

УДК 574.4:574.2:631.41:631.46

ВЛИЯНИЕ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* НА СВОЙСТВА ГОРНО-ЛУГОВОЙ ПОЧВЫ АЛЬПИЙСКОЙ ЛИШАЙНИКОВОЙ ПУСТОШИ

© 2019 г. М. И. Макаров^{а, *}, М. С. Кадулин^а, С. Р. Турчин^а, Т. И. Мальшева^а,
А. А. Аксенова^а, В. Г. Онипченко^а, О. В. Меняйло^б

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119991 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

^бФедеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр СО РАН”,
Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, Россия 660036 Красноярск, Академгородок

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

Поступила в редакцию 08.08.2018 г.

После доработки 10.09.2018 г.

Принята к публикации 17.09.2018 г.

Изучение влияния микоризного симбиоза на процессы трансформации соединений углерода и азота в почвах важно в связи с необходимостью прогноза изменения циклов биогенных элементов в меняющихся условиях окружающей среды. Показано, что присутствие в составе альпийского фитоценоза верескового кустарничка *Vaccinium vitis-idaea* с эрикоидной микоризой, выделяющей в почву окислительные и гидролитические ферменты, влияет на свойства горно-луговой почвы, характеризующие лабильные соединения углерода и азота и микробную активность. При наличии *V. vitis-idaea* почва отличается повышенной кислотностью и более высоким содержанием углерода лабильного органического вещества, азота микробной биомассы, подвижного фосфора и большей микробной активностью.

Ключевые слова: углерод, азот, эрикоидная микориза, органическое вещество почв, микробная активность

DOI: 10.1134/S0367059719040115

Один из классических вопросов экологии — вопрос о взаимодействии растений и почв. Есть устоявшееся представление о том, что растения в процессе своей жизнедеятельности могут изменять такие почвенные свойства, как кислотность, содержание органического вещества и элементов минерального питания. Подобное влияние может осуществляться через разные механизмы, например в результате поглощения из почвы лабильных форм элементов, поступления в почву органического вещества и ассоциированных с ним элементов в составе растительного опада, имеющего разный химический и биохимический состав, или в составе корневых выделений [1].

В последнее время этот вопрос стал активно обсуждаться в экологической литературе в связи с изучением роли микоризы в биогеохимических циклах углерода (С) и азота (N), в том числе в меняющихся условиях обеспеченности ресурсами процессов фотосинтеза (рост концентрации CO₂) и минерального питания (“азотизация” биосферы). Во многих лабораторных и полевых исследованиях, проанализированных в ряде недавних обзоров [2–4], показано, что эктомикоризные грибы благодаря продуцированию окислительных и гидролитических ферментов оказывают влияние на такие ключевые параметры функционирования экосистем, как круговорот углерода и мобилизация

элементов минерального питания из органического вещества почв. Активность исследователей в этом направлении особенно повысилась после публикации теоретической модели [5], предполагающей, что поглощение эктомикоризными грибами азота из органического вещества лимитирует активность его разложения свободноживущими сапротрофными микроорганизмами. Наряду с существенным притоком к микоризе продуктов фотосинтеза и формированием значительной биомассы внешнего мицелия это приводит к большей аккумуляции углерода в почвах экосистем с доминированием растений с эктомикоризой. Последующий анализ данных для более 220 объектов [6] показал, что в почвах таких экосистем аккумулируется на 70% больше углерода на единицу азота в сравнении с экосистемами, в которых доминируют виды с арбускулярной микоризой. Это привлекло еще большее внимание к вопросу изучения роли микоризы в регулировании циклов биогенных элементов в экосистемах, но он продолжает рассматриваться преимущественно на основании сравнения почв в лесных экосистемах, в которых доминируют растения с эктомикоризой и арбускулярной микоризой [7, 8].

