

УДК 631.42:581.5

СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ СТАНДАРТНОГО МАТЕРИАЛА В ПОЧВАХ ВЫСОКОГОРНЫХ ФИТОЦЕНОЗОВ ТЕБЕРДИНСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА

© 2023 г. Т. Г. Елумеева^{а, *}, М. И. Макаров^а, М. С. Кадулин^а, К. Н. Замалетдинова^а,
Т. И. Малышева^а, Д. М. Гулов^б, А. А. Ахметжанова^а, М. А. Чепурнова^а, В. Г. Олимпченко^{а, с}

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

^бБашкирский государственный университет, ул. Валиди, 32, Уфа, 450076 Россия

^сТебердинский национальный парк, Бадукский пер., 1, Теберда, 369210 Россия

*e-mail: elumeeva@mail.ru

Поступила в редакцию 11.04.2023 г.

После доработки 08.06.2023 г.

Принята к публикации 21.06.2023 г.

Высокогорные почвы очень разнообразны по содержанию органического вещества (ПОВ), но факторы, определяющие такое разнообразие, все еще полностью не выявлены. В 16 субальпийских, альпийских и субнивальных фитоценозах Тебердинского национального парка (северо-западный Кавказ) исследовали физико-химические и микробиологические характеристики почв, а также оценили параметры разложения стандартного материала на основе «индекса чайных пакетиков» (tea bag index, TBI): показатель стабилизации (S_{TBI}) и константу скорости разложения (k_{TBI}). Проверили следующие гипотезы: (1) ПОВ — один из предикторов S_{TBI} и k_{TBI} в высокогорьях наряду с другими физико-химическими свойствами почвы; (2) больше ПОВ содержится при высоких значениях S_{TBI} и низких k_{TBI} ; (3) содержание ПОВ скоррелировано с подземной продукцией растений. Ведущими градиентами в изученных почвах являются: содержание влаги (автоморфные—гидроморфные почвы) и сопутствующее накопление ПОВ, а также высотный градиент, вверх по которому снижалось базальное дыхание почвы. Степень насыщения азотом (т.е. качество ПОВ) экстрагируемой фракции оказалась лучшим предиктором скорости разложения. Показатель S_{TBI} снижался при увеличении содержания общего углерода и потерь при прокаливании, а положительная связь k_{TBI} с ПОВ отмечена только на автоморфных почвах. Таким образом, для богатых органическим веществом почв характерны низкий показатель стабилизации и относительно высокая скорость разложения. В фитоценозах с травянистыми доминантами содержание ПОВ было положительно скоррелировано с продукцией тонких корней, что подчеркивает важную роль продуктивности в накоплении органического вещества.

Ключевые слова: разложение органического вещества, стабилизация органического вещества, литозем, петрозем, продуктивность корней, tea bag index

DOI: 10.31857/S0032180X23600701, **EDN:** ALUSMC

ВВЕДЕНИЕ

Накопление почвенного органического вещества (ПОВ) зависит от продуктивности растительного сообщества, которая определяется климатом и доступностью воды и элементов минерального питания, а также от баланса между стабилизацией (трансформацией соединений в более устойчивые) и разложением (минерализацией) [4, 12, 49, 56]. Высокая продуктивность может сочетаться с низким содержанием ПОВ, когда разложение идет быстрее, чем стабилизация (тропические леса), а в низкопродуктивных фитоценозах стабилизация может преобладать над

разложением, вызывая накопление ПОВ (верховые болота) [28]. В альпийских тундрах почвы под относительно продуктивными кустарничковыми сообществами содержат меньше углерода, чем под травянистыми, что может объясняться более быстрым разложением органического вещества вследствие высокой активности микоризных грибов и формирования более благоприятного микроклимата для активности сапротрофов [55]. Кроме того, физические и химические свойства почвы контролируют количество содержащегося в них органического вещества, влияя на его доступность для микробного разложения [32, 53, 54].

Низкая скорость разложения обычно определяется факторами, отрицательно влияющими на ферментативные реакции: низкие температуры, дефицит влаги или анаэробные условия вследствие ее избытка [29, 46]. Если эти факторы удовлетворительны, возможны три основных механизма стабилизации ПОВ [46, 49]: (1) устойчивость поступающего органического вещества к разложению и его постепенное преобразование микроорганизмами в еще более устойчивое ПОВ, (2) физическая изоляция ПОВ от микроорганизмов в почвенных агрегатах, включая микроанаэробные зоны, (3) образование органо-минеральных соединений ПОВ с Al, Fe и Ca.

Индекс “чайных пакетиков” (tea bag index, TBI) позволяет стандартным методом сравнить скорость начальных стадий трансформации органического вещества в разных условиях [28]. При этом учитываются оба процесса: стабилизация и разложение. Показатель стабилизации (stabilization factor, S_{TBI}) оценивает, какая часть лабильной фракции органического вещества переходит в трудноразлагаемые соединения, а константа разложения (decomposition constant, k_{TBI}) — насколько быстро идет минерализация.

Возможны разные комбинации этих показателей. Низкие значения S_{TBI} и высокие k_{TBI} должны приводить к слабой аккумуляции органического вещества в почве. Наоборот, высокие значения S_{TBI} и низкие k_{TBI} должны приводить к высокой аккумуляции. Хотя накопление ПОВ — процесс длительный, его количество в почве динамично и связано с актуальными условиями, которые могут поддерживать стабильность или, напротив, вызывать дестабилизацию органических соединений [4]. Таким образом, начальная скорость разложения стандартного материала может быть, по крайней мере, частично, связана с содержанием ПОВ. Однако, если значения S_{TBI} и k_{TBI} оба низкие или оба высокие, накопление ПОВ может сильнее зависеть от продуктивности, когда почвы более продуктивных экосистем содержат больше органического вещества, а также от функциональных признаков доминирующих видов растений, определяющих устойчивость растительных остатков к разложению [22]. Таким образом, начальная скорость разложения не будет скоррелирована с ПОВ. В накоплении ПОВ подземная продукция может играть более важную роль, чем надземная [6]. На разложение корни влияют опосредованно, например, их выделения могут вызывать прайминг-эффект, при котором стимулируется разложение не только вновь поступившего органического вещества, но и ПОВ [6, 20], и в лесах удаление живых корней вызывает увеличение ПОВ в органо-минеральных комплексах [44]. Таким образом, при большом объеме тонких корней в почве ожидается меньшее содержание ПОВ.

С другой стороны, корневые выделения, трансформированные микроорганизмами, могут разлагаться труднее [13], что приводит к накоплению ПОВ. В дополнение, качество поступающего органического вещества (видовая принадлежность, органы растений) и его устойчивость к разложению влияют на формирование сообщества микроорганизмов и их активность, обеспечивая так называемый “home advantage effect” для конкретного местообитания [57]. Использование стандартного материала для оценки трансформации органического вещества позволяет избежать этого эффекта и получить сравнимые данные между сообществами.

Высокогорья — удобный объект для экологических исследований, так как влияние климата на высотном градиенте дополняется выраженным влиянием мезорельефа. В результате разнообразные местообитания могут располагаться на компактной территории в пределах одного высотного пояса. Кроме того, высокогорные сообщества очень разнообразны по продуктивности и содержанию ПОВ [3, 9, 14, 16, 30, 37], которое трудно прогнозируется свойствами почвы и факторами почвообразования в горах [25]. В настоящей работе исследовали связи между содержанием ПОВ, S_{TBI} и k_{TBI} в почвах разных фитоценозов в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах Северо-Западного Кавказа. Проверили следующие гипотезы: (1) ПОВ — один из предикторов S_{TBI} и k_{TBI} в высокогорьях наряду с другими физико-химическими свойствами почвы; (2) больше ПОВ содержится при высоких значениях S_{TBI} и низких k_{TBI} ; (3) содержание ПОВ скоррелировано с подземной продукцией растений, которая влияет на его связи с параметрами разложения, оцененными с использованием TBI.

ОБЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования. Изученные участки располагались в субальпийском, альпийском и субнивальном поясах на горе Малая Хатипара в Тебердинском национальном парке (северо-западный Кавказ, Россия). Для района характерен типичный горный климат умеренной зоны. Среднегодовая температура в альпийском поясе составляет около -1.2°C , а среднегодовое количество осадков — 1400 мм/год [40]. В почвенном покрове преобладают почвы с органогенным или слабо развитым гумусовым горизонтом, принадлежащие к отделу литоземов и петроземов по классификации почв России (2004) [2]. В аккумулятивных элементах рельефа встречаются почвы с торфяным горизонтом (торфяно-литоземы). Почвы сформированы на силикатных горных породах (серые граниты, слюдяные сланцы), в них отсутствуют карбонаты [1]. Почвы субнивальных и альпийских осыпей отличаются высокой каме-

нистостью, достигающей 95 мас. %. В целом, если исключить крупные валуны, то уровень каменистости остальных автоморфных почв под альпийскими и субальпийскими растительными сообществами значительно ниже и находится в диапазоне 2–20%. Гранулометрический состав мелкозема почв субнивальных и альпийских осыпей песчаный и супесчаный, остальных автоморфных почв — легкосуглинистый. Верхняя граница леса находится на высоте около 2500 м над ур. м.

