УДК 631. 461: 574. 2

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦЕЛИННЫХ И ПОСТАГРОГЕННЫХ ТУНДРОВЫХ ПОЧВ (НА ПРИМЕРЕ АРКТИЧЕСКОЙ ЗОНЫ РЕСПУБЛИКИ КОМИ)

В. А. Ковалева, С. В. Денева, Е. М. Лаптева

Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

Рассмотрены стадиально-эволюционные аспекты агро- и постагрогенного почвообразования в биоклиматических условиях тундровой зоны. Для сравнительного анализа выбраны почвы ненарушенной ерниково-ивняковой моховой тундры (глеезем криометаморфический) и разнотравно-злакового луга (глеезем криометаморфический постагрогенный), сформировавшегося на месте многолетнего сеяного луга, функционировавшего в течение 35 лет. Снятие агрорежима способствует внедрению в состав и структуру фитоценоза постагрогенной экосистемы аборигенных видов трав, злаков, мхов, кустарников. При этом на момент проведения исследований постагрогенная экосистема сохранила общий облик лугового растительного сообщества, а ее почва - признаки агрогенно преобразованной почвы (наличие гумусоаккумулятивных горизонтов с высоким содержанием биогенных элементов). В исследуемых почвах определены численность бактерий и спор грибов, длина грибного мицелия, оценено функциональное состояние прокариот на основе соотношения живых и мертвых клеток бактерий, охарактеризована эколого-трофическая структура микробных сообществ. Общей закономерностью для рассмотренных почв является приуроченность максимальной численности микроорганизмов к верхним органогенным и/или органо-минеральным (гумусоаккумулятивным) горизонтам, где основу комплекса прокариот составляют живые клетки бактерий. Общая численность бактерий в поверхностном горизонте почвы постагрогенной экосистемы в 1,5 раза выше по сравнению с подобным горизонтом почвы ненарушенного участка. По численности спор грибов (93,8 ± 12,7 млн кл./г почвы) и длине грибного мицелия (1017,4 ± 123,4 м/г почвы) на первое место выходит почва целинной тундры, в постагрогенной почве эти показатели в 3 раза ниже. Низкие коэффициенты минерализации свидетельствуют о замедленном протекании процессов минерализации органического вещества в тундровых почвах как целинной (0,6), так и постагрогенной (0,7) экосистем. Для почвы последней отмечен более высокий уровень трофности и биогенности.

Ключевые слова: тундровые почвы; постагрогенная экосистема; микробное сообщество почв; живые/мертвые бактерии.

V. A. Kovaleva, S. V. Deneva, E. M. Lapteva. MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF VIRGIN AND POST-AGROGENIC TUNDRA SOILS (EXAMPLE OF THE ARCTIC ZONE OF THE KOMI REPUBLIC)

We studied the evolutionary aspects of different stages of agrogenic and post-agrogenic soil formation in the tundra zone. In order to perform a comparative analysis, we studied soils of virgin dwarf birch-willow moss tundra (Epistagnic-Endogleyic Luvisol)

and of a forbs-grass meadow Epistagnic-Gelic Cambisol) formed where a perennial seeded meadow had operated for 35 years. Discontinuation of agricultural use triggers the re-invasion of native species of herbs, grasses, mosses, and shrubs into the composition and structure of the plant community of the post-agrogenic ecosystem. At the time of our study, the post-agrogenic ecosystem retained the general appearance of a meadow plant community, and its soil showed signs of farming-transformed soil (the presence of humus-accumulating horizons with a high content of nutrients). The number of bacteria and fungal spores, and the mycelium length were determined in the soils. The functional state of Prokariota was estimated by the ratio between living cells and dead cells of bacteria. We also described the eco-trophic structure of the microbial communities. A common pattern for the two soils was that the number of microorganisms was the highest in the upper organogenic and/or organomineral (humus-accumulation) soil horizons, where a majority of Prokariota were potentially viable bacterial cells. The total number of bacteria in the soil of the post-agrogenic ecosystem was 1.5-fold higher than in the virgin tundra community. In terms of the number of fungal spores (93.8 ± 12.7 million cells per g of soil) and mycelium length (1017.4 ± 123.4 m/g) the leading position is occupied by the tundra soil, while these parameters in the post-agrogenic soil were thrice lower. Low coefficients of mineralization indicate that the process of organic matter mineralization is slow in both the virgin tundra (0.6) and the post-agrogenic (0.7) ecosystems. The latter shows a higher level of trophicity and biogenicity.

Keywords: tundra soils; post-agrogenic ecosystem, soil microbial community, living/dead bacteria.

Введение

Суровость климата тундровой зоны определила специфику сельского хозяйства в Воркутинском районе Республики Коми. В 50-х годах прошлого века в связи с развитием угольной промышленности в регионе возникла необходимость создания животноводческого хозяйства с местной кормовой базой [Биогеоценологические..., 1979]. Для создания многолетних сенокосных лугов на водораздельных территориях И.С. Хантимером [1974] разработана схема географически адаптированного земледелия с посевом местных видов многолетних трав: мятлика лугового (Poa pratensis L.) и лисохвоста лугового (Alopecurus pratensis L.). В результате сельскохозяйственного освоения на месте тундровых биогеоценозов сформировались высокопродуктивные луга с характерной для них почвой, которые, как показали многолетние наблюдения [Экологические..., 1991; Панюков и др., 2005], в течение 40 лет практически не требовали коренного улучшения и пересева трав. В конце 1990-х годов после прекращения сельскохозяйственного использования луга перешли на следующую стадию своего развития - стадию постагрогенной трансформации [Экологические..., 2009; Ковалева и др., 2014].

Выведенные из агрорежима сенокосные луга в окрестностях г. Воркуты – уникальные объекты для изучения постагрогенного процесса в условиях Крайнего Севера, не имеющие аналогов в мире. На этих участках в тече-

ние последних десятилетий активно ведутся исследования трансформации растительных сообществ и почв, проходящих различные стадии реградации в постагрогенный период своего развития [Котелина и др., 1998; Посттехногенные..., 2002; Панюков и др., 2005; Экологические..., 2009]. Получены первые данные об изменении структуры и состава комплекса почвенных беспозвоночных на участках освоенной тундры [Таскаева и др., 2019]. Информация о почвенных микроорганизмах как об одном из важнейших компонентов экосистемы, участвующем в преобразовании органического вещества, носит фрагментарный характер [Ковалева и др., 2014, 2016]. Исследование качественных и количественных параметров микробных сообществ постагрогенной почвы вместе с другими ее характеристиками позволяет оценить экологическую устойчивость экосистем, раскрыть механизмы постагрогенной сукцессии в тундровой зоне.