Вместе с тем эрикоидная микориза вересковых кустарничков характеризуется большей (сравнимой со свободноживущими сапротрофами) активностью экзоферментов, способных трансформиро-

вать органическое вещество почв [9–11]. Однако одновременно вересковые растения продуцируют большое количество полифенолов (танинов), образующих в почве устойчивые полифенол-белковые комплексы [12, 13], что может способствовать повышенной аккумуляции органического вещества в почве [14].

Вересковые кустарнички широко распространены в экосистемах холодного климата, для которых предсказываются наибольшие климатические изменения и ожидаются большие сдвиги в циклах С и N [15], что придает важность изучению влияния эрикоидной микоризы на биогеохимию таких экосистем.

Мы предположили, что наличие видов растений с эрикоидной микоризой в составе фитоценоза может изменять почвенные свойства, связанные с мобилизацией органического вещества и элементов минерального питания под действием окислительных и гидролитических экзоферментов. Для проверки этой гипотезы мы сравнили свойства почвы альпийской лишайниковой пустоши (АЛП) в Тебердинском государственном заповеднике при наличии и отсутствии в составе фитоценоза *Vaccinium vitis-idaea* – кустарничка с эрикоидной микоризой.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила горно-луговая почва АЛП, расположенная на высоте около 2800 м над ур. м. на высокогорном стационаре Малая Хатипара в Тебердинском государственном биосферном заповеднике. Почва АЛП наименее кислая, но одновременно характеризуется минимальной биологической активностью и самыми низкими концентрациями лабильных соединений N и P в сравнении с почвами других альпийских экосистем [16–19]. В составе фитоценоза АЛП широко представлен вересковый кустарничек с эрикоидной микоризой *V. vitis-idaea*, участие которого увеличилось в последние десятилетия.

На склоне, занятом АЛП, площадью около 600 м² были выбраны пятна растительности с участием *V. vitis-idaea* и без кустарничка (всего 4 пары). Визуально они не отличались спецификой проявления микрорельефа, т.е. не было отмечено очевидной приуроченности *V. vitis-idaea* к микроповышениям или микрозападинам. В пределах участков с брусникой и без нее были заложены по 364 круглые площадки диаметром 12 см, на которых учитывали присутствие всех видов растений и рассчитали их встречаемость (долю площадок с рассматриваемым видом). Всего было найдено 38 видов сосудистых растений, из них на участках с брусникой 33 вида, а без брусники – 36. Сравнение флористического состава участков показало их высокое сходство. Хотя участие некоторых видов доминантов в составе фитоценоза заметно различается (*Alchemilla caucasica*, *Oxytropis kubanensis*), встречаемость большей части доминирую-

щих видов (*Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Carex umbrosa*, *Carum caucasicum*, *Festuca ovina*, *Helictotrichon versicolor*, *Trifolium polyphyllum*) остается высокой на участках с брусникой и без нее (табл. 1).

С каждого пятна с присутствием *V. vitis-idaea* и без кустарничка было отобрано по 2–3 образца почвы (всего по 10 образцов каждого варианта). Образцы отбирали с глубины 0–5 см в точках, расположенных по участкам случайным образом. При отборе образцов с участков без *V. vitis-idaea* расстояние от точки отбора до ближайших растений брусники составляло не менее 2 м. Образцы были помещены в полиэтиленовые пакеты и заморожены до проведения анализов. После размораживания из почв экстрагировали лабильные соединения С и N раствором 0.05 М K₂SO₄ при взбалтывании в течение 1 ч и соотношении почвы и раствора как 1 : 5. В экстрактах определяли концентрации С органических соединений (С_{орг}), аммонийного N (N-NH₄⁺), нитратного N (N-NO₃⁻) и общее содержание N (N_{экстр}). Концентрацию азота органических соединений (N_{орг}) рассчитывали по разности между концентрациями N_{экстр} и неорганических форм N (N-NH₄⁺ + N-NO₃⁻). Аналогичную экстракцию проводили после фумигации образцов почв парами хлороформа, стабилизированного амиленом.