Изучали свойства почв 16 фитоценозов, типичных для трех поясов в диапазоне высот от 2180 до 3070 м над ур. м. В субальпийском поясе исследовали литоземы темногоумусовые и перегнойно-темногоумусовые [2] следующих фитоценозов: березняк рододендроновый (БР), сосняк вейниковый (СВ), субальпийское высокотравное сообщество (СубВ), субальпийский вейниковый луг (СВЛ), а также торфяно-литозем субальпийского болота (СубБ). В альпийском поясе литоземы были приурочены к таким фитоценозам как можжевельниковое сообщество (МС), пестрооовсяницевый луг (ПЛ), гераниево-копеечниковый луг (ГКЛ), альпийская лишайниковая пустошь (АЛП) и альпийский ковер (АК), а также литозем грубогумусовый в рододендроннике (РОД). Также в этом поясе исследовали торфяно-литозем альпийского болота (АБ) и петроземы гумусовые альпийской сухой осыпи (АСО) и альпийской влажной осыпи (АВО). В субнивальном поясе исследовали петроземы гумусовые субнивальной сухой осыпи (ССО) и субнивальной влажной осыпи (СВО).

Помимо разного высотного положения, почвы этих фитоценозов занимают разное положение в рельефе (от наветренных склонов до плоских оснований склонов) и дифференцируются по глубине и длительности снежного покрова. Подробное описание изученных сообществ приведено в монографии [39].

Эксперимент с разложением. В качестве стандартного материала для эксперимента с разложением использовали чай Lipton в пирамидках: зеленый (*Camellia sinensis*; EAN: 87 22700 05552 5) и ройбос (*Aspalathus linearis*; EAN: 87 22700 18843 8), в соответствии с модифицированным протоколом ТВІ [28] период инкубации был увеличен в связи с очень низкими значениями $k_{ТВІ}$ [17, 28, 58]. Наблюдения проводили в два сезона: с 18–19 сентября 2011 г. по 20–21 сентября 2012 г. (12 сообществ) и с 16–18 сентября 2015 г. по 13–14 сентября 2016 г. (8 сообществ). В четырех фитоценозах (АЛП, ГКЛ, АБ и СубБ) образцы были заложены в оба сезона.

В почву каждого фитоценоза на глубину 8 см закладывали пакетики зеленого чая и ройбоса в пятикратной повторности. Расстояние между пакетиками в паре и между повторностями составило 25 см. По окончании эксперимента рассчиты-

вали потерю массы как разницу между исходной и итоговой массой зеленого чая или ройбоса в каждом пакете. Перед взвешиванием содержимого из пакетиков удаляли вросшие корни и высушивали образцы при 80°C в течение 24 ч. После взвешивания образцы прокаливали при 500°C, и массу золы вычитали из сухой массы, чтобы исключить загрязнение образцов почвой (доля золы, исходно содержащейся в чае, очень мала и составляет 0.2–0.4% [28]).

Факторы среды, влияющие на разложение. Для характеристики условий разложения использовали абсолютную высоту, которая отражает изменение температурного режима на исследованных участках. Почвы считались промерзающими, если снежный покров держится только часть зимы, а его глубина составляет менее 0.5 м [39]. Характеристики снежного покрова не связаны с высотой на изученном градиенте, так как накопление снега в горах в большей степени зависит от рельефа и направления ветра [40].

Методы измерения свойств почв. Для сравнительной характеристики обеспеченности почв влагой определяли массовую влажность. Пробы отбирали в течение одних суток в августе спустя три дня после дождя. К этому времени снежный покров полностью сошел на всех участках, и в почву не поступало талой воды. Хотя влажность почвы сильно зависит от сезонной и разнгодоичной изменчивости количества осадков и интенсивности эвапотранспирации, однократное измерение может характеризовать градиент влажности в почвах изученных сообществ.

Для оценки глубины залегания скального основания использовали стальной шуп длиной 35 см.

Отбор образцов почвы проводили в пятикратной повторности из слоя 0–10 см верхнего горизонта (W, AU, AO, AH, T) вблизи точек заложения стандартного материала. В автоморфных почвах верхний органогенный горизонт предварительно удаляли. Образцы почвы замораживали в течение 5 ч с момента отбора и хранили в таком состоянии до начала лабораторных исследований.

Определение минералогического состава автоморфных почв проводили иммерсионным методом из одной смешанной пробы. Для каждой пробы рассматривали по 500 зерен фракции 0.25–1 мм. Выделяли три группы минералов: кварц, полевые шпаты, а также основные минералы (слюды, роговая обманка, пироксены и др.).

Для характеристики микробиологической активности почвы, а также содержания лабильных форм углерода и азота использовали образцы почв естественной влажности (без высушивания) сразу после разморозки.

При подготовке влажные образцы минеральных горизонтов почв пропускали через сито с диаметром отверстий 5 мм и вручную выбирали

корни и камни. Петроземы сразу просеивали через сито с диаметром отверстий 2 мм. Влажные образцы торфа измельчали ножницами.

Из влажных образцов получали солевые вытяжки ($0.05 \text{ M K}_2\text{SO}_4$) при соотношении почва : раствор 1 : 5 и фильтрации через бумажный фильтр “синяя лента”.

Содержание экстрагируемого органического углерода ($C_{\text{орг-экстр}}$) и общего экстрагируемого азота ($N_{\text{экстр}}$) в вытяжках измеряли при помощи жидкостного анализатора Shimadzu TOC(N)-V_{CPN}.

Неорганические формы азота определяли колориметрически: аммонийный азот (N-NH_4) — салицилат-нитропруссидным методом [27]; нитратный азот (N-NO_3) — при восстановлении до NO_2 на кадмиевой колонке и его последующим окрашиванием сульфаниламидом и N-(1-нафтил)-этилендиамин-дигидрохлоридом [15].

Органический экстрагируемый азот ($N_{\text{орг-экстр}}$) рассчитывали как разницу между его общим содержанием в вытяжке ($N_{\text{экстр}}$) и суммой минеральных форм ($\text{N-NH}_4 + \text{N-NO}_3$).

Интенсивность N-минерализации (накопление минеральных форм азота при разложении органического вещества почвы) оценивали посредством инкубации почвы при условно полевой влажности в течение 21 сут при 22°C. Постоянную температуру поддерживали в термостате Sanyo MIR-154. Контроль влажности почвы осуществляли весовым методом.

Базальное дыхание почвы с условно полевой влажностью измеряли на газовом хроматографе Кристалл 2000 при накоплении CO_2 в течение 1 сут при 22°C.

Остальные показатели определяли при стандартной процедуре подготовки проб сухой почвы. $\text{pH}_{\text{H}_2\text{O}}$ измеряли в водной вытяжке 1 : 5. Неорганический фосфор ($\text{P}_{\text{подв}}$) из почвы экстрагировали по Кирсанову с последующим окрашиванием по Мэрфи и Райли. Колориметрирование аммонийного и нитратного азота, а также фосфора осуществляли на спектрофотометре Genesys 10uv.

Для оценки **содержания ОВ в почвах** наряду с классическим методом потери при прокаливании (ППП) применяли метод сухого сжигания с помощью элементного CN анализатора Elementar Vario EL III. Использовали образцы почв, размолотые до пудры на шаровой мельнице Retsch MM200. Для определения PPP образцы почвы массой от 3 до 10 г брали в каждом сообществе в трехкратной повторности. Образцы высушивали в сушильном шкафу при 105°C в течение 12 ч, а затем прокаливали в муфельной печи при 500°C в течение 8 ч. Эти два метода позволяют получать сопоставимые результаты определения содержания органического вещества в бескарбонатных

сходных по генезису горизонтах (гумусовые и органогенные, как в настоящем случае) [23].

Продукцию тонких корней использовали в качестве показателя подземной продуктивности растений. Ее определяли с использованием чайных ситечек из нержавеющей стали с размером ячейки около 1.5 мм и диаметром 4.5 см (объем 47.7 см³), заполненных просеянной почвой и закопанных на глубину около 7 см в пятикратной повторности в каждом сообществе [41]. Время экспозиции составило около 60 дней и охватывало вторую часть вегетационного периода в лесном поясе, с 17–20 июля по 19–20 сентября 2019 г. После выкапывания выросшие корни отделяли от почвы, промывали, высушивали в сушильном шкафу при 80°C в течение 10 ч и взвешивали. Эти измерения дают сравнительную оценку продукции корней между сообществами за один и тот же промежуток времени.