Объекты и методы

Исследования проводили в августе 2014 г. в Воркутинском районе Республики Коми, который входит в состав Арктической зоны Российской Федерации. Район исследования расположен в юго-восточной части Большеземельской тундры (БЗТ), занимает часть полого-холмистой равнины, покрытой возвышенными моренными грядами – мусюрами. Климат региона характеризуется суровостью и континентальностью. Средняя годовая темпера-

тура -4...-7,6 °C, средняя температура июля +8...+13 °C, среднемесячная температура января -20 °C. За год выпадает в среднем около 500 мм осадков.

Ключевые участки, почвы которых послужили непосредственными объектами исследования, расположены на расстоянии 500 м друг от друга, в 2 км к западу от г. Воркуты, на вершине водораздельного холма Нерусовей-Мусюр, в ерниково-ивняковой моховой тундре (фоновый участок; 67°31′ с. ш. 64°08′ в. д.) и на выведенном из хозяйственного оборота многолетнем сеяном лугу (постагрогенный; 67°53' с. ш. 64°11' в. д.). Многолетняя мерзлота не сливающаяся, ее верхняя граница находится на уровне ~ 2 м от поверхности почвы. Для диагностики и идентификации почв использованы принципы классификации почв России [Классификация..., 2004; Полевой...., 2008]. Приведена корреляция наименований почв с системой мировой базы почвенных ресурсов [IUSS Working..., 2014].

Участок 1. Ерниково-ивняковая моховая тундра с типичным для водораздельных территорий подзоны южных кустарниковых тундр растительным покровом. В кустарниковом ярусе доминируют бореальные и гипоарктические виды ив (Salix glauca L., S. lanata L., S. lapponum L. и S. phylicifolia L.) и Betula nana L. В сложении травяно-кустарничкового яруса преобладают Empetrum hermaphroditum L., Vaccinium uliginosum L. при значительном участии Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud., Arctous alpina L., Vaccinium vitis-idaea L. Из травянистых растений заметное участие принимают Carex globularis L., Solidago virgaurea L., Euphrasia frigida L., Festuca ovina L., Veratrum lobelianum Bernh. и Rubus arcticus L. Мохово-лишайниковый ярус сплошной или почти сплошной, сложен зелеными и политриховыми мхами, пятнами присутствуют кустистые лишайники. Почва – глеезем криометаморфический [Классификация..., 2004; Полевой...., 2008] (Epistagn-Endogleyic Luvisol [IUSS Working..., 2014]).

Участок 2. Постагрогенная экосистема; растительное сообщество представлено разнотравно-злаковым лугом, сформировавшимся на месте многолетнего сеяного луга, созданного в 1965 году при освоении ерниково-ивняковой моховой тундры методом залужения [Хантимер, 1974]. В конце 1990-х гг. сенокошение и внесение удобрений носили нерегулярный характер, а в 2001 г. луг перешел в состояние залежи. После снятия агрорежима изменились состав и структура фитоценоза за счет активного внедрения местных видов злаков и трав: Descampsia cespitosa (L.) Beauv., Chamaene-

rion angustifolium (L.) Scop., Veronica longifolia L. и др. Образовавшиеся разнотравно-злаковые синузии имеют общее проективное покрытие около 40 %. В последние годы луг активно зарастает ивняком, начинает формироваться моховой ярус из пионерных видов зеленых мхов с общим проективным покрытием до 30 %. Почва – глеезем криометаморфический постагрогенный [Классификация..., 2004; Полевой..., 2008] (Epistagni-Gelic Cambisol [IUSS Working..., 2014]).

Физико-химические исследования образцов почв выполняли в экоаналитической лаборатории, ЦКП «Хроматография» и отделе почвоведения Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Значения рН водной и солевой вытяжек измеряли потенциометрически на иономере универсальном Анион-4100 (Россия), массовую долю общего углерода ω ($C_{\text{общ}}$) и азота ω ($N_{\text{оби }}$) – хроматографически на $\widetilde{\text{CHNS-O-}}$ элементном анализаторе EA 1110 (CarloErba, Италия). Содержание подвижных форм фосфора и калия определяли по Кирсанову в модификации ЦИНАО; обменных катионов – по Гедройцу с вытеснением 1,0 н NH₄Cl и последующей атомно-эмиссионной спектроскопией на ІСР SpectroCiros CCD.

Для микробиологических исследований отбор проб проводили из генетических горизонтов опорных разрезов. На тщательно зачищенной стенке разреза из каждого выделенного почвенного горизонта образцы почв отбирали в 3-кратной повторности с соблюдением стерильности. Пробы помещали в стерильные полиэтиленовые пакеты с замком, в тот же день замораживали и хранили до проведения микробиологических исследований при температуре –18...–20 °C [Методы..., 1991; Добровольская, 2002].

Для оценки общего количества клеток бактерий и спор грибов, длины грибного мицелия использовали метод люминесцентной микроскопии [Звягинцев и др., 2005]. Препараты для подсчета спор и мицелия грибов (повторность пятикратная) окрашивали красителем CalcofluorWhite ST [Полянская и др., 1995], для учета живых и мертвых клеток бактерий - красителем L7012 (LIVE/DEAD BacLightBacterialViabilityKits) [LIVE/DEAD..., 1994]. Численность эколого-трофических групп микроорганизмов учитывали на основе результатов посевов почвенных суспензий на плотные питательные среды [Методы..., 1991]. Для оценки количества аммонификаторов использовали мясо-пептонный агар; микроорганизмов, ассимилирующих минеральные формы азота, - крахмало-аммиачный агар; олиготрофов - голодный агар; олигонитрофилов – среду Эшби; педотрофов – почвенный агар; микроскопических грибов – среду Чапека. Из каждого образца почвы готовили по три почвенные суспензии с последующим посевом каждой суспензии на три чашки Петри (итого для каждой среды готовили по 9 чашек Петри на один почвенный образец). Интенсивность микробиологических процессов минерализации органического вещества оценивали по индексам минерализации, иммобилизации, общей олиготрофности и олиготрофности по азоту, микробиологической трансформации растительных остатков, коэффициенту сукцессии и показателю общей биогенности почвы [Методы..., 1991; Биодиагностика..., 2012].

