

УДК 631.46:631.416.1:631.417.4:54.027

ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ АЗОТА МИКРОБНОЙ БИОМАССЫ ПОЧВ АЛЬПИЙСКИХ И ТУНДРОВЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2021 г. М. И. Макаров^{а, *}, М. С. Кадулин^а, Т. И. Мальшева^а^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

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

Поступила в редакцию 23.10.2020 г.

После доработки 26.10.2020 г.

Принята к публикации 30.10.2020 г.

Формирование изотопного состава азота микробной биомассы почв ($\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$) связано с процессами трансформации соединений азота, определяющими изотопный состав элемента в разных азотсодержащих соединениях, и с балансом доступности углерода и азота для микроорганизмов. Изучена зависимость $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ от изотопного состава азота в субстрате ($\delta^{15}\text{N}$ общего и экстрагируемого азота), а также зависимость $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и ^{15}N -обогащения микробной биомассы ($\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{микр}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{субстр}}$) от показателей доступности азота (соотношение C/N в почве, активность N-минерализации, концентрация экстрагируемого азота и эффективность использования азота) в почвах четырех экосистем альпийского пояса Северного Кавказа и четырех экосистем тундрового пояса Хибин. Показано, что величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ варьирует от -0.2 до $+8.4\%$ и может характеризоваться как ^{15}N -обогащением, так и обеднением (отрицательные значения $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$) относительно общего и экстрагируемого азота почвы. Как правило, $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ составляет $1.5\text{--}3.1\%$ относительно $\text{N}_{\text{общ}}$ и $0.6\text{--}4.8\%$ относительно $\text{N}_{\text{экстр}}$. Однако в наиболее N-дефицитных условиях в почвах горно-тундровых лишайниковых и кустарничковых пустошей $\text{N}_{\text{микр}}$ не накапливает повышенное количество изотопа ^{15}N . Величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ не показали тесной связи с соотношением C/N. Гораздо лучше аккумуляция тяжелого изотопа азота в микробной биомассе связана с N-минерализацией (положительно) и эффективностью использования азота (отрицательно). Это свидетельствует о роли микробной диссимилиации азота в контроле изотопного состава азота микробной биомассы почв.

Ключевые слова: ^{15}N -обогащение, микробная биомасса, ассимиляция-диссимилиация азота, фракционирование изотопов, N-минерализация, эффективность использования азота

DOI: 10.31857/S0032180X21060101

ВВЕДЕНИЕ

Фракционирование изотопов азота (N) в биосфере происходит в результате дискриминации тяжелого изотопа ^{15}N в большинстве процессов трансформации азотсодержащих соединений. Это позволяет использовать изотопный состав N почв и растений для интегральной характеристики азотного цикла [11, 27] и характеристики его отдельных процессов в экосистемах [2, 5, 9, 17]. Ключевым компонентом экосистем, ответственным за трансформацию органического вещества, контролирование соотношения минеральных и органических форм азота и доступности N для растений являются почвенные микроорганизмы. Однако данные по изотопному составу азота в них редки, поэтому использование этого показателя для характеристики азотного цикла и процессов трансформации азотсодержащих соединений в экосистемах не получило широкого распространения.

Наибольшего успеха в изучении закономерностей формирования изотопного состава азота микробной биомассы почв ($\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$) добились ученые из Университета Северной Аризоны [10, 13–15]. До этих исследований имелись сведения об обогащении изотопом ^{15}N культур бактерий относительно аминокислоты, как единственного источника азота [21], а также плодовых тел и гифов эктомикоризных и сапротрофных грибов относительно органического вещества почв [18, 19, 29]. Однако именно в работах ученых из Аризоны было впервые показано, что общая микробная биомасса, как правило, является наиболее обогащенным изотопом ^{15}N пулом азота в почве [13, 15]. Кроме того, они предложили модель, объясняющую варьирование ^{15}N -обогащения микроорганизмов в зависимости от относительной доступности углерода и азота, что позволило характеризовать особенности процессов трансформации

органического вещества в почвах на основе данных по изотопному составу углерода и азота почвенных микроорганизмов [10, 14].

В основе модели лежит давно сформировавшееся представление о том, что гетеротрофные организмы, выделяющие азот во внешнюю среду в ходе диссимилиации, обогащены тяжелым изотопом ^{15}N относительно потребляемой пищи, так как его дискриминация при диссимилиации выше, чем при ассимиляции [12, 23, 25]. Соответственно, соотношение количеств элемента, вовлеченных в эти процессы обмена веществ, будет определять степень ^{15}N -обогащения организма. При высокой доступности углерода и низкой азота (большое соотношение C/N в субстрате) микроорганизмы преимущественно ассимилируют азот и характеризуются относительно небольшими значениями $\delta^{15}\text{N}$, связанными с изотопным составом азота в основных его субстратах. В случае повышения доступности азота (уменьшение соотношения C/N в субстрате) его избыток удаляется из клеток преимущественно в виде ^{14}N , и $\delta^{15}\text{N}$ микроорганизмов возрастает. Эта модель была подтверждена при изучении большого разнообразия почв Аризоны, в частности, в почвах высотных и возрастных градиентов [10, 13, 14] и полупустынных почв с разным уровнем поступления навоза крупного рогатого скота [15]. В почвах возрастного градиента на Гавайях модель также нашла подтверждение [14].

После этих ярких работ появился ряд новых свидетельств, подтверждающих обогащенность изотопом ^{15}N микробной биомассы почв [20, 22, 26, 30, 32], а также отдельных видов микроорганизмов при их культивировании на разных азотсодержащих средах [28, 33]. В единичных исследованиях предложенная модель была подтверждена в лабораторном инкубационном эксперименте с почвой [20] и при анализе почв разных систем земледелия [32].

Однако изученных в этом аспекте почв все еще немного, поэтому до конца неизвестно, насколько универсальна предложенная модель для контроля величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в разнообразных почвенных условиях. В связи с этим мы проверили гипотезу ассимиляции–диссимилиации, как важного механизма контроля $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$, на примере двух градиентов доступности азота: в альпийском поясе Кавказа и тундровом поясе Хибин. В соответствии с этой гипотезой мы ожидали, что (1) азот микробной биомассы обогащен изотопом ^{15}N по сравнению с другими пулами азота почв, и (2) величина ^{15}N -обогащения зависит от относительной доступности углерода и азота для микроорганизмов (соотношения C/N в почве, активности N -минерализации и эффективности использования азота).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследовали почвы вдоль двух градиентов, демонстрирующих выраженные различия процессов трансформации соединений азота и его доступности для организмов в зависимости от положения на геохимически сопряженных элементах мезорельефа.

Первый объект — это хорошо изученная катена в альпийском поясе Северного Кавказа на северо-восточных отрогах хребта Малая Хатипара в Тебердинском государственном природном биосферном заповеднике (Карачаево-Черкесская республика). Изучали почвы четырех биогеоценозов (альпийская лишайниковая пустошь (АЛП), гераниево-копеечниковый луг (ГКЛ), пестроовсяницевый луг (ПЛ) и альпийский ковер (АК)). АЛП занимает малоснежные участки на гребнях и выпуклых верхних частях склонов, ПЛ — среднюю часть склона с большим снегонакоплением, ГКЛ расположен в нижней части склона и в западинах на склоне со значительным снегонакоплением, АК развит на многоснежных участках у подножия склона.