Анализ данных. Скорость разложения $k_{\text{ТВ}}$ и показатель стабилизации $S_{\text{ТВ}}$ оценивали, исходя из потерь массы зеленым чаем и ройбосом по методике [28]. $S_{\text{ТВ}}$ был рассчитывали по формуле $S = 1 - a_g/H_g$, где a_g — отношение между потерей массы и исходной массой образца зеленого чая, а H_g — стандартная величина его лабильной фракции, равная 0.842 г/г. Для вычисления $k_{\text{ТВ}}$ применяли экспоненциальные модели по формуле $a_r(t) = a_r e^{-kt}$, где $a_r(t)$ — масса лабильной фракции ройбоса, не разложившейся за период наблюдений, а a_r — общая величина лабильной фракции с учетом показателя стабилизации. Для каждого образца ройбоса $a_r(t)$ рассчитывали как $a_r(t) = W_r(t) - (1 - a_r)$, где $W_r(t)$ — масса образца ройбоса после окончания опыта. Общую величину лабильной фракции ройбоса (a_r) оценивали по формуле $a_r = H_r (1 - S)$, где H_r — стандартная величина лабильной фракции ройбоса, равная 0.552 г/г [28]. При вычислении $k_{\text{ТВ}}$ допускали, что только лабильная фракция разлагается в течение года инкубации.

Чтобы сравнить значения $S_{\text{ТВ}}$ и $k_{\text{ТВ}}$, полученные в разные годы в четырех сообществах (АЛП, ГЛЛ, АБ и СубБ), использовали непараметрический тест Манна–Уитни.

Для всех признаков почв, а также для высоты над уровнем моря, рассчитывали коэффициенты корреляции Спирмена. Провели ординацию сообществ по свойствам почв методом главных компонент в пакете *vegan* [38]. Использовали следующие показатели: массовая влажность, pH , $C_{\text{общ}}$, $N_{\text{общ}}$, N-NH_4 , N-NO_3 , $\text{P}_{\text{подв}}$, базовое дыхание почвы и скорость минерализации азота. Данные для ординации были стандартизованы. Коэффициенты корреляции $S_{\text{ТВ}}$ и $k_{\text{ТВ}}$ с двумя первыми осями наибольшего варьирования рассчитывали с помощью перестановочных тестов, функция

“envfit” в пакете *vegan*. Так как в ходе ординации гидроморфные почвы болот резко выделялись среди остальных, то дополнительно провели ординацию для 14 сообществ, исключив болота. Для них дополнительно в анализ включили процентное содержание минералов (полевые шпаты, кварц и основные минералы).

Для выявления связи $S_{\text{ТВ}}$ и $k_{\text{ТВ}}$ с факторами среды использовали регрессионные модели со смешанным эффектом с помощью функции “lme” в пакете *nlme* [43] в статистической среде R 4.1.0 [50]. В качестве фиксированных эффектов в модели были включены высота и все измеренные физико-химические и микробиологические свойства, а сообщество рассматривали как случайный эффект для того, чтобы учесть варьирование между образцами в пределах одной повторности. Лучшую модель отбирали в ходе автоматической пошаговой регрессии (функция “stepAIC”). Итоговые модели проверяли на нормальное распределение ошибок по квантиль-квантильным диаграммам, а также на фактор инфляции дисперсии, функция “vif” в пакете *car* в R [21]. Значимость фиксированных эффектов оценивали с помощью анализа отклонений II типа с помощью функции “Anova” в пакете *car*. Коэффициенты детерминации дисперсии, объясненной фиксированными эффектами, (marginal R^2) рассчитывали в пакете *MuMIn* [5, 36].

Чтобы выяснить, может ли содержание ПОВ быть предсказано показателем стабилизации и скоростью разложения и влияет ли продуктивность корней на эти взаимоотношения, мы провели такой же анализ с ППП и $C_{\text{общ}}$ в качестве зависимых переменных и $S_{\text{ТВ}}$, $k_{\text{ТВ}}$ и продуктивностью корней как предикторами. В этом случае для $S_{\text{ТВ}}$ и $k_{\text{ТВ}}$ были взяты средние значения за все годы. Дополнительно построили модель только для сообществ с травянистыми доминантами, так как корневая продуктивность древесных сообществ обычно меньше по сравнению с травяными фитоценозами, поскольку древесные растения увеличивают поверхность поглощения за счет гиф микоризных симбионтов, что не отражает корневую продуктивность [10, 34].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Разнообразие горных почв Тебердинского национального парка. Почвы под высокогорными фитоценозами Тебердинского национального парка разнообразны по физико-химическим свойствам и микробиологической активности (табл. 1–2). Глубина залегания скального основания в автоморфных почвах варьировала от 8.3–8.4 см на осыпях до 15–20 см на пологих склонах (МС, ПЛ), а в гидроморфных почвах за счет накопления органического материала порода была глубже 35 см.

В исследованных автоморфных почвах основная доля минералов приходилась на кварц (24–50%) и группу полевых шпатов (29–56%). Число зерен основных минералов также было весьма значительным (16–29%). Однако темноцветных минералов практически не обнаружено, встречались лишь их единичные зерна. Таким образом, почвообразующие породы всех исследованных автоморфных почв в целом можно отнести к группе гранитов и гранодиоритов.

Массовая влажность изменялась от 4% на сухих осыпях до более 600% в гидроморфных почвах. Она не была связана с высотным градиентом, но отражала дифференциацию почв в элементах рельефа, и большинство измеренных признаков, кроме pH_{H_2O} и БД, были с ней скоррелированы (табл. 3). В автоморфных почвах массовая влажность была положительно скоррелирована с содержанием кварцев ($R = 0.688$, $p = 0.008$) и отрицательно — с содержанием полевых шпатов ($R = -0.758$, $p = 0.002$). Диапазон кислотности охватывал как слабокислые и нейтральные значения pH_{H_2O} (5.12–6.84) начальной стадии выветривания скальной породы на субнивальных и альпийских осыпях, так и низкие значения pH_{H_2O} (4.13–4.42) в присутствии *Rhododendron caucasicum* Pall.

Наибольшие значения ППП были характерны для почв болот (СубБ — 90.1%; АБ — 75.4%) и двух сообществ с высоким участием рододендрона (РОД — 77.6%; БР — 68.4%), а наименьшие — в почвах субнивальных осыпей (4.3%). Соответственно, на петроземах субнивальных и альпийских осыпей было наименьшее содержание $C_{\text{общ}}$ (0.3–2.3%) и $N_{\text{общ}}$ (0.1–0.2%), а наибольшее содержание $C_{\text{общ}}$ было закономерно приурочено к торфяным горизонтам Т болотных почв (39.5–40.5%) так же, как относительно высокое содержание азота по сравнению с другими сообществами (1.7–2.1%). Содержание подвижного фосфора варьировало от 2.6 мг/кг в почвах альпийских пустошей до 213 мг/кг на субальпийских болотах. При этом в почвах субнивальных и альпийских осыпей концентрация $P_{\text{подв}}$ составила 42.5–128.4 мг/кг, что можно объяснить его накоплением при выветривании скальной породы на фоне неблагоприятных условий для геохимической миграции (слабокислый и нейтральный pH_{H_2O}), а также крайне малым количеством корней растений, которые бы могли изымать этот элемент из почвы.

Содержание экстрагируемых форм органического углерода и азота в почвах с развитием растительного покрова возрастает при переходе от субнивальных и альпийских осыпей (25–88 и 2–6 мг/кг) к АЛП (119 и 10 мг/кг соответственно). Далее в целом для лесных и луговых сообществ альпийского и субальпийского пояса содержание $C_{\text{орг-экстр}}$ (265–394 мг/кг) и $N_{\text{орг-экстр}}$ (21–55 мг/кг) варьиру-

Таблица 1. Общая характеристика физико-химических свойств почвы. Жирным шрифтом выделены сообщества с древесными доминантами. Приведены средние (над чертой) и ошибки среднего (под чертой). $n = 5$ для всех параметров, кроме потерь при прокаливании (ППП). БР, березняк рододендроновый; СВ, сосняк войниковый; СубБ, субальпийское болото; СубВ, субальпийское высокогорное сообщество; СВЛ, субальпийский войниковый луг; МС, можжевельный стланик; ПЛ, пестрооветшенный луг; РОД, рододендронник; ГКЛ, гераниево-копеечниковый луг; АЛП, альпийская лишайниковая пустошь; АК, альпийский ковер; АВО, альпийская влажная осыпь; АБ, альпийское болото; АСО, альпийская сухая осыпь; ССО, субнивальная сухая осыпь; СВО, субнивальная влажная осыпь

