

УДК 631.417.1631.465

ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ И ВОДОРАСТВОРИМОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ПОЧВАХ ГОРНОЙ ТУНДРЫ ХИБИН НА СКЛОНАХ РАЗНОЙ ЭКСПОЗИЦИИ

© 2021 г. М. Н. Маслов^а*, О. А. Токарева^а, Е. И. Караванова^а, О. А. Маслова^а, Е. И. Копейна^б

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

^бПолярно-альпийский сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра РАН,
мкр. Академгородок, 18, Апатиты, 184209 Россия

*e-mail: maslov.m.n@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.06.2020 г.

После доработки 17.08.2020 г.

Принята к публикации 27.10.2020 г.

Оценена динамика содержания и свойств водорастворимого органического вещества и биологической активности почв кустарничкового и травяного биогеоценозов горной тундры на склонах разной экспозиции. Выявлено варьирование большинства изученных показателей в течение вегетационного периода, что подтверждает важность динамических наблюдений при оценке роли почв в меняющихся условиях окружающей среды. Установлено, что почвы на юго-западном склоне характеризуются более высокой среднесуточной температурой и меньшей влажностью на протяжении всего вегетационного периода. Несмотря на это, экспозиция склона не оказывает влияния на содержание водорастворимого органического вещества и потенциальную дыхательную активность почвенных микроорганизмов. В то же время установлено, что в более теплых и сухих условиях органическое вещество почв горной тундры менее устойчиво к микробиологической трансформации. Естественный градиент температуры и влажности почвы существенным образом не сказывается на эффективности использования источников углерода и общем функционировании микробных сообществ. На основании полученных данных спрогнозирована адаптация почвенного микробного сообщества при плавном повышении температуры в Субарктике без резкого увеличения скорости минерализации почвенного органического вещества микроорганизмами.

Ключевые слова: сезонная динамика, углерод, микробная биомасса почв, сухоторфяно-подбур, литозем, Entic Folic Podzols, Naplic Leptosols

DOI: 10.31857/S0032180X21040110

ВВЕДЕНИЕ

В почвах арктических и субарктических экосистем аккумулировано около 14% мирового почвенного углерода [16, 32, 44], что оценивается в 190 Гт [48]. Столь значительные запасы, а также высокая чувствительность северных экосистем к воздействию внешних факторов, определяют интерес к изучению механизмов регулирования биогеохимического цикла углерода. Минерализация органического вещества сдерживается такими факторами, как кислая реакция почвенной среды, переувлажнение, низкая обеспеченность доступными формами азота и высокое содержание труднорастворимых субстратов [20, 24, 37, 38]. Однако главным фактором, затрудняющим разложение органического вещества в тундровых почвах, является низкая температура окружающей среды [52]. В то же время рост температуры воздуха в высоких широтах в 2 раза превышает

среднемировые значения [15, 19] и в этих условиях температурные ограничения на процессы разложения могут быть смягчены, что подвергает часть почвенного органического вещества риску активной минерализации [31, 45].

Сочетание разнообразных орографических и микроклиматических условий в горной тундре создает предпосылки для формирования на сравнительно небольших площадях экосистем, различающихся по составу растений [13] и микроорганизмов, а также особенностям биологического круговорота и обеспеченности азотом [3]. Очевидно, что реакция контрастных по условиям функционирования экосистем на изменение факторов окружающей среды может различаться как по силе проявления, так и по направлению. В связи с этим прогнозирование степени, в которой потепление климата изменит минерализационную активность микроорганизмов, зависит от механистического понимания того, как потепление может

взаимодействовать с другими факторами окружающей среды, воздействуя на весь комплекс почвенных условий [30, 39]. Для изучения будущих изменений в горно-тундровых экосистемах может быть применен метод экологических градиентов, в частности изучение экосистем и почв на склонах разной экспозиции, что позволяет установить изменение лабильных свойств почвы в условиях слабого естественного градиента климатических условий. Использование такого подхода для оценки реакции экосистем на изменение температуры имеет преимущество перед манипуляционными экспериментами, поскольку позволяет оценить происходящие в экосистеме процессы в более длительных временных рамках [46, 54]. Получение такого рода данных является неотъемлемой частью понимания того, как тундровые экосистемы будут функционировать по мере постепенного изменения климата.

Цель работы — исследование динамики содержания и свойств водорастворимого органического вещества и микробиологической активности в двух контрастных типах почв горной тундры в зависимости от экспозиции склона.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводили в Хибинах (Мурманская область). Образцы почвы отбирали в течение 2019 г. в 3 этапа, соответствующих началу (июнь), середине (конец июля—начало августа) и концу (сентябрь) вегетационного периода. Образцы почвы отбирали на северо-восточном и юго-западном склонах г. Вудъяврчорр на высоте 600–650 м над ур. м. Исследовали почвы двух горно-тундровых экосистем — кустарничковой тундры и злакового луга.

Кустарничковая тундра занимает пологие склоны и функционирует в условиях умеренного снегонакопления в зимний период. Растительный покров представлен листопадным кустарником *Betula nana*, а также вечнозелеными (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Harri-manella hypnoides*, *Linnaea borealis*, *Loiseleuria procumbens*, *Phyllodoce caerulea*) и листопадными (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*) кустарничками. Значительно реже здесь встречаются злаки (*Agrostis canina*, *Anthoxanthum alpinum*, *Deschampsia flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*), осоки (*Carex bigelowii*) и разнотравье (*Solidago lapponica*). Моховый покров представлен *Polytrichum juniperinum* и *Pleurozium* sp. Среди лишайников доминируют *Cetraria islandica* и *Cladonia arbuscula*.

Злаковый луг занимает выположенные подножия склонов в условиях значительного зимнего снегонакопления. Доминирующими видами являются злаки (*Avenella flexuosa*, *Anthoxanthum alpinum*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*) и осоки (*Carex bigelowii*). В этом сообществе встречаются ку-

старнички *Empetrum hermaphroditum* и *Vaccinium myrtillus*. Среди разнотравья преобладают *Solidago lapponica*, *Taraxacum* sp. и др. Наиболее распространенным видом мхов является *Racomitrium macrocarpon*. Лишайники представлены *Cetraria islandica*, *Cetrariella delisei*, *Stereocaulon alpinum*.

Под кустарничковой тундрой формируется суходорфяно-подбур иллювиально-гумусовый с профилем Т₁–ВН–С [4] или Entic Follic Podzols [29]. Под злаковым лугом формируется литозем перегнойно-темногумусовый потечно-гумусовый с профилем О–АН–С_{hi}–С [4] или Haplic Leprosols [29]. Обе почвы сформированы на элювии нефелиновых сиенитов.

Температуру почвы на глубине 10 см в каждой из исследованных экосистем фиксировали каждые 4 ч с июня по сентябрь с помощью логгеров Thermochron iButton™ (Dallas Semiconductor Corporation, TX, USA) с точностью 0.5°C. Влажность почвенных горизонтов определяли весовым методом при отборе проб почвы.

В воздушно-сухих образцах почвы исследовали общее содержание углерода (C_{общ}) и азота (N_{общ}) на элементном анализаторе Elementar Vario III (Германия). Значение pH определяли для водной и солевой (1 М KCl) почвенных суспензий потенциометрическим методом с помощью pH-метра Hanna HI 83141 со стеклянным электродом HI 1230В с точностью 0.01 ед. pH.

Свежие образцы почвы доставляли в лабораторию и анализировали не позднее, чем через 2 сут после отбора согласно рекомендациям [7]. В свежих образцах определяли содержание углерода и азота водорастворимого органического вещества (ВОВ). Экстракцию проводили бидистиллированной водой при температуре 20°C при соотношении почва : раствор 1 : 10. Полученные растворы фильтровали через мембранный фильтр с размером пор 0.45 мкм (ацетат целлюлозы; OE 67, Schleicher and Schuell). Определение концентрации углерода (C_{ВОВ}) и азота ВОВ проводили на автоматическом анализаторе liqui TOC Elementar (Германия). В растворах определяли абсорбцию в ультрафиолетовом спектре при длине волны 254 нм (A₂₅₄) на спектрофотометре Specord 50 (Analytic Jena, Германия). Для определения степени гидрофобности и ароматичности ВОВ рассчитывали показатель удельной ультрафиолетовой абсорбции SUVA₂₅₄ = (A₂₅₄/C_{ВОВ}) × 100, л/(мг м) [28, 51]. Спектры флуоресценции измеряли на люминесцентном спектрометре LS-45 (Perkin Elmer, США) при длине волны возбуждения 310 нм, по ним рассчитывали индекс свежести ВОВ (β/α), равный отношению интенсивности флуоресценции при 380 нм (β) к максимуму в диапазоне 420–435 нм (α) [53]. В природных поверхностных водах, для которых первоначально был предложен данный индекс, флуоресценция β-типа обуслов-

лена наличием автохтонного органического вещества и продуктов начальных стадий их разложения, флуоресценция α -типа – гумусовыми веществами [27, 40]. Таким образом, индекс свежести отражает долю в составе растворенных органических веществ новообразованных негумифицированных компонентов. Для ВОВ почв величина β/α характеризует долю неспецифических лабильных веществ, потенциально подверженных дальнейшей микробной трансформации.