Горно-луговые почвы (Umbric Leptosols) этих экосистем были подробно охарактеризованы ранее, включая процессы трансформации соединений азота и его изотопный состав [3–6]. Они характеризуются высоким содержанием органического вещества и N . Преобладающей формой неорганических соединений азота является аммонийная ($\text{N}-\text{NH}_4^+$). Меньшие концентрации $\text{N}-\text{NH}_4^+$ и меньшие активности минерализации органических соединений азота характерны для почв АЛП и АК, занимающих крайние положения в геоморфологическом профиле. Соотношение C/N различается несильно, будучи несколько меньшим в почвах АЛП и ГКЛ, для которых характерно присутствие бобовых растений в составе фитоценозов [3, 6].

Второй объект — это катена в тундровом поясе Хибин на склоне горы Вудьяврчор (Ботанический цирк на территории Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина (Мурманская область)). Здесь также изучали почвы четырех биогеоценозов (кустарничково-лишайниковая пустошь (КЛП), кустарниковая пустошь (КП), злаковый луг (ЗЛ) и осоковый луг (ОЛ)). Почвы представлены сухоторфяно-подбуром иллювиально-гумусовым (Folic Leptosol) в КЛП, сухоторфяно-литоземом перегнойно-грубогумусовым (Folic Leptosol) в КП и литоземами перегнойно-темногумусовыми (Haplic Leptosols) в луговых экосистемах. Процессы трансформации соединений азота и его изотопный состав подробно охарактеризованы в наших недавних работах [1, 2]. Эти почвы резко различаются по содержанию экстрагируемых неорганических и

органических соединений N. В почвах КЛП и КП экстрагируемый N представлен в основном органическими соединениями, концентрации $N-NH_4^+$ невелики, а азот нитратов ($N-NO_3^-$) содержится в следовых количествах. При переходе от почв пустошей к почвам лугов концентрации неорганических и органических соединений N возрастают в 36–62 раза и в 3–8 раз соответственно, и начинает преобладать N неорганических соединений, что полностью соответствует увеличению в десятки раз активностей N-минерализации и нитрификации. Соотношение C/N в поверхностных органических горизонтах составляет 21–30 и не демонстрирует четкой закономерности изменения в катене. В верхних минеральных горизонтах оно отличается в почвах пустошей (20.8–21.2) и лугов (14.0–15.9) [1].

Изучали поверхностный гумусово-аккумулятивный горизонт в почвах альпийских экосистем и два горизонта (поверхностный органический (ТJ или O) и верхний минеральный (BFH или AH)) в почвах тундровых экосистем. Образцы почв отбирали в полиэтиленовые пакеты в пределах каждого фитоценоза в 8 повторностях в почвах альпийских экосистем и в 5 повторностях в почвах тундровых экосистем, замораживали не позднее 5 часов после отбора и хранили до выполнения анализов в замороженном состоянии.

Изотопный состав азота микробной биомассы почв характеризовали на основе определения величины $\delta^{15}N$ хлороформ-лабильного азота, который используется для расчета азота микробной

биомассы методом фумигации-экстракции [8]. Хотя фракция азота, экстрагируемая из фумигированных хлороформом почв, представляет лишь примерно половину от общего азота микробной биомассы, соответствие ее изотопного состава изотопному составу азота микробной биомассы убедительно обосновано в опубликованных работах [13, 14]. Экстракцию азота из исходных и фумигированных хлороформом образцов осуществляли с использованием 0.05 M K_2SO_4 вместо стандартного 0.5 M K_2SO_4 . Ранее показано, что такое уменьшение концентрации соли не влияет существенно на экстрагируемость хлороформ-лабильного азота, но позволяет получать более воспроизводимые результаты изотопного анализа за счет большей концентрации азота в анализируемом образце – осадке после выпаривания экстракта K_2SO_4 [22].

Азот, экстрагируемый из нефумигированных ($N_{\text{экстр}}$) и фумигированных ($N_{\text{экстр фум}}$) образцов, концентрировали, выпаривая 10 мл экстракта в фарфоровой чашке на водяной бане при 60°C. Выпаренные соли гомогенизировали металлическим шпателем и растирали фарфоровым пестиком. Для изотопного анализа $N_{\text{экстр}}$ использовали 30–40 мг соли, а для анализа $N_{\text{экстр фум}}$ – 15–20 мг, в которых содержалось 20–60 мкг N.

Расчет $\delta^{15}N_{\text{микр}}$ проводили на основе изотопного масс-баланса с использованием данных о концентрациях и изотопном составе $N_{\text{экстр}}$ и $N_{\text{экстр фум}}$:

$$\delta^{15}N_{\text{микр}} = \frac{\delta^{15}N_{\text{экстр фум}} \times [N_{\text{экстр фум}}] - \delta^{15}N_{\text{экстр}} \times [N_{\text{экстр}}]}{[N_{\text{микр}}]}$$

После этого рассчитывали ^{15}N -обогащение $N_{\text{микр}}$ относительно субстрата ($N_{\text{общ}}$ и $N_{\text{экстр}}$):

$$\Delta^{15}N_{\text{микр-о}} = \delta^{15}N_{\text{микр}} - \delta^{15}N_{\text{общ}},$$

$$\Delta^{15}N_{\text{микр-э}} = \delta^{15}N_{\text{микр}} - \delta^{15}N_{\text{экстр}}.$$

Величины $\delta^{15}N_{\text{экстр}}$ и $\delta^{15}N_{\text{экстр фум}}$ определяли в Центре исследований и анализа стабильных изотопов Геттингенского университета на элементном анализаторе с масс-спектрометром Delta^{plus}. Результаты по концентрациям разных форм углерода и азота и N-минерализации взяты из опубликованных работ [1, 3, 4, 6] (табл. 1). Для характеристики абсолютной и относительной доступности азота, кроме обычно используемых соотношений $C_{\text{общ}}/N_{\text{общ}}$ и $C_{\text{экстр}}/N_{\text{экстр}}$, N-минерализации, дополнительно использовали концентрации $N_{\text{экстр}}$, $C_{\text{экстр}}$ и рассчитали доли $N_{\text{экстр}}$ от $N_{\text{микр}}$, $C_{\text{экстр}}$ от

$C_{\text{микр}}$, а также эффективность использования азота (NUE – Nitrogen Use Efficiency), характеризующую распределение поглощаемого микроорганизмами азота между микробной биомассой и диминерализацией в виде неорганических соединений [24]:

$$NUE = N_{\text{микр}} / (N_{\text{микр}} + N-NH_4^+ + N-NO_3^-).$$

Высокий показатель NUE свидетельствует о закреплении большей части поглощаемого микроорганизмами азота в составе биомассы и выделении в среду малого количества N в составе NH_4^+ . Небольшое значение NUE, напротив, показывает, что значительная часть поглощаемого азота не закрепляется в биомассе микроорганизмов, а выделяется ими в виде $N-NH_4^+$.