В экстрактах из фумигированных почв определяли С_{орг} и N_{экстр} и рассчитывали концентрации С и N микробной биомассы (С_{микр} и N_{микр}) как разницу концентраций С_{орг} и N_{экстр} в фумигированных и нефумигированных образцах [20, 21]. Коэффициенты пересчета хлороформ-лабильных форм углерода и азота в С_{микр} и N_{микр} не использовали. Также в образцах определяли влажность по потере массы после высушивания при 105°C в течение 10 ч, рН водной суспензии, приготовленной в соотношении почвы и воды как 1 : 5 – стеклянным электродом, экстрагируемый неорганический фосфор (P_{подв}) – по Кирсанову.

Неорганические формы азота и фосфора измеряли колориметрически на спектрофотометре Genesys 10uv, для определения N-NH₄⁺ использовали салицилат-нитропруссидный метод [22], а N-NO₃⁻ анализировали восстановлением до NO₂⁻ на кадмиевой колонке с последующим получением окрашенного азосоединения при реакции с сульфаниламидом и N-(1-нафтил)-этилендиамин-дигидрохлоридом [23]. Окрашивание фосфора для колориметрирования осуществляли по Мэрфи и Райли. Концентрации N_{экстр} и С_{орг} определяли на автоматическом анализаторе ТОС-V_{CPN}.

Для характеристики микробной активности почвы измеряли базальное дыхание (БД) и субстрат-индуцированное дыхание (СИД). В первом случае в стеклянные флаконы объемом 15 мл помещали 2 г почвы и добавляли 0.54 мл воды, гер-

Таблица 1. Встречаемость видов сосудистых растений на участках альпийской лишайниковой пустоши при наличии и отсутствии *Vaccinium vitis-idaea* в составе фитоценоза, %

| Вид | Участки | |
|---|-------------|--------------|
| | с брусникой | без брусники |
| <i>Aetheopappus caucasicus</i> Sosn. | 0.0 | 0.3 |
| <i>Alchemilla caucasica</i> Buser | 0.8 | 43.1 |
| <i>Anemone speciosa</i> Adam ex G. Pritz. | 22.0 | 15.4 |
| <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn. | 33.2 | 31.6 |
| <i>Anthemis marschalliana</i> Willd. | 1.9 | 6.3 |
| <i>Arenaria lychnidea</i> Bieb. | 9.3 | 10.2 |
| <i>Aster alpinus</i> L. | 0.3 | 1.4 |
| <i>Bromopsis variegata</i> (Bieb.) Holub | 0.3 | 3.0 |
| <i>Campanula collina</i> Bieb. | 0.0 | 1.1 |
| <i>C. tridentata</i> Schreb. | 56.0 | 51.4 |
| <i>Carex sempervirens</i> Vill. | 1.6 | 3.0 |
| <i>C. umbrosa</i> Host | 50.0 | 66.2 |
| <i>Carum caucasicum</i> (Bieb.) Boiss. | 27.7 | 19.5 |
| <i>Chamaescidium acaule</i> (Bieb.) Boiss. | 0.0 | 8.0 |
| <i>Erigeron alpinus</i> L. | 0.8 | 1.6 |
| <i>Eritrichium caucasicum</i> (Albov) Grossh. | 1.4 | 11.3 |
| <i>Euphrasia ossica</i> Juz. | 18.4 | 8.0 |
| <i>Festuca ovina</i> L. | 75.8 | 73.9 |
| <i>Gentiana biebersteinii</i> Bunge | 0.5 | 1.9 |
| <i>G. pyrenaica</i> L. | 7.7 | 6.3 |
| <i>G. septemfida</i> Pall. | 0.8 | 1.9 |
| <i>G. verna</i> L. | 0.3 | 1.9 |
| <i>Helictotrichon versicolor</i> (Vill.) Pilger | 28.6 | 17.3 |
| <i>Lloydia serotina</i> (L.) Reichenb. | 0.8 | 0.3 |
| <i>Luzula spicata</i> (L.) DC. | 0.8 | 1.4 |
| <i>Minuartia circassica</i> (Albov) Woronow | 1.1 | 3.0 |
| <i>Oxytropis kubanensis</i> Leskov | 1.4 | 19.8 |
| <i>Pedicularis comosa</i> L. | 3.6 | 3.8 |
| <i>Plantago atrata</i> Hoppe | 2.7 | 4.9 |
| <i>Potentilla gelida</i> C.A. Mey. | 18.1 | 5.2 |
| <i>P. nivea</i> L. | 0.0 | 0.5 |
| <i>Primula algida</i> Adam | 0.0 | 0.5 |
| <i>Ranunculus oreophilus</i> Bieb. | 4.1 | 1.4 |
| <i>Rhinanthus minor</i> L. | 1.1 | 0.0 |
| <i>Scorzonera cana</i> (C.A. Mey.) O. Hoffm. | 1.9 | 0.0 |
| <i>Taraxacum porphyranthum</i> Boiss. | 14.6 | 2.7 |
| <i>Trifolium polyphyllum</i> C.A. Mey. | 34.1 | 62.1 |
| <i>Veronica gentianoides</i> Vahl. | 0.8 | 4.1 |