Содержание углерода ($C_{\text{микр}}$) и азота ($N_{\text{микр}}$) микробной биомассы определяли методом фумигации–экстракции [17, 50] как разницу между концентрацией экстрагируемого углерода и азота в фумигированных и нефумигированных навесках исследуемого образца. Экстракцию углерода и азота проводили 0.05 М раствором K_2SO_4 . Концентрацию С и N определяли на автоматическом анализаторе liqui TOC Elementar (Германия). В вытяжках из нефумигированных образцов исследовали содержание минерального азота. Аммонийный азот определяли салицилат-нитропруссидным методом, нитратный – после восстановления нитратов до нитритов на кадмиевой колонке с получением окрашенного азосоединения при реакции с сульфаниламином и N-(1-нафтил)-этилендиаминдигидрохлоридом. Колориметрирование окрашенных растворов проводили на спектрофотометре Genesys TM 10 UV (США).

Базальное дыхание (БД) почвы определяли после инкубации образцов почвы при полевой влажности при температуре $+20^\circ\text{C}$ в течение 24 ч. Скорость субстрат-индуцированного дыхания (СИД) исследовали при аналогичных температурных условиях через 3 ч после внесения в почву 0.2 мл 10%-ного раствора глюкозы. Концентрацию выделившегося $C-CO_2$ определяли на газовом хроматографе с детектором по теплопроводности (колонка Haye Sep N с внутренним диаметром 2 мм и длиной 2000 мм, адсорбент – 80/100 Poraqak Q, температура колонки 60°C , скорость потока газа-носителя (гелий) 20 мл/мин; объем вводимой пробы газа – 1 мл). Показатели БД и СИД использовали для характеристики экофизиологического состояния микробных комплексов почв [1], для чего определяли величину метаболического коэффициента $qCO_2 = \text{БД}/C_{\text{микр}}$ и коэффициента микробного дыхания $Q_R = \text{БД}/\text{СИД}$ [2, 14].

Все эксперименты проводили в 4-кратной повторности для каждого срока отбора образцов (12-кратная повторность для каждой почвы). В таблицах и на графиках данные приведены как средние величины \pm ошибка среднего, расчет выполнен на вес сухой почвы (105°C , 12 ч). Для статистической обработки результатов использовали программы Microsoft Excel и Statistica 10.0. Все измеренные показатели были оценены на нормальность распределения (тест Колмогорова–

Смирнова) и гомогенность и при необходимости логарифмированы (в таблицах и на графиках данные приведены без преобразования). Для оценки достоверности различий температуры почвы в разных экосистемах использовали t -критерий для независимых переменных. Результаты проанализированы с использованием факторного дисперсионного анализа (ANOVA) с выявлением эффектов экспозиции склона, времени отбора почвенного образца, типа экосистемы и почвенного горизонта, а также их взаимодействия. Влияние факторов признавалось статистически значимым при $p < 0.05$. Для анализа части данных использовали метод регрессионного анализа с последовательным включением факторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Температура и влажность почвы. Средняя температура почвы кустарничковой тундры за вегетационный период составляет $6.9 \pm 1.2^\circ\text{C}$ на северо-восточном и $9.7 \pm 1.9^\circ\text{C}$ на юго-западном склонах. Для почвы злакового луга этот показатель больше и составляет 8.0 ± 2.0 и $10.1 \pm 1.8^\circ\text{C}$ соответственно (рис. 1). Максимальная температура почвы на глубине 10 см зафиксирована в июле и августе. В начале августа наблюдалось снижение температуры почвы, связанное с вторжением холодных арктических воздушных масс, что в целом характерно для климата региона. Сухоторфяно-подбур под кустарничковой тундрой характеризуется наибольшими перепадами температуры в течение вегетационного сезона по сравнению с литоземом под злаковым лугом. Для почв одноименных экосистем на разных склонах установлены статистически достоверные различия в среднесуточной температуре ($p < 0.001$). Также значимые различия установлены между температурой сухоторфяно-подбура и литозема на северо-восточном склоне ($p < 0.001$), в то время как для почв на юго-западном склоне различия не зафиксированы ($p = 0.199$).

Влажность поверхностных горизонтов в почвах составляет 60–70% на северо-восточном склоне и 40–60% на юго-западном. С глубиной влажность снижается до 20–40% в минеральных горизонтах. Наименьшая влажность почвы зафиксирована в середине вегетационного сезона. Дисперсионный анализ (табл. 1) показал влияние факторов экспозиции склона, сезона вегетационного периода, типа экосистемы и горизонта на влажность почвы.

Физико-химические свойства почв. Горно-тундровые почвы на обоих склонах характеризуются кислой реакцией среды (табл. 2). При этом литозем под злаковым лугом имеет большие значения рН, чем сухоторфяно-подбур под кустарничковой тундрой, что может быть связано с различием в качестве поступающего растительного опада. Ранее опубликованы схожие данные по кислот-

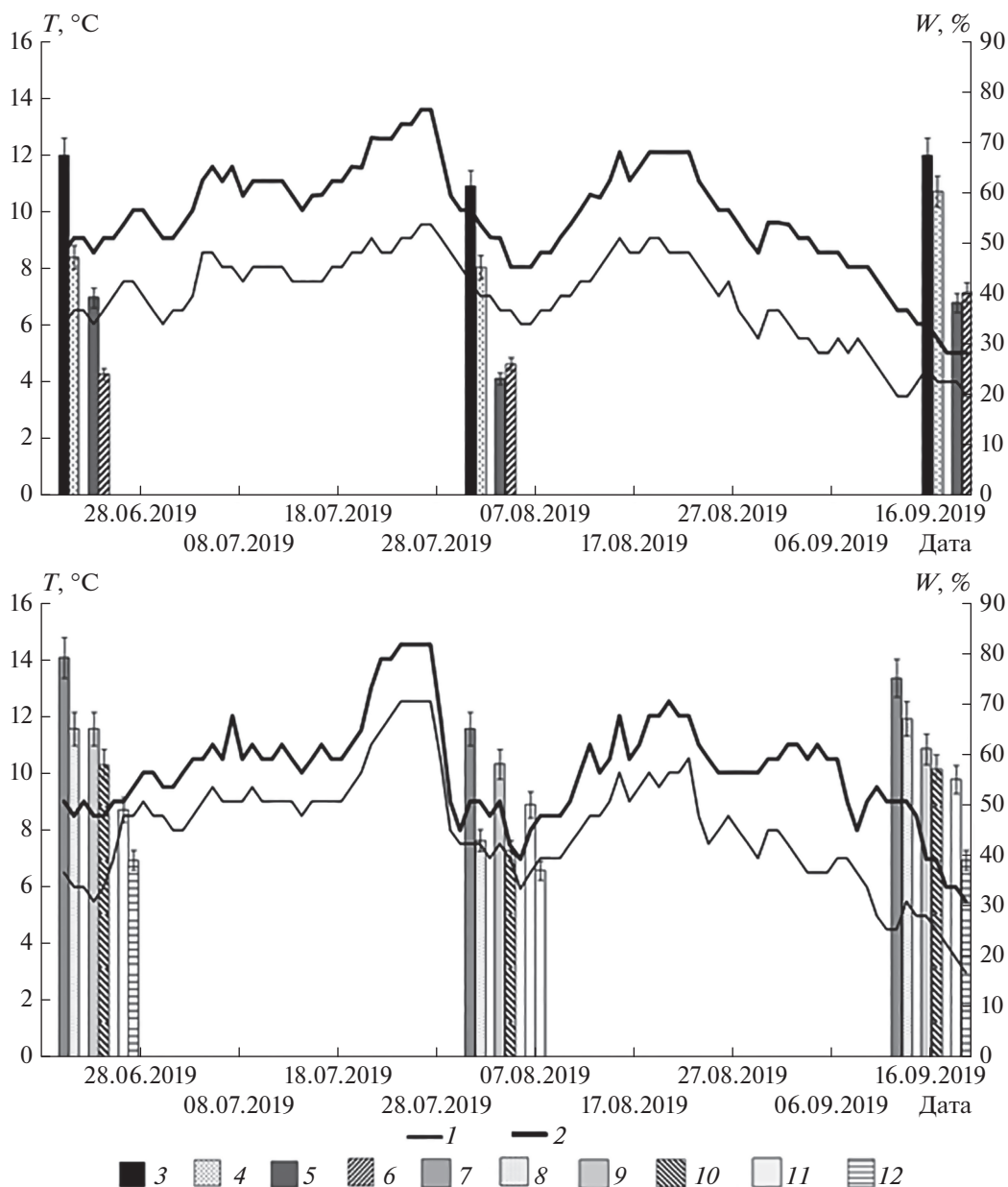


Рис. 1. Динамика среднесуточной температуры и влажности почвы кустарничковой тундры (А) и злакового луга (Б): 1 – температура почвы на северо-восточном склоне; 2 – температура почвы на юго-западном склоне; 3 – влажность горизонта ТЖ сухоторфяно-подбуря на северо-восточном склоне; 4 – влажность горизонта ТЖ сухоторфяно-подбуря на юго-западном склоне; 5 – влажность горизонта ВН сухоторфяно-подбуря на северо-восточном склоне; 6 – влажность горизонта ВН сухоторфяно-подбуря на юго-западном склоне; 7 – влажность горизонта О литозема на северо-восточном склоне; 8 – влажность горизонта О литозема на юго-западном склоне; 9 – влажность горизонта АН литозема на северо-восточном склоне; 10 – влажность горизонта АН литозема на юго-западном склоне; 11 – влажность горизонта C_{hi} литозема на северо-восточном склоне; 12 – влажность горизонта C_{hi} литозема на юго-западном склоне.

