

УДК 581.55

АЗОТНОЕ ПИТАНИЕ РАСТЕНИЙ АЛЬПИЙСКОЙ ЛИШАЙНИКОВОЙ ПУСТОШИ В УСЛОВИЯХ ОБОГАЩЕНИЯ ПОЧВЫ ЭЛЕМЕНТАМИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

© 2020 г. М. И. Макаров^{а, *}, Н. Г. Лавренов^а, В. Г. Онипченко^а, А. В. Тиунов^б,
Т. И. Малышева^а, Р. В. Сабирова^а

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Россия 119234 Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12

^бИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Россия 119071 Москва, Ленинский просп., 33
*e-mail: mmakarov@soil.msu.ru

Поступила в редакцию 28.08.2018 г.

После доработки 05.12.2018 г.

Принята к публикации 25.08.2019 г.

Результаты долговременного эксперимента с обогащением почвы альпийской лишайниковой пустоши элементами минерального питания показали, что при внесении кальция и снижении кислотности почвы не изменяются ее азотный режим и закономерности азотного питания растений. Повышение доступности фосфора способствует мобилизации азота органических соединений почвы и изменению роли микоризы в азотном питании растений, что приводит к формированию у них более тяжелого изотопного состава азота. У азотфиксирующего вида бобовых (*Oxytropis kubanensis*) при этом снижается интенсивность азотфиксации. Повышение доступности азота приводит к его активному поглощению всеми изученными видами растений, за исключением *Oxytropis kubanensis*, и “утяжелению” изотопного состава азота растений. Однако изменение азотного статуса у разных видов растений выражено в разной степени.

Ключевые слова: альпийские экосистемы, азот, фосфор, $\delta^{15}\text{N}$, микориза

DOI: 10.31857/S0367059720020080

Азот и фосфор — одни из ключевых биогенных элементов, лимитирующих продукцию многих наземных экосистем, включая высокогорные [1, 2]. Продукция горных фитоценозов умеренной зоны мало лимитирована фосфором и калием, так как эти элементы поступают в почву в достаточном количестве при выветривании горных пород. Чаще развитие растений ограничено недостатком азота, иммобилизованного в органическом веществе [3, 4].

Высокогорные экосистемы привлекают интерес исследователей как объекты, малозатронутые антропогенной деятельностью и чувствительные к изменениям климата [5]. При увеличении температуры в почвах могут ускориться процессы минерализации органического азота и нитрификации, что может заметно изменить как биогеохимические циклы азота, так и азотный режим отдельных видов растений [6, 7]. Однако в высокогорных экосистемах умеренного пояса, отличающихся от других наземных экосистем особым температурным и азотным режимами, эти явления изучены недостаточно [5].

Для исследования азотного режима растений и азотного статуса экосистем часто проводят эксперименты с внесением элементов минерального питания. При долговременном повышении доступности элементов биомасса и участие отдель-

ных видов в составе высокогорных растительных сообществ изменяются [3, 8]. Однако не исследовано, как меняется при этом азотный режим отдельных видов и функциональных групп растений (злаков, осок, разнотравья, бобовых). Мы предположили, что изменение азотного состояния растений при повышении концентрации подвижных форм элемента в почве может быть не только следствием прямого их поглощения, но и результатом изменения закономерностей функционирования микробного сообщества, микоризного симбиоза и симбиотической азотфиксации в связи с изменяющейся доступностью азота и фосфора. Поскольку особенно ярко индивидуальные реакции видов растений при повышении доступности элементов минерального питания должны проявляться в наиболее лимитированных экосистемах, то в качестве модельного сообщества для проверки гипотезы выбрана альпийская лишайниковая пустошь, почва которой содержит наименьшее количество доступного азота в сравнении с другими сообществами альпийского пояса [9].

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено в альпийском поясе Тебердинского государственного заповедника, где

в 1998 г. был заложен эксперимент с ресурсным манипулированием. Эксперимент включает пять вариантов: 1) контроль; 2) ежегодное внесение азота (9 г/м^2) в виде карбамида с $\delta^{15}\text{N} = 0.11 \pm 0.09\text{‰}$ (вариант N); 3) ежегодное внесение фосфора (2.5 г/м^2) в составе двойного суперфосфата (вариант P); 4) ежегодное внесение совместно азота и фосфора в тех же дозах и тех же соединениях (вариант NP); 5) раз в три года известкование гашеной известью (52 г/м^2) (вариант Ca). Все удобрения вносятся в твердом виде на поверхность почвы вскоре после схода снежного покрова в мае. Экспериментальные площадки представляют собой квадрат со стороной 1.5 м. Каждый вариант эксперимента заложен в четырехкратной повторности. Детальное описание эксперимента приведено в прежних публикациях [8, 10].

