сообществ северо-западной Фенноскандии // Материалы XVI Докучаевских молодежных чтений «Законы почвоведения: новые вызовы». СПб. 2013. С. 84–86.
8. Makarov M.I. , Malysheva T.I., Maslov M.N., Shuleva M.S. Carbon and nitrogen of soil microbial biomass: the problems of assessment // Abstracts of the 21st International Symposium on Environmental Biogeochemistry. Wuhan. 2013. P. 127.
9. Маслов М.Н. Влияние доступности элементов питания (CNP) на биологическую активность тундровых почв северной Фенноскандии // Материалы XVII Докучаевских молодежных чтений «Новые вехи в развитии почвоведения: современные технологии как средства познания». СПб. 2014. С. 55–57.
10. Маслов М.Н. Микробиологическая трансформация соединений углерода в тундровых почвах северной Фенноскандии // Материалы по изучению русских почв. СПб.: Изд. Санкт-Петербургского университета. 2014. Вып. 8. С. 266-271.
11. Маслов М.Н. Возможность конкуренции растений и микроорганизмов тундровых почв северной Фенноскандии за источники питания // Материалы XXI Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов». Почвоведение. М., МАКС Пресс. 2014. С. 55–56.
12. Маслов М.Н. Азот в системе «почва-микроорганизмы-растения» в условиях тундровой зоны северной Фенноскандии // Биогеохимия химических элементов и соединений в природных средах. Тюмень. 2014. С. 221–227.
13. Маслов М.Н., Зудкин А.Г., Шулаков А.А., Копейна Е.И., Королева Н.Е., Макаров М.И., Онопченко В.Г. Запасы и структура фитомассы экосистем горной тундры северной Фенноскандии // Материалы V Всероссийской конференции с международным участием «Горные экосистемы и их компоненты». Майкоп. 2014. С. 165-166.