Для каждого микробиологического параметра рассчитывали среднее значение и стандартное отклонение. Все данные приводили в расчете на абсолютно сухую навеску почвы. Полученные экспериментальные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0.

Результаты и обсуждение

Химические параметры почв. Почва фонового участка - глеезем криометаморфический, характерный для юго-востока БЗТ тип почв. Такие почвы занимают дренированные автоморфные ландшафты полого-увалистых всхолмленных равнин. Строение их профиля выражено формулой: O1-O2-O3ao-Bg-CRM1-CRM2g-CRM3g-CRM,Cg. Органогенный горизонт, представленный оторфованной подстилкой мощностью 5-10 см, обильно пронизан корнями растений, легко отделяется от минеральной части профиля. Отличительной особенностью последней является сочетание глеевого и криометаморфических горизонтов. Для глеевого горизонта, расположенного под оторфованной подстилкой, характерны тиксотропность во влажном состоянии, уплотнение и компактность - в сухом. Криометаморфические горизонты не оглеены, обладают специфической округло-ооидной структурой [Русанова, Шахтарова, 2013; Rusanova et al., 2015]. Для данных почв характерны оглеение, криогенная сортировка частиц, агрегация материала, низкое содержание гумуса в минеральной части профиля (табл. 1). Кислая реакция среды, нисходящая миграция Fe-органических соединений определяют выщелачивание биофильных элементов, что подтверждается низкими значениями степени насыщенности основаниями, особенно в поверхностном О1 и оглеенном Вд горизонтах (37 и 42 % соответственно). Запасы органического вещества сосредоточены в основном в верхних органогенных горизонтах, для которых характерна биогенная аккумуляция элементов питания растений. Широкое соотношение величин C/N (18,2–41,2) в биологически активных горизонтах свидетельствует о замедленных процессах разложения растительных остатков и незначительной продукции минерального азота [Duchaufour, Mangenot, 1957; Федорец, Бахмет, 2003; Шамрикова и др., 2019].

Почва 14-летней залежи – глеезем криометаморфический постагрогенный - имеет следующее строение: W-AY1ao-AY2ao-AY3pa,g-Bg-CRM1-CRM2g-CRM3g. Ее отличительной особенностью является присутствие в верхней части профиля гумусоаккумулятивного (AY) и слабо оглеенного Bg горизонтов. Ниже залегает совокупность механически не преобразованных в результате длительного сельскохозяйственного использования криометаморфических горизонтов, аналогичных почве зонального тундрового биогеоценоза. Несмотря на то что освоенная почва наследует элювиальный тип дифференциации профиля, который сопровождается поверхностным глееобразованием, морфохроматические признаки последнего (серо-сизые и охристо-бурые пятна) в горизонте Bg, залегающем под одернованным гумусоаккумулятивным слоем АУ, выражены в меньшей степени по сравнению с почвой фонового участка. Агрогенная трансформация целинной тундровой почвы связана с механической обработкой (распахивание, боронование), применением удобрений и мелиорацией данного сельскохозяйственного угодья. Применяемая агротехника привела к преобразованию глеезема криометаморфического в окультуренную тундровую почву глеезем криометаморфический [Арчегова, 2007], в верхней части профиля которого сформирован хорошо выраженный агрогумусовый (пахотный) горизонт Р.

На современном этапе наблюдается реградация почвы бывшего пахотного участка, которая заключается в последующей трансформации морфологического строения профиля. В соответствии с потенциалом природных факторов почвообразования отмечена последовательная дифференциация бывшего пахотного горизонта, сравнительно однородного по строению и составу, на следующие генетические горизонты: поверхностный гумусово-слаборазвитый (W), дерновый (AYao) с включением грубогумусового материала, состоящего из механической смеси минеральных компонентов и различных по степени минерализации орга-

Таблица 1. Некоторые физико-химические показатели почв исследованных ключевых участков Table 1. Some physical and chemical parameters of soils of the studied key areas

L	L		Hd	Гидролитическая кислотность	Обменны Exchange	Обменные катионы Exchangeabl bases	Массовая доля ω, % Мосс froction γ, %	доля ю, %	C/N	Подвижные формы Mobile forms	е формы forms
I оризонт Ногізор	Плубина, см			Hydrolitic acidity	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Massilac			P ₂ O ₅	K ₂ 0
		H ₂ O	KCL	0 0	сmoль/кг cmol/kg		C _{o6m} Total C	N _{o6щ} Total N		MF/KF mg/kg	Kr Kg
			Почва: гл	Почва: глеезем криометаморфический, ерниково-ивняковая моховая тундра Epistagni-Endogleyic Luvisol, Dwarf birch-willow-mossy tundra	ический, ерник ıvisol, Dwarf bir	сово-ивняковая ch-willow-moss	я моховая тунд sy tundra	pa			
10	0-5	4,1	4,7	65,5	35,1	4,2	1,0	40,8	41,2	183	1780
02	2-8	4,2	5,2	56,3	40,5	3,2	1,2	27,7	22,5	235	894
O3ao	8–12	4,8	5,5	39,3	31,2	2,5	8,0	15,9	18,7	207	702
Bg	12–33	4,1	4,7	7,3	4,1	1,2	0,04	0,2	7,1	133	553
CRM1	33–51	4,0	2,0	6,1	7,0	2,1	0,05	0,5	9,1	100	107
CRM2g	51–125	5,3	0,9	3,0	12,2	3,2	0,04	0,2	5,6	89	155
CRM3g	125–142	5,6	6,1	2,8	14,8	3,3	0,05	0,3	6,1	81	92
CRM,Cg	142–155	5,8	6,5	2,8	14,2	3,5	90,0	0,4	6,3	93	116
			Почва: г Epistagn	Почва: глеезем криометаморфический постагрогенный, 14-летняя залежь Epistagni-Gelic Cambisol (sown perennial grasslands), Fourteen-year-old fallow	фический поста perennial grass	агрогенный, 1 ² lands), Fourtee	4-летняя залеж :n-year-old fallc	d. W			
M	0–3	4,8	5,6	36,7	33,1	5,5	1,3	37,4	28,6	304	2724
AY1ao	3–6	4,6	5,4	42,0	33,6	4,4	1,9	31,1	16,4	402	1878
AY2ao	2-9	4,5	5,3	37,5	10,7	1,2	1,0	13,4	13,3	343	631
AY3pa,g	7–14	4,1	4,7	11,0	6,2	9'0	6,0	3,5	12,1	154	395
Bg	14–36	4,2	4,8	7,8	2,2	0,5	0,05	9,0	10,6	34	134
CRM1	36–57	4,3	5,0	6,4	4,6	1,4	0,04	0,3	7,0	28	157
CRM2g	57-110	4,7	5,5	4,3	11,5	3,2	0,04	0,3	6,8	116	134
CRM3g	110–135	5,0	5,9	2,7	13,5	3,5	0,04	0,3	9'9	154	136