Сообщество	Высота, м над ур. м.	Почва	Горизонт	Промерзание почвы (+/–)	Глубина залегания камня, см	Массовая влажность, %	pH _{H₂O}	P, мг/кг	C _{общ} , %	N _{общ} , %	C : N _{общ}	ППП, % ($n = 3$)
БР	2184	Литозем перегнойно-темногумусовый	АН	–	16.4	44.6	4.13	169.2	16.1	0.8	19.8	68.4
СВ	2422	Литозем темногумусовый	AU	+	1.0	6.6	0.11	34.8	2.45	0.11	0.84	5.9
СубБ	2541	Торфяно-литозем	T1	–	13.9	21.8	5.14	111.1	11.2	0.6	19.2	11.3
СубВ	2542	Литозем темногумусовый	AU	–	0.9	9.6	0.08	7.0	2.82	0.09	0.44	1.1
СВЛ	2550	Литозем темногумусовый	AU	–	>35	606.7	5.93	213.5	40.5	1.7	23.9	90.1
МС	2701	Литозем перегнойно-темногумусовый	АН	+	13.8	19.7	0.17	25.5	0.77	0.11	1.93	0.7
ПЛ	2706	Литозем темногумусовый	AU	–	1.3	32.7	4.90	30.4	9.9	0.9	10.5	27.5
РОД	2750	Литозем грубогумусовый	АО	–	16.0	2.4	0.12	1.6	0.48	0.05	0.21	2.8
ГКЛ	2751	Литозем темногумусовый	AU	–	49.1	11.3	4.93	19.3	13.7	1.0	13.2	26.8
АЛП	2780	Литозем темногумусовый	AU	+	0.8	106.5	0.07	3.2	2.01	0.12	0.43	2.2
АК	2789	Литозем перегнойно-темногумусовый	АН	–	18.6	9.5	5.09	13.3	18.0	1.2	15.0	30.2
АВО	2795	Петрозем	М	–	1.3	60.9	0.08	1.6	1.47	0.11	0.25	3.9
АБ	2800	Торфяно-литозем	T1	–	19.6	9.9	5.15	12.2	13.2	1.0	13.5	28.7
АСО	2899	Петрозем	М	+	0.8	146.7	0.03	1.2	1.2	0.81	0.07	2.1
ССО	3063	Петрозем	М	+	14.5	20.5	4.42	22.7	31.3	1.3	24.2	77.6
СВО	3069	Петрозем	М	–	1.3	40.1	0.14	6.0	3.75	0.10	1.03	12.8
					15.0	3.6	4.75	13.5	8.7	0.7	12.4	20.7
					0.9	86.5	0.04	0.5	0.97	0.05	0.55	3.1
					16.7	9.4	5.64	2.6	10.8	0.8	12.8	23.3
					1.2	95.8	0.03	0.3	1.45	0.10	0.30	0.7
					17.2	4.5	4.89	9.5	15.0	1.2	12.9	21.1
					1.5	20.8	0.02	1.4	1.95	0.15	0.29	0.9
					8.3	627.4	5.12	42.5	2.3	0.2	9.4	7.3
					1.0	54.3	0.01	2.3	0.22	0.02	0.44	0.6
					>35	16.6	5.47	143.5	39.0	2.1	18.7	75.4
					8.4	4.2	0.07	16.6	0.84	0.10	1.22	6.5
					0.6	0.6	6.15	51.5	0.4	0.1	5.8	5.2
					11.7	4.0	0.10	1.7	0.06	0.01	0.46	0.9
					1.1	0.4	6.84	128.4	0.3	0.1	5.7	4.3
					19.9	9.3	0.05	4.7	0.01	0.00	0.48	0.3
					1.4	1.3	5.16	50.2	0.5	0.1	5.9	4.3
							0.02	1.7	0.03	0.00	0.14	0.3

Таблица 2. Содержание экстрагируемых форм углерода и азота в почве и микробиологические параметры. Жирным шрифтом выделены сообщества с древесными растениями. Приведены средние ± ошибки среднего, n = 5 для всех параметров. Названия сообществ приведены в табл. 1

Сообщество	C _{орг-экстр} , мг/кг	N _{орг-экстр} , мг/кг	C : N _{орг-экстр} , мг/кг	N-NH ₄ , мг/кг	N-NO ₃ , мг/кг	C : N _{орг-экстр} / C : N _{общ}	C _{микро} , мг/кг	БД, мг C-CO ₂ /(кг ч)	N-минерализация, мг N/(кг сут)
БР	<u>394</u> 38	<u>55</u> 6	<u>7.3</u> 0.4	<u>29.1</u> 2.1	<u>0.1</u> 0.0	<u>0.4</u>	<u>412.9</u> 53.5	<u>7.77</u> 0.59	<u>5.98</u> 0.40
СВ	<u>265</u> 43	<u>21</u> 4	<u>13.4</u> 0.8	<u>29.2</u> 6.5	<u>0.3</u> 0.2	<u>0.7</u>	<u>351.1</u> 36.8	<u>4.21</u> 1.04	<u>0.67</u> 0.08
СубБ	<u>2198</u> 232	<u>43</u> 5	<u>39.5</u> 3.8	<u>158.2</u> 24.0	<u>4.5</u> 0.4	<u>1.7</u>	<u>4203.5</u> 35.0	<u>5.89</u> 0.37	<u>-5.51</u> 0.83
СубВ	<u>310</u> 56	<u>36</u> 8	<u>9.7</u> 1.2	<u>49.7</u> 8.2	<u>0.7</u> 0.2	<u>0.9</u>	<u>549.6</u> 45.7	<u>6.67</u> 0.79	<u>5.33</u> 0.82
СВЛ	<u>745</u> 91	<u>74</u> 8	<u>10.0</u> 0.6	<u>33.7</u> 7.7	<u>0.1</u> 0.0	<u>0.8</u>	<u>963.6</u> 201.2	<u>6.21</u> 1.12	<u>4.70</u> 0.66
МС	<u>279</u> 12	<u>37</u> 2	<u>7.6</u> 0.2	<u>33.8</u> 1.1	<u>0.2</u> 0.0	<u>0.5</u>	<u>1128.2</u> 127.7	<u>3.82</u> 0.37	<u>1.82</u> 0.18
ПЛ	<u>345</u> 45	<u>46</u> 7	<u>7.5</u> 0.3	<u>24.0</u> 3.0	<u>0.1</u> 0.0	<u>0.6</u>	<u>955.8</u> 173.9	<u>3.12</u> 0.36	<u>3.53</u> 0.31
РОД	<u>789</u> 160	<u>65</u> 11	<u>11.7</u> 0.6	<u>18.6</u> 2.8	<u>0.1</u> 0.0	<u>0.5</u>	<u>579.2</u> 146.2	<u>6.32</u> 1.06	<u>-0.48</u> 0.18
ГКЛ	<u>348</u> 23	<u>49</u> 2	<u>7.0</u> 0.2	<u>28.2</u> 0.9	<u>1.4</u> 0.9	<u>0.6</u>	<u>619.9</u> 24.5	<u>3.15</u> 0.10	<u>5.00</u> 0.44
АЛП	<u>119</u> 10	<u>10</u> 1	<u>11.8</u> 0.6	<u>22.3</u> 2.5	<u>1.3</u> 0.3	<u>0.9</u>	<u>604.8</u> 66.5	<u>1.82</u> 0.12	<u>-0.46</u> 0.10
АК	<u>396</u> 37	<u>42</u> 4	<u>9.5</u> 0.4	<u>24.7</u> 2.5	<u>0.6</u> 0.0	<u>0.7</u>	<u>771.1</u> 81.6	<u>3.40</u> 0.45	<u>3.89</u> 0.23
АВО	<u>88</u> 8	<u>6</u> 1	<u>14.8</u> 1.8	<u>4.9</u> 0.7	<u>0.7</u> 0.0	<u>1.6</u>	<u>32.3</u> 5.8	<u>0.28</u> 0.05	<u>0.64</u> 0.19
АБ	<u>4174</u> 645	<u>232</u> 51	<u>20.4</u> 2.7	<u>169.3</u> 31.6	<u>11.5</u> 0.8	<u>1.1</u>	<u>2731.0</u> 367.2	<u>1.16</u> 0.18	<u>-4.05</u> 0.64
АСО	<u>36</u> 2	<u>3</u> 0	<u>13.1</u> 2.2	<u>2.2</u> 0.2	<u>1.3</u> 0.1	<u>2.2</u>	<u>30.9</u> 5.1	<u>0.02</u> 0.00	<u>0.09</u> 0.01
ССО	<u>25</u> 1	<u>2</u> 0	<u>12.8</u> 1.4	<u>0.9</u> 0.1	<u>2.2</u> 0.1	<u>2.2</u>	<u>11.7</u> 1.4	<u>0.03</u> 0.01	<u>0.09</u> 0.01
СВО	<u>31</u> 1	<u>2</u> 0	<u>16.0</u> 1.5	<u>1.4</u> 0.2	<u>0.8</u> 0.1	<u>2.7</u>	<u>8.1</u> 1.2	<u>0.26</u> 0.18	<u>0.08</u> 0.01

