



Почвоведение и агрохимия Soil science and agrochemistry

DOI 10.22363/2312-797X-2021-16-3-226-237

УДК 631.46:630: 633.2.03(234.9)

Научная статья / Research article

Дыхательная активность микробного сообщества почвы и его функциональное разнообразие при смещении верхней границы леса в горах Северо-Западного Кавказа

А.Е. Селезнёва¹✉, К.В. Иващенко^{1,2} , С.В. Сушко^{1,3} ,А.И. Журавлева¹, Н.Д. Ананьева¹, С.А. Благодатский^{1,4} ¹Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
г. Пушкино, Российская Федерация²Российский университет дружбы народов, г. Москва, Российская Федерация³Агрофизический научно-исследовательский институт,
г. Санкт-Петербург, Российская Федерация⁴Университет Хоэнхайм, г. Штутгарт, Германия
✉ alexandra_seleznyova@mail.ru

Аннотация. В горных районах одним из заметных последствий современного изменения климата является продвижение лесного пояса на субальпийские и альпийские луга. Такая смена растительных сообществ сопряжена с изменением качества поступающих в почву растительных остатков, что в свою очередь может существенно повлиять на минерализационную активность (базальное дыхание, БД) и функциональное разнообразие (ФР) микробного сообщества почвы. Цель работы — оценить распределение микробных (БД, ФР) и химических (С, N, C/N, pH) свойств почвы (0–10 см) вдоль лесо-луговых трансект Северо-Западного Кавказа (Карачаево-Черкесская Республика) с заповедными и пастбищными режимами землепользования. Выявлено, что от леса к лугу значимо возрастает содержание С и N в почве (оба режима землепользования), pH и скорость БД (заповедник). Однако ФР микробного сообщества почвы, напротив, уменьшается от леса к лугу, что, по-видимому, обусловлено меньшим разнообразием органических соединений, поступающих в почву только с травянистыми остатками, чем в сочетании с лесной подстилкой. Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что варьирование ФР, pH, С и N вдоль изученных лесо-луговых трансект связано в большей степени с типом растительности (14...39 % объясненной вариации), а C/N и БД — с режимом землепользования (33...36 % объясненной вариации). Таким образом, большее воздействие на минерализационную активность микробного сообщества почвы будет иметь изменение режима землепользования, чем смещение верхней границы леса.

© Селезнёва А.Е., Иващенко К.В., Сушко С.В., Журавлева А.И., Ананьева Н.Д., Благодатский С.А., 2021

This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0
International License <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/1>

Ключевые слова: физиологический профиль, микробиома почвы, тип землепользования, заповедник, пастбище, смена растительного сообщества

Заявление о конфликте интересов: Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Финансирование. Благодарности. Отбор и анализ образцов выполнены при поддержке гранта РФФИ 20–34–70121. Статистическая обработка данных, обсуждение результатов и подготовка статьи проведены в рамках совместной программы DAAD и Минобрнауки России «Михаил Ломоносов».




История статьи:

Поступила в редакцию 12 августа 2021 г. Принята к публикации 13 сентября 2021 г.

Для цитирования:

Селезнёва А.Е., Иващенко К.В., Сушко С.В., Журавлева А.И., Ананьева Н.Д., Благодатский С.А. Дыхательная активность микробного сообщества почвы и его функциональное разнообразие при смещении верхней границы леса в горах Северо-Западного Кавказа // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агронимия и животноводство. 2021. Т. 16. № 3. С. 226—237. doi: 10.22363/2312-797X-2021-16-3-226-237

Microbial respiration and functional diversity of soil microbial community under treeline shifts in the Northwestern Caucasus

Aleksandra E. Selezneva¹ ✉, Kristina V. Ivashchenko^{1,2} , Sofia V. Sushko^{1,3} ,
Anna I. Zhuravleva¹, Nadezhda D. Ananyeva¹, Sergey A. Blagodatsky^{1,4} 

¹Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science,
Russian Academy of Sciences, *Pushchino, Russian Federation*