Таблица 2. Профильное распределение численности клеток бактерий, мицелия и спор грибов в почвах ключевых участков $(x \pm \sigma)^*$

Table 2. Profile distribution of bacterial cells, mycelium and fungal spores in soils of key areas $(x \pm \sigma)^*$

Горизонт Horizon	Глубина, см Depth, cm	Численность бактерий, млрд кл./г почвы Bacterial count, billion cells/g of soil			Численность спор грибов, млн кл./г почвы Spores of mushrooms count,	Длина мицелия грибов, м/г почвы Fungal mycelium
		Общая Total	Живые бактерии Live bacteria	Мертвые бактерии Dead bacteria	mln cells/g of soil	length, m/g of soil
	Почва: гл		ометаморфическ indogleyic Luvisol		няковая моховая тундра w-mossy tundra	
01	0–5	1,43	1,2 ± 0,3	0,230 ± 0,02	93,8 ± 12,7	1017,4 ± 123,4
02	5–8	0,78	0,64 ± 0,05	0,140 ± 0,05	70,5 ± 4,8	531,8 ± 11,6
O3ao	8–12	0,54	0,42 ± 0,05	0,120 ± 0,01	54,5 ± 1,5	423,6 ± 12,5
Bg	12–33	0,22	0,13 ± 0,03	0,092 ± 0,01	11,5 ± 1,5	-
CRM1	33–51	0,21	0,12 ± 0,04	0,090 ± 0,02	6,2 ± 1,2	-
CRM2g	51–125	0,11	0,051 ± 0,012	0,061 ± 0,013	3,6 ± 0,7	-
CRM3g	125–142	0,11	0,049 ± 0,011	0,058 ± 0,012	4,5 ± 0,8	-
CRM,Cg	142–155	0,11	0,047 ± 0,011	0,053 ± 0,011	3,5 ± 0,2	-
				•	ный, 14-летняя залежь Fourteen-year-old fallow	
W	0–3	2,20	1,8 ± 0,4	$0,4 \pm 0,1$	32,4 ± 12,1	352,3 ± 22,8
AY1ao	3–6	1,30	1,1 ± 0,5	0,2 ± 0,06	29,2 ± 4,7	162,9 ± 14,3
AY2ao	6–7	0,73	0,63 ± 0,08	0,1 ± 0,03	18,1 ± 2,2	71,2 ± 4,2
AY3pa,g	7–14	0,18	0,13 ± 0,04	0,050 ± 0,012	15,6 ± 1,1	48,0 ± 1,6
Bg	14–36	0,15	0,12 ± 0,03	0,032 ± 0,009	8,2 ± 1,2	-
CRM1	36–57	0,06	0,031 ± 0,008	0,030 ± 0,008	$6,4 \pm 0,8$	-
CRM2g	57–110	0,07	0,040 ± 0,011	0,029 ± 0,011	5,2 ± 0,6	-
CRM3g	110–135	0,07	0,038 ± 0,007	0,030 ± 0,007	5,3 ± 0,7	-

Примечание. *x - среднее значение, о - стандартное отклонение; «-» - не обнаружено.

Note. *x – average value, σ – standard deviation; "-" – not detected.

нических остатков, и гумусоаккумулятивный (AYpa,g). Мощность бывшего пахотного слоя спустя 14 лет после снятия агрорежима составляет около 14 см, его нижняя граница, хорошо выраженная в пахотных почвах, постепенно нивелируется.

Сельскохозяйственное освоение тундровых территорий, хотя и чрезвычайно ограниченное по площади, вызывает соответствующие изменения в сбалансированности биологического круговорота и свойствах почв. Почва постагрогенного участка имеет слабокислую реакцию среды и характеризуется относительно высоким содержанием азота, а также подвижных форм фосфора и калия по сравнению с почвой целинной тундровой экосистемы (см. табл. 1). Это является результатом не только длительного внесения минеральных и органических удобрений в период эксплуатации сеяного луга, но и высвобождения этих элементов при разложении травянистых растительных остатков в постагрогенный период его существования.

Микробиологическая характеристика почв. Проведенные исследования показали,

что во всех рассмотренных нами почвах микроорганизмы сконцентрированы в верхних органогенных горизонтах; в минеральных их количество резко снижено (табл. 2).

В принципе, такое распределение микроорганизмов характерно для почв различных климатических зон и связано с уменьшением вниз по профилю общего содержания почвенного органического вещества [Добровольская и др., 2015]. Однако в тундровых почвах органо-аккумулятивный слой заметно выделяется своей обособленностью, резко контрастируя с минеральной толщей как по содержанию биогенных элементов [Панюков и др., 2005; Хабибуллина, 2009; Кузнецова и др., 2012], так и по численности микроорганизмов (см. табл. 2).

В поверхностном слое бывшего пахотного горизонта (в дернине почвы залежного участка) численность бактерий в 1,5 раза выше по сравнению с целинной почвой. Вниз по профилю она резко снижается и в минеральной части профиля, не преобразованной процессами окультуривания, характеризуется теми же величинами численности прокариот, что и почва

природной тундровой экосистемы – (0,1-0,15) $\times 10^9$ кл./г почвы.