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Спирмена между свойствами почв альпийских сообществ ($n = 16$). Жирным курсивом выделены значения коэффициентов на уровне значимости $p < 0.05$, жирным шрифтом — $p < 0.01$

Параметр	Массовая влажность	pH	P	C _{общ}	N _{общ}	C : N _{общ}	ППП	C _{орг-экстр}	N _{орг-экстр}	C : N _{орг-экстр}	N–NH ₄	N–NO ₃	C _{микро}	БД	N-минер
Высота	–0.090	0.564	–0.322	–0.344	–0.355	–0.630	–0.459	–0.089	–0.149	0.026	–0.244	0.111	–0.230	–0.833	–0.345
Влажность		0.178	0.581	0.878	0.819	0.590	0.766	0.933	0.703	0.773	0.962	0.859	0.936	0.100	–0.712
pH			0.283	–0.173	–0.237	–0.422	–0.275	0.080	–0.186	0.431	0.116	0.259	0.151	–0.630	–0.569
P				0.431	0.238	0.404	0.523	0.515	0.260	0.675	0.597	0.486	0.539	0.143	–0.485
C _{общ}					0.937	0.865	0.926	0.820	0.704	0.548	0.840	0.619	0.854	0.466	–0.490
N _{общ}						0.750	0.813	0.806	0.774	0.373	0.832	0.621	0.823	0.467	–0.303
C : N _{общ}							0.862	0.523	0.464	0.352	0.573	0.276	0.611	0.676	–0.268
ППП								0.706	0.611	0.483	0.732	0.497	0.741	0.582	–0.362
C _{орг-экстр}									0.896	0.578	0.928	0.939	0.802	0.066	–0.581
N _{орг-экстр}										0.163	0.730	0.819	0.546	0.140	–0.240
C : N _{орг-экстр}											0.715	0.547	0.780	–0.033	–0.871
N–NH ₄												0.851	0.934	0.213	–0.568
N–NO ₃													0.675	–0.220	–0.631
C _{микро}														0.268	–0.581
БД															0.372

Таблица 4. Показатель стабилизации ($S_{\text{ТВИ}}$) и скорость разложения ($k_{\text{ТВИ}}$, мг/(г сут)) в высокогорных растительных сообществах, расположенных по высотному градиенту. Названия сообществ см. табл. 1. n – повторность. Если $n < 5$, чайные пакетики были повреждены во время инкубации. Уровень значимости p по результатам непараметрического теста Манна–Уитни приведен для скорости разложения в сообществах, где измерения были проведены в течение двух сезонов; значимые различия выделены жирным шрифтом. Все различия между значениями S не значимы. Значения S и k для 2011–2012 гг. приведены по [17]

Сообщество	Годы	S		k , мг/(г сут)		
		n	среднее $\pm$ ошибка	n	среднее $\pm$ ошибка	p
БР	2011–2012	5	0.264 ± 0.016	3	4.33 ± 0.34	–
СВ	2011–2012	5	0.267 ± 0.012	2	4.25	–
СубБ	2011–2012	5	-0.047 ± 0.008	5	3.38 ± 0.28	0.012
	2015–2016	4	-0.126 ± 0.007	5	2.44 ± 0.13	
СубВ	2011–2012	5	0.257 ± 0.021	5	4.74 ± 0.26	–
СВЛ	2011–2012	5	0.267 ± 0.011	4	4.43 ± 0.31	–
МС	2011–2012	5	0.360 ± 0.016	5	4.68 ± 0.41	–
ПЛ	2011–2012	5	0.324 ± 0.012	5	3.74 ± 0.39	–
РОД	2011–2012	4	0.311 ± 0.014	5	3.54 ± 0.21	–
ГКЛ	2011–2012	5	0.252 ± 0.015	5	3.78 ± 0.37	0.529
	2015–2016	5	0.278 ± 0.015	5	3.54 ± 0.34	
АЛП	2011–2012	5	0.363 ± 0.014	5	4.52 ± 0.34	0.046
	2015–2016	5	0.366 ± 0.021	5	3.30 ± 0.35	
АК	2011–2012	5	0.359 ± 0.014	5	3.72 ± 0.22	–
АВО	2015–2016	5	0.355 ± 0.014	5	2.14 ± 0.09	–
АБ	2011–2012	5	0.317 ± 0.020	5	4.66 ± 0.17	0.012
	2015–2016	5	0.279 ± 0.014	5	3.24 ± 0.17	
АСО	2015–2016	5	0.237 ± 0.013	4	3.48 ± 0.38	–
ССО	2015–2016	5	0.294 ± 0.013	5	2.94 ± 0.13	–
СВО	2015–2016	5	0.412 ± 0.028	5	2.40 ± 0.13	–

ли исключены болотные сообщества. Кроме того, отмечена отрицательная корреляция $S_{\text{ТВИ}}$ с общим количеством азота на горных лугах Швейцарии и Австрии [8]. В настоящем случае связь $S_{\text{ТВИ}}$ с $N_{\text{общ}}$ была не значимой, но отмечены отрицательные связи с $N\text{--}NH_4$ ($p = 0.003$) и $N_{\text{орг-экстр}}$ ($p = 0.024$).

Лучшим предиктором для $k_{\text{ТВИ}}$ оказалось отношение $C : N_{\text{орг-экстр}}/C : N_{\text{общ}}$ (25.0% дисперсии, табл. 5, рис. 2а). При исключении из анализа болот лучшая модель объясняла 49.6% дисперсии и включала содержание аммонийного азота и промерзание почвы. В автоморфных почвах $k_{\text{ТВИ}}$ повышалась при увеличении $N\text{--}NH_4$ и на промерзающих почвах. Тем не менее отрицательная связь между $k_{\text{ТВИ}}$ и $C : N_{\text{орг-экстр}}/C : N_{\text{общ}}$ сохранялась и в автоморфных почвах ($R^2 = 0.258$, $p < 0.001$).

Экстрагируемая фракция ПОВ субнивальных и альпийских осыпей характеризуется довольно высокой степенью насыщения азотом $C : N_{\text{орг-экстр}} = 12.8\text{--}14.8$. При улучшении гидротермических условий для развития растений и микроорганизмов соотношение $C : N_{\text{орг-экстр}}$ снижается до 7.0–

13.4 в горизонтах АУ и АН литоземов. При замедлении микробиологического разложения насыщение ПОВ азотом горизонтов Т торфяных почв заметно снижается $C : N_{\text{орг-экстр}} = 20.4\text{--}39.5$. Необходимо отметить, что в почвах, где активность микроорганизмов замедлена (на осыпях – низкими температурами, на болотах – дефицитом кислорода) $C : N_{\text{орг-экстр}}$ больше или равно $C : N_{\text{общ}}$. В случае активной деструкции растительного материала в почвах под луговой и лесной растительностью степень насыщения ПОВ азотом экстрагируемой фракции, напротив, меньше (рис. 2б), что подтверждается связью $k_{\text{ТВИ}}$ и $C : N_{\text{орг-экстр}}/C : N_{\text{общ}}$. Микробная минерализация ПОВ в автоморфных почвах в значительной степени определяется климатическими условиями. Так, базальное дыхание почвы объясняло 28.5% дисперсии $k_{\text{ТВИ}}$ ($p < 0.001$). БД возрастало с уменьшением абсолютной высоты от 0–0.3 на осыпях до 1.8 мг $C\text{--}CO_2/(г ч)$ на АЛП, далее до 3.1–3.8 мг $C\text{--}CO_2/(г ч)$ альпийских луговых сообществах и МС и до 6.2–7.8 мг $C\text{--}CO_2/(г ч)$ в почвах субальпийских луговых и лес-

ных сообществ. В болотных почвах БД лимитировано качеством органического субстрата. Так, дыхание олиготрофного альпийского болота значительно ниже, чем мезотрофного субальпийского (1.2 и 5.9 мг С—СО₂/(г ч) соответственно).

Интенсивность минерализации азота определяется в первую очередь качеством субстрата, поэтому в почвах с дефицитом азота для развития микроорганизмов значения $N_{\text{минер}}$ близки к нулю или даже отрицательны (осыпи, АЛП, РС, СВ, а также АБ и СубБ). По всем изученным сообществам $N_{\text{минер}}$ не связана ни с $S_{\text{ТВИ}}$, ни с $k_{\text{ТВИ}}$, однако в автоморфных почвах $N_{\text{минер}}$ была предиктором $k_{\text{ТВИ}}$ ($R^2 = 0.162$, $p = 0.028$).

