

АГРОХИМИЯ
И ПЛОДОРОДИЕ ПОЧВ

УДК 631.41:631.46:574.2:574.4

ПОЧВЫ И АЗОТНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ АЛЬПИЙСКИХ ЭКОСИСТЕМ
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА ПРИ МНОГОЛЕТНЕМ ПОВЫШЕНИИ
ДОСТУПНОСТИ БИОФИЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

© 2020 г. М. И. Макаров^а*, В. Г. Онипченко^а, А. В. Тиунов^б, Т. И. Малышева^а, М. С. Кадулин^а

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

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский проспект, 33, Москва, 119071 Россия

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

Поступила в редакцию 04.12.2019 г.

После доработки 30.01.2020 г.

Принята к публикации 30.03.2020 г.

В эксперименте с обогащением кислых, богатых органическим веществом горно-луговых почв (Umbric Leptosols) альпийских экосистем элементами минерального питания показано, что содержание в них углерода органического вещества и общего азота, а также лабильных органических соединений отличается устойчивостью к длительному (20 лет) внесению минеральных удобрений. Характерны только выраженные прямые эффекты: повышение концентраций неорганических соединений азота и фосфора при внесении азотных и фосфорных удобрений, а также повышение рН при известковании. Растения являются более чувствительными индикаторами изменения условий азотного питания. Для них характерно активное поглощение дополнительного количества азота и “утяжеление” его изотопного состава при повышении доступности элемента. При этом степень проявления этих эффектов зависит от исходной обеспеченности почв и растений азотом. Помимо таких прямых воздействий, изменение азотного статуса растений отражает также изменения в трансформации азотсодержащих соединений в почве и в азотном питании растений, происходящие при повышении доступности фосфора и снижении кислотности в наиболее бедных фосфором и наиболее кислых условиях соответственно. Эти воздействия приводят к мобилизации азота органических соединений почвы и, вероятно, к уменьшению роли микоризы в азотном питании растений. В результате у растений формируется более тяжелый изотопный состав азота.

Ключевые слова: длительный эксперимент с удобрениями, кислотность почвы, азот, фосфор, $\delta^{15}\text{N}$, симбиотическая азотфиксация, микориза

DOI: 10.31857/S0032180X20080110

ВВЕДЕНИЕ

Азот является важнейшим биогенным элементом, лимитирующим продуктивность многих наземных экосистем, включая высокогорные, где его большое количество иммобилизовано в органическом веществе почв, а доступные для питания растений минеральные соединения находятся в малых концентрациях [22, 30]. Высокогорные территории испытывают нарастающую антропогенную нагрузку — изменение климатических параметров, поступление биогенных элементов, включая азот, трансформацию структуры фитоценозов [1, 9, 13, 17]. Подобные изменения способны привести к активизации процессов минерализации органического вещества и формированию более открытого биогеохимического цикла азота [9–11, 13].

Малая изученность и все еще относительно малая вовлеченность в антропогенную деятельность привлекают интерес исследователей к высокогорным экосистемам умеренного пояса, где

сформировался особый, отличный от других наземных экосистем, азотный режим [22, 30].

Наряду с характеристиками естественных параметров, для исследования азотного состояния почв и растений часто проводят эксперименты с внесением элементов минерального питания, позволяющие оценить устойчивость микробного сообщества и фитоценозов, их лимитирование отдельными почвенными ресурсами. Такие эксперименты проводились в альпийских экосистемах Европы и Северной Америки [22, 30]. Для разных высокогорных растительных сообществ Тебердинского заповедника показано, что при долговременном повышении доступности элементов минерального питания у них изменяется биомасса и участие отдельных видов растений [8, 25]. Однако не исследовано, как меняется азотный режим почв и отдельных видов растений в этих альпийских экосистемах, отличающихся разной исходной обеспеченностью доступными формами элементов минерального питания.

Мы предположили, что изменение азотного состояния почв и растений при внесении в почву элементов минерального питания может быть не только следствием прямой трансформации и поглощения азотсодержащих соединений. Процессы биогеохимического цикла азота могут также испытывать воздействие от изменения закономерностей функционирования микробного сообщества, микоризного симбиоза и симбиотической азотфиксации в связи с изменяющейся кислотностью почвы и доступностью азота и фосфора. В качестве объектов для проверки гипотезы выбраны почвы и фитоценозы альпийских экосистем Тебердинского заповедника, являющихся предметом многолетних комплексных исследований [5, 6, 23, 25].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено в альпийском поясе Тебердинского государственного заповедника, где в 1998 г. был заложен эксперимент с ресурсным манипулированием – внесением удобрений в почвы четырех альпийских экосистем: лишайниковая пустошь (АЛП), пестроовсянищевый луг (ПЛ), гераниево-копеечниковый луг (ГКЛ), альпийский ковер (АК). Эксперимент включает 5 вариантов: контроль, внесение азота (9 г/м^2) в виде карбамида с $\delta^{15}\text{N} = 0.11 \pm 0.09\text{‰}$ (вариант N), внесение фосфора (2.5 г/м^2) в составе двойного суперфосфата (вариант P), внесение совместно азота и фосфора в тех же дозах и соединениях (вариант NP), известкование гашеной известью в разных дозах в зависимости от кислотности почвы (52, 84, 119 и 183 г/м^2 для АЛП, ПЛ, ГКЛ и АК соответственно – вариант Ca). Удобрения вносятся ежегодно (известкование раз в три года) на поверхность почвы в твердом виде вскоре после схода снежного покрова. Экспериментальные площадки представляют собой квадрат со стороной 1.5 м. Каждый вариант эксперимента заложен в четырехкратной повторности. Между квадратами предусмотрена буферная зона шириной 1 м.

Исследованные экосистемы занимают разные позиции в мезорельефе, образуя геоморфологический ряд при переходе от гребня (АЛП) к подножию склона (АК). Промежуточные позиции на склоне заняты наиболее продуктивными альпийскими лугами (ПЛ и ГКЛ). Почвы альпийских экосистем (Umbric Leptosols) характеризуются высоким содержанием органического вещества и азота. Кислотность почв повышается в ряду АЛП < ПЛ < ГКЛ < АК; лабильные формы азота в большей степени представлены в почвах луговых экосистем (ПЛ и особенно ГКЛ), а концентрация подвижного фосфора минимальная в почве АЛП и возрастает в ряду ПЛ < ГКЛ = АК. Детальное описание почв и фитоценозов приведено ранее [6, 25]. Результаты по влиянию экспериментальных воздействий на почву и азотное питание растений АЛП опубликованы [4].