Для проверки значимости влияния фактора “биогеоценоз” на изучаемые показатели использовали непараметрический тест Краскела–Уол-

Таблица 1. Содержание фракций С и N и N-минерализация в почвах горно-тундровых и альпийских экосистем, среднее \pm стандартное отклонение (по [1, 3, 4, 6])

Биогео- ценоз	C _{общ} , %	C _{эстр}	C _{микр}	N _{общ} , %	N _{эстр}	N _{микр}	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	N-минера- лизация, мг N/кг в сутки
		мг/кг			мг/кг				
Альпийские экосистемы, горизонт А									
АЛП	11.0 \pm 1.3	91 \pm 20	1074 \pm 185	0.97 \pm 0.12	28.0 \pm 7.3	120 \pm 25	16.3 \pm 4.8	2.2 \pm 0.5	0.13 \pm 0.02
ПЛ	10.3 \pm 0.9	227 \pm 43	1110 \pm 126	0.79 \pm 0.06	53.2 \pm 10.3	94 \pm 11	28.3 \pm 9.5	1.0 \pm 0.3	0.63 \pm 0.16
ГКЛ	10.6 \pm 2.1	189 \pm 39	1016 \pm 269	0.89 \pm 0.17	77.4 \pm 16.5	105 \pm 38	49.7 \pm 9.9	0.9 \pm 0.3	1.07 \pm 0.04
АК	11.8 \pm 1.5	248 \pm 59	1011 \pm 377	0.88 \pm 0.08	49.2 \pm 17.3	86 \pm 30	23.2 \pm 10.1	1.0 \pm 0.4	0.33 \pm 0.05
Горно-тундровые экосистемы, органогенный горизонт (ТJ или O)									
КЛП	23.6 \pm 5.2	166 \pm 41	1015 \pm 202	1.12 \pm 0.20	11.7 \pm 1.3	78 \pm 25	1.8 \pm 1.0	0.12 \pm 0.00	0.35 \pm 0.04
КП	32.2 \pm 2.2	466 \pm 106	3205 \pm 316	1.23 \pm 0.04	28.1 \pm 8.6	285 \pm 50	2.4 \pm 3.3	0.22 \pm 0.00	0.79 \pm 0.12
ЗЛ	40.7 \pm 2.6	1402 \pm 333	3991 \pm 869	1.38 \pm 0.19	160 \pm 26	357 \pm 58	86 \pm 16	0.96 \pm 0.77	15.9 \pm 1.1
ОЛ	36.0 \pm 1.5	1290 \pm 303	1765 \pm 284	1.72 \pm 0.21	197 \pm 57	195 \pm 51	113 \pm 40	4.64 \pm 2.94	14.9 \pm 3.1
Горно-тундровые экосистемы, верхний минеральный (органо-минеральный) горизонт (ВН или АН)									
КЛП	10.8 \pm 4.3	101 \pm 21	247 \pm 113	0.50 \pm 0.16	9.7 \pm 0.9	23 \pm 7	1.6 \pm 1.0	0.11 \pm 0.00	0.31 \pm 0.03
КП	9.3 \pm 2.2	124 \pm 19	119 \pm 20	0.43 \pm 0.08	10.4 \pm 2.7	14 \pm 4	1.9 \pm 0.7	0.11 \pm 0.00	0.50 \pm 0.05
ЗЛ	14.6 \pm 4.6	248 \pm 40	410 \pm 86	0.91 \pm 0.26	32.9 \pm 7.1	35 \pm 6	13.7 \pm 3.8	2.72 \pm 1.01	4.7 \pm 0.7
ОЛ	11.0 \pm 0.7	461 \pm 41	131 \pm 18	0.79 \pm 0.04	39.7 \pm 3.5	15 \pm 3	7.7 \pm 1.0	1.93 \pm 0.43	3.8 \pm 0.5

Примечание. N-минерализация в почвах Хибин определена инкубированием в лаборатории в течение 20 сут при естественной влажности и температуре 22°C, а в почвах Кавказа – в полевых условиях в течение 46 сут июля–августа.

лиса. Для оценки связи между величинами $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{эстр}}$, а также между $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$, $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-о}}$ и $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-э}}$, с одной стороны, и показателями доступности азота ($\text{C}_{\text{общ}}/\text{N}_{\text{общ}}$, $\text{C}_{\text{эстр}}/\text{N}_{\text{эстр}}$, доля $\text{N}_{\text{эстр}}$ от $\text{N}_{\text{микр}}$, N-минерализация, NUE), с другой, использовали коэффициенты корреляции Спирмана.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в изученных почвах варьирует от -0.2 до $+8.4\text{‰}$ (табл. 2). В гумусовых горизонтах почв альпийских экосистем она составляет $4.5\text{--}7.4\text{‰}$. Близкие значения характерны для верхних минеральных горизонтов почв тундровых экосистем ($4.9\text{--}8.4\text{‰}$), но в органогенных горизонтах этих почв значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ значительно меньше (от -0.2 до 2.5‰).

Значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в гумусовых горизонтах хорошо согласуются с полученными ранее. Так, для горно-луговых альпийских почв опубликованы значения в диапазоне $6.3\text{--}7.2\text{‰}$ [22]. В почвах хвойных и смешанных лесов в Австрии [26], хвойных посадок в Центральном Китае [32], а также

травяных экосистем прерий в Канзасе [31] величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ составила $4.7\text{--}5.9\text{‰}$. Несколько большие значения ($7\text{--}11\text{‰}$) получены для пахотной лувисоли Франции [20] и для почв высотного градиента в Северной Аризоне [14].

Одновременно опубликованы и гораздо большие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$. В полупустынных почвах Аризоны с разным уровнем поступления навоза крупного рогатого скота величина составила $13\text{--}18\text{‰}$ [13, 15], в пахотных почвах Центрального Китая – $12.4\text{--}15.9\text{‰}$ [32], в серых лесных почвах, черноземах и каштановых почвах Русской равнины – $10.4\text{--}16.5\text{‰}$ [22].

Небольшие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ ($1.8\text{--}2.3\text{‰}$), подобные полученным нами для органогенных горизонтов, также фиксировались, например, в почвах под травяными сообществами в Канзасе [30].

Азот микробной биомассы почв альпийских и тундровых экосистем в большинстве случаев характеризуется ^{15}N -обогащением относительно $\text{N}_{\text{общ}}$ и $\text{N}_{\text{эстр}}$ (величина $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-о}}$ составила $1.5\text{--}3.1\text{‰}$, а $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-э}}$ – $0.6\text{--}4.8\text{‰}$). Вместе с тем, в гумусовых горизонтах почв КЛП и КП и в органоген-

Таблица 2. Показатели относительной доступности С и N для микроорганизмов, $\delta^{15}\text{N}$ фракций азота и ^{15}N -обогащение микробной биомассы (%) в почвах горно-тундровых и альпийских экосистем, среднее \pm стандартное отклонение