В целом в изученных почвах Тебердинского национального парка стабилизация и разложение определялись разными факторами, что подтверждает выводы работы [52].

Связь содержания ПОВ с $S_{\text{ТВИ}}$, $k_{\text{ТВИ}}$ и продуктивностью корней. Стабилизация и скорость разложения совместно объясняли 42.6% дисперсии ППП, а содержание $C_{\text{орг}}$ было связано со скоростью разложения в сочетании с продуктивностью корней. И ППП, и $C_{\text{орг}}$ увеличивались при высокой скорости разложения (табл. 5), в то же время ППП уменьшались при низких значениях $S_{\text{ТВИ}}$. Это противоречит нашей гипотезе, что для наибольшего содержания ПОВ высокие значения $S_{\text{ТВИ}}$ должны сочетаться с низкой $k_{\text{ТВИ}}$. Показатель стабилизации также был отрицательно скоррелирован с содержанием органического углерода в почвах разных местообитаний Швеции, хотя при совместном рассмотрении образцов из Швеции и Австрии связь оказалась положительной [51]. При исключении из анализа болотных сообществ, значимым предиктором как потерь при прокаливании, так и $C_{\text{орг}}$, оказалась только $k_{\text{ТВИ}}$.

За исключением почвы СубБ, диапазон наблюдаемых значений $S_{\text{ТВИ}}$ в нашей работе не очень широк, а сами значения достаточно высокие (но не крайне высокие). В то же время $k_{\text{ТВИ}}$ везде намного ниже значений, приведенных в работе [28], и в наших данных нет комбинации низких значений $S_{\text{ТВИ}}$ и высоких $k_{\text{ТВИ}}$. Таким образом, можно бы ожидать высокое содержание ПОВ в почвах под всеми растительными сообществами. Тем не менее, содержание ПОВ в них крайне изменчиво, и, очевидно, другие факторы влияют на его накопление, например продуктивность сообщества и функциональные признаки доминантов. В свою очередь ПОВ может влиять на параметры разложения за счет изменения физико-химических параметров почвы, например влажности [48].

Почвы альпийских и субальпийских осыпей сочетают высокую стабилизацию и низкую скорость разложения, но при этом здесь наименьшее содержание ПОВ. Эти сообщества отличаются

низкой продуктивностью: их проективное покрытие обычно не превышает 10% [39], таким образом, здесь аккумуляция ПОВ ограничена поступлением растительных остатков.

Субальпийское болото отличается от других сообществ сочетанием низкой стабилизации с низкой скоростью разложения. Отрицательные значения фактора стабилизации также отмечены для некоторых болот Италии [42]. Снижение стабилизации с увеличением влажности отмечено и в заболоченных местообитаниях приливно-отливной зоны [35]. Низкие значения $S_{\text{ТВИ}}$ в таких условиях могут быть связаны с быстрой потерей массы зеленым чаем за счет вымывания экстрагируемой фракции ОВ при влажности свыше 25% [7]. Низкая стабилизация на изученном субальпийском болоте может быть также связана с величиной рН около 6, что подавляет включение ПОВ в органо-минеральные соединения [49], несмотря на высокое по сравнению с другими изученными сообществами (287 ммоль(+)/кг) содержание кальция [33]. В целом, болота отличаются относительно низкой скоростью разложения из-за высокой обводненности и анаэробной среды, которая неблагоприятна для микробной активности [46]. Тем не менее, связь между $k_{\text{ТВИ}}$ и содержанием воды была не значимой в высокогорных сообществах. Высокое содержание ПОВ на болотах также может быть связано со свойствами растений, так как ветوشь мхов, которые обильны в этих сообществах, устойчива к разложению и разлагается медленнее, чем ветوشь лишайников и сосудистых растений [24, 31].

В двух сообществах с высоким участием *Rhododendron caucasicum*, накопление ПОВ может быть связано с относительно высоким поступлением трудноразлагаемого опада этого вида [18].

В качестве показателя продуктивности альпийских фитоценозов использовали величину прироста тонких корней. При включении всех сообществ в модель зависимости ПОВ от параметров разложения стандартного материала и продуктивности продуктивность корней была значима для $C_{\text{орг}}$, но была исключена в процессе автоматической пошаговой регрессии для ППП. Однако, когда рассматривали только сообщества с травянистыми доминантами, ППП также увеличивались с продуктивностью корней (рис. 3b), в то время как отрицательная связь с $S_{\text{ТВИ}}$ и отсутствие значимой связи с $k_{\text{ТВИ}}$ сохранились (табл. 6).

Положительная связь между ПОВ и продукцией корней для травяных сообществ подчеркивает роль продуктивности в накоплении ПОВ. Сведения о роли корней в динамике ПОВ до сих пор противоречивы [13]: они могут одновременно стимулировать как стабилизацию органического вещества, так и его разрушение (прайминг-эффект), и баланс между этими процессами зависит

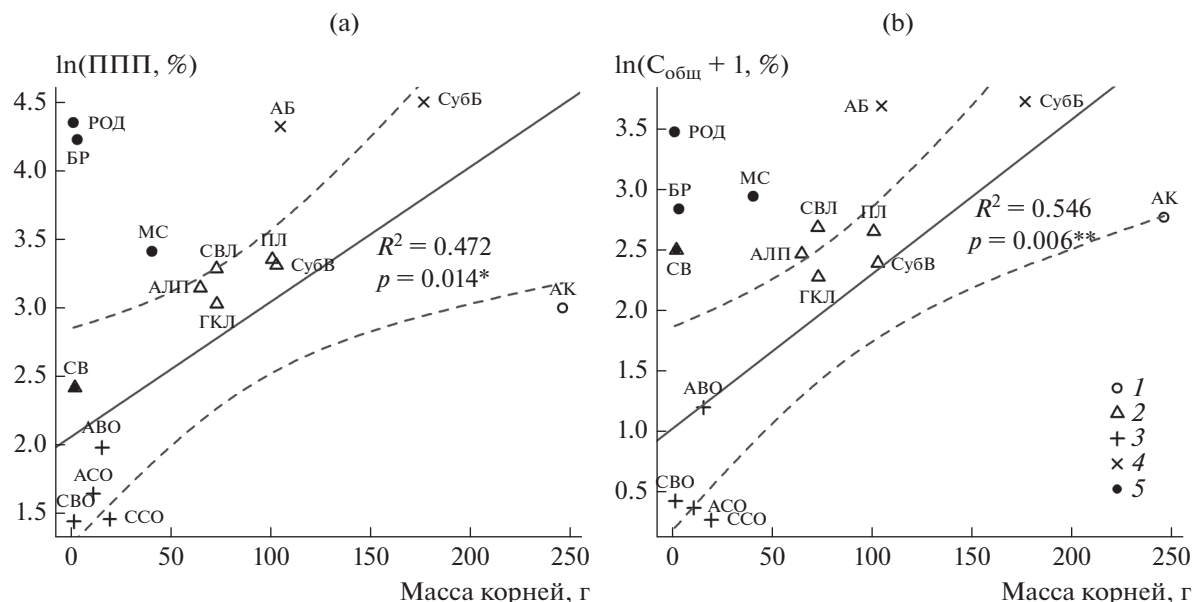


Рис. 3. Связь потери органического вещества при прокаливании (ППП) и содержания углерода с биомассой прироста тонких корней (на 47.7 см^3 за 60 дней). Линии регрессии и доверительные интервалы для отдельных факторов, коэффициенты детерминации (R^2) и значения p основаны на простой линейной регрессии средних значений только для сообществ без древесных доминантов. Сокращения названий сообществ см. табл. 1. Почвы: 1 – литоземы темногумусовые; 2 – литоземы перегнойно-темногумусовые и литозем грубогумусовый; 3 – петроземы гумусовые; 4 – торфяно-литоземы.