В органогенных горизонтах сосредоточена не только основная масса микроорганизмов, но и наиболее функционально активная ее часть. Об этом свидетельствуют данные, полученные при оценке соотношения живых и мертвых клеток бактерий. Результаты исследований показали, что в верхних органо-аккумулятивных горизонтах как целинной, так и постагрогенной почвы на долю мертвых клеток приходится от 9 до 23 % общего числа бактерий. В минеральных горизонтах на фоне снижения общей численности бактерий доля мертвых клеток увеличивается до 43-55 %. Это вызвано неблагоприятными условиями для жизнедеятельности микроорганизмов, складывающимися в избыточно увлажненной, слабо аэрируемой минеральной толще тундровых почв, характеризующейся развитием процессов оглеения. Преобладание в процентном отношении живых клеток бактерий над мертвыми по всему почвенному профилю 14-летней залежи свидетельствует о более высокой в ней функциональной активности бактериального пула. Скорее всего, это связано с меньшей выраженностью глеевых процессов и тиксотропностью поверхностных минеральных горизонтов почвы постагрогенного участка, а также его более благоприятным термическим режимом [Каверин и др., 2014], что в большей степени способствует развитию и активному функционированию бактериального сообщества.

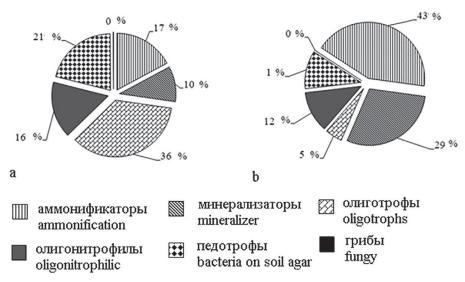
Профильное распределение численности спор грибов в почвах рассматриваемых экосистем воркутинской тундры соотносится с распределением в них прокариот: максимальное количество спор выявлено в верхних слоях органогенных горизонтов, минимальное - в минеральной толще почвенного профиля (см. табл. 2). Однако в постагрогенной почве отмечены более низкие показатели численности спор и длины грибного мицелия [Ковалева и др., 2017]. В горизонте W почвы залежного участка они почти в 3 раза ниже по сравнению с подгоризонтом О1 целинной почвы. Глубина проникновения мицелия грибов ограничена здесь мощностью бывшего пахотного горизонта и не выходит за пределы его 14-сантиметровой толщи.

Достаточно четко индицирует различие в микробных комплексах соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов в рассмотренных почвах (рис.) Для микробных сообществ почвы ерниково-ивняковой моховой тундры характерна относительно высокая численность бактерий олиготрофного блока

(олиготрофы, олигонитрофилы, педотрофы), способных утилизировать элементы минерального питания и азота из рассеянного состояния. Это специфика ненарушенных тундровых почв [Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 2001; Кухаренко, 2009; Хабибуллина, 2009], что подтверждено и полученными нами данными. В эколого-трофической структуре микробного сообщества постагрогенной почвы на первое место по численности (как абсолютной, так и относительной) выходят аммонификаторы, что, по всей видимости, связано с более благоприятными условиями, складывающимися здесь для функционирования микроорганизмов. В экосистеме разнотравно-злакового луга большая часть опада представлена легко минерализуемой травянистой растительностью, в то время как в ненарушенном биогеоценозе основная доля приходится на мхи, осоки, листья и веточки кустарничков и кустарников, опад которых долго разлагается и характеризуется низким содержанием азота. Различия в составе растительного материала, поступающего на поверхность и в глубь почвы, способствуют активному развитию в почве залежи микроорганизмов, усваивающих органические источники азота.

Специфика качественного и количественного состава растительного материала, поступающего на поверхность и непосредственно в почву исследуемых экосистем, оказывает существенное влияние также на интенсивность и направленность микробиологических процессов преобразования органического вещества. В органогенных горизонтах почв как постагрогенной, так и ненарушенной экосистем коэффициенты минерализации ниже 1 (табл. 3).

Доминирование в ненарушенной почве олиготрофов, извлекающих мономерные соединения при низкой их концентрации в среде, и олигонитрофилов, связывающих азот из рассеянного состояния, показывает повышенную олиготрофность среды по углероду и азоту. Доказательством более высокой трофности почвы залежи и наличия здесь более выраженного аккумулятивного процесса служат низкие значения коэффициентов олиготрофности (не превышают единицы в биогенно-аккумулятивном слое почвы) и значения коэффициента иммобилизации более 1. Таким образом, постагрогенная почва характеризуется более высоким уровнем биогенности по сравнению с почвой ненарушенного тундрового биогеоценоза, несмотря на то что залежь является формирующейся экосистемой, на молодость которой указывают относительно низкие коэффициенты сукцессии (табл. 3). Однако нару-



Соотношение эколого-трофических групп микроорганизмов в ненарушенной (а) и постагрогенной (b) тундровых почвах

The ratio of ecological-trophic groups of microorganisms in undisturbed (a) and post-agrogenic (b) tundra soils

Таблица 3. Активность микробиологических процессов в почвах

Table 3. The activity of microbiological processes in the soils

Коэффициент Coefficient	Ерниково-ивняковая моховая тундра Dwarf birch-willow-mossy tundra	Разнотравно-злаковый луг (14-летняя залежь) Grass meadow (Fourteen-year-old fallow)
Минерализации Mineralization	0,6	0,7
Иммобилизации Immobilization	1,7	1,5
Микробной трансформации растительных остатков Microbial transformation of plant residues	76,4	186,1
Олиготрофности по азоту Nitrogen oligotrophy	0,9	0,1
Общей олиготрофности Total oligotrophy	1,3	0,3
Сукцессии Succession	50	3
Относительный показатель биогенности почвы Relative indicator of soil biogenesity	141	2550

шение баланса между аккумуляцией и трансформацией растительных остатков в почве разнотравно-злакового луга после снятия агрорежима приводит к накоплению неразложившихся растительных остатков на поверхности почвы залежи. Все вышесказанное согласуется с ранее опубликованными результатами исследований функциональной активности микроорганизмов в тундровых почвах [Стенина, 1978; Паринкина, 1989; Евдокимова, Мозгова, 1995; Кухаренко и др., 2009; Евдокимова и др., 20181.