метично закрывали и инкубировали при 22°C в течение 24 ч. Величину СИД определяли, добавляя во флакон с почвой раствор глюкозы из расчета 10 мг глюкозы/г почвы. Длительность инкубации флаконов составляла 2 ч. После инкубации из флаконов отбирали 1 мл газовой пробы и измеряли концентрацию CO₂ на газовом хроматографе Кристалл-2000. Расчет C_{микр} по результатам определения СИД (C_{микр сид}) проводили согласно [24].

По соотношению БД и СИД рассчитывали метаболический коэффициент (qCO₂) — удельную скорость метаболизма микроорганизмов (скорость потребления субстрата), отнесенную к единице микробной биомассы (C_{микр сид}).

Для всех результатов рассчитаны средние значения и оценена значимость их различий по *t*-критерию.

Таблица 2. Свойства горно-луговой альпийской почвы при наличии и отсутствии *Vaccinium vitis-idaea* в составе фитоценоза (среднее \pm стандартное отклонение, $n = 10$)

| Свойство | Участки | | P |
|--|---------------------|---------------------|-------|
| | с брусникой | без брусники | |
| Влажность, % | 30.2 \pm 2.9 | 25.4 \pm 3.8 | 0.014 |
| pH _{H₂O} | 5.40 \pm 0.13 | 5.62 \pm 0.17 | 0.005 |
| C _{орг} , мг/кг | 307 \pm 129 | 187 \pm 49 | 0.018 |
| N _{орг} , мг/кг | 24.9 \pm 5.4 | 20.3 \pm 4.9 | 0.080 |
| C _{орг} /N _{орг} | 12.5 \pm 3.4 | 8.5 \pm 2.0 | 0.010 |
| C _{микро} , мг/кг | 1649 \pm 640 | 1300 \pm 474 | 0.182 |
| N _{микро} , мг/кг | 112 \pm 42 | 73 \pm 24 | 0.019 |
| C _{микро} /N _{микро} | 14.6 \pm 1.2 | 17.4 \pm 2.2 | 0.003 |
| N-NO ₃ ⁻ , мг/кг | 0.38 \pm 0.16 | 0.62 \pm 0.31 | 0.042 |
| N-NH ₄ ⁺ , мг/кг | 3.93 \pm 0.82 | 4.84 \pm 1.16 | 0.159 |
| P _{подв} , мг/кг | 9.9 \pm 3.0 | 6.5 \pm 2.8 | 0.016 |
| БД, мг CO ₂ /кг/ч | 7.8 \pm 2.3 | 5.7 \pm 1.6 | 0.029 |
| СИД, мг CO ₂ /кг/ч | 28.8 \pm 4.1 | 30.9 \pm 9.6 | 0.534 |
| C _{микро сид} , мг/кг | 2308 \pm 326 | 2476 \pm 771 | 0.533 |
| qCO ₂ | 0.0034 \pm 0.0010 | 0.0024 \pm 0.0004 | 0.009 |

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Горно-луговая почва АЛП характеризуется кислой реакцией среды, высоким содержанием микробной биомассы (C_{микро} и N_{микро}) и C_{орг}, преобладанием органических соединений в составе N_{экстр}, низким содержанием неорганических соединений азота (с преобладанием N-NH₄⁺) и P_{подв} (табл. 2). Эти свойства оказались типичными для почвы АЛП, которые были получены ранее для других участков [18, 25].