Альпийские лишайниковые пустоши (класс *Juncetea trifidi*) формируются на обдуваемых хребтах с минимальным накоплением снега в зимний период. Их отличительная особенность заключается в высокой доле участия кустистых лишайников в растительном сообществе. Для исследования было выбрано семь видов сосудистых растений: *Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Carex umbrosa*, *Festuca ovina*, *Oxypetalum kuznetsovii*, *Trifolium polyphyllum*. Основными критериями при выборе видов были высокое участие, равномерная встречаемость на площадках эксперимента и систематическое разнообразие. Виды относятся к четырем функциональным группам: разнотравье (*Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*), злаки (*Festuca ovina*), осоки (*Carex umbrosa*) и бобовые (*Oxypetalum kuznetsovii*, *Trifolium polyphyllum*).

Во всех вариантах эксперимента в 2016 г. отбирали листья растений — по одному образцу с каждого квадрата и дополнительно один образец с квадрата с наибольшей встречаемостью вида (всего по пять образцов вида с каждого варианта, суммарно 175 образцов). Отобранные образцы высушивали в течение 10 ч при температуре 45°C , измельчали на вибрационной мельнице Retsch MM 200 и анализировали на общее содержание и изотопный состав азота ($\delta^{15}\text{N}$) на элементном анализаторе Thermo Flash 1112 и изотопном масс-спектрометре Thermo Delta V^{Plus} в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Одновременно отбирали образцы почвы из слоя 0–10 см — по два с каждого квадрата (всего по 8 образцов каждого варианта, суммарно 40 образцов), в которых определяли следующие показатели: кислотность (pH) в почвенной суспензии, общее содержание C и N ($C_{\text{общ}}$ и $N_{\text{общ}}$), содержание экстрагируемого фосфора ($P_{\text{подв}}$) по Кирсанову и концентрации разных форм C и N, экстрагируемых $0.05 \text{ M K}_2\text{SO}_4$ (углерод органических соединений ($C_{\text{орг}}$), общий азот ($N_{\text{экстр}}$), N-NH_4^+ и N-NO_3^-). Экстрагируемый азот органических соединений

($N_{\text{орг}}$) рассчитывали по разности между $N_{\text{экстр}}$ и суммой $\text{N-NH}_4^+ + \text{N-NO}_3^-$. Для определения концентрации N-NH_4^+ использовали салицилат-нитропруссидный метод [11], а N-NO_3^- определяли после восстановления NO_3^- до NO_2^- на кадмиевой колонке и получения окрашенного азосоединения [12]. Фосфор определяли аскорбиновым методом по Мэрфи и Райли.

Концентрации $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{экстр}}$ измеряли на анализаторе TOC-V_{CPN}; неорганические формы азота и фосфор — на спектрофотометре GENESYSTM 10UV; общее содержание C и N — на элементном анализаторе Thermo Flash 1112 в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Для проверки значимости влияния фактора “вариант” на изучаемые показатели использовали параметрические и непараметрические критерии. Если распределение данных не отличалось от нормального и их дисперсии были равны, то для дальнейшего исследования использовали дисперсионный анализ (ANOVA). Если распределение данных не отличалось от нормального, но дисперсии были неравными, то применяли дисперсионный анализ (ANOVA) с коррекцией Уилча. В случае отличия распределения данных от нормального для анализа выбирали непараметрический тест Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis test).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние длительного внесения элементов на свойства почвы

Горно-луговая почва альпийской лишайниковой пустоши кислая (pH 5.06), содержит большое количество органического вещества и азота ($11\% C_{\text{общ}}$ и $0.97\% N_{\text{общ}}$). Соотношение C/N составляет 11.3. Несмотря на большое содержание $N_{\text{общ}}$, количество подвижных форм элемента невелико. В составе неорганического N преобладает N-NH_4^+ (16.3 мг/кг), а N-NO_3^- всего 2.2 мг/кг . Содержание экстрагируемого $N_{\text{орг}}$ также небольшое (9.5 мг/кг). Соотношение C/N в экстрагируемом органическом веществе (9.8) меньше, чем в общем органическом веществе почвы (11.3). Содержание подвижного фосфора составляет 10.8 мг/кг (табл. 1).

Во всех вариантах экспериментального воздействия не изменилось содержание $C_{\text{общ}}$ и $N_{\text{общ}}$ и соотношение между ними, что свидетельствует об устойчивости накопленных в горно-луговой альпийской почве запасов органического вещества к длительному интенсивному воздействию (см. табл. 1). Отсутствие повышения концентрации $N_{\text{общ}}$ при существенном поступлении азота может быть связано с тем, что при поверхностном внесении мочевины значительная часть аммиака, образующегося при ее разложении, улетучивается в атмосферу [13].