Заключение

В целом для исследуемых экосистем характерна резко выраженная приуроченность физиологически активной части микробного сообщества к верхней части профиля, как в целинной тундровой почве, так и в постагрогенной. Поступление растительных остатков и процессы их превращения микроорганизмами ограничиваются преимущественно органогенными и гумусово-аккумулятивными горизонтами, что является спецификой всех северных почв и на-

ходит отражение в количественных показателях, характеризующих почвенные микробоценозы.

За 14 лет постагрогенной трансформации в составе и структуре многолетнего сеяного луга произошли изменения, проявляющиеся в исчезновении однородности состава растительного сообщества и появлении разнотравно-злаковых синузий с внедрением местных видов злаков и трав. Кроме того, в последние годы луг начал активно зарастать ивняком. При этом формирующееся растительное сообщество продолжает сохранять черты агроценоза, что определяет структуру почвенного профиля и высокое содержание в почве биогенных элементов. Сформировавшийся в результате сельскохозяйственного освоения в почве луга гумусоаккумулятивный слой с хорошо выраженной дерниной сохраняется и после снятия агрорежима.

Структура и состав микробного сообщества постагрогенной почвы определены составом растительного сообщества и, соответственно, характером поступающего опада, а также свойствами почвы. По сравнению с ненарушенной почва разнотравно-злакового луга характеризуется относительно высокими показателями численности бактерий и их функциональной активности. Преобладание бактерий, использующих органические источники азота, над олиготрофами и олигонитрофилами свидетельствует об обеспеченности постагрогенной почвы доступным для микроорганизмов органическим веществом и связанным азотом, которые поступают в почву с травянистым опадом. В фитоценозе ненарушенной экосистемы доминируют ивы и карликовая березка, а в напочвенном покрове - мхи, трудногидролизуемый опад которых определяет активное развитие грибного мицелия и высокую долю бактерий олиготрофного блока в эколого-трофической структуре микробного сообщества.

В целом при сравнении почвенных микробоценозов постагрогенной и ненарушенной тундровой почвы можно отметить слабую выраженность восстановительной тенденции почвы, находящейся в состоянии залежи в течение последних 14 лет.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось в рамках государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Литература

Арчегова И. Б. Термический режим тундровых почв в условиях освоения и восстановления естест-

венной растительности // Почвоведение. 2007. № 8. С. 954-960.

Биогеоценологические исследования на сеяных лугах в восточно-европейской тундре / Ред. И. Б. Арчегова, Н. С. Котелина. Л.: Наука, 1979. 192 с.

Биодиагностика почв: методология и методы исследований / Ред. К. Ш. Казеева, С. И. Колесникова. Ростов-на-Дону: ЮФУ, 2012. 260 с.

Добровольская Т. Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: Академкнига, 2002. 281 с.

Добровольская Т. Г., Звягинцев Д. Г., Чернов И. Ю., Головченко А. В., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Манучарова Н. А., Марфенина О. Е., Полянская Л. М., Степанов А. Л., Умаров М. М. Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096. doi: 10.7868/S0032180X15090038

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микроорганизмы тундровых и лесных подзолов Кольского Севера. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 184 с.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П. Микрофлора почв тундровой зоны Кольского полуострова // Почвоведение. 1995. № 12. С. 1487–1497.

Евдокимова Г. А., Мозгова Н. П., Мязин В. А. Физико-химические и микробиологические характеристики почв полуострова Рыбачий // Почвоведение. 2018. № 1. С. 78–85. doi: 10.7868/ \$0032180X18010082

Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв: Учебник. М.: МГУ, 2005. 445 с.

Каверин Д. А., Пастухов А. В., Мажитова Г. Г. Температурный режим тундровых почв и подстилающих многолетнемерзлых пород (европейский северо-восток России) // Криосфера Земли. 2014. Т. 18, № 3. С. 23–32.

Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

Ковалева В. А., Денева С. В., Панюков А. Н., Лаптева Е. М. Почвенные грибы как компоненты постагрогенных биогеоценозов в тундровой зоне // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 3(201). С. 7–14.

Ковалева В. А., Денева С. В., Панюков А. Н. Микробиологические показатели почвы постагрогенного биогеоценоза в тундровой зоне // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 4(198). С. 2–9.

Ковалева В. А., Хабибуллина Ф. М., Арчегова И. Б., Панюков А. Н. Характеристика биоты постагрогенной экосистемы в тундровой зоне // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2014. № 3(19). С. 70–74.

Котелина Н. С., Арчегова И. Б., Романов Г. Г., Турубанова Л. П. Особенности природопользования и перспективы природовосстановления на Крайнем Севере России. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 147 с.

Кузнецова Е. Г., Ковалева В. А., Хабибуллина Ф. М., Панюков А. Н. Влияние породных отвалов на тундровые экосистемы в Воркутинском промышленном районе // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1–8. С. 2118–2122.

Кухаренко О. С., Добровольская Т. Г., Головченко А. В., Степанов А. Л., Матышак Г. В. Структура гетеротрофного блока бактерий в тундровых почвах полуострова Ямал // Почвоведение. 2009. № 4. С. 463–468.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Ред. Д. Г. Звягинцев. М.: МГУ, 1991. 304 с.

Панюков А. Н., Котелина Н. С., Арчегова И. Б., Хабибуллина Ф. М. Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 120 с.

Паринкина О. М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 159 с.

Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. 182 с.

Полянская Л. М., Добровольская Т. Г., Павлова О. С., Лысак Л. В., Звягинцев Д. Г. Микробные комплексы в разных типах биогеоценозов Окского заповедника // Микробиология. 1995. Т. 64, № 6. С. 815–823.

Посттехногенные экосистемы Севера / Ред. И. Б. Арчегова. СПб.: Наука, 2002. 159 с.

Русанова Г. В., Шахтарова О. В. Особенности автоморфного почвообразования в ландшафтах Большеземельской тундры // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2013. № 3(15). С. 27–34.

Стенина Т. А. Биологическая активность почв Воркутинской тундры // Почвоведение. 1978. № 10. С. 59–64.