ности почв горной тундры Фенноскандии [10] и Хибин [11]. Экспозиция склона не влияет на величину рН водной суспензии почвы, в то время как для потенциальной кислотности не установлено значимого влияния периода вегетационного сезона.

Для тундровых почв характерно высокое общее содержание углерода и азота. Валовое содер-

жание С в почве составляет около 30–40% в поверхностных органогенных горизонтах и снижается до 6–8% в минеральных горизонтах (табл. 2). Высокое содержание углерода в минеральных горизонтах, с одной стороны, объясняется миграцией органических веществ из вышележащих горизонтов в условиях промывного водного режима, а, с другой стороны, связано с присутствием

Таблица 1. Влияние факторов (*P*-value) на общие свойства и влажность почв горной тундры (ANOVA)

Фактор	C _{общ} , %	N _{общ} , %	C _{общ} : N _{общ}	pH _{H₂O}	pH _{KCl}	W, %
Время отбора (1)	–	–	–	<0.001	0.019	<0.001
Экспозиция (2)	<0.001	<0.001	<0.001	0.575	<0.001	<0.001
Экосистема (3)	<0.001	0.265	<0.001	0.006	<0.001	<0.001
Горизонт (4)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
1 × 2	–	–	–	0.040	0.129	0.001
1 × 3	–	–	–	0.655	0.980	0.161
2 × 3	0.028	0.769	0.419	<0.001	<0.001	0.006
1 × 4	–	–	–	0.022	0.335	0.324
2 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.011
3 × 4	<0.001	0.496	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
1 × 2 × 3	–	–	–	0.426	0.032	0.075
1 × 2 × 4	–	–	–	0.158	0.072	0.427
1 × 3 × 4	–	–	–	0.505	0.240	0.428
2 × 3 × 4	<0.001	0.007	0.081	0.063	0.001	<0.001
1 × 2 × 3 × 4	–	–	–	0.312	0.883	0.254

Примечание. Здесь и далее жирным шрифтом выделены уровни значимости *p*, свидетельствующие о значимости влияния фактора.

Таблица 2. Физико-химические свойства почв

Экосистема	Горизонт	C _{общ} , %	N _{общ} , %	C : N	pH _{H₂O}	pH _{KCl}
Северо-восточный склон						
КТ	TJ	32.2 ± 2.2	1.23 ± 0.05	26.3 ± 2.0	4.8 ± 0.3	3.8 ± 0.1
	BH	5.3 ± 1.2	0.33 ± 0.08	19.2 ± 1.2	5.5 ± 0.2	4.8 ± 0.1
ЗЛ	O	41.7 ± 2.9	1.61 ± 0.20	31.4 ± 2.5	5.3 ± 0.1	4.4 ± 0.1
	АН	14.6 ± 2.6	1.20 ± 0.18	15.9 ± 0.7	5.3 ± 0.1	4.7 ± 0.2
	C _{hi}	6.9 ± 0.7	0.45 ± 0.07	19.0 ± 0.8	5.6 ± 0.1	5.1 ± 0.1
Юго-западный склон						
КТ	TJ	28.9 ± 1.4	1.47 ± 0.21	22.9 ± 1.5	4.9 ± 0.1	4.0 ± 0.1
	BH	6.6 ± 0.9	0.50 ± 0.12	19.6 ± 0.5	5.7 ± 0.2	4.7 ± 0.1
ЗЛ	O	35.2 ± 3.5	1.94 ± 0.20	20.9 ± 1.2	5.3 ± 0.1	4.3 ± 0.2
	АН	17.3 ± 1.1	1.62 ± 0.11	13.1 ± 0.8	5.0 ± 0.1	4.1 ± 0.1
	C _{hi}	6.4 ± 0.5	0.41 ± 0.09	17.7 ± 1.0	5.3 ± 0.1	4.5 ± 0.1

Примечание. КТ – кустарничковая тундра, ЗЛ – злаковый луг.

большого количества подземной фитомассы (в первую очередь, тонких функциональных корней) во всей глубине почвенного профиля. Экспозиция склона оказывает влияние на общее содержание углерода в почвах ($p < 0.001$): на северо-восточном склоне его содержание выше, чем на юго-западном, что может быть связано с более интенсивной трансформацией растительных остатков в наиболее теплых и сухих условиях юго-западного склона.

Содержание общего азота в поверхностных горизонтах почв составляет 1.2–1.9% и с глубиной

сокращается до 0.3–0.5%. Схожие данные по содержанию азота отмечены в ранее опубликованных работах в почвах горной [3, 9] и зональной [12] тундры. Экспозиция склона влияет ($p < 0.001$) на общее содержание азота в почвах. Однако в противоположность C_{общ} содержание N_{общ} больше в почвах юго-западного склона. Соотношение C : N в органическом веществе почв варьирует в широких пределах от 13 до 31 в зависимости от склона и горизонта. Низкое обогащение азотом свидетельствует о слабой степени гумифицированности почвенного органического вещества. При этом органическое вещество почв на юго-за-

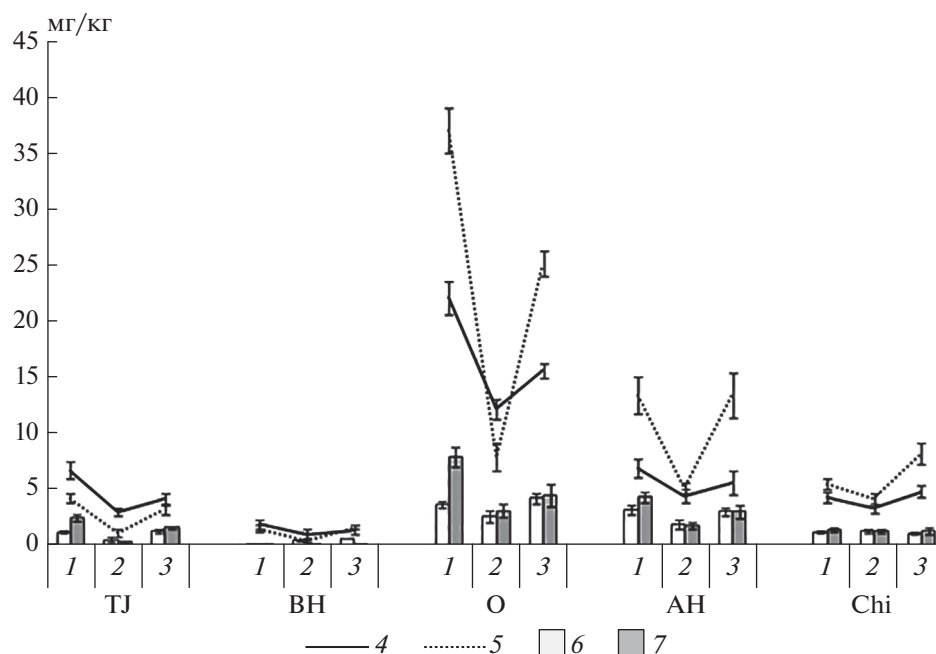


Рис. 2. Сезонная динамика содержания аммонийного и нитратного азота: 1 – начало вегетации (июнь); 2 – середина вегетации (июль–август); 3 – окончание вегетации (сентябрь); 4 – содержание аммонийного азота в почвах на северо-восточном склоне; 5 – содержание аммонийного азота в почвах на юго-западном склоне; 6 – содержание нитратного азота в почвах на северо-восточном склоне; 7 – содержание нитратного азота в почвах на юго-западном склоне.

падном склоне в большей степени обогащено азотом, чем в аналогичных почвах на северо-восточном склоне.

Почвы горной тундры бедны минеральным азотом (рис. 2). Аналогичные результаты были опубликованы ранее для схожих почв горной тундры северной Швеции [10]. Преобладающей формой минерального N является аммонийный азот, что в целом характерно для тундровых почв [6, 12, 23, 43]. Экспозиция склона, сезон вегетационного периода, а также тип экосистемы и почвенного горизонта оказывают значимое влияние ($p < 0.001$) на содержание как аммонийного, так и нитратного азота в почвах (табл. 3). Почвы на юго-западном склоне отличаются наибольшим содержанием минерального азота, что объясняется более оптимальным температурно-влажностным режимом. Роль температуры, как лимитирующего фактора процессов минерализации соединений азота в тундровых почвах, показана ранее [10, 22, 42]. Максимальное содержание минерального азота в почвах наблюдается в начале вегетационного сезона, что может быть связано с влиянием весенних циклов промораживания–оттаивания [5, 23, 25, 33]. В середине вегетации содержание минерального азота в почвах минимальное, что связано с его потреблением растениями и микроорганизмами.