Биогео-ценоз	$C_{\text{общ}}/N_{\text{общ}}$	$C_{\text{экстр}}/N_{\text{экстр}}$	$C_{\text{микр}}/N_{\text{микр}}$	$C_{\text{экстр}}/\% \text{ от } C_{\text{микр}}$	$N_{\text{экстр}}/\% \text{ от } N_{\text{микр}}$	NUE	$\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{экстр}}$	$\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$	$\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-о}}$	$\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-э}}$
Альпийские экосистемы, горизонт А											
АЛП	11.3 \pm 0.8	3.3 \pm 0.6	9.0 \pm 1.0	9 \pm 2	23 \pm 4	0.87 \pm 0.02	3.0 \pm 0.4	3.9 \pm 1.0	4.5 \pm 1.2	1.5 \pm 0.7	0.6 \pm 1.0
ПЛ	13.0 \pm 0.4	4.3 \pm 0.7	11.8 \pm 0.5	21 \pm 3	59 \pm 8	0.76 \pm 0.04	4.4 \pm 0.6	3.1 \pm 0.9	6.8 \pm 0.9	2.4 \pm 0.9	3.7 \pm 0.5
ГКЛ	12.0 \pm 0.5	2.4 \pm 0.3	9.7 \pm 1.6	19 \pm 7	74 \pm 12	0.67 \pm 0.06	4.6 \pm 0.8	2.6 \pm 0.4	7.4 \pm 1.3	2.8 \pm 1.1	4.8 \pm 1.1
АК	13.4 \pm 0.5	5.0 \pm 1.2	11.8 \pm 0.8	24 \pm 8	57 \pm 11	0.78 \pm 0.09	4.2 \pm 0.7	3.0 \pm 2.2	6.6 \pm 1.3	2.4 \pm 1.0	4.3 \pm 1.1
Горно-тундровые экосистемы, органогенный горизонт (ТJ или O)											
КЛП	21.0 \pm 1.1	14.2 \pm 2.8	12.8 \pm 1.2	16 \pm 2	15 \pm 2	0.97 \pm 0.04	2.4 \pm 1.4	2.8 \pm 0.8	2.2 \pm 1.3	-0.2 \pm 0.7	-0.6 \pm 0.6
КП	26.3 \pm 2.0	16.6 \pm 3.2	11.4 \pm 1.5	15 \pm 1	10 \pm 2	0.99 \pm 0.02	-0.3 \pm 0.8	1.3 \pm 0.4	2.5 \pm 1.1	2.8 \pm 0.4	1.2 \pm 0.9
ЗЛ	29.8 \pm 3.8	8.8 \pm 1.6	11.1 \pm 1.4	35 \pm 6	45 \pm 8	0.80 \pm 0.05	-2.1 \pm 0.9	-1.5 \pm 0.9	-0.2 \pm 0.8	1.9 \pm 0.7	1.3 \pm 1.0
ОЛ	21.1 \pm 1.9	6.5 \pm 1.3	9.3 \pm 1.2	73 \pm 5	101 \pm 16	0.62 \pm 0.08	-1.7 \pm 0.7	-1.1 \pm 0.7	1.0 \pm 1.2	2.7 \pm 0.9	2.1 \pm 1.2
Горно-тундровые экосистемы, верхний минеральный (органо-минеральный) горизонт (ВH или АH)											
КЛП	20.8 \pm 3.4	10.4 \pm 1.8	10.8 \pm 0.9	41 \pm 8	42 \pm 8	0.93 \pm 0.03	4.6 \pm 0.8	6.5 \pm 0.4	4.9 \pm 2.0	0.3 \pm 1.3	-1.6 \pm 1.4
КП	21.2 \pm 1.2	11.9 \pm 1.9	9.1 \pm 1.0	104 \pm 25	74 \pm 17	0.87 \pm 0.08	5.4 \pm 0.3	5.9 \pm 0.7	5.2 \pm 1.3	-0.2 \pm 1.1	-0.7 \pm 0.6
ЗЛ	15.9 \pm 0.7	7.5 \pm 0.4	11.7 \pm 1.4	60 \pm 8	94 \pm 22	0.68 \pm 0.05	5.3 \pm 0.5	5.1 \pm 1.1	8.4 \pm 1.7	3.1 \pm 1.0	3.3 \pm 0.5
ОЛ	14.0 \pm 0.2	11.6 \pm 0.6	8.6 \pm 1.1	352 \pm 58	264 \pm 45	0.61 \pm 0.03	5.2 \pm 0.1	6.2 \pm 0.2	8.0 \pm 1.1	2.8 \pm 1.1	1.8 \pm 1.1

ном горизонте почвы КЛП горной тундры Хибин ^{15}N -обогащение микробной биомассы относительно $N_{\text{общ}}$ практически отсутствует ($\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-о}} = -0.2...+0.3\%$), а относительно $N_{\text{экстр}}$ и вообще характерно ^{15}N -обеднение микробной биомассы ($\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр-э}} = -0.6...-1.6\%$).

В опубликованных работах $N_{\text{микр}}$ также, как правило, характеризуется ^{15}N -обогащением. Так, в почвах Аризоны, формирующихся в разных биоклиматических условиях, ^{15}N -обогащение составило в среднем 3.2% относительно $N_{\text{общ}}$ и 3.7% относительно $N_{\text{экстр}}$ [13]. Значения $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$, близкие к полученным нами в этой работе, наблюдались в горно-луговых почвах Тебердинского заповедника и ранее (2.3–2.4% относительно $N_{\text{общ}}$ и 1.2–3.7% относительно $N_{\text{экстр}}$) [22].

Несколько большие величины ^{15}N -обогащения микробной биомассы относительно $N_{\text{общ}}$ показаны для почв хвойных и смешанных лесов в Австрии (4–5%) [26] и для почв Центрального Китая (1.8–6.8%) [32]. Опубликованы и гораздо большие показатели ^{15}N -обогащения микробной биомассы, которые были получены для очень контрастных почв. Например, очень большое обогащение (17%) относительно $N_{\text{общ}}$ отмечено в тундровых почвах на севере Норвегии [7], но одновременно этот показатель составил до 10% в серых лесных почвах, черноземах и каштановых почвах Русской равнины. Относительно $N_{\text{экстр}}$ ^{15}N -обогащение микробной биомассы в этих почвах достигало 11.9–14.5% [22].

Вместе с тем микробная биомасса почвы не всегда характеризуется обогащением изотопом ^{15}N относительно других пулов азота. Так, в пахотной лувисоли во Франции $N_{\text{микр}}$ не оказался ^{15}N -обогащенным ни относительно $N_{\text{общ}}$, ни относительно $N_{\text{экстр}}$, и только в результате лабораторной инкубации почвы этот показатель достиг 2 и 3.5% относительно $N_{\text{общ}}$ и $N_{\text{экстр}}$ соответственно [20].

В почвах под травяными сообществами в Канзасе разные исследователи обнаружили либо очень маленькое ^{15}N -обогащение микробной биомассы относительно $N_{\text{общ}}$ (0.1–0.6%) [31], либо установили как ее обеднение (–0.8...–1.4%), так и обогащение (1.3–1.8%) [30]. Относительно $N_{\text{экстр}}$ обогащение в обоих случаях было более выражено: 2.2–3.0% [31] и 0–3.5% [30].

Обогащение микроорганизмов изотопом ^{15}N относительно субстрата было показано и при культивировании гриба (*Saccharomyces cerevisiae*), бактерии (*Escherichia coli*) и архей (*Sulfolobus tokodaii* и *Halobacterium salinarum*) на средах с казаминовыми кислотами в качестве источника азота. ^{15}N -обогащение культур составило 3.6 ± 0.2 , 0.6 ± 0.2

и $3.5 \pm 0.7\%$ для гриба, бактерии и архей соответственно. При этом индивидуальные аминокислоты микроорганизмов демонстрировали широкий диапазон ^{15}N -обогащения (от –3.0 до 9.0%) [33].

Большую величину $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и ^{15}N -обогащение микробной биомассы почв связывают с большей дискриминацией изотопа ^{15}N при диссимиляции азота, чем при его ассимиляции, и, следовательно, эти показатели должны быть связаны с вовлеченностью азота в процессы обмена веществ микроорганизмами [10, 13–15]. Вместе с тем на формирование величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ оказывает влияние изотопный состав используемых микроорганизмами азотных субстратов, который может интегрально характеризоваться величинами $\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{экстр}}$, а более точно – величинами $\delta^{15}\text{N}$ индивидуальных соединений, преимущественно поглощаемых микроорганизмами.

В частности, наличие положительной корреляции между $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$ позволило авторам указать на прямое влияние источника азотного питания микроорганизмов на величину $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в почвах Центрального Китая [32]. Вместе с тем высказывалось мнение, что фракционирование изотопов в процессе поглощения и метаболизма азота микроорганизмами может существенно влиять на величину $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$, и поэтому этот показатель вряд ли может надежно идентифицировать используемый микроорганизмами азотный субстрат в природных условиях [16].