²Peoples' Friendship University of Russia, *Moscow, Russian Federation*

³Agrophysical Research Institute, *Saint-Petersburg, Russian Federation*

⁴University of Hohenheim, *Stuttgart, Germany*

✉ alexandra_seleznyova@mail.ru

Abstract. In mountain areas, one of the noticeable results of modern climate change is rapid shift of treelines to subalpine and alpine meadows. Such vegetation shifts is associated with a change in quality of the plant residues entering the soils, which in turn can affect the mineralization activity (basal respiration) and functional diversity of the soil microbial community. Therefore, the study was aimed at assessing the soil microbial (basal respiration and functional diversity) and chemical (C, N, C/N, pH) properties (0–10 cm) along the reserved and grazed forest-meadow transects of the Northwestern Caucasus (Karachay-Cherkess Republic), as well as evaluating an effect of vegetation type and land use on variation of these soil properties. It was found that the C and N contents (for both land uses), pH and basal respiration (reserved slope) significantly increase from forest to meadow soils. In contrary, the microbial functional diversity decreased from forest to meadow soils, which might be due to less diverse organic compounds entering the soil only with grass residues than their combination with forest litter. Two-way ANOVA showed that soil microbial functional diversity, pH, C and N along the studied forest-meadow transects was mostly associated with vegetation type (14...39 % of the explained variation), and C/N and basal respiration — with land use (33...36 % of the explained variation). Thus, a land use change will have a more significant effect on the mineralization activity of soil microbial community than a treeline shifts.

Keywords: microbial community, physiological profile, land use, reserve, pasture, plant community change

Conflicts of interest. The authors declared no conflicts of interest.

Acknowledgments. The selection and analysis of samples were supported by the RFBR N 20–34–70121. Statistical data processing, discussion of the results and article preparation were carried in the frame of the joint program of DAAD and the Ministry of Education and Science of Russia — ‘Mikhail Lomonosov’.

Article history:

Received: 12 August 2021. Accepted: 13 September 2021.

For citation:

Selezneva AE, Ivashchenko KV, Sushko SV, Zhuravleva AI, Ananyeva ND, Blagodatsky SA. Microbial respiration and functional diversity of soil microbial community under treeline shifts in the Northwestern Caucasus. *RUDN Journal of Agronomy and Animal Industries*. 2021; 16(3):226–237. (In Russ.). doi: 10.22363/2312-797X-2021-16-3-226-237

Введение

Отличительная особенность горных территорий — высотная поясность, обеспечивающая закономерное изменение биоклиматических условий с высотой. Поэтому в горах на относительно небольшом расстоянии друг от друга формируются контрастные экосистемы с характерным растительным покровом и почвенными свойствами. Именно поэтому горные территории часто выступают в качестве уникальной «лаборатории под открытым небом», используемой для изучения влияния изменения климата на свойства почв и фитоценозов [1–3].

Глобальное потепление климата — один из основных триггеров смещения границ леса в горах. Так, по разным оценкам скорость распространения верхней границы леса на субальпийские и альпийские луга составляет от 0,4 до 3,6 м год⁻¹ [4–6]. При этом зарастание пастбищных горных лугов лесами может также происходить и в результате снижения интенсивности выпаса [7–9].

Смещение границ леса приводит к значительным перестройкам в растительном сообществе [10]. Исследователи отмечают сокращение разнообразия фитоценозов вследствие вытеснения стенобионтных и эндемичных растений лугов эврибионтными видами, характерными для лесов средних высот [4]. Отмечено изменение экологической структуры фитоценозов при распространении леса, например, ожидается сокращение доли светлюбивых видов растений [10].

Растения, как первичные продуценты, являются основным поставщиком органического материала почвы и во многом определяют его качественный состав [11]. Показано, что экспансия горных лесов на луга ускоряет круговорот углерода почвы, при этом на фоне незначительного увеличения его запасов отмечается существенное изменение качественного состава органического вещества (ОВ) почвы [12]. В связи с этим, очевидно, что смещение границ леса приведет к изменению скорости минерализации ОВ почвы, которая во многом зависит от активности микробного сообщества и его функционального разнообразия (ФР). Исследования, направленные на сравнительную оценку изменений микробных свойств почв естественных (заповедных) и пастбищных лугов при смещении верхней границы леса, практически отсутствуют. В связи с этим **цель нашего исследования** заключалась в изучении дыхательной активности микробного сообщества почвы и его функционального

разнообразия вдоль лесо-луговых трансект заповедных и пастбищных горных склонов Северо-Западного Кавказа.