от условий конкретного местообитания. Помимо общего поступления растительных остатков в почву, биомасса тонких корней и скорость их круговорота регулирует микробную активность различными способами, включая конкуренцию за элементы минерального питания и предпочтительное потребление микроорганизмами углерода из корневых выделений, что проявляется в уменьшении скорости разложения ПОВ [11]. Однако это может быть справедливо только для сообществ с доминированием арбускулярной микоризы, в то время как при наличии эктомикоризных грибов добавление опада усиливает разложение ПОВ [26], и это частично может объяснить низкое содержание ПОВ в почве сосняка вейникового. Таким образом, в изученных альпийских сообществах прайминг-эффект может быть слабо выражен в связи с неблагоприятными условиями для активной деятельности микроорганизмов. От зависимости между ПОВ и продукцией корней отклоняются альпийские ковры. На них отмечена самая высокая среди изученных сообществ продукция корней, что, вероятно, является адаптацией к короткому вегетационному периоду. Положительная связь между ПОВ и приростом корней может быть также результатом связей этих переменных с содержанием воды в почве. Усиленный рост корней при высоком объемном содержании влаги отмечен для высокогорных почв Тебердинского национального парка [41], а увеличение содержания

ПОВ ведет к росту влагоемкости в большинстве почв [48].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Почвы субальпийских, альпийских и субнивальных растительных сообществ Северо-Западного Кавказа отличаются высоким разнообразием по содержанию ПОВ и параметрам разложения в них стандартного органического материала. Ведущими градиентами в изученных почвах являются содержание влаги (автоморфные – гидроморфные почвы) и сопутствующее накопление ПОВ, а также высотный градиент, скоррелированный с базальным дыханием почвы. Выявлены неожиданные связи между содержанием ПОВ и ранними стадиями разложения стандартного материала: для богатых органическим веществом почв характерны низкий показатель стабилизации и относительно высокая скорость разложения. Положительная связь скорости прироста тонких корней с содержанием ПОВ свидетельствует о важной роли продуктивности для накопления органического вещества в почвах альпийских сообществ северо-западного Кавказа.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа поддержана Российским научным фондом (грант № 19-14-00038п).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вертелина О.С., Онипченко В.Г., Макаров М.И.* Первичные минералы и процессы выветривания в высокогорных почвах Тебердинского заповедника // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 1996. № 1. С. 3–10.
2. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
3. *Макаров М.И., Волков А.В., Малышева Т.И., Онипченко В.Г.* Фосфор, азот и углерод в почвах субальпийского и альпийского поясов Тебердинского заповедника // Почвоведение. 2001. № 1. С. 62–71.
4. *Семенов В.М., Тулина А.С., Семенова Н.А., Иванникова Л.А.* Гумификационные и негумификационные пути стабилизации органического вещества в почве (обзор) // Почвоведение. 2013. № 4. С. 393–407. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13040114>
5. *Bartoni K.* MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.40.0. 2017. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
6. *Basile-Doelsch I., Balesdent J., Pellerin S.* The mechanisms underlying carbon storage in soil // Biogeosciences. 2020. V. 17. P. 5223–5242. <https://doi.org/10.5194/bg-17-5223-2020>
7. *Blume-Werry G., Di Maurizio V., Beil I., Lett S., Schwioger S., Kreyling J.* Don't drink it, bury it: comparing decomposition rates with the tea bag index is possible without prior leaching // Plant and Soil. 2021. V. 465. P. 613–621. <https://doi.org/10.1007/s11104-021-04968-z>
8. *Bohner A., Karrer J., Walcher R., Brandl D., Michel K., Arnberger A., Frank T., Zaller J.G.* Ecological responses of semi-natural grasslands to abandonment: case studies in three mountain regions in the Eastern Alps // Folia Geobotanica. 2019. V. 54. P. 211–225. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09355-2>
9. *Chen L.-F., He Z.-B., Du J., Yang J.-J., Zhu X.* Patterns and environmental controls of soil organic carbon and total nitrogen in alpine ecosystems of northwestern China // Catena. 2016. V. 137. P. 37–43. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.08.017>
10. *Cheng L., Chen W., Adams T., Wei X., Li L., McCormack M.L., Deforest J.L., Koide R.T., Eissenstat D.M.* Mycorrhizal fungi and roots are complementary in foraging within nutrient patches // Ecology. 2016. V. 97. P. 2815–2823. <https://doi.org/10.1002/ecy.1514>
11. *Cheng W., Kuzyakov Y.* Root effects on soil organic matter decomposition / Roots and Soil Management: Interactions between Roots and the Soil // Agronomy Monograph. 2005. V. 48. P. 119–143.
12. *Davidson E.A., Janssens I.A.* Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // Nature. 2006. V. 440. P. 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
13. *Dijkstra F.A., Zhu B., Cheng W.* Root effects on soil organic carbon: a double-edged sword // New Phytologist. 2021. V. 230. P. 60–65.
14. *Djukic I., Zehetner F., Tatzber M., Gerzabek M.H.* Soil organic-matter stocks and characteristics along an Alpine elevation gradient // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2010. V. 173. P. 30–38. <https://doi.org/10.1002/jpln.200900027>
15. *Dorich R.A., Nelson D.W.* Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils // Soil Sci. Soc. Am. J. 1984. V. 48. P. 72–75.
16. *Egli M., Sartori G., Mirabella A., Favilli F., Giaccari D., Delbos E.* Effect of north and south exposure on organic matter in high Alpine soils // Geoderma. 2009. V. 149. P. 124–136. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2008.11.027>
17. *Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Akhmetzhanova A.A., Makarov M.I., Keuskamp J.A.* Stabilization versus decomposition in alpine ecosystems of the Northwestern Caucasus: the results of a tea bag burial experiment // J. Mount. Sci. 2018. V. 15. P. 1633–1641. <https://doi.org/10.1007/s11629-018-4960-z>
18. *Elumeeva T.G., Onipchenko V.G., Cornelissen J.H.C., Semenova G.V., Perevedentseva L.G., Freschet G.T., van Logtestijn R.S.P., Soudzilovskaia N.A.* Is intensity of plant root mycorrhizal colonization a good proxy for plant growth rate, dominance and decomposition in nutrient poor conditions // J. Veg. Sci. 2018b. V. 29. P. 715–725. <https://doi.org/10.1111/jvs.12651>
19. *Fanin N., Bezaud S., Sarneel J.M., Cecchini S., Nicolas M., Augusto L.* Relative importance of climate, soil and plant functional traits during the early decomposition stage of standardized litter // Ecosystems. 2020. V. 23. P. 1004–1007. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00452-z>
20. *Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L.* The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? // Soil Biol. Biochem. 2003. V. 35. P. 837–843.
21. *Fox J., Weisberg S.* An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage. 2019. <https://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion>
22. *Freschet G.T., Cornwell W.K., Wardle D.A., Elumeeva T.G., Liu W., Jackson B.G., Onipchenko V.G., Soudzilovskaia N.A., Tao J., Cornelissen J.H.C.* Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide // J. Ecol. 2013. V. 101. P. 943–952. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12092>
23. *Ghabbour E.A., Davies G., Cuozzo N.P., Miller R.O.* Optimized conditions for determination of total soil organic matter in diverse samples by mass loss on ignition // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2014. V. 177. P. 914–919. <https://doi.org/10.1002/jpln.201400326>
24. *Hobbie S.E.* Temperature and plant species control over litter decomposition in Alaskan tundra // Ecol. Monographs. 1996. V. 66. P. 503–522.
25. *Hoffmann U., Hoffmann T., Jurasinski G., Glatzel S., Kuhn N.J.* Assessing the spatial variability of soil organic carbon stocks in an alpine setting (Grindelwald, Swiss