Большая часть изученных параметров состояния почвы значимо различается в присутствии и отсутствии *V. vitis-idaea* в составе фитоценоза. К таким параметрам относятся влажность, pH, содержание C_{орг}, N_{микро}, N-NO₃⁻, P_{подв}, а также показатели БД, соотношения C_{орг}/N_{орг}, C_{микро}/N_{микро} и qCO₂. Проведенное исследование не выявило значимых различий в содержании N-NH₄⁺, N_{орг}, C_{микро} и показателе СИД (см. табл. 2). Почва в присутствии *V. vitis-idaea* оказалась более кислой, что вполне ожидаемо, так как наземный и подземный опад вересковых кустарничков способствует формированию кислых продуктов при его трансформации [12, 13, 26].

Изменение показателей, характеризующих органическое вещество и микробную биомассу в почве, хорошо соотносится с гипотезой о влиянии на них повышенной ферментативной активности за счет выделения экзоферментов микоризным мицелием [2–4]. Так, более высокое содержание C_{орг} (в 1.6 раза) и тенденция к

повышению содержания N_{орг} могут свидетельствовать о воздействии ферментов на высокомолекулярные компоненты органического вещества с продуцированием небольших, биогеохимически более подвижных (легко экстрагируемых) молекул, которые могут выступать в качестве источников углеродного и азотного питания для микоризных грибов и других почвенных микроорганизмов.

В некоторых работах не выявлено значимого влияния эктомикоризы (в сравнении с арбускулярной микоризой) на содержание лабильного органического вещества в почвах [7], поэтому наш результат только подтверждает мнение о том, что эрикоидная микориза характеризуется большей активностью экзоферментов, способных трансформировать органическое вещество почв [9–11]. В частности, в комплексе полевых экспериментов эрикоидная микориза рододендрона (*Rhododendron maximum*) демонстрировала высокую активность экзоферментов и способность мобилизовать азот из полифенол-белковых комплексов (модельных комплексов собственных танинов, меченных ¹⁵N). По такой способности грибы эрикоидной микоризы превосходили грибы эктомикоризы и арбускулярной микоризы других видов растений и были сравнимы со способностью сапротрофных грибов [10, 11].

Мобилизация органического вещества сопровождается еще несколькими закономерными изменениями почвенных свойств, отмеченными в нашей работе. Прежде всего это увеличение (в 1.5 раза) соотношения C_{орг}/N_{орг} в экстрагируемом органическом веществе, что может свидетельство-

вать о преимущественном использовании эрикоидной микоризой (и другими микроорганизмами) мобилизованных азотсодержащих органических молекул для своего (и растения-хозяина) азотного питания. Такая функция эктомикоризы и эрикоидной микоризы хорошо известна и продемонстрирована во многих лабораторных и полевых экспериментах [2–4, 7–11]. Наши данные согласуются также с результатами анализа мировой базы данных, показавшими существенное увеличение отношения C/N в почве в сообществах с доминированием растений с экто- и эрикоидной микоризой в сравнении с таковыми с арбускулярной микоризой [6].

Этому результату и его интерпретации соответствуют изменения и других изученных свойств. Так, увеличение концентрации $N_{\text{микр}}$ (в 1.5 раза) и уменьшение соотношения $C_{\text{микр}}/N_{\text{микр}}$ свидетельствуют о том, что повышение доступности азота находит отражение в параметрах, характеризующих химический состав микробной биомассы, а увеличение БД и $q\text{CO}_2$ свидетельствует об изменении ее функционального состояния — повышении микробной активности. При этом суммарная микробная биомасса ($C_{\text{микр}}$) не меняется.