С каждой экспериментальной площадки ПЛ, ГКЛ и АК в 2017 г. отобрали по 2 образца почвы из слоя 0–10 см (всего 8 повторностей с каждого варианта) и листья растений (по одному образцу с каждой площадки и дополнительно один образец с площадки с наибольшей встречаемостью вида – всего пять повторностей каждого вида с каждого варианта). При выборе видов растений основными критериями были высокое участие, равномерная встречаемость на площадках эксперимента и систематическое разнообразие. Всего для исследования выбрано 5 видов сосудистых растений ПЛ: *Festuca varia*, *Leontodon hispidus*, *Nardus stricta*, *Scorzonera cana*, *Taraxacum confusum*; шесть видов ГКЛ: *Carex atrata*, *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*, *Matricaria caucasica*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum* и шесть видов АК: *Catabrosella variegata*, *Minuartia aizoides*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum*, *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*. Виды относятся к четырем функциональным группам: разнотравье (*Geranium gymnocaulon*, *Leontodon hispidus*, *Matricaria caucasica*, *Minuartia aizoides*, *Scorzonera cana*, *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum confusum*, *Taraxacum stevenii*), злаки (*Catabrosella variegata*, *Festuca varia*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum*), осоки (*Carex atrata*) и бобовые (*Hedysarum caucasicum*). Среди изученных видов только два представлены одновременно в нескольких сообществах: *Nardus stricta* – во всех трех и *Phleum alpinum* – в ГКЛ и АК.

Образцы почв замораживали в течение нескольких часов после отбора и хранили в таком состоянии до проведения лабораторных исследований. После размораживания в них определяли следующие показатели: кислотность ($\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$), общее содержание С и N ($\text{C}_{\text{общ}}$ и $\text{N}_{\text{общ}}$), содержание фосфора ($\text{P}_{\text{подв}}$) по Кирсанову и концентрации разных форм С и N, экстрагируемых 0.05 М K_2SO_4 (углерод органических соединений ($\text{C}_{\text{орг}}$), общий азот ($\text{N}_{\text{экстр}}$), $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и $\text{N}-\text{NO}_3^-$). Азот экстрагируемых органических соединений ($\text{N}_{\text{орг}}$) рассчитывали по разности между $\text{N}_{\text{экстр}}$ и суммой $\text{N}-\text{NH}_4^+ + \text{N}-\text{NO}_3^-$. Для определения $\text{N}-\text{NH}_4^+$ использовали салицилат-нитропруссидный метод [21], а $\text{N}-\text{NO}_3^-$ определяли после восстановления NO_3^- до NO_2^- на кадмиевой колонке и получения окрашенного азосоединения [16]. Фосфор определяли аскорбиновым методом по Мэрфи и Райли.

Концентрацию $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{N}_{\text{экстр}}$ определяли на анализаторе $\text{TOC-V}_{\text{CPN}}$; неорганические формы азота и фосфор – на спектрофотометре GENESYSTM 10UV; общее содержание С и N – на элементном анализаторе Thermo Flash 1112 в центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН.

Образцы растений высушивали в течение 10 ч при температуре 45°C и измельчали на вибрацион-

ной мельнице Retsch MM 200. Для характеристики изменений, происходящих в азотном питании растений, определяли концентрацию азота и его изотопный состав в листьях. Первый показатель дает представление об общем поглощении элемента, а второй позволяет обнаружить более тонкие изменения, такие как смена источника азотного питания вследствие мобилизации или трансформации азотсодержащих соединений в почве, изменение активности симбиотической азотфиксации или участия микоризы в азотном питании.

Общее содержание и изотопный состав ($\delta^{15}\text{N}$) азота в листьях растений определяли на элементном анализаторе Thermo Flash 1112 и на изотопном масс-спектрометре Thermo Delta VPlus в центре коллективного пользования Института проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН.

Для проверки значимости влияния фактора “вариант” на изучаемые показатели использовали непараметрический тест Краскела–Уоллиса (Kruskal–Wallis test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние длительного внесения элементов на свойства почвы. Горно-луговые почвы альпийских биогеоценозов кислые (рН составляет от 4.20 до 4.55), содержат большое количество органического вещества и азота (10.3–11.8% $C_{\text{общ}}$ и 0.8–0.9% $N_{\text{общ}}$). Соотношение C/N составляет 12.0–13.4. Количество подвижных форм азота невелико. В составе неорганических соединений преобладает $\text{N}-\text{NH}_4^+$ (23–50 мг/кг), а $\text{N}-\text{NO}_3^-$ содержится всего около 1.0 мг/кг. Содержание экстрагируемого $N_{\text{орг}}$ близко во всех почвах и составляет 24–27 мг/кг. Соотношение C/N в экстрагируемом органическом веществе меньше, чем в общем органическом веществе почвы – от 7.4 до 10.1. Содержание подвижного фосфора изменяется от 10 до 20 мг/кг (табл. 1). Различия исследованных почв по кислотности и содержанию подвижных минеральных соединений азота и фосфора соответствует ранее полученным закономерностям [6]. Почва ГКЛ, где в составе фитоценоза один из доминантных видов представлен бобовым растением *Hedysarum caucasicum*, характеризуется повышенным содержанием $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и заметной обогащенностью органического вещества азотом.

Во всех вариантах экспериментального воздействия ни в одной почве значимо не изменилось содержание $C_{\text{общ}}$ и $N_{\text{общ}}$, а также соотношение между ними, что свидетельствует об устойчивости органического вещества горно-луговых альпийских почв к длительному воздействию повышенных концентраций элементов минерального питания. За время эксперимента на поверхность почвы было внесено 180 г $\text{N}/\text{м}^2$, что составило около 30% от исходного запаса элемента в слое почвы 0–10 см (запас мелкозема 70–75 $\text{кг}/\text{м}^2$), что ожидаемо

могло увеличить общее содержание элемента в почве. Отсутствие значимого повышения концентрации $N_{\text{общ}}$ при существенном поступлении азота может быть связано с тем, что при поверхностном внесении карбамида значительная часть азота улетучивается в атмосферу с образующимся при его разложении аммиаком. При этом тенденция накопления азота в верхней части профиля все же прослеживается.