Лабильные показатели состояния почвы (обеспеченность минеральными формами элементов питания, кислотность, экстрагируемое органическое вещество) изменились. При этом изменения носят преимущественно ожидаемый характер и являются следствием прямого влияния вносимых элементов на их концентрации в почве. Так, внесение в почву азота привело к повышению содержания $N_{\text{экстр}}$ с 28.0 до 51.1 мг/кг в варианте N и до 43.3 мг/кг в варианте NP. Главный компонент, ответственный за такое повышение, — это $N-NH_4^+$, концентрация которого возросла примерно в 2 раза (в варианте N — до 34.5 мг/кг, в варианте NP — до 28.5 мг/кг). В содержании $N-NO_3^-$ прослеживается такая же тенденция — значимое увеличение концентрации (до 5.2 мг/кг) наблюдается в варианте N, в варианте NP увеличение не столь велико — 3.1 мг/кг (см. табл. 1).

Заметно изменяется содержание $P_{\text{подв}}$ в вариантах с внесением этого элемента. В варианте P концентрация увеличилась в 12 раз (133 мг/кг), а в варианте NP — почти в 7 раз (74 мг/кг) (см. табл. 1). Причиной меньшей концентрации $P_{\text{подв}}$ (как и неорганических соединений азота) во втором случае может быть большее вовлечение элемента в прирост биомассы при одновременном внесении двух элементов питания [3] и большее последующее его закрепление в составе органического вещества почвы.

Кислотность почвы значимо уменьшилась при известковании: величина pH повысилась до 5.44. В варианте с внесением азота, напротив, наблюдается подкисление почвы (значимое уменьшение pH до 4.9). Подкисление почвы связано как с потенциальной физиологической кислотностью карбамида, так и последующей нитрификацией образующегося из него аммония.

Из непрямых воздействий вызывают интерес изменения, произошедшие с лабильным органическим веществом. Так, наблюдается тенденция к увеличению концентраций экстрагируемых $C_{\text{орг}}$ и $N_{\text{орг}}$ в вариантах с известкованием, внесением азота и азота совместно с фосфором (см. табл. 1). Вероятно, это может быть результатом мобилизации органического вещества при повышении микробной активности в почвах после нейтрализации кислотности (Ca) и увеличения доступности элементов питания (N, NP). Однако наиболее выраженное изменение в этом компоненте почвы произошло при внесении фосфора. В этом случае наблюдается значимое снижение концентрации $N_{\text{орг}}$ с 9.5 до 7.3 мг/кг и увеличение отношения $C_{\text{орг}}/N_{\text{орг}}$ с 9.8 до 11.8. Хотя концентрация $C_{\text{орг}}$ и не отличается значимо от контроля, но она значимо меньше, чем в вариантах Ca и NP. Вероятно, в условиях высокой доступности фосфора почвенные микроорганизмы начинают в большей степени испытывать недостаток в азотном питании и более активно утилизируют лабильные органические соединения, прежде всего азотсодержащие.

Концентрация и изотопный состав азота в альпийских растениях

Изученные виды растений альпийской лишайниковой пустоши заметно различаются по содержанию и изотопному составу азота в листьях (табл. 2). Меньшие концентрации азота (1.14–1.29%) характерны для злаков и осок (*Festuca ovina*, *Carex umbrosa*), больше элемента (1.42–2.31%) содержится в листьях видов разнотравья (*Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*), а максимальные концентрации (2.29–3.25%) характеризуют листья бобовых растений. При этом в листьях *Trifolium polyphyllum*, не обладающего симбиотической азотфиксацией [14, 15], концентрация азота (2.29%) близка к видам разнотравья (*Anemone speciosa*, *Antennaria dioica*). В то же время у *Oxitropis kubanensis*, активно фиксирующего атмосферный азот [14], концентрация элемента (3.25%) значимо превышает концентрации у всех других видов.

Изотопный состав азота ($\delta^{15}N$) в листьях разных видов растений также заметно различается, в том числе в пределах групп разнотравья и бобовых. Наиболее тяжелым азотом (наименее отрицательное -0.59‰) значение $\delta^{15}N$ среди всех изученных видов растений характеризуется *Carex umbrosa*, у *Festuca ovina* азот в листьях значительно легче ($\delta^{15}N = -3.57\text{‰}$). Заметное варьирование величины $\delta^{15}N$ характерно для разнотравья, среди которого есть виды с легким изотопным составом азота (*Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*) и более тяжелым (*Anemone speciosa*).