В то же время в противоположность нашим результатам и мнению [9] о мобилизации органического вещества и азота под воздействием экзоферментов эрикоидной микоризы рассматривается и другой сценарий влияния вересковых кустарничков на почву. В результате формирования полифенол-белковых комплексов может происходить закрепление азота в составе стабильного органического вещества, а его доступность во всех формах снижаться [7, 12, 14].

На фоне заметных различий в содержании и составе лабильных органических компонентов и микробной биомассы неорганические соединения азота, особенно преобладающая форма $N\text{-NH}_4^+$, не демонстрируют выраженной реакции на присутствие/отсутствие *V. vitis-idaea*, что подтверждает важную роль функционирования эрикоидной микоризы в контроле состояния именно органического вещества и связанных с ним элементов минерального питания. Заметное уменьшение концентрации минорного N-компонента ($N\text{-NO}_3^-$) в присутствии *V. vitis-idaea*, вероятнее всего, может быть связано со снижением активности нитрификации в более кислой почве. В то же время сравнение лесных почв, где древесные виды представлены симбионтами либо с арбускулярной микоризой (грибы не выделяют или выделяют мало гидролитических экзоферментов; они характерны также для трав АЛП), либо с эктомикоризой (подобно грибам эрикоидной микоризы, эти грибы выделяют экзоферменты), показало, что концентрация неорганических соединений азота, активности N-минерализации и нитрифи-

кации были всегда выше в почвах лесов с арбускулярной микоризой [7].

Более высокое (в 1.5 раза) содержание $P_{\text{подв}}$ в почве с *V. vitis-idaea* также свидетельствует о ее богатстве. Может ли увеличение концентрации подвижного минерального фосфора быть объяснено повышением кислотности почвы? Это не очевидно: с одной стороны, в этих условиях растворимость минеральных фосфатов повышается, но, с другой, возрастает доля алюмо- и железосоединений, обладающих меньшей растворимостью. Роль микоризы в мобилизации фосфора и фосфорном питании растений хорошо известна не только для арбускулярной микоризы, но и для эктомикоризы, продуцирующей фосфатазы, активность которых не уступает активности фосфатаз сапротрофных грибов [2, 27]. Мы не определяли количество фосфора экстрагируемых органических фосфатов и насыщенность фосфором экстрагируемого органического вещества, что могло бы пролить свет на роль эрикоидной микоризы в мобилизации элемента.

Таким образом, большинство установленных закономерностей хорошо согласуются с проверяемой гипотезой. Однако нами выявлено одно обстоятельство, которое может усложнить однозначную интерпретацию причины различий в почвенных свойствах горно-луговой почвы в присутствии и отсутствии *V. vitis-idaea*. В первом случае почва оказалась несколько более влажной, что также может оказать влияние на состав органического вещества и функционирование микробного сообщества. Предстоит понять, является ли установленная зависимость между присутствием *V. vitis-idaea* и влажностью почвы закономерным явлением, поскольку, например, в ельниках этот вид занимает более сухие участки [28]. Однако меньшая интенсивность транспирации и большее затенение почвы горизонтально ориентированными листьями брусники могут способствовать лучшему сохранению влаги в почве по сравнению с участками с доминированием злаков или осок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявленные различия в свойствах горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши в присутствии и при отсутствии в составе фитоценоза верескового кустарничка *V. vitis-idaea* в целом соответствуют представлениям о мобилизации органического вещества почвы экзоферментами эрикоидной микоризы. Концентрации углерода и азота экстрагируемого органического вещества и микробной биомассы, их обогащенность азотом, рост микробной активности свидетельствуют о повышении доступности азота для питания почвенных микроорганизмов в присутствии *V. vitis-idaea*. Однако несколько более высокая влажность почвы в варианте с *V. vitis-idaea* не позволяет уверенно говорить о том, что все выявленные различия связаны с функционированием эрико-