Лабильное органическое вещество также не претерпело заметных изменений. Концентрации $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$ значимо не изменились, но в ряде случаев наблюдается тенденция к их увеличению в вариантах с известкованием, внесением азота и фосфора (табл. 1). Эта же тенденция была отмечена для почвы АЛП [4]. Вероятно, это может быть результатом мобилизации органического вещества при повышении микробной активности в почвах после нейтрализации кислотности и увеличения доступности элементов питания. Наиболее заметное изменение лабильного органического вещества произошло при известковании наиболее кислой почвы АК, в которой рН увеличился на 0.8 единиц. При выраженной тенденции повышению концентраций $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$, соотношение между ними значимо уменьшилось с 10.1 до 8.4, свидетельствуя о преимущественной мобилизации азотсодержащих соединений. В отличие от почвы АЛП, где было зафиксировано значимое уменьшение концентрации $N_{\text{орг}}$ и увеличение отношения $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$ при внесении в почву фосфора [4], такой эффект не наблюдается в других исследованных почвах. Поскольку почва АЛП наиболее бедна минеральными соединениями азота, то именно в ней, в отличие от других почв, при повышении доступности фосфора, почвенные микроорганизмы начинают в большей степени испытывать недостаток в азотном питании и более активно утилизируют лабильные азотсодержащие органические соединения.

Лабильные показатели состояния почвы (кислотность и обеспеченность минеральными формами элементов питания) изменились в соответствии с ожидаемым прямым влиянием вносимых элементов и соединений. Кислотность почвы значимо уменьшилась при известковании: величина рН возросла от 0.25 единиц в почве ПЛ до 0.83 единиц в почве АК – тем больше, чем выше доза вносимой извести. В варианте с внесением азота, напротив, наблюдается значимое подкисление всех почв (рН уменьшился на 0.15–0.20).

Внесение азота привело к повышению содержания его минеральных форм во всех почвах. Концентрация $\text{N}-\text{NH}_4^+$ увеличилась в 1.5–2 раза, а $\text{N}-\text{NO}_3^-$ – в 6–9 раз. При этом $\text{N}-\text{NH}_4^+$ остался преобладающей формой минерального азота, хотя соотношение между $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и $\text{N}-\text{NO}_3^-$ уменьшилось с 23–55 до 7–9. Таким образом, подкисление почвы при внесении карбамида может быть

Таблица 1. Свойства почв альпийских экосистем при разном экспериментальном воздействии, среднее ± стандартное отклонение, *n* = 8. Одинаковые буквенные индексы в пределах столбца для каждой экосистемы показывают отсутствие значимых различий, *P* < 0.05

| Вариант | С _{общ} | | N _{общ} | С _{общ} /N _{общ} | pH | P _{полв} | N-NH ₄ ⁺ | N-NO ₃ ⁻ | C _{орг} | N _{орг} | C _{орг} /N _{орг} |
|------------------------------------|-------------------------|--------------------------|-------------------------|------------------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--------------------------|--------------------------|------------------------------------|
| | % | мг/кг | | | | | | | | | |
| Пестроярвицкий луг | | | | | | | | | | | |
| Контроль | 10.3 ± 0.9 ^a | 0.79 ± 0.06 ^a | 13.0 ± 0.4 ^a | 4.55 ± 0.06 ^a | 10.4 ± 5.8 ^a | 28.3 ± 9.5 ^a | 1.0 ± 0.3 ^a | 227 ± 43 ^a | 23.9 ± 5.4 ^a | 9.3 ± 1.8 ^a | |
| Ca | 11.0 ± 1.3 ^a | 0.82 ± 0.09 ^a | 13.4 ± 0.7 ^a | 4.77 ± 0.06 ^b | 11.6 ± 4.9 ^a | 35.3 ± 10.5 ^{ab} | 1.7 ± 0.7 ^a | 265 ± 65 ^a | 27.4 ± 8.2 ^a | 9.8 ± 0.8 ^a | |
| P | 10.3 ± 1.7 ^a | 0.79 ± 0.10 ^a | 13.1 ± 0.8 ^a | 4.45 ± 0.12 ^{ac} | 60.0 ± 18.4 ^b | 29.7 ± 8.9 ^a | 1.4 ± 0.7 ^a | 261 ± 38 ^a | 25.7 ± 6.6 ^a | 10.4 ± 1.6 ^a | |
| N | 11.3 ± 1.8 ^a | 0.87 ± 0.11 ^a | 13.0 ± 0.6 ^a | 4.34 ± 0.09 ^c | 12.5 ± 4.0 ^a | 46.1 ± 10.8 ^b | 5.9 ± 2.1 ^b | 281 ± 47 ^a | 30.2 ± 4.2 ^a | 9.2 ± 1.7 ^a | |
| NP | 11.8 ± 1.1 ^a | 0.90 ± 0.07 ^a | 13.1 ± 0.5 ^a | 4.45 ± 0.10 ^{ac} | 40.1 ± 16.3 ^b | 49.8 ± 9.8 ^b | 6.0 ± 3.8 ^b | 270 ± 39 ^a | 28.6 ± 4.8 ^a | 9.6 ± 1.5 ^a | |
| Гераниево-копеечниковый луг | | | | | | | | | | | |
| Контроль | 10.6 ± 2.1 ^a | 0.89 ± 0.17 ^a | 12.0 ± 0.5 ^a | 4.45 ± 0.08 ^a | 19.6 ± 5.5 ^a | 49.7 ± 9.9 ^a | 0.9 ± 0.3 ^a | 189 ± 39 ^{ab} | 26.8 ± 8.6 ^a | 7.4 ± 1.8 ^a | |
| Ca | 11.3 ± 2.0 ^a | 0.87 ± 0.12 ^a | 12.0 ± 0.9 ^a | 4.88 ± 0.28 ^b | 18.2 ± 6.2 ^a | 43.2 ± 13.6 ^a | 0.8 ± 0.4 ^a | 173 ± 25 ^a | 23.9 ± 8.4 ^a | 7.5 ± 1.9 ^a | |
| P | 11.5 ± 1.0 ^a | 0.92 ± 0.09 ^a | 12.6 ± 0.3 ^a | 4.35 ± 0.10 ^{ac} | 54.1 ± 12.7 ^b | 47.4 ± 14.9 ^a | 0.6 ± 0.2 ^a | 205 ± 34 ^{ab} | 25.8 ± 3.2 ^a | 8.1 ± 1.1 ^a | |
| N | 10.4 ± 1.5 ^a | 0.86 ± 0.11 ^a | 12.0 ± 0.6 ^a | 4.29 ± 0.08 ^c | 23.7 ± 5.8 ^a | 76.6 ± 15.8 ^b | 8.5 ± 3.2 ^b | 242 ± 48 ^b | 30.6 ± 7.8 ^a | 8.2 ± 1.6 ^a | |
| NP | 12.2 ± 1.4 ^a | 0.97 ± 0.08 ^a | 12.5 ± 0.5 ^a | 4.34 ± 0.06 ^{ac} | 43.2 ± 13.2 ^b | 67.4 ± 12.3 ^b | 7.7 ± 2.4 ^b | 214 ± 49 ^{ab} | 28.8 ± 8.4 ^a | 7.3 ± 1.9 ^a | |
| Альпийский ковер | | | | | | | | | | | |
| Контроль | 11.8 ± 1.5 ^a | 0.88 ± 0.08 ^a | 13.4 ± 0.5 ^a | 4.20 ± 0.06 ^a | 19.0 ± 5.8 ^a | 23.2 ± 10.1 ^a | 1.0 ± 0.4 ^a | 248 ± 59 ^a | 25.0 ± 11.6 ^a | 10.1 ± 1.1 ^a | |
| Ca | 11.6 ± 1.9 ^a | 0.87 ± 0.12 ^a | 13.4 ± 0.5 ^a | 5.03 ± 0.34 ^b | 29.0 ± 5.5 ^b | 30.6 ± 10.6 ^a | 1.3 ± 0.6 ^a | 283 ± 87 ^a | 34.2 ± 12.8 ^a | 8.4 ± 0.7 ^b | |
| P | 12.2 ± 2.2 ^a | 0.95 ± 0.15 ^a | 13.6 ± 0.7 ^a | 4.18 ± 0.10 ^{ac} | 48.1 ± 12.4 ^c | 23.6 ± 4.6 ^a | 0.9 ± 0.2 ^a | 256 ± 66 ^a | 25.8 ± 10.1 ^a | 10.2 ± 1.6 ^a | |
| N | 13.1 ± 1.9 ^a | 1.01 ± 0.21 ^a | 13.0 ± 0.6 ^a | 4.04 ± 0.12 ^c | 18.6 ± 3.5 ^a | 60.9 ± 22.8 ^b | 7.3 ± 4.9 ^b | 267 ± 60 ^a | 25.1 ± 13.3 ^a | 10.6 ± 2.0 ^{ab} | |
| NP | 13.1 ± 2.3 ^a | 1.03 ± 0.20 ^a | 12.9 ± 0.7 ^a | 4.14 ± 0.10 ^{ac} | 60.1 ± 16.9 ^c | 56.8 ± 13.9 ^b | 7.8 ± 4.4 ^b | 256 ± 43 ^a | 24.2 ± 5.1 ^a | 10.7 ± 1.3 ^a | |