Такое разнообразие может объясняться тем, что изотопный состав азота в растениях зависит от ряда факторов, среди которых можно назвать использование разными растениями разных источников азота (NH_4^+ , NO_3^- , $N_{\text{орг}}$) или одного источника из разных почвенных горизонтов, разную дискриминацию тяжелого изотопа при поглощении и ассимиляции разными видами растений, влияние микоризы [16–19].

Изотопный состав азота у бобовых растений также заметно различается. *Trifolium polyphyllum*, который не обладает симбиотической азотфиксацией, характеризуется величиной $\delta^{15}N$, близкой к большинству других изученных видов с арбускулярной микоризой (-3.08‰). В отличие от него у *Oxitropis kubanensis* с активно функционирующим азотфиксирующим симбиозом величина $\delta^{15}N$ (-0.78‰) намного ближе к показателю атмосферного азота, что позволило рассчитать вклад симбиотической азотфиксации в азотное питание этого вида бобовых, превысивший 70% [14].

Влияние длительного внесения элементов на N и $\delta^{15}N$ в растениях

Изменение условий минерального питания сказалось на концентрации и изотопном составе

Таблица 1. Свойства почвы альпийской лишайниковой пустоши в разных вариантах экспериментального воздействия, среднее ± стандартное отклонение (*n* = 8)

Вариант	C _{общ}	N _{общ}	C _{общ} /N _{общ}	P, мг/кг	pH	N-NH ₄ ⁺	N-NO ₃ ⁻	C _{opr}	N _{opr}	C _{opr} /N _{opr}
	мг/кг									
Контроль	11.0 ± 1.3 ^a	0.97 ± 0.12 ^a	11.3 ± 0.8 ^a	10.8 ± 6.0 ^a	5.06 ± 0.15 ^a	16.3 ± 4.8 ^a	2.2 ± 0.5 ^a	91.4 ± 19.8 ^{ab}	9.5 ± 2.5 ^a	9.8 ± 1.3 ^a
Ca	11.1 ± 1.8 ^a	0.97 ± 0.15 ^a	11.4 ± 0.7 ^a	9.5 ± 2.7 ^a	5.44 ± 0.13 ^b	23.5 ± 9.3 ^{ab}	2.9 ± 1.1 ^a	124.4 ± 42.1 ^a	12.0 ± 4.2 ^a	10.5 ± 2.2 ^{ab}
P	10.8 ± 1.7 ^a	0.94 ± 0.12 ^a	11.4 ± 0.6 ^a	133.6 ± 99.7 ^b	4.98 ± 0.14 ^{ab}	18.2 ± 3.1 ^a	2.1 ± 1.1 ^a	85.7 ± 5.8 ^b	7.3 ± 0.9 ^b	11.8 ± 1.0 ^b
N	11.1 ± 2.0 ^a	0.99 ± 0.21 ^a	11.3 ± 1.1 ^a	6.9 ± 4.7 ^a	4.88 ± 0.12 ^b	34.5 ± 12.9 ^b	5.2 ± 3.8 ^b	107.3 ± 29.1 ^{ab}	11.4 ± 3.9 ^a	9.7 ± 1.7 ^{ab}
NP	10.9 ± 1.5 ^a	0.95 ± 0.15 ^a	11.5 ± 0.4 ^a	73.8 ± 37.3 ^b	4.91 ± 0.28 ^{ab}	28.5 ± 11.8 ^b	3.1 ± 1.2 ^{ab}	105.0 ± 22.6 ^a	11.8 ± 3.5 ^a	9.2 ± 1.2 ^a

Примечание. Одинаковые буквенные индексы в пределах столбца показывают отсутствие значимых различий; *P* < 0.05.

Таблица 2. Содержание азота и его изотопный состав (δ¹⁵N) в листьях растений альпийской лишайниковой пустоши в разных вариантах экспериментального воздействия, среднее ± стандартное отклонение (*n* = 5)