Таскаева А. А., Мандрик Е. А., Конакова Т. Н., Кудрин А. А. Характеристика сообществ микроартропод постагрогенных и естественных тундровых почв европейского северо-востока России // Почвоведение. 2019. № 6. С. 711–721. doi: 10.1134/S0032180X19060121

Федорец Н. Г., Бахмет О. Н. Экологические особенности трансформации соединений углерода и азота в лесных почвах. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2003. 240 с.

Хабибуллина Ф. М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем севе-

ро-востока европейской части России: Дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 364 с.

Хантимер И. С. Сельскохозяйственное освоение тундры. Л.: Наука, 1974. 227 с.

Шамрикова Е. В., Кубик О. С., Денева С. В., Пунегов В. В. Состав водорастворимой фракции почв побережья Баренцева моря: органический углерод и азот, низкомолекулярные компоненты // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1322–1338. doi: 10.1134/ \$0032180X19110108

Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов восточноевропейской тундры / Ред. И. Б. Арчегова. Л.: Наука, 1991. 152 с.

Экологические принципы природопользования и природовосстановления на Севере / Ред. И. Б. Арчегова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2009. 176 с.

Duchaufour Ph., Mangenot F. Recherches sur l'evolution 1957 experimentale de certains humus. I et II // Humification biologique et abiologique (Ann. Agr.). 1957. No. 4. P. 573–583.

IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No 106. FAO, Rome, 2014. 181 p.

LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit (L 7012), instruction manual with appendix. Molecular Probes, 1994.

Rusanova G., Deneva S., Shakhtarova O., Lapteva E. Specificity of soil forming processes and properties of upland soils in the south-east of the Bolshezemelskaya tundra // Soil Science in Int. Year of Soils: Article book of the Proceed. of the Int. Congress (Sochi, Russia, Oct. 19–23, 2015). Moscow, 2015. P. 356–360.

Поступила в редакцию 15.11.2019

References

Archegova I. B. Termicheskii rezhim tundrovykh pochv v usloviyakh osvoeniya i vosstanovleniya estestvennoi rastitel'nosti [Thermal regime of tundra soils under conditions of development and restoration of natural vegetation]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 2007. No. 8. P. 954–960.

Biodiagnostika pochv: metodologiya i metody issledovanii [Biodiagnostics of soils: methodology and research methods]. Rostov-on-Don: YFU, 2012. 260 p.

Biogeotsenologicheskie issledovaniya na seyanykh lugakh v vostochno-evropeiskoi tundre [Biogeocenological studies in seeded meadows in the East European tundra]. Leningrad: Nauka, 1979. 192 p.

Dobrovol'skaya T. G. Struktura bakterialnykh soobshchestv pochv [The structure of bacterial communities of soils]. Moscow: Akademkniga, 2002. 281 p.

Dobrovol'skaya T. G., Zvyagintsev D. G., Chernov I. Y., Golovchenko A. V., Zenova G. M., Lysak L. V., Manucharova N. A., Marfenina O. E., Polyanskaya L. M., Stepanov A. L., Umarov M. M. The role of microorganisms in the ecological functions of soils. Eurasian Soil Sci. 2015. Vol. 48, no. 9. P. 959–967. doi: 10.1134/S1064229315090033

Ekologicheskie osnovy upravleniya produktivnosť yu agrofitotsenozov vostochnoevropeiskoi tundry [Ecolo-

gical basics of productivity management of agrophytocenoses in the East European tundra]. Leningrad: Nauka, 1991. 152 p.

Ekologicheskie printsipy prirodopol'zovaniya i prirodovosstanovleniya na Severe [Ecological principles of nature management and environmental remediation in the North]. Syktyvkar, 2009. 176 p.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P. Mikroorganizmy tundrovykh i lesnykh podzolov Kol'skogo Severa [Microorganisms of tundra and forest podzols of the Kola North]. Apatity: KSC RAS, 2001.184 p.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P. Mikroflora pochv tundrovoi zony Kol'skogo poluostrova [Microflora of tudra soils in the Kola Peninsula]. Eurasian Soil Sci. 1996. Vol. 28, no. 12. P. 188–203.

Evdokimova G. A., Mozgova N. P., Myazin V. A. Physicochemical and Microbiological Characteristics of Tundra Soils on the Rybachii Peninsula. *Eurasian Soil Sci.* 2018. Vol. 51, no. 1. P. 81–88. doi: 10.7868/S0032180X18010082

Fedorets N. G., Bakhmet O. N. Ekologicheskie osobennosti transformatsii soedinenii ugleroda i azota v lesnykh pochvakh [Ecological features of carbohydrate and nitrogen transformations in forest soils]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2003. 240 p.

Kaverin D. A., Pastukhov A. V., Mazhitova G. G. Temperaturnyi rezhim tundrovykh pochv i podstilayushchikh mnogoletnemerzlykh porod (evropeiskii severo-vostok Rossii) [Temperature regime of tundra soils and underlying permafrost (northeastern European Russia)]. Earth's Cryosphere. 2014. Vol. 18, no. 3. P. 23–32.

Khabibullina F. M. Pochvennaya mikobiota estestvennykh i antropogenno narushennykh ekosistem severo-vostoka evropeiskoi chasti Rossii [Soil mycobiota of natural and man-made disturbed ecosystems in the north-east of the European part of Russia]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Syktyvkar, 2009. 364 p.

Khantimer I. S. Sel'skokhozyaistvennoe osvoenie tundry [Agricultural development of the tundra]. Leningrad: Nauka, 1974. 227 p.

Klassifikatsiya i diagnostika pochv Rossii [Classification and diagnostics of soils of Russia]. Smolensk: Oikumena, 2004. 342 p.

Kotelina N. S., Archegova I. B., Romanov G. G., Turubanova L. P. Osobennosti prirodopol'zovaniya i perspektivy prirodovosstanovleniya na Krainem Severe Rossii [Features of nature management and prospects for nature restoration in the Russian Far North]. Ekaterinburg: UrO RAN, 1998. 147 p.

Kovaleva V. A., Deneva S. V., Panyukov A. N., Lapteva E. M. Pochvennye griby kak komponenty postagrogennykh biogeotsenozov v tundrovoi zone [Soil fungi as components of postagrogenic biogeocoenoses in tundra]. Vestnik Inst. biol. Komi NTs UrO RAN [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2017. No. 3(201). P. 7–14.