Таблица 2. Содержание азота (%) в листьях растений альпийских экосистем при разном экспериментальном воздействии, среднее \pm стандартное отклонение, $n = 5$. Одинаковые буквенные индексы в пределах строки показывают отсутствие значимых различий, $P < 0.05$

| Вид/вариант | Контроль | Са | Р | Н | NP |
|-------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|------------------------------|
| Пестроовсянищевый луг | | | | | |
| <i>Festuca varia</i> | 1.56 \pm 0.12 ^a | 1.72 \pm 0.36 ^a | 1.72 \pm 0.19 ^a | 2.76 \pm 0.27 ^b | 2.57 \pm 0.33 ^b |
| <i>Leontodon hispidus</i> | 2.19 \pm 0.04 ^a | 2.30 \pm 0.17 ^{ab} | 2.38 \pm 0.17 ^a | 3.02 \pm 0.30 ^c | 3.31 \pm 0.79 ^c |
| <i>Nardus stricta</i> | 1.82 \pm 0.10 ^a | 1.79 \pm 0.12 ^a | 1.74 \pm 0.07 ^a | 2.43 \pm 0.06 ^b | 2.21 \pm 0.26 ^b |
| <i>Scorzonera cana</i> | 2.89 \pm 0.12 ^a | 2.88 \pm 0.24 ^a | 2.75 \pm 0.12 ^a | 3.16 \pm 0.46 ^a | 3.29 \pm 0.14 ^b |
| <i>Taraxacum confusum</i> | 2.83 \pm 0.15 ^a | 2.88 \pm 0.34 ^a | 2.71 \pm 0.32 ^a | 3.20 \pm 0.52 ^{ab} | 4.11 \pm 0.63 ^b |
| Гераниево-копеечниковый луг | | | | | |
| <i>Carex atrata</i> | 2.12 \pm 0.14 ^a | 2.03 \pm 0.18 ^a | 2.16 \pm 0.44 ^{ab} | 2.71 \pm 0.36 ^b | 2.65 \pm 0.12 ^b |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> | 2.90 \pm 0.21 ^a | 3.09 \pm 0.29 ^a | 3.00 \pm 0.25 ^a | 3.49 \pm 0.52 ^a | 3.34 \pm 0.34 ^a |
| <i>Hedysarum caucasicum</i> | 4.15 \pm 0.32 ^a | 4.04 \pm 0.28 ^a | 3.69 \pm 0.67 ^a | 4.02 \pm 0.15 ^a | 4.25 \pm 0.38 ^a |
| <i>Matricaria caucasica</i> | 2.56 \pm 0.49 ^a | 2.68 \pm 0.27 ^a | 2.99 \pm 0.34 ^a | 3.87 \pm 1.03 ^{ab} | 4.44 \pm 0.92 ^b |
| <i>Nardus stricta</i> | 2.06 \pm 0.33 ^a | 1.82 \pm 0.24 ^a | 1.93 \pm 0.21 ^a | 1.91 \pm 0.20 ^a | 2.16 \pm 0.16 ^a |
| <i>Phleum alpinum</i> | 1.83 \pm 0.28 ^a | 1.78 \pm 0.31 ^a | 1.65 \pm 0.37 ^a | 2.38 \pm 0.45 ^a | 2.58 \pm 0.62 ^a |
| Альпийский ковер | | | | | |
| <i>Catabrosella variegata</i> | 2.07 \pm 0.19 ^a | 2.03 \pm 0.49 ^a | 2.28 \pm 0.45 ^a | 3.51 \pm 0.45 ^b | 4.25 \pm 0.42 ^b |
| <i>Minuartia aizoides</i> | 1.53 \pm 0.14 ^a | 1.50 \pm 0.23 ^a | 1.78 \pm 0.14 ^a | 3.39 \pm 0.45 ^b | 3.03 \pm 0.48 ^b |
| <i>Nardus stricta</i> | 2.02 \pm 0.24 ^a | 2.03 \pm 0.19 ^a | 1.87 \pm 0.22 ^a | 2.67 \pm 0.28 ^b | 2.60 \pm 0.28 ^b |
| <i>Phleum alpinum</i> | 1.56 \pm 0.29 ^a | 1.51 \pm 0.14 ^a | 1.55 \pm 0.16 ^a | 2.72 \pm 0.46 ^b | 3.09 \pm 0.47 ^b |
| <i>Sibbaldia procumbens</i> | 2.06 \pm 0.13 ^a | 2.50 \pm 0.55 ^a | 2.29 \pm 0.29 ^a | 3.31 \pm 0.23 ^b | 3.77 \pm 0.55 ^b |
| <i>Taraxacum stevenii</i> | 3.02 \pm 0.14 ^a | 2.97 \pm 0.20 ^a | 3.07 \pm 0.24 ^a | 5.53 \pm 0.82 ^b | 4.73 \pm 0.75 ^b |

связано с нитрификацией образующегося из него аммония, хотя не исключен дополнительный вклад активизации преимущественно аммонийного питания растений.