- Alps) // *Geoderma*. 2014. V. 232–234. P. 270–283.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2014.04.038>
26. *Jacobs L.M., Sulman B.N., Brzostek E.R., Feighery J.J., Philips R.P.* Interactions among decaying leaf litter, root litter and soil organic matter vary with mycorrhizal type // *J. Ecol.* 2018. V. 106. P. 502–513.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.12921>
 27. *Kandeler E.* Ammonium // *Methods in Soil Biology*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. P. 406–408.
 28. *Keuskamp J.A., Dingemans B.J.J., Lehtinen T., Sarneel J.M., Hefting M.M.* Tea Bag Index: a novel approach to collect uniform decomposition data across ecosystems // *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 1070–1075.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12097>
 29. *Kirschbaum M.U.F.* The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic storage // *Soil Biol. Biochem.* 1995. V. 27. P. 753–760.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)00242-S](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)00242-S)
 30. *Kopáček J., Kaňa J., Šantrůčková H.* Pools and composition of soils in the alpine zone of the Tatra Mountains // *Biologia*, Bratislava. 2006. V. 61. Suppl. 18. P. 35–49.
<https://doi.org/10.2478/s11756-006-0118-5>
 31. *Lang S.I., Cornelissen J.H.C., Klahn T., van Logtestijn R.S.P., Broekman R., Schweikert W., Aerts R.* An experimental comparison of chemical traits and litter decomposition rates in a diverse range of subarctic bryophyte, lichen and vascular plant species // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 886–900.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01538.x>
 32. *Lehmann J., Hansel C.M., Kaiser C., Kleber M., Maher K., Manzoni S., Nunan N., Reichstein M. et al.* Persistence of soil organic carbon caused by functional complexity // *Nature Geoscience*. 2020. V. 13. P. 529–534.
<https://doi.org/10.1038/s41561-020-0612-3>
 33. *Malysheva T.I., Onipchenko V.G., Makarov M.I., Volkov A.V., Bulatnikova I.V.* Soils and nutrient turnover // *Alpine ecosystems in the Northwestern Caucasus*. Dordrecht: Kluwer, 2004. P. 9–24.
 34. *Moar S.E.L., Wilson S.D.* Root responses to nutrient patches in grassland and forest // *Plant Ecol* 2006. V. 184. P. 157–162.
<https://doi.org/10.1007/s11258-005-9059-2>
 35. *Mueller P., Schile-Beers L.M., Mozdzer T.J., Chmura G.L., Dinter T., Kuzyakov Y., de Groot A.V., Esselink P. et al.* Global-change effects on early-stage decomposition processes in tidal wetlands – implications from a global survey using standardized litter // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. P. 3189–3202.
 36. *Nakagawa S., Schielzeth H.* A general and simple method for obtaining R^2 from generalized linear mixed-effects models // *Methods Ecol. Evol.* 2013. V. 4. P. 133–142.
<https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x>
 37. *Ohtsuka T., Hirota M., Zhang X., Shimono A., Senga Y., Du M., Yonemura S., Kawashima S., Tang Y.* Soil organic carbon pools in alpine to nival zones along an altitudinal gradient (4400–5300 m) on the Tibetan Plateau // *Polar Sci.* 2008. V. 2. P. 277–285.
<https://doi.org/10.1016/j.polar.2008.08.003>
 38. *Oksanen J., Blanchet F.G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P.R., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Szöcs E., Wagne*
 - ner H.* *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-7. 2020.
<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
 39. *Onipchenko V.G.* Alpine vegetation of the Teberda Reserve, the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Heft 130. Zürich: Stiftung Rübel, 2002.
 40. *Onipchenko V.G.* Geography, geology, climate and the communities studied // *Alpine Ecosystems in the Northwestern Caucasus*. Dordrecht: Kluwer, 2004. P. 1–8.
 41. *Onipchenko V.G., Gulov D.M., Ishbirdin A.R., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A., Logvinenko O.A., Khubieva O.P., Tekeev D.K., Elumeeva T.G.* Analysis of fine root production features in high mountain communities by ingrowth method using filter balls // *Contemporary Problems of Ecology*. 2021. V. 14. P. 456–464.
<https://doi.org/10.1134/S1995425521050085>
 42. *Petraglia A., Cacciatori C., Chelli S., Fenu G., Calderisi G., Gargano D., Abeli T., Orsenigo S., Carboniani M.* Litter decomposition: effects of temperature driven by soil moisture and vegetation type // *Plant Soil*. 2019. V. 435. P. 187–200.
<https://doi.org/10.1007/s11104-018-3889-x>
 43. *Pinheiro J., Bates D., DebRoy S., Sarkar D., R Core Team.* *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-152. 2021.
<http://CRAN.R-project.org/package=nlme>
 44. *Pierson D., Evans L., Kayhani K., Bowden R.D., Nadelhoffer K., Simpson M., Laitha K.* Mineral stabilization of soil carbon is suppressed by live roots, outweighing influences from litter quality or quantity // *Biogeochem. Lett.* 2021. V. 154. P. 433–449.
<https://doi.org/10.1007/s10533-021-00804-9>
 45. *Poirier V., Roumet C., Munson A.D.* The root of matter: linking root traits and soil organic matter stabilization processes // *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 120. P. 246–259.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.02.016>
 46. *Prescott C.E.* Litter decomposition: what controls it and how we can alter it to sequester more carbon to forest soils? // *Biogeochemistry*. 2010. V. 101. P. 133–149.
<https://doi.org/10.1007/s10533-010-9439-0>
 47. *Pohler T.* The Pairwise Multiple Comparison of Mean Ranks Package (PMCMR). R package. 2014.
<http://CRAN.R-project.org/package=PMCMR>
 48. *Rawls W.J., Pachepsky Y.A., Ritchie J.C., Sobecki T.M., Bloodworth H.* Effect of soil organic carbon on soil water retention // *Geoderma*. 2003. V. 116. P. 61–76.
[https://doi.org/10.1016/S0016-7061\(03\)00094-6](https://doi.org/10.1016/S0016-7061(03)00094-6)
 49. *Rowley M.C., Grand S., Verrecchia E.* Calcium-mediated stabilization of soil organic carbon // *Biogeochemistry*. 2018. V. 137. P. 27–49.
<https://doi.org/10.1007/s10533-017-0410-1>
 50. *R Core Team.* *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2021.
<https://www.R-project.org/>
 51. *Sandén T., Spiegel H., Wenng H., Schwarz M., Sarneel J.M.* Learning science during teatime: Using a citizen science approach to collect data on litter decomposition in Sweden and Austria // *Sustainability*. 2020. V. 12. P. 7745.
<https://doi.org/10.3390/su12187745>

52. *Sarnecki J., Sundkvist M.K., Molau U., Björkman M.P., Alatalo J.M.* Decomposition rate and stabilization across six tundra vegetation types exposed to >20 years of warming // *Sci. Total Environ.* 2020. V. 724. P. 138304. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138304>
53. *Schmidt M.W.I., Torn M.S., Abiven S., Dittmar T., Guggenberger G., Janssens I.A., Kleber M., Kögel-Knabner I., Lehmann J., Manning D.A., Nannipieri P., Rasse D.P., Weiner S., Trumbore S.E.* Persistence of soil organic matter as an ecosystem property // *Nature.* 2011. V. 478. P. 49–56.
54. *Six J., Conant R.T., Paul E.A., Paustian K.* Stabilization mechanisms of soil organic matter: Implications for C-saturation of soils // *Plant Soil.* 2002. V. 241. P. 155–176. <https://doi.org/10.1023/A:1016125726789>
55. *Sørensen M.V., Strimbeck R., Nystuen K.O., Kapas R.E., Enquist B.J., Graae B.J.* Draining the pool? Carbon storage and fluxes in three alpine plant communities // *Ecosystems.* 2018. V. 21. P. 316–330. <https://doi.org/10.1007/s10021-017-0158-4>
56. *Stockmann U., Adams M.A., Crawford J.W., Field D.J., Henakaarchchi N., Jenkins M., Minasny B., McBratney A.B. et al.* The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon // *Agriculture Ecosys. Envir.* 2013. V. 164. P. 80–99. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2012.10.001>
57. *Veen G.F., Freschet G.T., Ordóñez A., Wardle D.* Litter quality and environmental controls of home-field advantage effects on litter decomposition // *Oikos.* 2015. V. 124. P. 187–195.
58. *Venn S.E., Thomas H.J.D.* Snowmelt timing affects short-term decomposition rates in an alpine snowbed // *Ecosphere.* 2021. V. 12. № 3. P. e03393. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3393>

Organic Matter Content and Standard Material Decomposition Rate in Soils of the High Mountain Plant Communities of the Teberda National Park

T. G. Elumeeva^{1, *}, M. I. Makarov¹, M. S. Kadulin¹, K. N. Zamaletdinova¹, T. I. Malysheva¹, D. M. Gulov², A. A. Akhmetzhanova¹, M. A. Chepurnova¹, and V. G. Onipchenko^{1, 3}

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

²*Bashkirian State University, Ufa, 450076 Russia*

³*Teberda National Park, Teberda, 369210 Russia*

*e-mail: elumeeva@mail.ru

Soils of the high mountain areas are very diverse by their organic matter content (SOM), by the factors underlying such diversity are still not fully known. In 16 subalpine, alpine and subnival plant communities of the Teberda national park (the north-western Caucasus) we studied physico-chemical and microbiological soil properties, and estimated parameters of standard material decomposition based on the Tea bag index (TBI): stabilization factor (S_{TBI}) and decomposition constant (k_{TBI}). We tested the following hypotheses: (1) the SOM is one of predictors of S_{TBI} and k_{TBI} in high mountain zone along with other physico-chemical soil properties; (2) the most of SOM content belongs to high S_{TBI} and low k_{TBI} values; (3) the SOM content correlates with below-ground plant productivity. The main gradients of the studied soils are water content (automorphic vs. hydromorphic soils) and the concurrent SOM accumulation, as well as the altitudinal gradient with the decrease of soil basal respiration with elevation. The extent of nitrogen enrichment (e.g. SOM quality) of the labile fraction was the best predictor of the decomposition constant. S_{TBI} decreased with the increase of total carbon content and the losses on ignition, while the positive link between k_{TBI} and SOM was observed only in automorphic soils. Thus, the soils rich in organic matter typically have low stabilization factor and relatively high decomposition constant. In the plant communities with herbaceous dominants, the SOM content was positively correlated with fine root production, this stresses the important role of productivity in the accumulation of organic matter.

Keywords: decomposition, stabilization, litosol, petrosol, root productivity