идной микоризы и ее влиянием на почвенно-биогеохимические условия, а не обусловлены особенностями надземных органов брусники или водно-физических свойств почвы, определяющих поселение этого вида. Выполненное нами исследование, безусловно, носит пилотный характер, а его выводы являются предварительными, поскольку оно было ограничено изучением почвы участка АЛП на одном склоне. Последующее расширение территории исследований, более детальный анализ условий поселения *V. vitis-idaea* и формирования разной влажности почвы, а также увеличение числа определяемых параметров (состав микробного сообщества, ферментативная активность почвы, активность процессов трансформации соединений N, запасы C и N органического вещества) позволят дать более точную оценку природе выявленных различий.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Onipchenko V.G., Makarov M.I., van der Maarel E.* Influence of alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment // *Folia Geobot.* 2001. V. 36. P. 225–241.
2. *Courty P.-E., Buée M., Diedhiou A.G.* et al. The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. P. 679–698.
3. *Phillips R.P., Brzostek E., Midgley M.G.* The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests // *New Phytol.* 2013. V. 199. P. 41–51.
4. *van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.-A., Sanders I.R.* Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1406–1423.
5. *Orwin K.H., Kirschbaum M.U.F., St. John M.G., Dickie I.A.* Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment // *Ecol. Letters.* 2011. V. 14. P. 493–502.
6. *Averill C., Turner B.L., Finzi A.C.* Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage // *Nature.* 2014. V. 505. P. 543–546.
7. *Lin G., McCormack M.L., Ma C., Guo D.* Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests // *New Phytol.* 2017. V. 213. P. 1440–1451.
8. *Liese R., Lübke T., Albers N.W., Meier I.C.* The mycorrhizal type governs root exudation and N uptake of temperate tree species // *Tree Physiol.* 2017. V. 38. P. 83–95.
9. *Read D.J., Leake J.R., Perez-Moreno J.* Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // *Can. J. Bot.* 2004. V. 82. P. 1243–1263.
10. *Wurzburger N., Hendrick R.L.* Rhododendron thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests // *Pedobiologia.* 2007. V. 50. P. 563–576.
11. *Wurzburger N., Hendrick R.L.* Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest // *J. Ecol.* 2009. V. 97. P. 528–536.
12. *Kraus T.E.C., Dahlgren R.A., Zasoski R.J.* Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // *Plant Soil.* 2003. V. 256. P. 41–66.
13. *Mallik A.U.* Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understories: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change // *Critical Rev. Plant Sci.* 2003. V. 22. P. 341–366.
14. *Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A.* et al. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // *New Phytol.* 2015. V. 205. P. 1525–1536.
15. *Post E., Forchhammer M.C., Bret-Harte M.S.* et al. Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change // *Science.* 2009. V. 325. P. 1355–1358.
16. *Кизилова А.К., Степанов А.Л., Макаров М.И.* Биологическая активность горно-луговых альпийских почв Тебердинского заповедника // *Почвоведение.* 2006. № 1. С. 77–80.
17. *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.
18. *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.
19. *Макаров М.И.* Органические соединения фосфора в высокогорных почвах северо-западного Кавказа // *Почвоведение.* 1998. № 7. С. 854–863.
20. *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.
21. *Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S.* An extraction method for measuring soil microbial biomass C // *Soil Biol. Biochem.* 1987. V. 19. P. 703–707.
22. *Kandeler E.* Ammonium // *Methods in soil biology.* Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. P. 406–408.
23. *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.
24. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // *Soil Biol. Biochem.* 1978. V. 10. P. 215–221.
25. *Makarov M.I., Malysheva T.I., Menyailo O.V.* et al. 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.
26. *Grubb P.J., Green H.E., Merrifield R.C.J.* The ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems // *J. Ecol.* 1969. V. 57. P. 175–212.
27. *Colpaert J.V., Van Laere A.* A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter // *New Phytol.* 1996. V. 134. P. 133–141.
28. *Stoutjesdijk P., Barkman J.J.* Microclimate, vegetation, and fauna. Uppsala: Opulus Press, 1992. 216 p.