Содержание и свойства ВОВ. Содержание углерода ВОВ в горизонте TJ сухоторфяно-подбуря

варьирует в пределах 220–470 мг/кг и снижается в минеральном горизонте до 45–150 мг/кг (рис. 3). Для литозема характерно большее содержание ВОВ: в подстилке от 500 до 800 мг/кг, в нижележащих горизонтах – от 100 до 250 мг/кг. Содержание водорастворимого углерода в почвах наиболее тесно коррелирует с содержанием общего углерода в почве ($r = 0.78$, $p < 0.05$), при этом доля углерода водорастворимой фракции в общем пуле относительно постоянна и не превышает 0.10–0.25%. По данным множественного пошагового регрессионного анализа, вне зависимости от экспозиции склона и типа экосистемы, содержание ВОВ в почвах определяется двумя факторами: температурой почвы и общим содержанием углерода.

Экспозиция склона не оказывает влияния на содержание $C_{\text{ВОВ}}$ в почвах (табл. 3). Сезон вегетационного периода оказывает влияние на содержание ВОВ: во всех почвах и горизонтах минимальное содержание $C_{\text{ВОВ}}$ зафиксировано в середине вегетации, что связано с активизацией микроорганизмов, потребляющих ВОВ. Наибольшее содержание $C_{\text{ВОВ}}$ в почвах приурочено к окончанию периода вегетации и связано с началом разложения свежего растительного опада. Осенний всплеск содержания ВОВ в поверхностных горизонтах почв более выражен на юго-западном склоне, что связано с более высокой температурой почвы, способствующей лучшему разложению поступающих растительных остатков.

Таблица 3. Влияние факторов (*P*-value) на содержание и свойства водорастворимых компонентов почв горной тундры (ANOVA)

Фактор	$C_{\text{ВОВ}}$, мг/кг	$C_{\text{ВОВ}} : N_{\text{ВОВ}}$	$N\text{-NH}_4^+$, мг/кг	$N\text{-NO}_3^-$, мг/кг	$SUVA_{280}$, л/(мг С м)	β/α
Время отбора (1)	0.004	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Экспозиция (2)	0.189	0.004	<0.001	0.004	<0.001	<0.001
Экосистема (3)	0.005	0.014	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Горизонт (4)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
1 × 2	0.664	0.004	<0.001	<0.001	0.025	<0.001
1 × 3	0.526	0.002	<0.001	0.061	0.123	0.124
2 × 3	0.088	<0.001	<0.001	0.001	0.742	<0.001
1 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.101	<0.001
2 × 4	0.021	0.001	<0.001	<0.001	0.639	<0.001
3 × 4	<0.001	0.023	<0.001	0.625	0.003	<0.001
1 × 2 × 3	0.039	<0.001	<0.001	<0.001	0.686	<0.001
1 × 2 × 4	0.129	<0.001	<0.001	<0.001	0.465	<0.001
1 × 3 × 4	0.876	<0.001	<0.001	<0.001	0.501	<0.001
2 × 3 × 4	0.976	0.003	<0.001	<0.001	0.327	0.482
1 × 2 × 3 × 4	0.054	0.002	<0.001	<0.001	0.110	0.443

Процессы поступления свежего растительного опада и его микробиологической трансформации определяют соотношение $C : N$ в ВОВ горно-тундровых почв. Большие значения соотношения $C : N$ ВОВ, наблюдаемые в течение вегетационного периода во всех почвенных горизонтах, кроме подстилки злакового луга, по сравнению со средними значениями этого показателя для валового органического вещества, свидетельствуют о том, что большая часть азота почвы сохраняется в составе слаботрансформированных растительных остатков или малорастворимых органических соединений. Напротив, в подстилке злакового луга соотношение $C : N$ водорастворимой фракции сравнимо или ниже соотношения в общем органическом веществе, что свидетельствует о слабой защищенности органического вещества от микробиологической трансформации.

Показатель $SUVA_{254}$, характеризующий долю различных, преимущественно гидрофобных, веществ ароматического строения в составе ВОВ [41], в поверхностных горизонтах почв составляет 1–3 л/(мг С м), а в минеральных от 0.3 до 1 л/(мг С м). Подобное профильное распределение отражает формирование компонентов ВОВ из разлагающегося растительного опада и связано с разной степенью микробиологической трансформации ВОВ. Следует отметить, что полученные для поверхностных горизонтов почв значения ниже, чем ранее опубликованные данные для торфяных почв сфагнового болота [35], но в целом хорошо соотносятся с данными, полученными для постпирогенных почв кустарничковой тундры Хибин [8]. Значение $SUVA_{254}$ зависит от

типа экосистемы: ВОВ почвы под кустарничковой тундрой имеет больший индекс $SUVA_{254}$, следовательно, более высокую степень ароматичности. Такое распределение связано с качеством ежегодно поступающего в почву растительного опада. Для сухоторфяно-подбуря характерно ежегодное поступление лигнифицированного опада кустарничков с низким содержанием азота и фосфора, но большим количеством фенольных и других соединений ароматической структуры. В литозем поступает преимущественно опад злаков и других травянистых растений, который содержит меньшее количество лигнина и фенолов и больше азота и фосфора, что ускоряет его трансформацию микроорганизмами. Ранее показано, что для тундровых растений накопление большого количества фенольных соединений в тканях и, соответственно, растительном опаде, является адаптационным механизмом к стрессовым условиям окружающей среды, прежде всего, низкой температуре и низкой доступности питательных элементов [47]. Существенное влияние травянистых растений (люцерна) на снижение показателя $SUVA_{254}$ ВОВ ранее показано для почв различных севооборотов [56]. Для почв на северо-восточном склоне характерны меньшие значения $SUVA_{254}$ и меньшая степень ароматичности ВОВ по сравнению с почвами юго-западного склона. Это связано с меньшей температурой и большей влажностью почв на северо-восточном склоне, что определяет меньшую микробиологическую активность почв (см. ниже) и соответственно более продолжительное существование алифатических компонентов в составе ВОВ.