В нашем случае показана прямая корреляция между $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$ как для всей совокупности исследованных образцов альпийских и тундровых почв, так и для отдельных групп почвенных горизонтов (рис. 1). Таким образом, небольшие значения $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в органогенных горизонтах могут быть связаны с более легким изотопным составом азота субстрата, используемого микроорганизмами. Вместе с тем величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в органогенных горизонтах тундровых почв КЛП и КП, характеризующихся низкой доступностью азота, оказалась больше, чем в соответствующих горизонтах почв ЗЛ и ОЛ, активность N-минерализации в которых гораздо выше. Такой неожиданный результат может быть предположительно объяснен высокой долей мицелия грибов, образующих эрикоидную микоризу, в составе микробной биомассы органогенных горизонтов почв КЛП и КП. Известно, что в условиях низкой доступности азота микоризные грибы активно фракционируют изотопы азота, аккумулируя ^{15}N в своем составе [16].

Нехарактерная закономерность формирования величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в органогенных горизонтах тундровых почв обуславливает снижение уровня ее взаимосвязи для всей совокупности изученных образ-

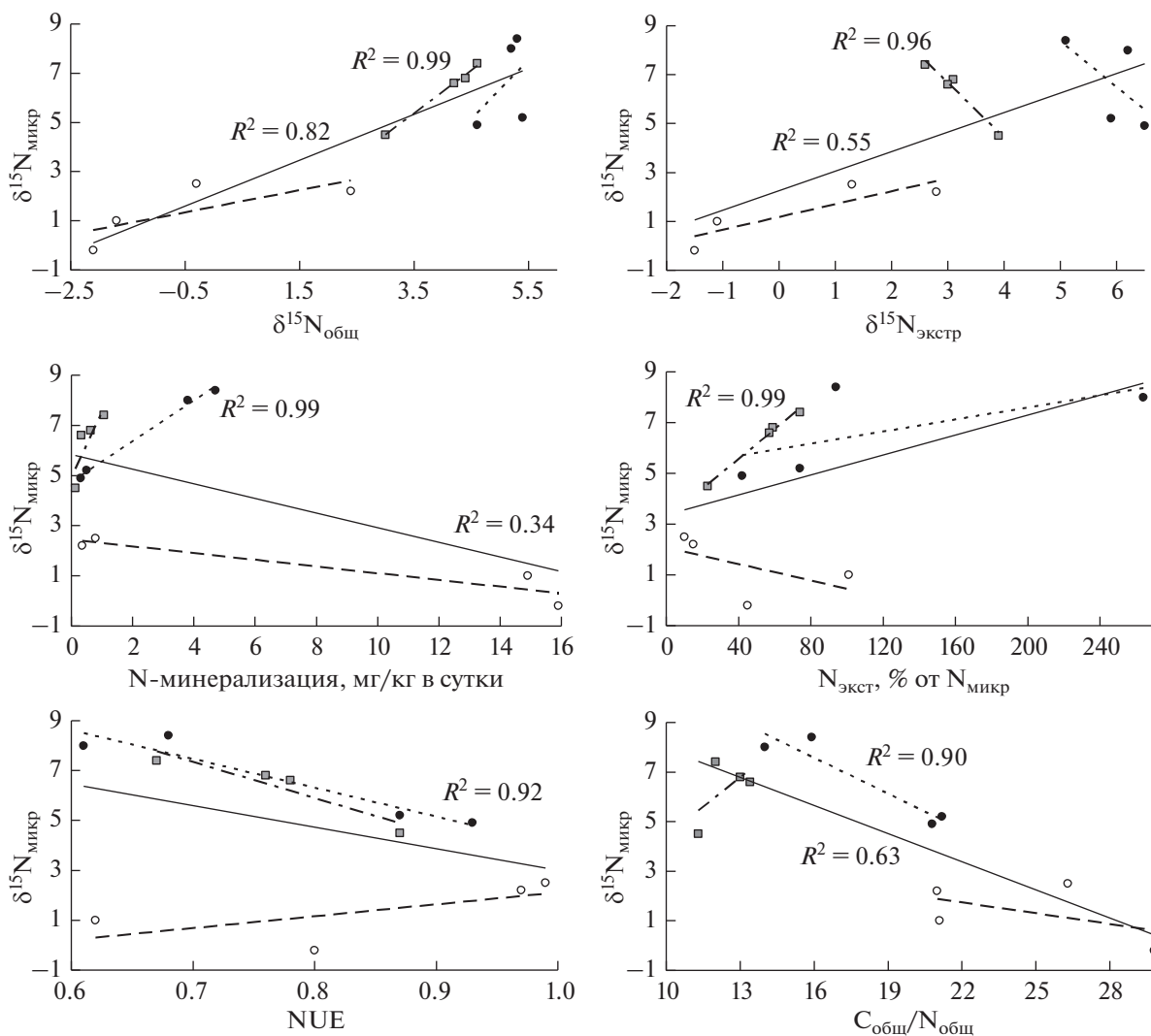


Рис. 1. Соотношение между изотопным составом азота микробной биомассы и показателями изотопного состава других пулов азота почвы и доступности азота. Здесь и на рис. 2 и 3: сплошная линия тренда – для всей совокупности образцов; серые квадраты и штрихпунктирная линия тренда – для горизонта А альпийских почв; белый кружок и штриховая линия тренда – для органогенных горизонтов горно-тундровых почв; черный кружок и пунктирная линия тренда – для верхних минеральных горизонтов горно-тундровых почв. Показаны только статистически значимые коэффициенты аппроксимации ($p < 0.05$).

цов почв с такими показателями доступности азота, как доля $N_{\text{экстр}}$ от $N_{\text{микр}}$ и NUE, а взаимосвязь с N-минерализацией не прямая, а обратная. При этом в минеральных горизонтах почв как альпийских, так и тундровых экосистем эти взаимосвязи гораздо более тесные (рис. 1). Это соответствует меньшим значениям $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ в почвах АЛП, КЛП и КП, характеризующихся низкими показателями доступности азота. Величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ отрицательно связана с соотношением $C_{\text{общ}}/N_{\text{общ}}$, что соответствует снижению накопления изотопа ^{15}N в микроорганизмах на бедных азотом субстратах.

Положительная связь между $\delta^{15}\text{N}_{\text{микр}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{экстр}}$ заметно слабее, а в пределах групп верхних мине-

ральных горизонтов она и вовсе отрицательная. Этот результат подтверждает мнение о том, что интегральная характеристика азотного цикла, как правило, хорошо отражается в изотопных данных через величину $\delta^{15}\text{N}_{\text{общ}}$, тогда как характеристика отдельных процессов по изотопным показателям более лабильных пулов почвенного азота в природных условиях является не таким простым вопросом [11, 27]. Например, разница в величине $\delta^{15}\text{N}$ разных фракций лабильного азота в изученных почвах может превышать 10–20% [2, 5], при этом неизвестно, какие из них преимущественно поглощаются микроорганизмами в конкретных почвенных условиях.

Связь между $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$, изотопным составом азота субстрата и активностью диссимилиации азота может быть не всегда очевидной и в связи с тем, что эффект от физиологического фракционирования изотопов и от изотопного состава субстрата может быть как однонаправленным, так и частично компенсирующим. Так, при низкой доступности азота характерно небольшое фракционирование изотопов в процессах ассимиляции-диссимилиации, и одновременно небольшое фракционирование при поглощении ограниченного ресурса. В результате величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$ оказывается приближенной к $\delta^{15}\text{N}$ основных источников азота. В случае же высокой доступности азота, с одной стороны, происходит сильное фракционирование изотопов в процессах ассимиляции-диссимилиации, приводящее к росту величины $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$, но с другой, повышается и фракционирование при поглощении азота, когда преимущественно поглощается изотоп ^{14}N , компенсируя увеличение $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$. Такой эффект, возможно, проявляется в органических горизонтах почв горно-тундровых лугов (ЗЛ и ОЛ), для которых характерны высокие показатели N-минерализации и содержания неорганических соединений азота, но величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$ при этом меньше, чем в органических горизонтах почв КЛП и КП (табл. 2).