В 2–6 раз увеличилось содержание $P_{\text{подв}}$ в вариантах с внесением фосфора. При этом количество экстрагируемого фосфора, закрепившегося в почве за период проведения эксперимента, составило менее 10% от общего внесенного количества. Поскольку для фосфора в отличие от азота существенные потери маловероятны, то основная его часть, вероятно, перешла в более прочно фиксированные минеральные формы и закрепились в составе органического вещества почвы.

Концентрация и изотопный состав азота в альпийских растениях. Изученные виды растений заметно различаются по содержанию и изотопному составу азота в листьях (табл. 2, 3). Меньшие концентрации азота (1.56–2.07%) во всех сообществах характерны для злаков и осок (*Festuca varia*, *Nardus stricta* на ПЛ, *Carex atrata*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum* на ГКЛ и *Catabrosella variegata*, *Nardus stricta*, *Phleum alpinum* на АК). Больше элемента (2.06–3.02%) содержится в листьях видов разнотравья. Единственным исключением является низкая концентрация азота (1.53%) в листьях разнотравного вида *Minuartia aizoides* в сообществе АК. Максимальная концентрация (4.15%) характерна для листьев бобового растения *Hedysarum caucasicum*, где она значимо превышает концентрацию в листьях всех других изученных видов.

Изотопный состав азота ($\delta^{15}N$) в листьях разных видов растений не сильно различается. Выделяются только *Carex atrata* с наиболее “тяжелым” азотом (наименее отрицательная величина $\delta^{15}N$ составляет -0.65%) и два вида разнотравья — *Scorzonera cana* (ПЛ) и *Taraxacum stevenii* (АК), для которых характерен наиболее “легкий” азот ($\delta^{15}N$ составляет -5.41 и -4.84% соответственно). Для всех других видов, включая *Hedysarum caucasicum*, величина $\delta^{15}N$ находится в диапазоне от -3.75 до -1.28% . При этом средние для изученных видов показатели по экосистемам различаются и составляют -3.76% для растений ПЛ, -1.73% для ГКЛ и -2.73% для АК.

Различия в изотопном составе азота растений могут быть связаны с несколькими причинами: использование разных источников азота (NH_4^+ , NO_3^- , $N_{\text{орг}}$), разную дискриминацию тяжелого изотопа при поглощении и ассимиляции, разное фракционирование изотопов микоризой [2, 12, 23, 24].

Влияние длительного внесения элементов на N и $\delta^{15}N$ в растениях. Смена условий минерального питания сказалась на изменении концентрации и изотопного состава азота в листьях растений (табл. 2, 3). При этом разные экспериментальные воздействия в разной степени повлияли на изученные показатели в разных биогеоценозах.

Влияние изменения кислотности. В результате известкования почв не произошло изменений концентрации азота в листьях ни у одного из изу-

Таблица 3. Изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) в листьях растений альпийских экосистем при разном экспериментальном воздействии, среднее \pm стандартное отклонение, $n = 5$. Одинаковые буквенные индексы в пределах строки показывают отсутствие значимых различий, $P < 0.05$

| Вид/вариант | Контроль | Са | Р | N | NP |
|-------------------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|-----------------------|
| Пестроовсянищевый луг | | | | | |
| <i>Festuca varia</i> | -3.57 ± 0.62^a | -3.42 ± 0.18^a | -1.16 ± 1.32^b | -0.51 ± 0.90^b | -0.24 ± 1.22^b |
| <i>Leontodon hispidus</i> | -3.74 ± 0.87^a | -3.28 ± 0.73^a | -3.62 ± 0.63^a | -3.83 ± 1.20^a | -4.20 ± 0.81^a |
| <i>Nardus stricta</i> | -2.35 ± 0.64^a | -2.26 ± 0.54^a | -2.07 ± 0.91^a | -4.27 ± 1.12^b | -3.04 ± 1.08^{ab} |
| <i>Scorzonera cana</i> | -5.41 ± 1.08^a | -3.76 ± 0.88^{ab} | -4.73 ± 0.23^a | -3.66 ± 1.53^{ab} | -2.76 ± 0.93^b |
| <i>Taraxacum confusum</i> | -3.75 ± 0.77^a | -4.12 ± 0.26^a | -1.33 ± 1.08^b | -3.71 ± 1.58^{ab} | -4.09 ± 1.93^a |
| Гераниево-копеечниковый луг | | | | | |
| <i>Carex atrata</i> | -0.65 ± 0.63^a | -0.25 ± 0.34^a | -1.49 ± 1.30^a | 2.24 ± 1.18^b | 1.81 ± 0.82^b |
| <i>Geranium gymnocaulon</i> | -2.36 ± 0.24^a | -2.22 ± 0.69^a | -2.03 ± 0.26^a | -1.47 ± 0.88^{ab} | -0.82 ± 0.67^b |
| <i>Hedysarum caucasicum</i> | -1.94 ± 0.64^a | -1.17 ± 0.51^{ab} | -1.69 ± 0.60^a | -1.31 ± 0.38^a | -0.37 ± 0.57^b |
| <i>Matricaria caucasica</i> | -1.28 ± 1.67^{ab} | -2.26 ± 0.43^a | -1.65 ± 0.76^{ab} | -0.71 ± 1.85^{ab} | -0.04 ± 1.11^b |
| <i>Nardus stricta</i> | -2.41 ± 1.17^a | -2.26 ± 1.13^a | -1.52 ± 1.03^a | -2.51 ± 1.02^a | -0.87 ± 1.35^a |
| <i>Phleum alpinum</i> | -1.76 ± 0.41^a | -1.77 ± 0.85^a | -1.35 ± 1.38^a | 3.08 ± 1.54^b | 2.12 ± 1.58^b |
| Альпийский ковер | | | | | |
| <i>Catabrosella variegata</i> | -2.83 ± 1.47^a | -0.60 ± 1.07^a | -0.92 ± 1.20^a | 3.37 ± 1.21^b | 2.55 ± 1.12^b |
| <i>Minuartia aizoides</i> | -1.69 ± 1.30^a | -1.07 ± 0.89^a | -1.73 ± 1.17^a | 2.48 ± 1.69^b | 1.09 ± 1.03^b |
| <i>Nardus stricta</i> | -1.25 ± 0.37^a | -0.09 ± 0.79^b | -1.18 ± 0.62^a | 1.18 ± 0.84^b | -0.28 ± 1.56^{ab} |
| <i>Phleum alpinum</i> | -2.07 ± 1.37^a | -0.51 ± 0.58^a | -2.06 ± 0.45^a | 2.24 ± 1.10^b | 2.15 ± 1.16^b |
| <i>Sibbaldia procumbens</i> | -3.74 ± 1.27^a | 0.00 ± 1.48^b | -2.29 ± 0.68^a | -0.47 ± 0.31^b | -1.03 ± 0.37^b |
| <i>Taraxacum stevenii</i> | -4.84 ± 1.00^a | -0.89 ± 0.97^b | -3.01 ± 1.19^a | 2.01 ± 1.21^c | -0.85 ± 0.68^b |