Материалы и методы исследования

Район и дизайн исследования. Исследования проводили на шести склонах северо-восточной экспозиции, расположенных на Северо-Западном Кавказе в Карачаево-Черкесской Республике. Изучаемые горные склоны различались режимом землепользования — заповедный и пастбищный. Три заповедных склона располагались на территории Кавказского государственного природного биосферного заповедника (бассейн р. Большая Лаба, хребет Юха), три пастбищных — на территории хребта Чапаллы, в верховьях р. Уруп. В геологическом отношении исследуемая территория сложена бескарбонатными горными породами юрской и пермской систем¹.

Для изучения свойств почвы и растительного покрова на границе лесных и луговых экосистем на каждом из склонов были заложены четыре трансекты, пересекающие лиственный лес, переходную зону (верхняя граница леса) и луг. На каждом участке трансекты (лес, переходная зона, луг) были определены площадки 0,25 м². Почвенные образцы были отобраны из верхнего органо-минерального горизонта почвы (слой 0–10 см, 4 трансекты × 6 горных склонов × 3 участка = 72). Проводили описание почвенного профиля, согласно которому почвы исследуемой территории диагностировали как буроземы и буроземы темно-гумусовые².

Свежеотобранные образцы были доставлены в лабораторию, просеяны через сито 2 мм и разделены на две части. Первую часть хранили при 4 °С для определения микробной активности. Вторую часть высушивали до воздушно-сухого состояния при 22 °С, просеивали и использовали для химического анализа.

Химический анализ. Содержание общего углерода С и азота N почвы определяли методом ИК-спектроскопии после ее сжигания в токе кислорода (1100 °С; анализатор CHNS-932 LECO Corp., США) и рассчитывали отношение C/N. pH определяли в водной суспензии (почва: вода = 1: 2,5) потенциометрическим методом (рН-метр «Эксперт-рН», Россия).

Микробиологический анализ. Дыхательную активность микробного сообщества почвы (базальное дыхание) измеряли для оценки скорости разложения ее органического вещества [13]. Техниккой MicroResp™ определяли дыхательный отклик микробного сообщества почвы на внесение различных низкомолекулярных органических соединений для характеристики его физиологического профиля (англ. community level physiological profile, CLPP) [14]. В ячейки специального планшета вносили навески почвы, добавляли субстраты группы карбоновых кислот (аскорбиновая, лимонная, щавелевая), углеводы (глюкоза, фруктоза, галактоза), аминокислоты (глицин, лейцин, аргинин, аминокислотная и аспарагиновая кислоты) и фенольных кислот (сиреневая, ванилиновая). Подготовленные планшеты

¹ Актуализированные ГИС-пакеты оперативной геологической информации. Режим доступа: <http://atlaspacket.vsegei.ru>

² Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И., Герасимова М.И. Классификация и диагностика почв России. Смоленск, 2004. 341 с.

с почвой и органическими субстратами инкубировали 6 ч при 25 °С. Дыхательный отклик микробного сообщества почвы оценивали колориметрически (изменение окраски индикаторного геля при взаимодействии с выделившимся CO₂) с помощью микропланшетного ридера (FilterMax F5, США; абсорбция при λ595 нм). Функциональное разнообразие микробного сообщества почвы оценено индексом Шеннона на основании данных о физиологическом профиле: $H = -\sum p_i \times \ln p_i$, где p_i — отношение дыхательного отклика на внесение отдельного субстрата к сумме такового для всех испытываемых субстратов.

Перед началом микробиологических анализов почвенные образцы предварительно увлажняли до 50...60 % полной влагоемкости и предынкубировали 72 ч при 25 °С [15].

Статистический анализ. Значимость различий химических и микробных свойств почв оценивали однофакторным дисперсионным анализом (one-way ANOVA) с последующим попарным множественным сравнением средних (критерий Тьюки). Двухфакторный дисперсионный анализ (two-way ANOVA) был применен для оценки вклада типа землепользования и экосистемы в дисперсию химических и микробных свойств изученных почв. Статистическую обработку экспериментальных данных выполняли в среде программирования R4.0.4.