Вид	Вариант									
	контроль		Ca		P		N		NP	
	N, %	δ ¹⁵ N, ‰	N, %	δ ¹⁵ N, ‰	N, %	δ ¹⁵ N, ‰	N, %	δ ¹⁵ N, ‰	N, %	δ ¹⁵ N, ‰
<i>Anemone speciosa</i>	1.96 ± 0.12 ^{ab}	-1.59 ± 0.43 ^A	1.89 ± 0.07 ^a	-1.40 ± 0.36 ^{AB}	1.85 ± 0.16 ^a	-0.81 ± 0.26 ^B	2.47 ± 0.05 ^b	0.14 ± 1.22 ^{BB}	2.28 ± 0.25 ^{bb}	1.31 ± 1.71 ^B
<i>Antennaria dioica</i>	1.42 ± 0.05 ^a	-4.63 ± 0.48 ^A	1.41 ± 0.05 ^a	-4.37 ± 0.52 ^{AB}	1.43 ± 0.08 ^{ab}	-3.73 ± 0.50 ^{AB}	1.86 ± 0.40 ^b	-2.45 ± 1.56 ^B	1.95 ± 0.47 ^b	-3.99 ± 0.27 ^{AB}
<i>Campanula tridentata</i>	2.31 ± 0.21 ^a	-4.34 ± 0.82 ^A	2.34 ± 0.11 ^a	-4.55 ± 0.55 ^A	2.35 ± 0.30 ^a	-3.45 ± 1.15 ^{AB}	3.55 ± 0.85 ^b	1.47 ± 2.53 ^B	2.35 ± 0.55 ^a	-1.17 ± 2.42 ^{BB}
<i>Carex umbrosa</i>	1.29 ± 0.03 ^a	-0.59 ± 0.51 ^A	1.31 ± 0.07 ^a	0.32 ± 0.33 ^B	1.31 ± 0.06 ^a	0.74 ± 0.61 ^B	1.91 ± 0.16 ^b	0.14 ± 1.34 ^{AB}	1.68 ± 0.23 ^b	1.57 ± 2.04 ^{AB}
<i>Festuca ovina</i>	1.14 ± 0.10 ^a	-3.57 ± 0.41 ^A	1.16 ± 0.05 ^a	-3.59 ± 0.41 ^A	1.07 ± 0.11 ^a	-1.77 ± 0.70 ^B	1.72 ± 0.38 ^b	-1.33 ± 2.36 ^{ABB}	2.40 ± 0.30 ^b	2.42 ± 1.68 ^B
<i>Oxitis kubanensis</i>	3.25 ± 0.41 ^a	-0.78 ± 0.17 ^A	3.17 ± 0.31 ^a	-0.90 ± 0.24 ^A	2.67 ± 0.17 ^b	-2.32 ± 0.80 ^B	2.86 ± 0.25 ^{ab}	-0.87 ± 0.55 ^A	—	—
<i>Trifolium polyphyllum</i>	2.29 ± 0.34 ^a	-3.08 ± 0.76 ^A	2.15 ± 0.11 ^a	-2.93 ± 0.77 ^A	2.28 ± 0.28 ^a	-2.28 ± 1.29 ^A	3.45 ± 0.25 ^b	-1.28 ± 1.64 ^A	2.78 ± 0.17 ^b	-1.45 ± 1.2 ^A 9

Примечание. Одинаковые буквенные индексы в пределах строки показывают отсутствие значимых различий концентрации N (строчные) или δ¹⁵N (прописные); *P* < 0.05.

азота в листьях растений (см. табл. 2). При этом разные экспериментальные воздействия по-разному повлияли на изученные показатели. Например, в результате известкования не изменились концентрации и изотопный состав азота ни у одного из изученных видов растений. Это согласуется с тем, что уменьшение кислотности почвы (на ~0.4 ед. pH) не привело к значимому влиянию на какие-либо показатели ее азотного состояния (см. табл. 1).

Влияние фосфора

Внесение в почву фосфора привело к более выраженным изменениям азотного статуса растений, которые почти не проявились в концентрациях азота, но ярко выразились в его изотопном составе. Единственным видом, у которого при повышении доступности фосфора изменилась концентрация азота (значимо уменьшилась с 3.25 до 2.67%), оказался *Oxypetris kabanensis*. Одновременно у него значимо уменьшилась величина $\delta^{15}\text{N}$ (от -0.78 до -2.32‰), приблизившись к показателям, характерным для видов разнотравья. Направленность изменения обоих показателей говорит о том, что повышение доступности фосфора могло привести к снижению активности симбиотической азотфиксации. Поскольку считается, что, напротив, низкая доступность фосфора может лимитировать активность азотфиксации [20], то для объяснения полученного результата требуется дополнительное исследование. В отношении другого вида бобовых (*Trifolium polyphyllum*) мы предполагали, что низкая доступность фосфора в почве может быть причиной отсутствия формирования симбиоза с клубеньковыми бактериями. Однако *T. polyphyllum* не начинает проявлять признаки азотфиксации (увеличение концентрации азота и величины $\delta^{15}\text{N}$) при значительном повышении доступности фосфора в почве, что свидетельствует о другой причине отсутствия азотфиксации у этого вида бобовых.