ченных видов растений ни в одном сообществе. Изотопный состав азота также не изменился у растений ПЛ и ГКЛ, но у растений АК величина $\delta^{15}\text{N}$ значимо увеличилась в листьях трех видов (*Nardus stricta*, *Sibbaldia procumbens*, *Taraxacum stevenii*), при выраженной аналогичной тенденции у всех остальных (табл. 3). Это определенно свидетельствует об изменениях в азотном питании растений. Почва АК исходно самая кислая, в связи с наибольшим внесением извести в ней произошло максимальное изменение кислотности (рН увеличился на 0.8 единиц). В этих условиях произошла мобилизация органического вещества, включая азотсодержащие соединения (табл. 1). Известно, что лабильный органический азот представляет собой наиболее изотопно-тяжелую фракцию элемента в почве [5, 12, 14, 27], и его поглощение растениями сказывается на увеличении $\delta^{15}\text{N}$.

Сходным образом растения АЛП реагировали на повышение доступности фосфора в почве, с исходно наименьшим содержанием его подвижных форм [4]. Отличие заключается в том, что возникший в почве АЛП дефицит азота и поглощение его органических соединений при повышении доступности фосфора подтверждались уменьшением концентрации $N_{\text{орг}}$ и обеднением экстрагируемого органического вещества азотом (увеличение соотношения $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$). В почве АК подобная индикация не проявляется, вероятно, в силу большей ее обеспеченности как минеральными, так и органическими соединениями азота. Примечательно, что изотопный состав азота является чувствительным индикатором изменения азотного питания растений, изменяясь

одинаковым образом ($\delta^{15}\text{N}$ увеличивается) при устранении разных неблагоприятных факторов их функционирования – низкой доступности фосфора и высокой кислотности.

Влияние фосфора. Внесение в почву фосфора также не изменило концентрацию азота в листьях изученных видов растений ни в одном сообществе. Изотопный состав азота также не изменился у абсолютного большинства растений, в том числе у азотфиксирующего *Hedysarum caucasicum*, подтвердив вывод [4], что симбиотическая азотфиксация в альпийских экосистемах не лимитируется доступностью фосфора. В то же время реакция *Hedysarum caucasicum*, произрастающего в сообществе ГКЛ на почве, дополнительно богатой подвижным фосфором, на дополнительное внесение фосфора не демонстрирует признаков снижения активности азотфиксации (уменьшение концентрации азота и величины $\delta^{15}\text{N}$) в отличие от нехарактерной реакции [31] *Oxitropis kubanensis* на АЛП [4].

При этом изотопный состав азота значимо изменился у двух видов (*Festuca varia*, *Taraxacum confusum*) в сообществе ПЛ. Почва ПЛ так же, как почва АЛП, характеризуется более низкой концентрацией подвижного фосфора по сравнению с почвами ГКЛ и АК. Поэтому механизм влияния повышенной доступности фосфора на азотное питание растений, кратко описанный выше и более подробно в работе [4], вероятно, проявляется и на примере этих двух видов растений. В частности, в этом случае арбускулярная микориза, преимущественно характерная для растений альпийских экосистем [26], может способствовать формированию более тяжелого изотопного состава азота. Такой эффект может

обеспечиваться как поглощением микоризными грибами изотопно-тяжелых органических соединений азота в условиях обострения его дефицита [20, 32], так и уменьшением участия микоризы в азотном питании растений и формировании легкого изотопного состава азота листьев в условиях высокой доступности фосфора [2, 18, 23, 29].

Влияние азота. Как и следовало ожидать, наибольшие изменения в показателях азотного состояния растений, как и почв, произошли при внесении азота или совместно азота и фосфора. У многих видов изменились как концентрация элемента в листьях, так и его изотопный состав. При этом реакция растений отличалась в разных сообществах.

В меньшей степени изученные показатели изменились у растений ГКЛ, которые лучше обеспечены доступным азотом в естественных условиях по сравнению с растениями других сообществ [6]. Здесь при тенденции повышения концентрации азота в листьях четырех из шести изученных видов растений (кроме *Hedysarum caucasicum* и *Nardus stricta*), статистически значимый рост отмечен только для *Carex atrata* в вариантах N и NP и для *Matricaria caucasica* в варианте NP (табл. 2). При этом изменения в изотопном составе азота оказались более выраженными и заключались в увеличении $\delta^{15}\text{N}$ (значения стали менее отрицательными или положительными). В варианте N статистически значимое увеличение $\delta^{15}\text{N}$ (до 2.2–3.1‰) характерно для *Carex atrata* и *Phleum alpinum*, а в варианте NP – еще и для *Geranium gymnocaulon* и *Hedysarum caucasicum* – двух доминирующих в сообществе ГКЛ видов (табл. 3).

Такая же направленность изменения изотопного состава азота при внесении в почву карбамида наблюдалась для растений АЛП [4] и является вполне объяснимой. Величина $\delta^{15}\text{N}$ аммонийного азота, преобладающего в составе минеральных форм элемента в почвах изученных альпийских экосистем, составляет от –2.3 до –5.1‰ [5], что хорошо соответствует $\delta^{15}\text{N}$ азота растений и, вероятно, указывает на основной источник их азотного питания. У карбамида, который используется в эксперименте в качестве дополнительного источника азота, $\delta^{15}\text{N} \sim 0\text{‰}$. При разложении карбамида на поверхности почвы и преимущественном улетучивании изотопа ^{14}N с аммиаком [28], поступающий в почву аммонийный азот становится еще более тяжелым. Вклад этого привнесенного тяжелого азота в питание и определяет увеличение $\delta^{15}\text{N}$ растений.