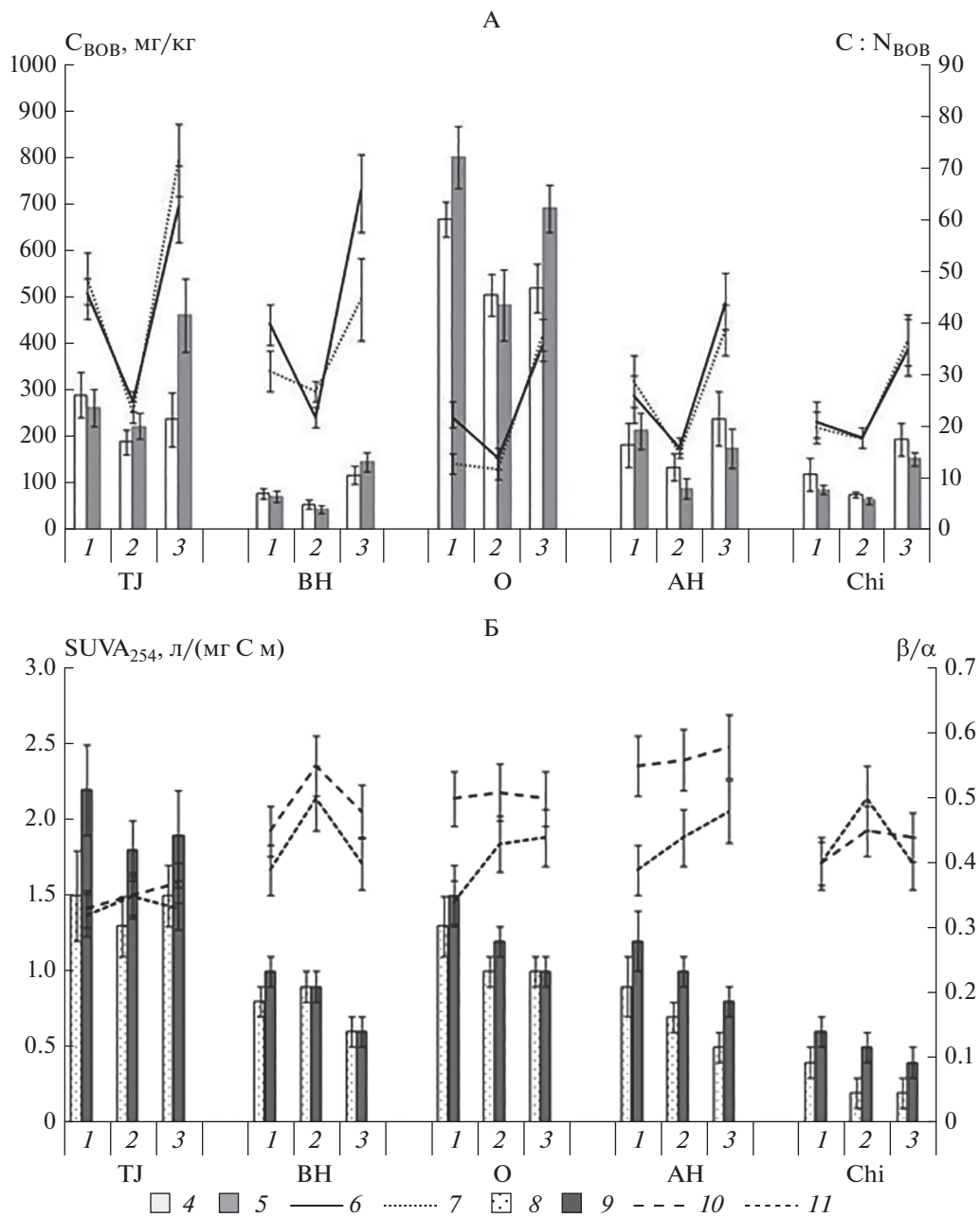


Рис. 3. Сезонная динамика содержания (А) и спектральные характеристики свойств (Б) водорастворимого органического вещества почв: 1 – начало вегетации (июнь); 2 – середина вегетации (июль–август); 3 – окончание вегетации (сентябрь); 4 – содержание $C_{\text{ВОВ}}$ в почвах на северо-восточном склоне; 5 – содержание $C_{\text{ВОВ}}$ в почвах на юго-западном склоне; 6 – соотношение $C:N_{\text{ВОВ}}$ в почвах на северо-восточном склоне; 7 – соотношение $C:N_{\text{ВОВ}}$ в почвах на юго-западном склоне; 8 – индекс $SUVA_{254}$ водорастворимого органического вещества почв северо-восточного склона; 9 – индекс $SUVA_{254}$ ВОВ почв юго-западного склона; 10 – индекс свежести β/α ВОВ почв северо-восточного склона; 11 – индекс свежести β/α водорастворимого органического вещества почв юго-западного склона.

Индекс свежести β/α характеризует долю органического вещества, в которую входят растворимые продукты разложения растительных остатков, корневые экссудаты и компоненты микробной биомассы, в пуле ВОВ почвы. Значения β/α варьируют в пределах 0.3–0.6 и зависят от сезона вегетационного периода, экспозиции склона, типа экосистемы и почвенного горизонта. Низкие значения

индекса свежести свидетельствуют о более высокой микробиологической активности по трансформации органического вещества [26], поэтому для почв наблюдается увеличение значений индекса β/α с глубиной. Для ВОВ литозема под злаковым лугом характерны более высокие значения индекса β/α , чем для ВОВ сухоторфяно-подбюра. Установлена тенденция роста значения индекса

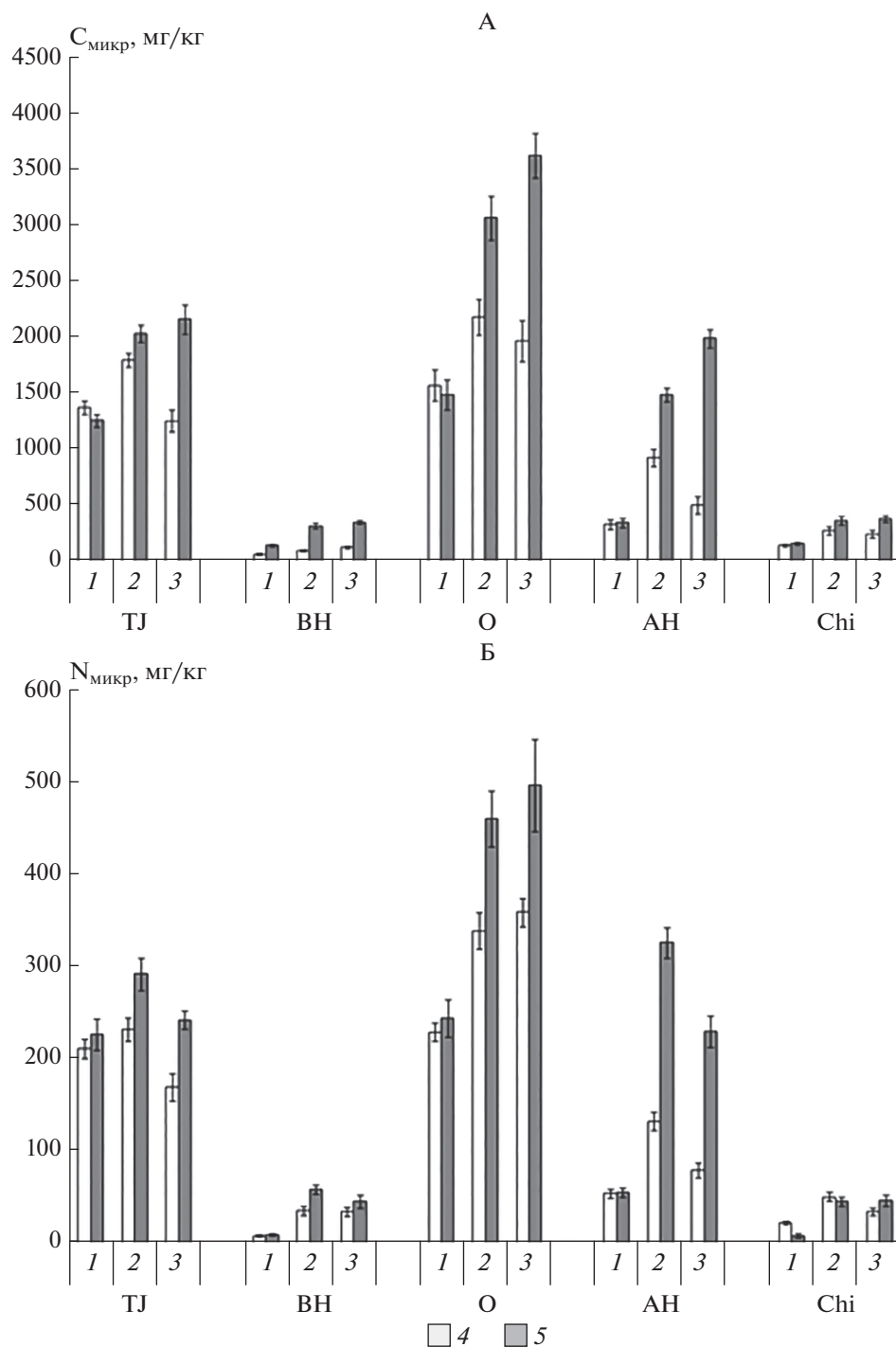


Рис. 4. Сезонная динамика содержания углерода (А) и азота (Б) микробной биомассы почв: 1 – начало вегетации (июнь); 2 – середина вегетации (июль–август); 3 – окончание вегетации (сентябрь); 4 – северо-восточный склон; 5 – юго-западный склон.

свежести в ходе вегетационного сезона с пиком в сентябре, что связано с поступлением в почву свежего растительного опада. ВОВ литозема на северо-восточном склоне имеет более высокий индекс свежести, чем на юго-западном. Для сухоторфяно-подбура такая закономерность проявляется только в конце вегетационного периода.

Содержание углерода и азота микробной биомассы и биологическая активность почв. Содержание углерода и азота микробной биомассы в почвах варьирует в значительных пределах (рис. 4) в зависимости от сезона вегетационного периода, экспозиции склона, типа почвы и горизонта. Доля $C_{\text{микр}}$ в общем пуле углерода почвы не превышает