У всех других изученных видов растений концентрация азота при внесении в почву фосфора не изменилась, но при этом возросла величина $\delta^{15}\text{N}$ (значимо у четырех видов). Прямая связь между концентрацией фосфора и величиной $\delta^{15}\text{N}$ в листьях, отмеченная для некоторых болотных растений, интерпретировалась ранее как результат влияния доступности фосфора на фракционирование изотопов азота растением [21]. Однако наши данные свидетельствуют о том, что изменение $\delta^{15}\text{N}$ может быть связано с изменениями в азотном питании растений. Это подтверждается трансформацией азотного состояния почвы при внесении фосфора — уменьшение концентрации $\text{N}_{\text{орг}}$ и обеднение азотом экстрагируемого органического вещества (увеличение соотношения $\text{C}_{\text{орг}}/\text{N}_{\text{орг}}$) хорошо объясняют изменение изотопного состава азота растений. Известно, что ла-

бильный органический азот и его важный источник — азот микробной биомассы — представляют собой наиболее “тяжелые” по изотопному составу пулы азота почвы [19, 22, 23]. Видимо, в условиях высокой доступности фосфора растения начинают в большей степени испытывать недостаток в азотном питании и утилизировать органические фракции. Однако маловероятно, что это могут быть продукты их минерализации, поскольку микроорганизмы в условиях высокой доступности фосфора также испытывают недостаток азота и преимущественно иммобилизуют его. Более вероятно, что повышение величины $\delta^{15}\text{N}$ может быть связано с изменившейся ролью микоризы в азотном питании растений. При этом два противоположных объяснения соответствуют полученному результату.

С одной стороны, микориза может обеспечить поглощение “тяжелых” органических соединений азота в условиях повышения его дефицита. Хотя арбускулярная микориза (АРМ), характерная для большинства растений альпийской лишайниковой пустоши [24], традиционно рассматривается в связи с участием в фосфорном питании растений, появляется все больше данных о возможности ее участия в азотном питании. В том числе АРМ способна поглощать аминокислоты и аминоксахара, особенно в условиях низкой доступности минеральных соединений азота [25, 26].

С другой стороны, в условиях высокой доступности фосфора участие АРМ в азотном питании растений может снизиться. Значительное уменьшение колонизации корней АРМ в результате 6-летнего применения фосфорных удобрений показано на примере степных сообществ Внутренней Монголии [27]. Преимущественный транспорт ^{14}N от АРМ к растениям-хозяевам и формирование легкого изотопного состава азота листьев, подобно тому, как это происходит у растений с эрикоидной микоризой и эктомикоризой [28, 29], подтверждается обеднением листьев и обогащением корней растений с АРМ изотопом ^{15}N [30, 31]. Если же участие АРМ в азотном питании растений снижается, то фракционирование изотопов и формирование легкого изотопного состава азота в листьях уменьшаются.

В связи с наличием такой неопределенности необходимы дополнительные исследования для установления причины формирования более тяжелого изотопного состава азота в растениях альпийской лишайниковой пустоши при повышении доступности фосфора.

Влияние азота

Как и следовало ожидать, наибольшие изменения в азотном состоянии растений произошли при внесении азота либо совместно азота и фосфора. Изменились концентрация элемента в листьях растений и его изотопный состав.

Концентрация азота увеличилась у всех изученных видов, кроме *Oxypetris kabanensis*, и ее рост был гораздо более выражен в варианте N в сравнении с NP. Это свидетельствует об активном потреблении внесенного азота растениями, а меньшие концентрации при совместном внесении азота и фосфора могут объясняться его разбавлением в большем приросте биомассы в варианте NP [3]. При этом реакция отдельных видов на обогащение почвы азотом отличается. Так, у *Antennaria dioica* меньше, чем у других видов, повышается концентрация и изменяется изотопный состав азота. Вероятно, это связано с меньшей конкурентной способностью этого вида разнотравья, который не изменял биомассу при повышении доступности азота [8]. Напротив, *Carex umbrosa* активно накапливает дополнительный азот, что хорошо соотносится с максимальным приростом биомассы этого вида [8].

Не обладающий симбиотической азотфиксацией *Trifolium polyphyllum* при обогащении почвы элементом проявляет реакцию, близкую к видам разнотравья: он эффективно поглощает вносимый азот, концентрация которого в вариантах N и NP возрастает почти в 1.5 раза. Концентрация же азота у *Oxypetris kabanensis* не изменилась. Это свидетельствует о том, что при повышении доступности азота в почве у *O. kabanensis*, вероятно, уменьшается вклад азотфиксации в азотный баланс.