Kovaleva V. A., Deneva S. V., Panyukov A. N. Mikrobiologicheskie pokazateli pochvy postagrogennogo biogeotsenoza v tundrovoy zone [Microbiological characteristics of soil of postagrogenic biogeocoenosis in tundra]. Vestnik Inst. biol. Komi NTs UrO RAN [Vestnik Inst. Biol., Komi SC UB RAS]. 2016. No. 4(198). P. 2–9.

Kovaleva V. A., Khabibullina F. M., Archegova I. B., Panyukov A. N. Kharakteristika bioty postagrogennoi ekosistemy v tundrovoi zone [Biota of the postagrogenic ecosystem in the tundra zone]. Izvestiya Komi NTs UrO RAN [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2014. No. 3(19). P. 70–74.

Kukharenko O. S., Dobrovol'skaya T. G., Golovchenko A. V., Stepanov A. L., Matyshak G. V. The structure of the bacterial heterotrophic block in tundra soils of Yamal Peninsula. *Eurasian Soil Sci.* 2009. Vol. 42, no. 4. P. 426–431. doi: 10.1134/S1064229309040097

Kuznetsova E. G., Kovaleva V. A., Khabibullina F. M., Panyukov A. N. Vliyanie porodnykh otvalov na tundrovye ekosistemy v Vorkutinskom promyshlennom raione [Influence of waste dumps on tundra ecosystems in the Vorkuta industrial region]. Izvestiya Samarskogo nauch. tsentra RAN [Proceed. Samara SC RAS]. 2012. Vol. 14, no. 1–8. P. 2118–2122.

Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii [Methods of soil microbiology and biochemistry]. Moscow: MSU, 1991. 304 p.

Panyukov A. N., Kotelina N. S., Archegova I. B., Khabibullina F. M. Biologicheskoe raznoobrazie i produktivnost' antropogennykh ekosistem Krainego Severa [Biological diversity and productivity of anthropogenic ecosystems of the Far North]. Ekaterinburg, 2005. 120 p.

Parinkina O. M. Mikroflora tundrovykh pochv [Microflora of tundra soils]. Leningrad: Nauka, 1989. 159 p.

Polevoi opredelitel' pochv Rossii [Field guide for soils of Russia]. Moscow: Pochv. inst. im. V. V. Dokuchaeva, 2008. 182 p.

Polyanskaya L. M., Dobrovol'skaya T. G., Pavlova O. S., Lysak L. V., Zvyagintsev D. G. Mikrobnye kompleksy v raznykh tipakh biogeotsenozov Okskogo zapovednika [Microbial complexes in different types of biogeocenoses of the Oksky State Nature Biosphere Reserve]. Mikrobiol. [Microbiology (Mikrobiologiya)]. 1995. Vol. 64, no. 6. P. 815–823.

Posttekhnogennye ekosistemy Severa [Post-technological ecosystems of the North]. St. Petersburg: Nauka, 2002.159 p.

Rusanova G. V., Shakhtarova O. V. Osobennosti avtomorfnogo pochvoobrazovaniya v landshaftakh Bolshezemelskoi tundry [Pedogenesis in automorphic landscapes of Bolshezemelskaya tundra]. Izvestiya Komi NTs UrO RAN [Proceed. Komi SC UB RAS]. 2013. No. 3(15). P. 27–34.

Shamrikova E. V., Kubik O. S., Deneva S. V., Punegov V. V. Composition of the water-soluble soil fraction on the Barents Sea coast: Organic carbon and nitrogen, low-molecular weight components. *Eurasian Soil Sci.* 2019. Vol. 52, no. 11. P. 1347–1362. doi: 10.1134/S1064229319110103

Stenina T. A. Biologicheskaya aktivnost' pochv Vorkutinskoi tundry [Biological activity of soils of the Vorkuta tundra]. *Pochvovedenie* [Eurasian Soil Sci.]. 1978. No. 10. P. 59–64.

Taskaeva A. A., Mandrik E. A., Konakova T. N., Kudrin A. A. Kharakteristika soobshchestv mikroartropod postagrogennykh i estestvennykh tundrovykh pochv evropeiskogo severo-vostoka Rossii [Characteristics of the microarthropod communities in postagrogenic and tundra soils of the European Northeast of Russia]. Pochvovedenie [Eurasian Soil Sci.]. 2019. No. 6. P. 711–721. doi: 10.1134/S0032180X19060121

Zvyagintsev D. G., Babeva I. P., Zenova G. M. Biologiya pochv: Uchebnik [Soil biology: A textbook]. Moscow: MSU, 2005. 445 p.

Duchaufour Ph., Mangenot F. Recherches sur l'evolution 1957 experimentale de certains humus. I et II. Humification Biologique et Abiologique (Ann. Agr.). 1957. No. 4. P. 573–583. (In French).

IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No 106. FAO, Rome, 2014. 181 p.

LIVE/DEAD BacLight bacterial viability kit (L 7012), instruction manual with appendix. Molecular Probes. 1994.

Rusanova G., Deneva S., Shakhtarova O., Lapteva E. Specificity of soil forming processes and properties of upland soils in the south-east of the Bolshezemelskaya tundra. Soil Science in Int. Year of Soils: Article book of the Proceed. of the Int. Congress (Sochi, Russia, Oct. 19–23, 2015). Moscow: MSU, 2015. P. 356–360.

Received November 15, 2019

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ковалева Вера Александровна

младший научный сотрудник отдела почвоведения Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982 эл. почта: kovaleva@ib.komisc.ru

Денева Светлана Валентиновна

научный сотрудник отдела почвоведения Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982

эл. почта: denewa@rambler.ru

Лаптева Елена Морисовна

врио зав. отделом почвоведения Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 167982 эл. почта: lapteva@ib.komisc.ru

CONTRIBUTORS:

Kovaleva, Vera

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences 28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia

e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

Deneva, Svetlana

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences 28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia

e-mail: denewa@rambler.ru

Lapteva, Elena

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences 28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar, Komi Republic, Russia

e-mail: lapteva@ib.komisc.ru