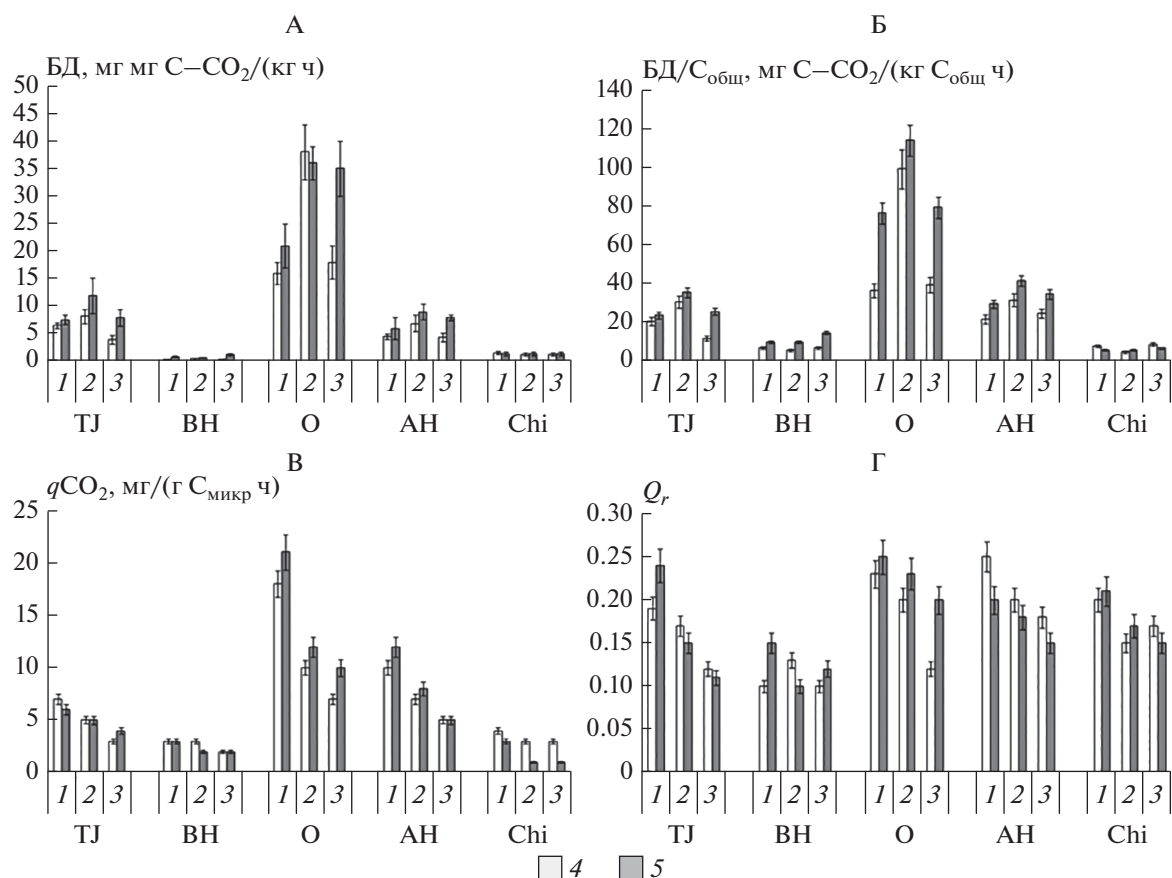


Рис. 5. Показатели биологической активности почв. Обозначения см. рис. 4.

шает 1%; доля $N_{\text{микр}}$ в общем пуле азота почвы составляет 1.5–2.0%. По результатам множественного регрессионного анализа установлена взаимосвязь содержания углерода микробной биомассы с температурой почвы, общим содержанием углерода и азота, а также содержанием ВОВ. На содержание азота микробной биомассы в почвах статистически значимо влияют температура почвы, общее содержание углерода в почве, содержание $C_{\text{ВОВ}}$, а также соотношение C : N в водорастворимом органическом веществе.

Для содержания углерода и азота микробной биомассы почвы в начале вегетационного сезона (июнь) характерно отсутствие значимых различий между почвами на разных склонах. Однако в последующем содержание элементов микробной биомассы в почвах на юго-западном склоне выше, чем на северо-восточном, что связано с различиями в температурно-влажностном режиме почвы. Для сезонной динамики содержания $C_{\text{микр}}$ и $N_{\text{микр}}$ в почвах характерен минимум содержания в начале вегетации, что связано гибелью части микроорганизмов в ходе циклов промораживания–оттаивания [23, 25, 33], характерных для суточного температурного цикла почвы в этот пе-

риод. В дальнейшем наблюдается увеличение содержания углерода и азота микробной биомассы, что связано как с увеличением температуры почвы, так с активизацией микробиоты за счет разложения органического вещества, в том числе прижизненных выделений растений. Ранее прирост содержания $C_{\text{микр}}$ и $N_{\text{микр}}$ в течение вегетационного периода был показан для тундровых почв Канады [18]. В то же время на характер сезонной динамики $C_{\text{микр}}$ и $N_{\text{микр}}$ оказывает влияние экспозиция склона: к сентябрю на северо-восточном склоне наблюдается уменьшение содержания элементов микробной биомассы, в то время как на юго-западном склоне наблюдается его максимум. Такие различия связаны с разницей в температурном режиме почв – за счет более высокой температуры почвы на юго-западном склоне происходит пролонгирование периода активности.

Интенсивность БД варьирует в широких пределах от 0.5 до 38 мг C–CO₂/(кг ч) (рис. 5) в зависимости от типа горизонта, экосистемы и периода вегетации. Интенсивность БД тесно коррелирует с содержанием углерода и азота микробной биомассы ($r = 0.75–0.82, p < 0.05$) и углеродом и азотом ВОВ ($r = 0.73$ мг C–CO₂/(кг ч) 0.76, $p < 0.05$).

Таблица 4. Влияние факторов (*P*-value) на содержание микробной биомассы и показатели биологической активности почв горной тундры (ANOVA)

Фактор	$C_{\text{микр}}$, мг/кг	$N_{\text{микр}}$, мг/кг	$C_{\text{микр}} : N_{\text{микр}}$	БД, мг С–СО ₂ /(кг ч)	БД/ $C_{\text{общ}}$ мг С–СО ₂ /(кг С _{общ} ч)	СИД, мг С–СО ₂ /(кг ч)	q_{CO_2} , мг/(г С _{микр} ч)	Q_r
Время отбора (1)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
Экспозиция (2)	<0.001	<0.001	<0.001	0.058	0.589	<0.001	0.029	0.589
Экосистема (3)	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.439	<0.001
Горизонт (4)	<0.001	<0.001	0.148	<0.001	0.049	<0.001	<0.001	0.049
1 × 2	<0.001	<0.001	<0.001	0.014	0.450	<0.001	<0.001	0.450
1 × 3	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.077	0.003	<0.001
2 × 3	0.132	<0.001	<0.001	0.950	<0.001	0.142	0.061	0.057
1 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
2 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	0.065	<0.001	0.165	0.531	0.051
3 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.051	<0.001	<0.001	0.035
1 × 2 × 3	0.124	0.793	<0.001	0.285	0.001	0.005	0.086	0.001
1 × 2 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	0.032	0.043	0.228	0.015	0.043
1 × 3 × 4	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	0.939	<0.001	<0.001	0.226
2 × 3 × 4	<0.001	<0.001	0.097	0.514	0.226	0.236	0.002	0.939
1 × 2 × 3 × 4	0.338	0.006	<0.001	0.552	0.296	0.114	<0.001	0.296

В то же время множественный регрессионный анализ подтверждает статистически значимую связь этого показателя только с содержанием углерода микробной биомассы и водорастворимых соединений азота. Тесная связь содержания доступного азота с интенсивностью БД объяснима, поскольку тундровые почвы являются одними из наиболее бедных этим элементом [23], что вызывает лимитирование минерализации органического вещества доступностью N [21, 34, 36].

Экспозиция склона не оказывает влияния на интенсивность БД почв, однако выявлено влияние на этот показатель таких факторов, как тип почвенного горизонта, тип экосистемы и сезон вегетационного периода. Наибольшие значения БД характерны для поверхностных органогенных горизонтов почв, что связано не только с содержанием с них наибольших количеств доступного для потребления органического вещества, но с лучшими температурными условиями и аэрацией. Биологическая активность литозема под злаковым лугом выше, чем сухоторфяно-подбура. Это связано, во-первых, с более высокой среднесуточной температурой почвы в течение вегетационного периода, а, во-вторых, с ежегодным поступлением более качественного и минерализуемого растительного опада, включая большое количество опа-

да подземной фитомассы. Сочетание этих факторов приводит к лучшей обеспеченности почвенных микроорганизмов элементами минерального питания, прежде всего, азотом. Сезонная динамика БД в почвах повторяет описанные выше тренды для содержания углерода и азота микробной биомассы и, очевидно, определяется теми же факторами, что и динамика $C_{\text{микр}}$ и $N_{\text{микр}}$.

По сравнению с показателем БД более информативной характеристикой устойчивости органического вещества к разложению является удельная скорость минерализации, отнесенная к единице общего углерода почвы (БД/ $C_{\text{общ}}$, мг/(кг С ч)). При этом, чем меньше значение отношения БД/ $C_{\text{общ}}$, тем более стабильно ОВ почвы. Удельная скорость минерализации ОВ определяется склоном экспозиции, сезоном вегетационного периода и типом почвенного горизонта (табл. 4). Органическое вещество почв на северо-восточном склоне более устойчиво к минерализации, чем в аналогичных почвах на юго-западном склоне. Для поверхностных органогенных горизонтов характерна отчетливая сезонная динамика этого показателя с максимумом в середине вегетационного периода. Для минеральных горизонтов различия, связанные как с влиянием склона, так и с влиянием сезона выражены в меньшей степени, поскольку в

целом органическое вещество этих горизонтов в большей степени устойчиво к микробиологическому воздействию по сравнению с поверхностными органогенными горизонтами.

Установлено статистически значимое влияние таких факторов, как содержание азота микробной биомассы, водорастворимых соединений азота, а также соотношение С : N в общем органическом веществе почв на интенсивность СИД почвы. Важная роль азота в регулировании интенсивности СИД связана с тем, что в условиях внесения глюкозы и снятия ограничений по доступному органическому субстрату, доступность для потребления азота определяет метаболические возможности микроорганизмов. Для динамики СИД в целом характерны те же закономерности, что и для интенсивности БД.