Результаты исследования и обсуждение

В долгосрочной перспективе смещение верхней границы леса на луга приводит к снижению рН, общего содержания С и N почвы не зависимо от режима землепользования горных склонов (табл. 1). Выявлено, что изменение содержания С и N почвы вдоль лесо-луговых трансект значительно для пастбищных склонов (различие между лугом и лесом в 1.4 и 1.5 раз соответственно), чем заповедных. При этом изменение кислотности почвы в большей степени характерно для естественных склонов, чем пастбищных. Отношение С/N почвы не различается для изученных участков трансект. Исследователи Уральских гор отмечают, что смещение верхней границы леса способствует незначительному увеличению запасов углерода почвы и существенно влияет на качество ОВ: вклад фенольных и ароматических соединений в его составе выше в лесу по сравнению с альпийским лугом [12]. Также этими авторами показано, что отношение С/N органогенного горизонта почвы не различается для изученных экосистем, при этом оно существенно уменьшается вдоль почвенного профиля для леса и незначительно изменяется для луга.

Показано, что скорость разложения органического вещества микробным сообществом почвы увеличивается от леса к лугу (рис. 1, А). Такое увеличение в большей степени проявляется для почв заповедных склонов, чем пастбищных (различие между лесными и луговыми экосистемами в 1,4 и 1,3 раза). Другие исследования также показали, что активность фермента β-глюкозидазы, участвующего на конечных стадиях разложения целлюлозы, увеличивается от лесов к лугам вдоль склонов Каскадных гор [16]. Автор отмечает, что при «смещении» горно-лесного пояса почвы лугов могут приобретать особенно-

сти, характерные для лесных почв за достаточно короткий период времени. В то же время в нашем исследовании показано, что относительная скорость разложения органического вещества почвы (микробное дыхание на единицу углерода) значимо не различается для изученных участков трансект заповедного и пастбищного горных склонов (рис. 1, Б). Эти данные отличаются от имеющихся в научной литературе сведений об ускорении круговорота углерода при смещении верхней границы леса в результате увеличения скорости минерализации азота органического вещества [12].

Таблица 1

Химические свойства почвы (0–10 см, среднее ± ст. ошибка, величины с разными буквами значимо различаются при $P < 0,05$)

Участок трансекты*	pH	C,%	N,%	C/N
Заповедный склон				
ЛГ	4,78 ± 0,08 a	11,52 ± 0,61 a	0,92 ± 0,04 a	12,50 ± 0,20 a
ПЗ	4,63 ± 0,07 ab	10,92 ± 0,48 ab	0,88 ± 0,04 a	12,46 ± 0,26 a
ЛС	4,48 ± 0,06 b	8,95 ± 0,73 b	0,70 ± 0,04 b	12,56 ± 0,43 a
Пастбищный склон				
ЛГ	4,69 ± 0,06 a	10,58 ± 0,52 a	0,94 ± 0,05 a	11,25 ± 0,10 a
ПЗ	4,58 ± 0,06 a	9,88 ± 0,56 a	0,88 ± 0,05 a	11,21 ± 0,12 a
ЛС	4,49 ± 0,07 a	7,37 ± 0,28 b	0,64 ± 0,03 b	11,51 ± 0,25 a

*ЛГ – луг; ПЗ – переходная зона; ЛС – лес

Table 1

**Soil chemical properties
(0–10 cm, mean ± SE, values with different letters differ significantly at $P < 0.05$)**

Sites	pH	C,%	N,%	C/N
Reserve side				
Meadow	4.78 ± 0.08 a	11.52 ± 0.61 a	0.92 ± 0.04 a	12.50 ± 0.20 a
Treeline	4.63 ± 0.07 ab	10.92 ± 0.48 ab	0.88 ± 0.04 a	12.46 ± 0.26 a
Forest	4.48 ± 0.06 b	8.95 ± 0.73 b	0.70 ± 0.04 b	12.56 ± 0.43 a
Pasture side				
Meadow	4.69 ± 0.06 a	10.58 ± 0.52 a	0.94 ± 0.05 a	11.25 ± 0.10 a
Treeline	4.58 ± 0.06 a	9.88 ± 0.56 a	0.88 ± 0.05 a	11.21 ± 0.12 a
Forest	4.49 ± 0.07 a	7.37 ± 0.28 b	0.64 ± 0.03 b	11.51 ± 0.25 a