Отсутствие изменения концентрации азота в листьях *Hedysarum caucasicum* и значимое увеличение $\delta^{15}\text{N}$ в варианте NP свидетельствует об увеличении вклада привнесенного тяжелого изотопа азота и уменьшении роли симбиотической азотфиксации в питании этого бобового растения. Ранее мы показали, что симбиотическая азотфиксация в высокогорье хорошо адаптирована к неблагоприятным климатическим (низкие температуры) и почвенным

(кислая реакция среды, низкая доступность фосфора) условиям, обеспечивая значительный (около 30%) или преимущественный (более 90%) вклад в азотное питание разных видов бобовых растений при низкой доступности почвенного азота [7].

Заметно сильнее на изменение доступности азота реагируют растения ПЛ и АК. Среди первых только два вида разнотравья (*Scorzonera cana* и *Taraxacum confusum*) не демонстрируют значимого повышения концентрации азота в листьях в варианте N. Очевидно, это связано с исходной высокой концентрацией элемента в этих растениях и с повышенным варьированием показателя при внесении в почву азота. При совместном внесении азота и фосфора у всех изученных видов растений ПЛ концентрация азота в листьях значимо возрастает, демонстрируя активное поглощение дополнительного количества элемента (табл. 2). Среди растений АК все изученные виды значимо повышают концентрацию азота в листьях, как при внесении только азота, так и совместно азота с фосфором.

Изотопный состав азота в листьях растений ПЛ меняется не так сильно, а у растений АК – значительно сильнее. В первом случае только у одного вида – доминанта фитоценоза (*Festuca varia*) значимо увеличивается $\delta^{15}\text{N}$ в вариантах N и NP, и еще один вид (*Scorzonera cana*) демонстрирует такое увеличение при совместном внесении азота и фосфора. Среди изученных растений АК у всех значимо увеличивается $\delta^{15}\text{N}$ в обоих вариантах внесения карбамида (единственное исключение – *Nardus stricta* в варианте NP).

Утяжеление изотопного состава азота в листьях растений при повышении его доступности может быть связано не только с поглощением изотопно-тяжелого $\text{N}-\text{NH}_4^+$, образующегося при распаде карбамида, но и со снижением участия микоризы в питании растений, подобно тому, как это происходит при повышении доступности фосфора в почве АЛП [4]. Известно, что фракционирование изотопов азота при транспорте элемента от микоризных грибов к растениям-хозяевам является причиной формирования легкого изотопного состава азота в листьях [2, 18, 19, 32]. При повышении доступности элемента участие микоризы в транспорте азота снижается, и $\delta^{15}\text{N}$ растений возрастает [3, 15, 29].

Среди изученных растений у трех видов ПЛ (*Leontodon hispidus*, *Nardus stricta* и *Taraxacum confusum*) и двух видов ГКЛ (*Matricaria caucasica*, *Nardus stricta*) не происходит накопление тяжелого изотопа азота в листьях при внесении карбамида в почву. Один из них (*Nardus stricta* в сообществе ПЛ) даже демонстрирует уменьшение величины $\delta^{15}\text{N}$ (табл. 3). По всей видимости, это связано со значительной долей нитратов в азотном питании этих растений. Известно, что $\text{N}-\text{NO}_3^-$ в почвах горных экосистем характеризуется очень низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$ (от –9 до –16‰) [3, 5], и ак-

тивизация нитрификации в почвах экосистем альпийских лугов при повышении доступности субстрата (карбамид \rightarrow NH_4^+) (табл. 1) обеспечивает растениям доступ к этому изотопно-легкому источнику азота. Характерно, что нитрификация также возрастает и в почве АК, но здесь вклад нитратного питания не отражается в характерном изменении изотопного состава азота растений.

Таким образом, три разные причины могут контролировать изменение изотопного состава азота у растений альпийских экосистем при внесении карбамида в почву. Поглощение изотопно-тяжелого $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и снижение активности микоризы способствуют увеличению $\delta^{15}\text{N}$ в листьях, но повышение активности нитрификации с продуцированием и последующим поглощением изотопно-легкого $\text{N}-\text{NO}_3^-$ препятствует такому изменению. Количественная оценка вклада каждого процесса в формирование изотопного состава азота индивидуальных видов растений представляется весьма сложной задачей при изучении функционирования естественного сообщества, но в ее решении могут быть полезны лабораторные вегетационные эксперименты.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При длительном (20 лет) внесении минеральных удобрений и извести в почвах альпийских экосистем проявляются только ожидаемые эффекты, связанные с повышением доступности азота, фосфора и нейтрализацией почвенной кислотности в соответствующих вариантах эксперимента. Выраженного воздействия на органическое вещество почвы не происходит, хотя изменения в азотном питании растений свидетельствуют о меняющихся закономерностях функционирования микробного сообщества, связанных с мобилизацией органических соединений азота, изменением активности микоризного симбиоза и симбиотической азотфиксации. В наибольшей степени такое косвенное влияние на азотное питание растений выражено при нейтрализации кислотности в наиболее кислой почве и при повышении доступности фосфора в почве наименее богатой элементом. Гораздо сильнее азотное состояние растений меняется вследствие прямого эффекта от повышенного поглощения минеральных соединений азота. Реакция отдельных видов растений на обогащение почвы азотом связана как с исходной доступностью элемента, так и с преимущественным нитратным или аммонийным питанием. Повышение доступности фосфора не оказывает стимулирующего влияния на симбиотическую азотфиксацию, а при повышении доступности азота она снижается.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РФФ (проект № 16-14-10208).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абдулжалимов А.А., Атаев З.В., Братков В.В.* Современные климатические изменения высокогорных ландшафтов северо-восточного Кавказа // Известия ДГПУ. 2015. № 2. С. 86–94.
2. *Макаров М.И.* Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 220–233. <https://doi.org/10.1134/S1064229319020108>
3. *Макаров М.И., Бузин И.С., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Королева Н.Е.* Изотопный состав азота в почвах и растениях горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1185–1197. <https://doi.org/10.1134/S1064229319100077>
4. *Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онопченко В.Г., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Сабирова Р.В.* Азотное питание растений альпийской лишайниковой пустоши в условиях обогащения почвы элементами минерального питания // Экология. 2020. № 2. С. 83–89.
5. *Макаров М.И., Малышева Т.И., Меняйло О.В.* Изотопный состав азота и трансформация азотсодержащих соединений в горно-луговых альпийских почвах // Почвоведение. 2019. № 9. С. 1039–1048. <https://doi.org/10.1134/S1064229319090059>
6. *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. <https://doi.org/10.1134/S1064229310080077>
7. *Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А., Онопченко В.Г., Степанов А.Л., Меняйло О.В.* Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504–1512. <https://doi.org/10.1134/S1064229311100097>
8. *Эльканова М.Х., Ахметжанова А.А., Елумеева Т.Г., Онопченко В.Г.* Изменение структуры надземной фитомассы альпийской пустоши Северо-Западного Кавказа при долговременном внесении элементов минерального питания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. № 2. С. 47–58.
9. *Bai E., Li S.L., Xu W.H., Li W., Dai W.W., Jiang H.* A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics // *New Phytol.* 2013. V. 199. P. 441–451.
10. *Baron J.S., Rueth H.M., Wolfe A.M., Nydick K.R., Allstott E.J., Minear J.T., Moraska B.* Ecosystem responses to nitrogen deposition in the Colorado Front Range // *Ecosystems.* 2000. V. 3. P. 352–368.
11. *Blanke V., Bassin S., Volk M., Fuhrer J.* Nitrogen deposition effects on subalpine grassland: The role of nutrient limitations and changes in mycorrhizal abundance // *Acta Oecologica.* 2012. V. 45. P. 57–65.
12. *Craine J.M., Brookshire E.N.J., Cramer M.D., Hesselquist N.J., Koba K., Marin-Spiotta E., Wang L.* Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils // *Plant Soil.* 2015. V. 396. P. 1–26.