^{15}N -обогащение микробной биомассы в почвах альпийских и тундровых экосистем относительно $\text{N}_{\text{общ}}$ и $\text{N}_{\text{экстр}}$ демонстрирует, как хорошее, так и гораздо меньшее соответствие известным закономерностям, к которым относятся, прежде всего, обратная связь с соотношениями $\text{C}_{\text{общ}}/\text{N}_{\text{общ}}$ и $\text{C}_{\text{экстр}}/\text{N}_{\text{экстр}}$ [10, 14, 30, 32] и прямая – с активностью N-минерализации [14]. Первая взаимосвязь в исследованных нами почвах оказалась неубедительной, продемонстрировав для всей совокупности изученных образцов лишь слабую тенденцию (статистически значимая связь только между $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микро-э}}$ и $\text{C}_{\text{экстр}}/\text{N}_{\text{экстр}}$) (рис. 2 и 3). Наиболее выраженной она оказалась для минеральных горизонтов почв горно-тундровых экосистем. Таким образом, в отличие от хорошо выраженной отрицательной связи между соотношением $\text{C}_{\text{общ}}/\text{N}_{\text{общ}}$ и $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$, подобная взаимосвязь с $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микро-о}}$ и $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микро-э}}$ не прослеживается ввиду относительной обогащенности азотом органического вещества в почве АЛП, характеризующейся низкой доступностью азота, и отсутствия взаимосвязи в органических горизонтах тундровых почв.

Прямая взаимосвязь $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микро-о}}$ и $\Delta^{15}\text{N}_{\text{микро-э}}$ с N-минерализацией выражена лучше, особенно в минеральных горизонтах. Прямая связь наблюдается также между ^{15}N -обогащением микробной биомассы и абсолютной и относительной концентрациями $\text{N}_{\text{экстр}}$, а обратная связывает ^{15}N -обога-

щение с NUE. Таким образом, все показатели, отражающие активность диссимилиации азота микроорганизмами, взаимосвязаны с ^{15}N -обогащением микробной биомассы. Полученный результат подтверждает действенность ранее предложенного механизма контроля изотопного состава микробной биомассы в почве, связанного с варьированием относительной доступности углерода и азота для микробного питания, определяющей уровень диссимилиации азота микроорганизмами [10, 14]. Этой гипотезе соответствуют и результаты полевого эксперимента с удобрением травяных экосистем в Канзасе, где ^{15}N -обогащение микробной биомассы почв при внесении азотных удобрений значимо превышало этот показатель в почвах без удобрений, а также было связано положительно с количеством неорганического азота и отрицательно – с соотношением C/N [30].

Диссимилиационная гипотеза ^{15}N -обогащения микробной биомассы была недавно подтверждена и при культивировании *Aspergillus oryzae* на пяти средах с разным соотношением C/N (от 5 до 100) с использованием глицина в качестве единственного источника азота. Интенсивное выделение NH_4^+ , обедненного изотопом ^{15}N , при выращивании *A. oryzae* на средах с соотношением C/N < 30 сопровождалось увеличением $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$. На средах с C/N > 30 азот закреплялся в биомассе *A. oryzae*, а величина $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$ при этом не менялась более чем на 1%. Между ^{15}N -обогащением $\text{N}_{\text{микро}}$ относительно глицина и NUE, как и соотношением C/N в субстрате, наблюдалась отрицательная корреляция [28].

В отличие от показателей доступности азота, которые являются хорошими предикторами $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$ и ^{15}N -обогащения микробной биомассы, и от соотношений C/N в почве и экстрагируемых компонентах, которые косвенно характеризуют относительную доступность углерода и азота и в меньшей степени определяют значения ^{15}N -обогащения, показатели доступности углерода ($\text{C}_{\text{экстр}}$ и доля $\text{C}_{\text{экстр}}$ от $\text{C}_{\text{микро}}$) не демонстрируют ожидаемой связи с показателями изотопного состава микробной биомассы (рис. 2 и 3). Высокая доступность углерода должна способствовать большей ассимиляции и меньшей диссимилиации азота и приводить к небольшим значениям $\delta^{15}\text{N}_{\text{микро}}$ и ^{15}N -обогащения. Однако в исследованных почвах концентрации экстрагируемых углерода и азота положительно взаимосвязаны ($R^2 = 0.84$, $p < 0.001$). В результате показатели доступности углерода оказываются положительно связанными с показателями изотопного состава микробной биомассы. Положительная связь между ^{15}N -обогащением микробной биомассы и концентрацией $\text{C}_{\text{экстр}}$ характерна также для почв травяных экосистем в Канзасе [30].