У всех растений, кроме *O. kabanensis*, величина $\delta^{15}\text{N}$ увеличилась, т.е. содержание тяжелого изотопа азота возросло. Однако из-за достаточно большого варьирования этого показателя статистически значимые различия с контролем отмечены не для всех видов. Такая направленность изменения изотопного состава азота вполне объяснима. Так, $\delta^{15}\text{N}$ аммонийного азота, преобладающего в составе минеральных форм элемента в почве альпийской лишайниковой пустоши, составляет от -4 до -7‰ [18, 32] и, вероятно, являясь основным источником азота для растений, контролирует изотопный состав элемента у многих видов. У карбамида, который используется в эксперименте в качестве дополнительного источника азота, $\delta^{15}\text{N}$ составляет $\sim 0\text{‰}$. При разложении карбамида на поверхности почвы и улетучивании изотопно-легкого азота с аммиаком поступающий в почву аммонийный азот должен быть еще более тяжелым. Вклад этого привнесенного тяжелого азота в питание растений и определяет увеличение $\delta^{15}\text{N}$ растений. Нам не удалось зарегистрировать значимых различий в содержании ^{15}N в листьях *Trifolium polyphyllum*, однако тренд к утяжелению в вариантах N и NP явно прослеживается, что также свидетельствует об интенсивном потреблении вносимого азота этим бобовым растением.

Теоретически утяжеление изотопного состава азота в листьях растений с ростом его доступности может быть связано и с изменением условий функционирования микоризы (снижение уча-

стия в питании растений), подобно тому, как это происходит при повышении доступности фосфора. Поскольку участие микоризы в транспорте азота растениям-хозяевам может снижаться в условиях высокой доступности элемента [25, 26, 31], то снижается и ее значение в формировании легкого изотопного состава в листьях. Например, обеднение изотопом ^{15}N листьев ряда видов травяных растений с АРМ наблюдалось в условиях менее богатой почвы, тогда как при повышении доступности азота различия в изотопном составе между корнями и листьями отсутствовали [33]. Также и в эксперименте по колонизации корней *Alnus incana* АРМ грибом *Rhizophagus irregularis* обеднение листьев и обогащение корней изотопом ^{15}N были характерны только для варианта с дефицитом азотного питания [31]. Хотя эксперимент с удобрениями во Внутренней Монголии не выявил существенного влияния внесения азота на колонизацию корней АРМ, но обнаружено сильное влияние на состав микоризного сообщества [27], что также может сказаться на участии микоризы в азотном питании растений. Однако на фоне предполагаемого существенного утяжеления изотопного состава привносимого азота роль микоризы в изменении величины $\delta^{15}\text{N}$ в листьях растений в вариантах N и NP все же представляется вторичной.

У *Oxypetris kabanensis* величина $\delta^{15}\text{N}$ не изменилась при внесении азота. Предположительно изотопный состав азота у этого вида, как и у других, должен был стать более тяжелым, так как вклад привнесенного тяжелого изотопа азота в питание должен возрасти. Однако стабильная концентрация азота в листьях *Oxypetris kabanensis* при повышении доступности элемента в почве может свидетельствовать об изменении баланса почвенного и атмосферного питания, что требует дополнительного исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Повышение доступности азота и фосфора в горно-луговой почве альпийской лишайниковой пустоши приводит к изменению азотного питания растений не только вследствие прямого поглощения минеральных соединений, но, вероятно, и в результате изменения закономерностей функционирования микробного сообщества, микоризного симбиоза и симбиотической азотфиксации. В наибольшей степени такое косвенное влияние на азотное питание растений выражено при повышении доступности фосфора, которая способствует мобилизации азота органических соединений почвы микроорганизмами и, возможно, изменению роли микоризы в азотном питании растений. Влияние повышения доступности фосфора на симбиотическую азотфиксацию оказалось неожиданным — произошло снижение интенсивности азотфиксации у азотфиксирующего вида бобовых (*Oxypetris kabanensis*) и не выявлено признаков ее появления у *Trifolium polyphyllum*, не фиксирующего азот. Реакция от-

дельных видов растений на обогащение почвы азотом отличается и может быть связана с разной конкурентной способностью за ресурс, а также, возможно, с изменением роли микоризы в азотном питании растений.