Величина метаболического коэффициента q_{CO_2} в изученных почвах значительно варьирует в зависимости от сезона и имеет тенденцию к постепенному снижению к концу вегетационного периода (рис. 5), что говорит об увеличении эффективности использования субстрата микроорганизмами в течение вегетационного периода. Высокие значения метаболического коэффициента q_{CO_2} в начале вегетации могут быть объяснены преобладанием на начальных этапах сукцессий микробных популяций быстрорастущих *r*-стратегов, специализирующихся на утилизации легкоминерализуемых источников углерода, которыми могут быть как растительные остатки, минерализованные в течение зимнего периода, так и остатки микроорганизмов, погибших в ходе весенних циклов промораживания—оттаивания. Популяции *r*-стратегов очень активны при разложении органического вещества, но малопродуктивны [49, 55] и нуждаются в большом количестве энергии для поддержания своей биомассы.

Величина коэффициента Q_R , характеризующего соотношение скоростей БД и СИД, для всех почв колеблется в узких пределах 0.10—0.25 (рис. 5), что свидетельствует об отсутствии или слабой степени нарушения функционирования микробных сообществ почв в течение вегетационного периода [1, 2]. Экспозиция склона не оказывает значимого влияния на этот показатель, в то время как остальные изучаемые факторы (сезон вегетационного периода, тип экосистемы и почвенного горизонта) оказывают влияние на этот коэффициент.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопряженное изучение содержания и свойств ВОВ и биологической активности почв в течение вегетационного периода позволило установить, что большинство лабильных показателей почвы имеет выраженную динамику, связанную с фазами

активности растений и изменением температуры почвы. Для многих показателей характер сезонной динамики зависит не столько от типа экосистемы, как от экспозиции склона. Это подчеркивает важность проведения систематических исследований в течение всего периода вегетационной активности для определения отклика почв на меняющиеся условия окружающей среды.

Экспозиция склона не влияет на содержание ВОВ в почвах. Однако в условиях естественного дрейфа температурно-влажностных условий, ВОВ почв более теплого и сухого склона юго-западной экспозиции в большей степени трансформируется микроорганизмами. Итоговым результатом этих изменений является снижение содержания общего углерода в почвах юго-западного склона по сравнению с северо-восточным.

Несмотря на то, что в почвах на склонах с разной экспозицией выявлены значимые различия в содержании микробной биомассы, изменение условий увлажнения и обогрева не сказывается на потенциальной минерализационной активности почвенного микробного сообщества ни в почве под кустарничковой, ни под травянистой растительностью. В то же время установлено, что в более теплых и сухих условиях, органическое вещество почв горной тундры менее устойчиво к микробиологической трансформации вне зависимости от его начальных свойств. Изменение температурно-влажностного режима почв существенным образом не сказывается на эффективности использования источников углерода и общем функционировании микробных сообществ. Полученные данные позволяют прогнозировать адаптацию почвенного микробного сообщества при плавном повышении температуры в Субарктике, что будет выражаться в формировании более гумифицированного органического вещества почвы без резкого увеличения скорости его минерализации микроорганизмами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Полевые и лабораторные исследования выполнены при поддержке гранта Президента Российской Федерации (проект МК-207.2019.5). Обобщение результатов и подготовка рукописи выполнена в рамках государственного задания (тема “Индикаторы трансформации биогеохимических циклов биогенных элементов в природных и антропогенных экосистемах”).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 226 с.
2. *Благодатская Е.В., Ананьева Н.Д., Мякшина Т.Н.* Характеристика состояния микробного сообщества почв по величине метаболического коэффициента // Почвоведение. 1995. № 2. С. 205–210.
3. *Бузин И.С., Макаров М.И., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Королева Н.Е., Маслов М.Н.* Трансформация соединений азота в почвах горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 5. С. 570–577.
<https://doi.org/10.1134/S32180X1903002X>
4. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
5. *Макаров М.И., Малышева Т.И., Мулюкова О.С., Меньяло О.В.* Влияние замораживания горно-луговых альпийских почв на процессы трансформации соединений азота и углерода // Экология. 2015. № 4. С. 257–264.
6. *Маслов М.Н., Маслова О.А., Поздняков Л.А., Копецина Е.И.* Биологическая активность почв горно-тундровых экосистем при постпирогенном восстановлении // Почвоведение. 2018. № 6. С. 728–737.
<https://doi.org/10.1134/S1064229318060108>
7. *Маслов М.Н., Маслова О.А., Токарева О.А.* Изменение лабильного и микробного пулов углерода и азота в лесной подстилке при разных способах хранения образцов // Почвоведение. 2019. № 7. С. 793–802.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X19070104>
8. *Маслов М.Н., Маслова О.А., Копецина Е.И.* Биохимическая устойчивость водорастворимого органического вещества почв горной тундры Хибин при постпирогенной сукцессии // Почвоведение. 2021. № 2.
9. *Маслов М.Н., Макаров М.И.* Органическое вещество почв горной тундры северной Фенноскандии // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2013. № 3. С. 3–7.
10. *Маслов М.Н., Макаров М.И.* Трансформация соединений азота в тундровых почвах Северной Фенноскандии // Почвоведение. 2016. № 7. С. 813–821.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X16070078>
11. *Переверзев В.Н.* Генетические особенности почв природных поясов Хибинских гор (Кольский полуостров) // Почвоведение. 2010. № 5. С. 548–557.
12. *Шамрикова Е.В., Денева С.В., Кубик О.С., Панюков А.Н.* Соединения азота в почвах континентальных окраин Европейского сектора Российской Арктики // Почвоведение. 2020. № 7. С. 803–815.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X20070138>
13. *Шмакова Н.Ю., Ушакова Г.И., Костюк В.И.* Горно-тундровые сообщества Кольской субарктики (эколого-физиологический аспект). Апатиты, 2008. 167 с.
14. *Anderson T.H., Domsch K.H.* The metabolic quotient for CO₂ (q_{CO_2}) as a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soil // Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25. P. 393–395.
15. *Anisimov O.A., Vaughan D.G., Callaghan T.V., Furgal C., Marchant H., Prowse T.D., Vilhjalmsen H., Walsh J.E.* Polar regions (Arctic and Antarctic) // Climate Change 2007: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, 2007. P. 653–685.
16. *Billings W.D.* Carbon balance of Alaskan tundra and taiga ecosystems: past, present and future // Quater. Sci. Rev. 1987. V. 6. P. 165–177.
17. *Brookes P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S.* Chloroform fumigation and the release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen in soil // Soil Biol. Biochem. 1985. V. 17. P. 837–842.
18. *Buckeridge K.M., Banerjee S., Siciliano S.D., Grogan P.* The seasonal pattern of soil microbial community structure in mesic low arctic tundra // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 65. P. 338–347.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2013.06.012>
19. *Callaghan T.V., Bergholm F., Christensen T.R., Jonasson C., Kokfelt U., Johansson M.A.* New climate era in the sub-Arctic: Accelerating climate changes and multiple impacts // Geophys. Res. Lett. 2010. V. 37. P. 1–6.
<https://doi.org/10.1029/2009GL042064>
20. *Chapin F.S. III, Johnson D.A., McKendrick J.D.* Seasonal movement of nutrients in plants of differing growth form in an Alaskan tundra ecosystem: implications for herbivory // J. Ecology. 1980. V. 11. P. 189–209.
21. *Churchland C., Mayo-Bruinsma L., Ronson A., Grogan P.* Soil microbial and plant community responses to single large carbon and nitrogen additions in low arctic tundra // Plant and Soil. 2010. V. 334. P. 409–421.
<https://doi.org/10.1007/s11104-010-0392-4>
22. *Dorrepaal E., Toet S., van Logtestijn R.S.P., Swart E., van de Weg M.J., Callaghan T.V., Aerts R.* Carbon respiration from subsurface peat accelerated by climate warming in the subarctic // Nature. 2009. V. 460. P. 616–619.
<https://doi.org/10.1038/nature08216>
23. *Edwards K.A., McCulloch J., Kershaw G.P., Jefferies R.L.* Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 2843–2851.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.042>
24. *Freeman C., Ostle N., Kang H.* An enzymic “latch” on a global carbon store // Nature. 2001. V. 409. P. 149–150.
<https://doi.org/10.1038/35051650>
25. *Grogan P., Michelsen A., Ambus P., Jonasson S.* Freeze-thaw effects on carbon and nitrogen dynamics in subarctic heath tundra mesocosms // Soil Biol. Biochem. 2004. V. 36. P. 641–654.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.12.007>
26. *Huang W., McDowell W.H., Zou X., Ruan H., Wang J., Ma Z.* Qualitative differences in headwater stream dissolved organic matter and riparian water-extractable soil organic matter under four different vegetation types along an altitudinal gradient in the Wuyi Mountains of China // Appl. Geochem. 2015. V. 52. P. 67–75.
<https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2014.11.014>
27. *Huguet A., Vacher L., Relexans S., Saubusse S., Froidefond J.M., Parlanti E.* Properties of fluorescent dis-