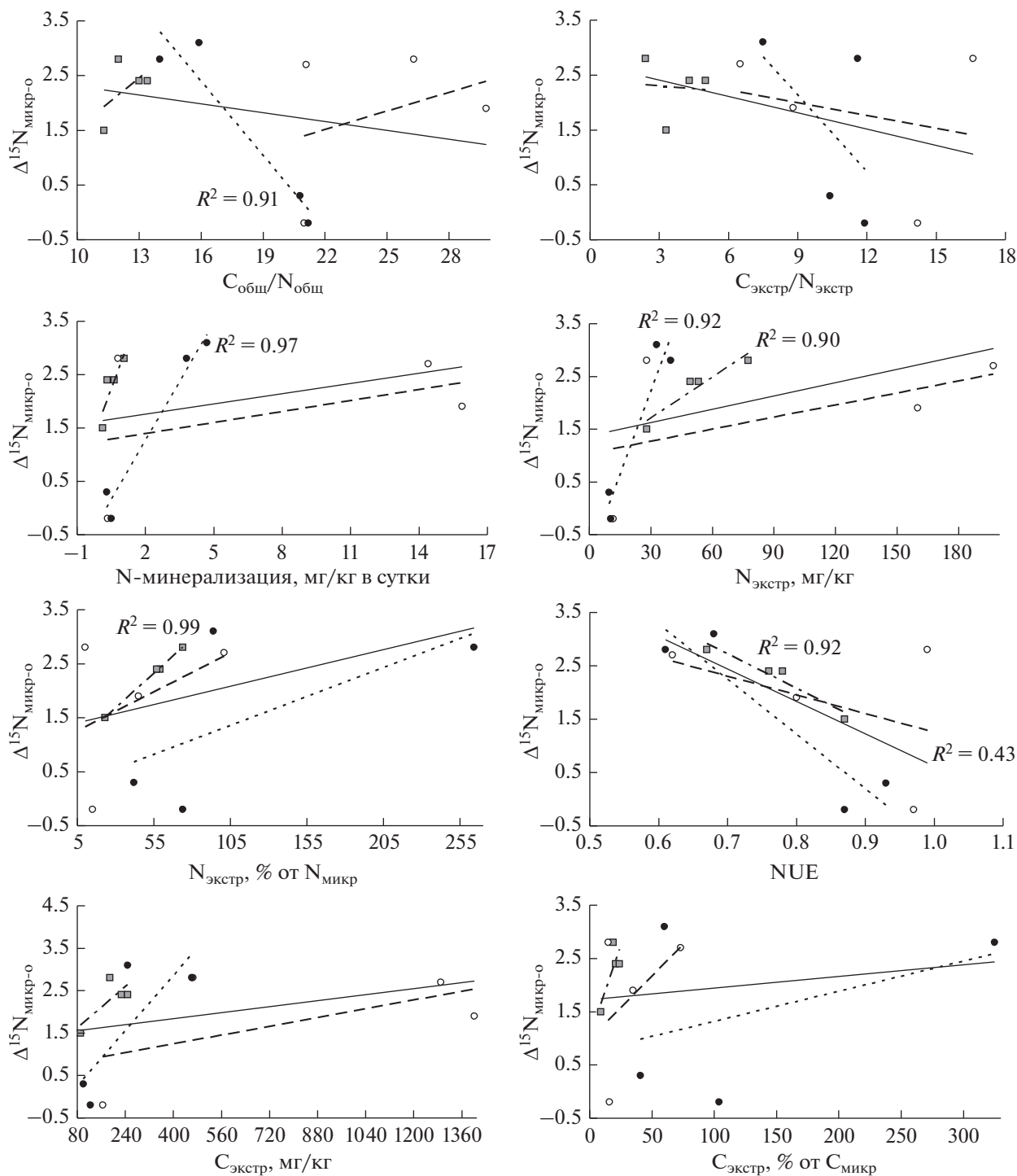


Рис. 2. Соотношение между ^{15}N -обогащением микробной биомассы относительно общего азота почвы и показателями доступности азота и углерода.

Нам известна только одна работа [15], в которой показана отрицательная связь между ^{15}N -обогащением микробной биомассы относительно экстрагируемого азота и концентрацией экстрагируемого углерода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микробная биомасса почв альпийских и горно-тундровых экосистем в большинстве случаев обогащена изотопом ^{15}N относительно общего и экстрагируемого азота. Степень обогащения свя-

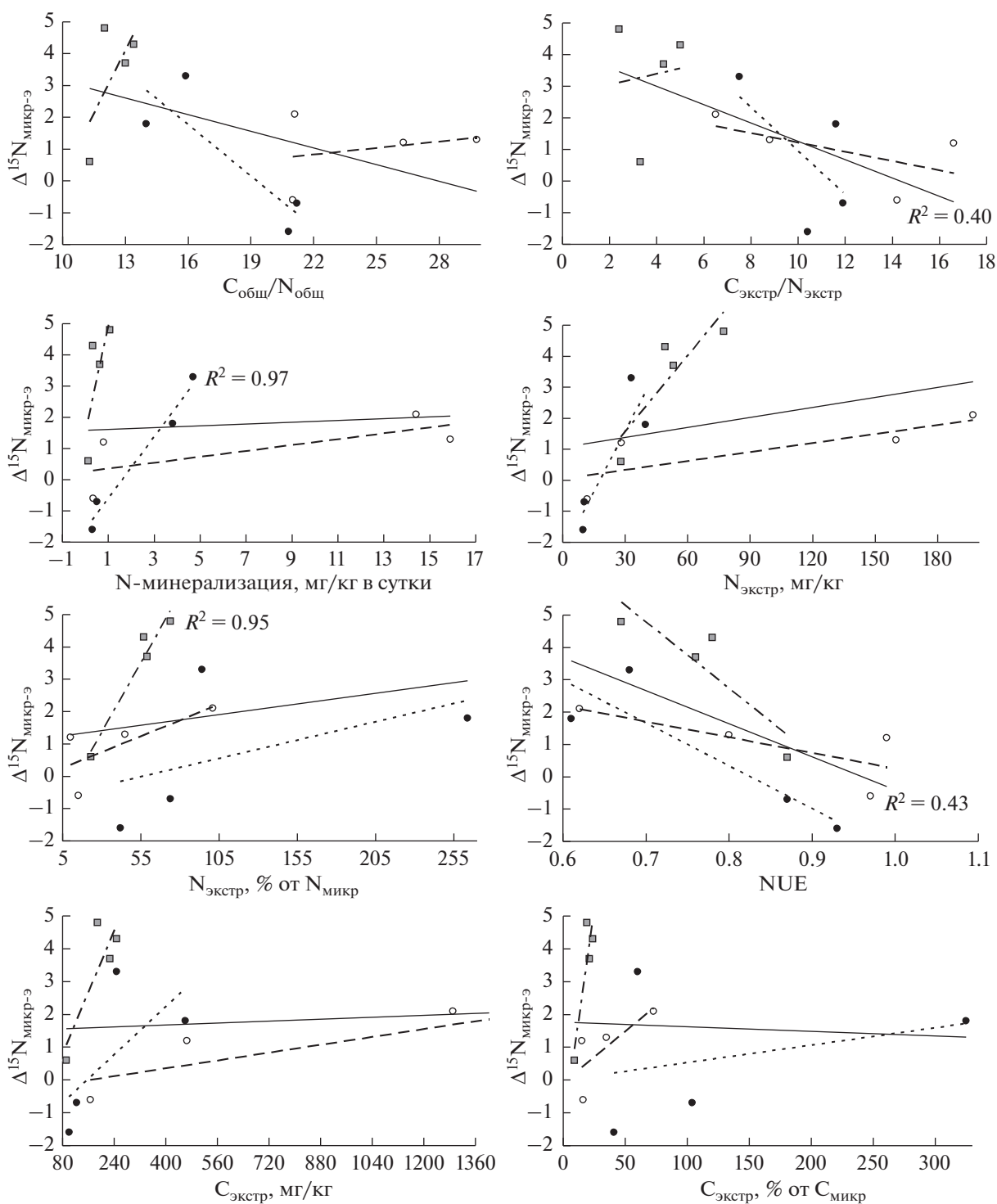


Рис. 3. Соотношение между ^{15}N -обогащением микробной биомассы относительно экстрагируемого азота почвы и показателями доступности азота и углерода.

зана с активностью диссимиляции азота микроорганизмами, зависящей от доступности ресурса. Показателями такой доступности являются абсолютная и относительная концентрации экстрагируемого азота, активность N-минерализации и эф-

фективность использования азота микроорганизмами. В то же время соотношения C/N в почве и экстрагируемых соединениях не всегда являются надежными показателями, определяющими ^{15}N -обогащение микробной биомассы почв, а

абсолютная и относительная концентрации экстрагируемого углерода не являются показателями высокой доступности углерода и низкой — азота.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят профессора Michaela Dippold за предоставленную возможность воспользоваться элементным анализатором с масс-спектрометром Delta^{plus} в Центре исследований и анализа стабильных изотопов Геттингенского университета.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