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Billings W.D. Adaptations and origins of alpine plants // Arctic Alpine Research. 1974. V. 6. P. 129–142.
2. Bowman W.D., Seastedt T.R. Structure and function of an alpine ecosystem: Niwot Ridge, Colorado. Oxford, New York: Oxford University Press, 2001. 337 p.
3. Эльканова М.Х., Ахметжанова А.А., Елумеева Т.Г., Онипченко В.Г. Изменение структуры надземной фитомассы альпийской пустоши Северо-Западного Кавказа при долговременном внесении элементов минерального питания // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121. № 2. С. 47–58.
4. Körner C. Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 2003. 344 p.
5. Dawes M.A., Schleppi P., Hagedorn F. The fate of nitrogen inputs in a warmer alpine treeline ecosystem: a ^{15}N labeling study // J. Ecology. 2017. V. 105. P. 1723–1737.
6. Chapin F.S., Shaver G.R., Giblin A.E. et al. Responses of Arctic tundra to experimental and observed changes in climate // Ecology. 1995. V. 76. P. 694–711.
7. Bai E., Li S., Xu W. et al. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics // New Phytol. 2013. V. 199. P. 441–451.
8. Onipchenko V.G., Makarov M.I., Akhmetzhanova A.A. et al. Alpine plant functional group responses to fertilizer addition depend on abiotic regime and community composition // Plant Soil. 2012. V. 357. P. 103–115.
9. 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.
10. Лавренов Н.Г., Заузанова Л.Д., Онипченко В.Г. Параметры семенного размножения альпийских растений в зависимости от обогащения почвы // Экология. 2017. № 6. С. 454–460.
11. Kandeler E. Ammonium // Methods in soil biology. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag, 1996. P. 406–408.
12. Dorich R.A., Nelson D.W. Evaluation of manual cadmium reduction methods for determination of nitrate in potassium chloride extracts of soils // J. Soil Sci. Soc. Amer. 1984. V. 48. P. 72–75.
13. Макаров В.И. Влияние доз карбамида и норм орошения на эмиссию аммиака из агродерново-подзолистой среднесуглинистой почвы // Вестник Алтайского гос. аграрного ун-та. 2017. № 6. С. 54–60.
14. Макаров М.И., Малышева Т.И., Ермак А.А. и др. Симбиотическая азотфиксация в сообществе альпийской лишайниковой пустоши Северо-Западного Кавказа (Тебердинский заповедник) // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1504–1512.
15. Soudzilovskaia N.A., Aksenova A.A., Makarov M.I. et al. Legumes affect alpine tundra community composition via multiple biotic interactions // Ecosphere. 2012. V. 3. Article Number UNSP 33.
16. Miller A.E., Bowman W.D. Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? // Oecologia. 2002. V. 130. P. 609–616.
17. Макаров М.И. Изотопный состав азота в почвах и растениях: использование в экологических исследованиях (обзор) // Почвоведение. 2009. № 12. С. 1432–1445.
18. Makarov M.I., Malysheva T.I., Cornelissen J.H.C. et al. Consistent patterns of ^{15}N distribution through soil profiles in diverse alpine and tundra ecosystems // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. P. 1082–1089.
19. Craine J.M., Brookshire E.N.J., Cramer M.D. et al. Ecological interpretations of nitrogen isotope ratios of terrestrial plants and soils // Plant Soil. 2015. V. 396. P. 1–26.
20. Sulieman S., Tran L.S.P. (eds.). Legume nitrogen fixation in soils with low phosphorus availability: Adaptation and regulatory implication. Springer, 2017. 287 p.
21. Clarkson B.V., Schipper L.A., Moyersoen B., Silvester W.B. Foliar ^{15}N natural abundance indicates phosphorus limitation of bog species // Oecologia. 2005. V. 144. P. 550–557.
22. Dijkstra P., Ishizu A., Doucet R. et al. ^{13}C and ^{15}N natural abundance of the soil microbial biomass // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 3257–3266.
23. Portl K., Zechmeister-Boltenstern S., Wanek W. et al. 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.
24. Onipchenko V.G., Zobel M. Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of alpine plants in the Northwestern Caucasus // Folia Geobotanica. 2000. V. 35. P. 1–11.
25. Veresoglou S.D., Chen B., Rillig M.C. Arbuscular mycorrhiza and soil nitrogen cycling // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 46. P. 53–62.
26. Hodge A., Storer K. Arbuscular mycorrhiza and nitrogen: implications for individual plants through to ecosystems // Plant Soil. 2015. V. 386. P. 1–19.
27. Chen Y.-L., Zhang X., Ye J.-S. et al. Six-year fertilization modifies the biodiversity of arbuscular mycorrhizal fungi in a temperate steppe in Inner Mongolia // Soil Biol. Biochem. 2014. V. 69. P. 371–381.
28. Hobbie E.A., Höglberg P. Nitrogen isotopes link mycorrhizal fungi and plants to nitrogen dynamics // New Phytol. 2012. V. 196. P. 367–382.
29. Makarov M.I., Onipchenko V.G., Malysheva T.I. et al. Determinants of ^{15}N natural abundance in leaves of co-occurring plant species and types within an alpine lichen heath in the Northern Caucasus // Arctic, Antarctic Alpine Research. 2014. V. 46. P. 581–590.
30. Макаров М.И. Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 220–233.
31. Schweiger P.F. Nitrogen isotope fractionation during N uptake via arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal fungi into grey alder // J. Plant Physiol. 2016. V. 205. P. 84–92.
32. 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.
33. Dijkstra P., Williamson C., Menyailo O. et al. Nitrogen stable isotope composition of leaves and roots of plants growing in a forest and a meadow // Isotopes Environ. Health Studies. 2003. V. 39. P. 29–39.