- solved organic matter in the gironde estuary // *Org. Geochem.* 2009. V. 40. P. 706–719.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2009.03.002>
28. *Iilina S.M., Drozdona O.Yu., Lapitskiy S.A., Alekhin Y.V., Demin V.V., Zavgorodnyaya Y.A. et al.* Size fractionation and optical properties of dissolved organic matter in the continuum soil solution-bog-river and terminal lake of a boreal watershed // *Org. Geochem.* 2017. V. 66. P. 14–24.
<https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2013.10.008>
 29. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports № 106, Rome.
 30. *Kardol P., De Long J.R., Sundqvist M.K.* Crossing the threshold: the power of multi-level experiments in identifying global change responses // *New Phytologist.* 2012. V. 196. P. 323–326.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04341.x>
 31. *Kleber M.* What is recalcitrant soil organic matter? // *Environ. Chem.* 2010. V. 7. P. 320–332.
<https://doi.org/10.1071/en10006>
 32. *Kuhry P., Ping C.L., Schuur E.A.G., Tarnocai C., Zimov S.* Report from the International Permafrost Association: carbon pools in permafrost regions // *Permafrost and Periglacial Processes.* 2009. V. 20. P. 229–234.
<https://doi.org/10.1002/ppp.648>
 33. *Larsen K.S., Jonasson S., Michelsen A.* Repeated freeze thaw cycles and their effects on biological processes in two arctic ecosystem types // *Appl. Soil Ecol.* 2002. V. 21. P. 187–195.
[https://doi.org/10.1016/s0929-1393\(02\)00093-8](https://doi.org/10.1016/s0929-1393(02)00093-8)
 34. *Lavoie M., Mack M., Schuur E.* Effects of elevated nitrogen and temperature on carbon and nitrogen dynamics in Alaskan arctic and boreal soils // *J. Geophys. Res.* 2011. V. 116. P. 1–14.
<https://doi.org/10.1029/2010jg001629>
 35. *Leroy F.* Effets des changements de végétation dans les tourbières à sphaignes sur le cycle du carbone. Sciences de la Terre. Université d'Orléans, 2017. Français.
 36. *Mack M.C., Schuur E.A.G., Bret-Harte M.S., Shaver G.R., Chapin F.S.* Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization // *Nature.* 2004. V. 431. P. 440–443.
<https://doi.org/10.1038/nature02887>
 37. *Moore T., Basiliko N.* Decomposition in boreal peatlands // *Boreal peatland ecosystems.* Springer, Berlin, Heidelberg, 2006. P. 125–143.
 38. *Oechel W.C., Billings W.D.* Effects of global change on the carbon balance of arctic plants and ecosystems // *Arctic ecosystems in a changing climate: an ecophysiological perspective.* 1992. P. 139–168.
 39. *Ostle N.J., Smith P., Fisher R., Woodward F.I., Fisher J.B., Smith J.U., Galbraith D. et al.* Integrating plant-soil interactions into global carbon cycle models // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 851–863.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01547.x>
 40. *Parlanti E., Wörz K., Geoffroy L., Lamotte M.* Dissolved organic matter fluorescence spectroscopy as a tool to estimate biological activity in a coastal zone submitted to anthropogenic inputs // *Org. Geochem.* 2000. V. 31. P. 1765–1781.
 41. *Piirsoo K., Viik M., Koiv T., Kairo K., Laas A., Noges T., Pall P., Selberg A., Toomsalu L., Vilbaste S.* Characteristics of dissolved organic matter in the inflows and in the outflow of Lake Võrtsjarv, Estonia // *J. Hydrol.* 2012. V. 475. P. 306–313.
<https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.10.015>
 42. *Rustad L., Campbell J., Marion G., Norby R., Mitchell M., Hartley A., Cornelissen J., Gurevitch J.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming // *Oecologia.* 2001. V. 126. P. 543–562.
<https://doi.org/10.1007/s004420000544>
 43. *Schimel J.P., Bilbrough C., Welker J.M.* Increased snow depth affects microbial activity and nitrogen mineralization in two Arctic tundra communities // *Soil Biol. Biochem.* 2004. V. 36. P. 217–227.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.008>
 44. *Schlesinger W.H.* Biogeochemistry: An Analysis of Global Change. San Diego, 1991. 443 p.
 45. *Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kogel-Knabner I. et al.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // *Nature.* 2011. V. 478. P. 49–56.
<https://doi.org/10.1038/nature10386>
 46. *Sundqvist M.K., Sanders N.J., Wardle D.A.* Community and ecosystem responses to elevational gradients: processes, mechanisms and insights for global changes // *Ann. Rev. Ecology, Evolution, Systematics.* 2013. V. 44. P. 261–280.
<https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110512-135750>
 47. *Sundqvist M.K., Wardle D.A., Olofsson E., Giesler R., Gundale M.J.* Chemical properties of plant litter in response to elevation: subarctic vegetation challenges phenolic allocation theories // *Functional Ecology.* 2012. V. 26. P. 1090–1099.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02034.x>
 48. *Tarnocai C., Canadell J.G., Schuur E.A.G., Kuhry P., Mazhitova G., Zimov S.* Soil organic carbon pools in the northern circumpolar permafrost region // *Global Biogeochemical Cycles.* 2009. V. 23. P. 1–11.
<https://doi.org/10.1029/2008GB003327>
 49. *Thiffault E., Hannam K.D., Quideau S.A., Paré D., Belanger N., Oh S.W., Munson A.D.* Chemical composition of forest floor and consequences for nutrient availability after wildfire and harvesting in the boreal forest // *Plant and Soil.* 2008. V. 308. P. 37–53.
<https://doi.org/10.1007/s11104-008-9604-6>
 50. *Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S.* An extraction method for measuring soil microbial biomass C // *Soil Biol. Biochem.* 1987. V. 19. P. 703–707.
 51. *Vergnoux A., Di Rocco R., Domeizel M., Guiliano M., Doumenq P., Theraulaz F.* Effects of forest fires on water extractable organic matter and humic substances from Mediterranean soils: UV-vis and fluorescence spectroscopy approaches // *Geoderma.* 2011. V. 160. P. 434–443.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.10.014>
 52. *Wallenstein M., McMahon S., Schimel J.* Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities

- in arctic tundra soils // *Global Change Biol.* 2009. V. 15. P. 1631–1639.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01819.x>
53. *Wilson H.F., Xenopoulos M.A.* Effects of agricultural land use on the composition of fluvial dissolved organic matter // *Nature Geosci.* 2009. V. 2. P. 37–41.
<https://doi.org/10.1038/ngeo391>
54. *Wolkovich E.M., Cook B.I., Allen J.M., Crimmins T.M., Betancourt J.L., Travers S.E., Pau S., Regetz J. et al.* Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change // *Nature.* 2009 V. 485. P. 494–497.
<https://doi.org/10.1038/nature11014>
55. *Wüthrich C., Schaub D., Weber M., Marxer P., Conedera M.* Soil respiration and soil microbial biomass after fire in a sweet chestnut forest in southern Switzerland // *Catena.* 2002. V. 48. P. 201–215.
[https://doi.org/10.1016/S0341-8162\(01\)00191-6](https://doi.org/10.1016/S0341-8162(01)00191-6)
56. *Xu N., Wilson H.F., Saiers J.E., Entz M.* Effects of crop rotation and management system on water-extractable organic matter concentration, structure, and bioavailability in a chernozemic agricultural soil // *J. Environ. Qual.* 2013 V. 42. P. 179–190.
<https://doi.org/10.2134/jeq2012.0126>

Dynamics of Biological Activity and Water-Soluble Organic Matter in Tundra Soils on Slopes of Different Expositions in the Khibiny Mountains

M. N. Maslov^{1,*}, O. A. Tokareva¹, E. I. Karavanova¹, O. A. Maslova¹, and E. I. Kopeina²

¹*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

²*Avrorin Polar-Alpine Garden-Institute, Apatity, 184209 Russia*

*e-mail: maslov.m.n@yandex.ru

The dynamics of the contents and properties of water-soluble organic matter and the biological activity of soils of shrub and grass mountainous tundra ecosystems on the slopes of different aspects have been evaluated. The variation in the studied indicators during the growing season confirms revealed in our study confirms the importance of dynamic observations for adequate assessment of the role of soils under changing environmental conditions. The soils of the southwestern slope are characterized by higher mean daily temperatures and lower water contents throughout the growing season. Despite this, the slope exposure does not affect the content of water-soluble organic matter and the potential respiratory activity of soil microorganisms. At the same time, under warmer and drier conditions, the organic matter of mountainous tundra soils is less resistant to microbial transformation. The natural gradient of soil temperature and moisture does not significantly affect the efficiency of the use of carbon sources and the overall functioning of microbial communities. On the basis of the obtained data, it is predicted that the adaptation of the soil microbial community to a gradual rise in temperature in the subarctic zone should be expressed in the formation of more humified soil organic matter without a sharp increase in the rate of its mineralization by microorganisms.

Keywords: seasonal dynamics, carbon, microbial soil biomass, Entic Follic Podzols, Haplic Leptosols