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

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.
2. 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.
3. Макаров М.И., Лавренов Н.Г., Онинченко 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.
4. 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.
5. Макаров М.И., Малышева Т.И., Меньяло О.В. Изотопный состав азота и трансформация азотсодержащих соединений в горно-луговых альпийских почвах // Почвоведение. 2019. № 9. С. 1039–1048.
6. Макаров М.И., Онинченко В.Г., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Кадулин М.С. Почвы и азотное питание растений альпийских экосистем Северо-Западного Кавказа при многолетнем повышении доступности биофильных элементов // Почвоведение. 2020. № 8. С. 1016–1024.
7. Barthelemy H., Stark S., Kytöviita M.M., Olofsson J. Grazing decreases N partitioning among coexisting plant species // *Funct. Ecol.* 2017. V. 31. P. 2051–2060.
8. Brooks P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S. Chloroform fumigation and release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen // *Soil Biol. Biochem.* 1985. V. 17. P. 837–842.
9. Choi W.J., Ro H.M., Lee S.M. Natural ¹⁵N abundances of inorganic nitrogen in soil treated with fertilizer and compost under changing moisture regimes // *Soil Biol. Biochem.* 2003. V. 35. P. 1289–1298.
10. Coyle J.S., Dijkstra P., Doucet R.R., Schwartz E., Hart S.C., Hungate B.A. Relationships between C and N availability, substrate age, and natural abundance ¹³C and ¹⁵N signatures of soil microbial biomass in a semiarid climate // *Soil Biol. Biochem.* 2009. V. 41. P. 1605–1611.
11. Dawson T.E., Mambelli S., Plamboeck A.H., Templer P.H., Tu K.P. Stable isotopes in plant ecology // *Annual Rev. Ecol. System.* 2002. V. 33. P. 507–559.
12. De Niro M.J., Epstein S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1981. V. 45. P. 341–351.
13. Dijkstra P., Ishizu A., Doucet R., Hart S.C., Schwartz E., Menyailo O.V., Hungate B.A. ¹³C and ¹⁵N natural abundances of the soil microbial biomass // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 3257–3266.
14. Dijkstra P., LaViolette C.M., Coyle J.S., Doucet R.R., Schwartz E., Hart S.C., Hungate B.A. ¹⁵N enrichment as an integrator of the effects of C and N on microbial metabolism and ecosystem function // *Ecology Lett.* 2008. V. 11. P. 389–397.
15. Dijkstra P., Menyailo O.V., Doucet R.R., Hart S.C., Schwartz E., Hungate B.A. C and N availability affects the ¹⁵N natural abundance of the soil microbial biomass across a cattle manure gradient // *European J. Soil Sci.* 2006. V. 57. P. 468–475.
16. Emmerton K.S., Callaghan T.V., Jones H.E., Leake J.R., Michelsen A., Read D.J. Assimilation and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal fungi // *New Phytol.* 2001. V. 151. P. 503–511.
17. Farrell R.E., Sandercock P.J., Van Kessel C. Landscape-scale variations in leached nitrate: Relationship to denitrification and natural nitrogen-15 abundance // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1996. V. 60. P. 1410–1415.
18. Gebauer G., Taylor A.F.S. ¹⁵N natural abundance in fruit bodies of different functional groups of fungi in relation to substrate utilization // *New Phytol.* 1999. V. 142. P. 93–101.
19. Kohzu A., Yoshioka T., Ando T., Takahashi M., Koba K., Wada E. Natural ¹³C and ¹⁵N abundance of field-collected fungi and their ecological implications // *New Phytol.* 1999. V. 144. P. 323–334.
20. Lerch T.Z., Nunan N., Dignac M.-F., Chenu C., Mariotti A. Variations in microbial isotopic fractionation during soil organic matter decomposition // *Biogeochemistry.* 2011. V. 106. P. 5–21.
21. Macko S.A., Fogel M.L., Hare P.E., Hoering T.C. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in the synthesis of amino acids by microorganisms // *Chem. Geol.* 1987. V. 65. P. 79–92.
22. Makarov M.I., Malysheva T.I., Menyailo O.V., Soudzilovskaia N.A., van Logtestijn R.S.P., Cornelissen J.H.C. Effect of K₂SO₄ concentration on extractability and isotope signature ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of soil C and N fractions // *Eur. J. Soil Sci.* 2015. V. 66. P. 417–426.
23. Minagawa M., Wada E. Stepwise enrichment of N-15 along food-chains — further evidence and the relation between delta-N-15 and animal age // *Geochim. Cosmochim. Acta.* 1984. V. 48. P. 1135–1140.

24. Mooshammer M., Wanek W., Hämmerle I., Fuchslueger L., Hofhansl F., Knoltsch A., Schneckler J., Takriti M., Watzka M., Wild B., Keiblinger K.M., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A. Adjustment of microbial nitrogen use efficiency to carbon:nitrogen imbalances regulates soil nitrogen cycling // *Nat. Commun.* 2014. V. 5. P. 3694.
25. Post D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions // *Ecology*. 2002. V. 83. P. 703–718.
26. 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.
27. Robinson D. $\delta^{15}\text{N}$ as an integrator of the nitrogen cycle // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. P. 153–162.
28. Shinoda K., Yano M., Yoh M., Yoshida M., Makabe A. Control of the nitrogen isotope composition of the fungal biomass: evidence of microbial nitrogen use efficiency // *Microbes Environ.* 2019. V. 34. P. 5–12.
29. Taylor A.F.S., Högbom L., Högborg M., Lyon A.J.E., Näsholm T., Högborg P. Natural ^{15}N abundance in fruit bodies of ectomycorrhizal fungi from boreal forests // *New Phytol.* 1997. V. 136. P. 713–720.
30. Tiemann L.K., Billings S. Indirect effects of nitrogen amendments on organic substrate quality increase enzymatic activity driving decomposition in a mesic grassland // *Ecosystems*. 2011. V. 14. P. 234–247.
31. Williams M.A., Rice C.W., Owensby C.E. Natural ^{15}N abundances in a tallgrass prairie ecosystem exposed to 8-y of elevated atmospheric CO_2 // *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 409–412.
32. Wu J., Zhang Q., Yang F., Yao Lei, Zhang Q., Cheng X. Afforestation impacts microbial biomass and its natural ^{13}C and ^{15}N abundance in soil aggregates in central China // *Sci. Total Environ.* 2016. V. 568. P. 52–56.
33. Yamaguchi Y.T., Chikaraishi Y., Takano Y., Ogawa N.O., Imachi H., Yokoyama Y., Ohkouchi N. Fractionation of nitrogen isotopes during amino acid metabolism in heterotrophic and chemolithoautotrophic microbes across Eukarya, Bacteria, and Archaea: Effects of nitrogen sources and metabolic pathways // *Org. Geochem.* 2017. V. 111. P. 101–112.

^{15}N Natural Abundance of Soil Microbial Biomass in Alpine and Tundra Ecosystems

M. I. Makarov^{1,*}, M. S. Kadulin¹, and T. I. Malysheva¹

¹Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

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

Isotopic composition of nitrogen in soil microbial biomass ($\delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$) is connected with transformation of nitrogen compounds and with balance of carbon and nitrogen availability for microorganisms. The dependence of $\delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ on nitrogen isotopic composition in the substrate ($\delta^{15}\text{N}$ of total and extractable nitrogen), as well as the dependence of $\delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ and ^{15}N -enrichment of microbial biomass ($\Delta^{15}\text{N}_{\text{micr}} = \delta^{15}\text{N}_{\text{micr}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{substr}}$) on nitrogen availability indicators (C/N ratio in soil, N-mineralization activity, concentration of extractable nitrogen, and nitrogen use efficiency) in soils of four alpine ecosystems of the North Caucasus and four tundra ecosystems of the Khibiny Mountains has been studied. It has been shown that $\delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ varies from -0.2 to $+8.4\text{‰}$ and can be characterized by both ^{15}N -enrichment and depletion (negative $\Delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ values) relative to the total and extractable soil nitrogen. As a rule, $\Delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ is $1.5\text{--}3.1\text{‰}$ relative to $\delta^{15}\text{N}_{\text{tot}}$ and $0.6\text{--}4.8\text{‰}$ relative to $\delta^{15}\text{N}_{\text{extr}}$. However, in the most N-deficient conditions in soils of mountain tundra lichen and shrub heaths, N_{micr} does not accumulate an increased amount of ^{15}N . The $\delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ and $\Delta^{15}\text{N}_{\text{micr}}$ do not show a close correlation with the C/N ratio. Much better ^{15}N accumulation in microbial biomass is associated with N-mineralization (positive) and nitrogen use efficiency (negative). This indicates the role of microbial nitrogen dissimilation in controlling the nitrogen isotopic composition of soil microbial biomass.

Keywords: ^{15}N -enrichment, microbial biomass, nitrogen assimilation-dissimilation, isotope fractionation, N-mineralization, nitrogen use efficiency