13. Dawes M.A., Schleppei P., Hagedorn F. The fate of nitrogen inputs in a warmer alpine treeline ecosystem: a ^{15}N labeling study // *J. Ecology*. 2017. V. 105. P. 1723–1737.
14. Dijkstra P., Ishizu A., Doucett R., Hart S.C., Schwartz E., Menyailo O.V., Hungate B.A. ^{13}C and ^{15}N natural abundance of the soil microbial biomass // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 3257–3266.
15. Dijkstra P., Williamson C., Menyailo O., Doucett R., Koch G., Hungate B.A. Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow // *Isotopes Environ. Health Studies*. 2003. V. 39. P. 29–39.
16. Dorich R.A., Nelson D.W. Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils // *J. Soil Sci. Soc. Am.* 1984. V. 48. P. 72–75.
17. Hallinger M., Manthey M., Wilmsking M. Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia // *New Phytol.* 2010. V. 186. P. 890–899.
18. Hobbie E.A., Högberg P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // *New Phytol.* 2012. V. 196. P. 367–382.
19. Hobbie J.E., Hobbie E.A. N-15 in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in Arctic tundra // *Ecology*. 2006. V. 87. P. 816–822.
20. Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems // *Plant Soil*. 2015. V. 386. P. 1–19.
21. Kandeler E. Ammonium // *Methods in soil biology*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. P. 406–408.
22. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 333 p.
23. Makarov M.I., Onipchenko V.G., Malysheva T.I., van Logtestijn R.S.P., Soudzilovskaia N.A., Cornelissen J.H.C. Determinants of ^{15}N natural abundance in leaves of co-occurring plant species and types within an alpine lichen heath in the Northern Caucasus // *Arctic, Antarctic Alpine Research*. 2014. V. 46. P. 581–590.
24. Miller A.E., Bowman W.D. Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? // *Oecologia*. 2002. V. 130. P. 609–616.
25. Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Soudzilovskaia N.A., Aibazova F.U., Elkanova M.K., Stogova A.V., Cornelissen J.H.C. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // *Plant Soil*. 2012. V. 357. P. 103–115.
26. Onipchenko V.G., Zobel M. Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of alpine plants in the Northwestern Caucasus // *Folia Geobotanica*. 2000. V. 35. P. 1–11.
27. Pörtl K., Zechmeister-Boltenstern S., Wanek W., Ambus P., Berger T.W. Natural ^{15}N abundance of soil N pools and N_2O reflect the nitrogen dynamics of forest soils // *Plant Soil*. 2007. V. 295. P. 79–94.
28. Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 153–162.
29. Schweiger P.F. Nitrogen isotope fractionation during N uptake via arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi into grey alder // *J. Plant Physiol.* 2016. V. 205. P. 84–92.
30. Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado / Eds. Bowman W.D., Seastedt T.R. N.Y.: Oxford University Press, 2001. 337 p.
31. Legume nitrogen fixation in soils with low phosphorus availability: Adaptation and regulatory implication / Eds. Suliman S., Tran L.P. Springer, 2017.
32. Veresoglou S.D., Chen B., Rillig M.C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 46. P. 53–62.

Soils and Nitrogen Nutrition of Plants in Alpine Ecosystems of the Northwest Caucasus under Long-Term Increase in Availability of Biogenic Elements

M. I. Makarov^{1,*}, V. G. Onipchenko¹, A. V. Tiunov², T. I. Malysheva¹, and M. S. Kadulin¹

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, 119071 Russia

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

An experiment with the enrichment of acidic organic-rich mountain-meadow soils (Umbric Leptosols) of alpine ecosystems with elements of mineral nutrition has demonstrated that the content of organic carbon and total nitrogen, as well as labile organic compounds, is resistant to long-term (20 years) application of mineral fertilizers. Only pronounced direct effects are typical: an increase in the content of inorganic nitrogen and phosphorus under application of corresponding fertilizers, as well as a rise in pH under liming. Plants are more sensitive indicators of changes in the conditions of nitrogen nutrition. They are characterized by active absorption of additional nitrogen, and its isotopic composition becomes heavier with increased availability of the element. The extent of these effects depends on the initial availability of nitrogen for soils and plants. In addition to such direct effects, changes in plant nitrogen status also reflect changes in the transformation of nitrogen-containing compounds in soil and plant nitrogen nutrition taking place with an increased availability of phosphorus and reduced acidity in the poorest phosphorus and most acidic conditions, respectively. These impacts lead to soil organic nitrogen mobilization and are likely to reduce the role of mycorrhiza in plant nitrogen nutrition. As a result, a heavier isotopic composition of nitrogen is formed in some plant species.

Keywords: long-term fertilizer experiment, soil acidity, nitrogen, phosphorus, $\delta^{15}\text{N}$, symbiotic nitrogen fixation, mycorrhiza