Физиологический профиль микробного сообщества почвы переходной зоны имеет большее сходство с таковым луга и отличается от леса (рис. 2, А). Такая тенденция отмечается как для заповедных, так и для пастбищных горных склонов. Вместе с тем, «инвазия» древесной растительности на луга приводит к увеличению функционального разнообразия микробного сообщества (рис. 2, Б). По-видимому,

поступление растительных остатков разнотравья с листовенным опадом в почву луга при смещении горно-лесного пояса расширяет спектр доступных органических соединений, что способствует увеличению функционального разнообразия ее микробиома.

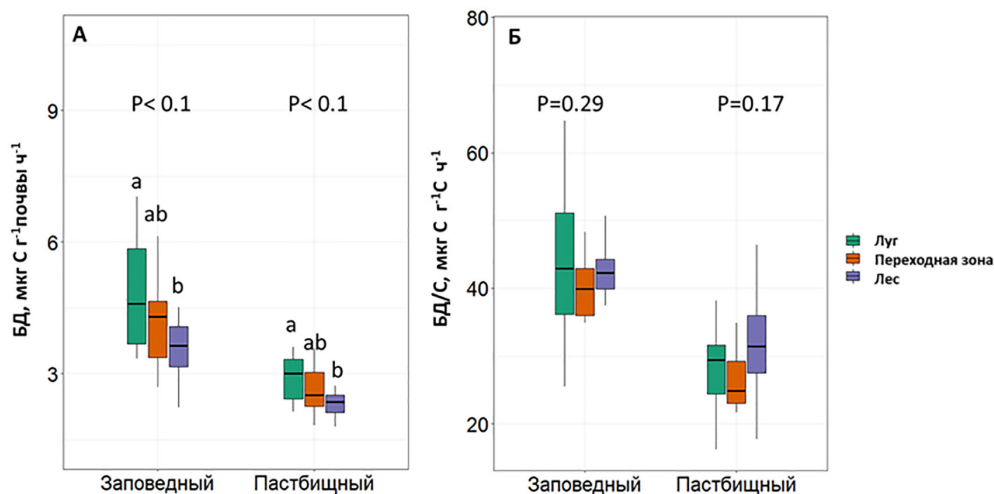


Рис. 1. Дыхательная активность (базальное дыхание) микробного сообщества (А) и дыхательная активность на единицу углерода (Б) почвы луга, переходной зоны, леса на заповедном и пастбищном горных склонах

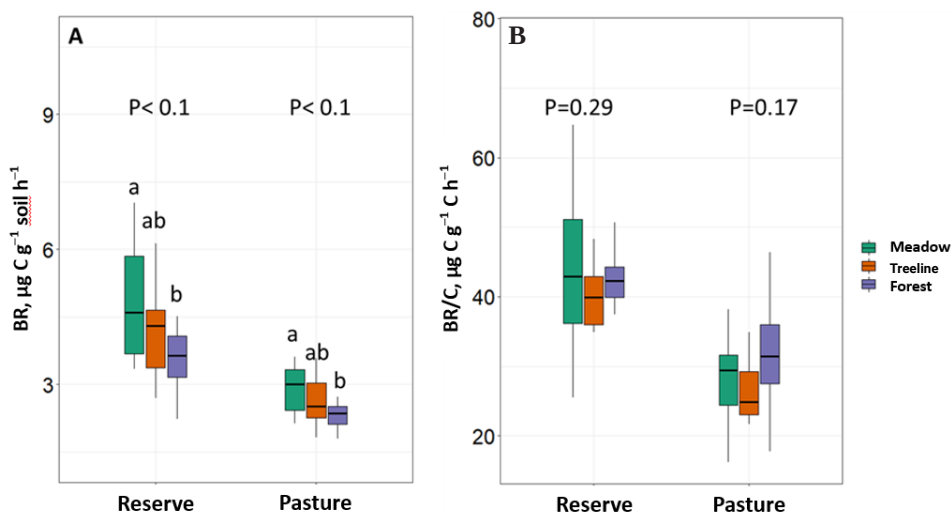


Fig. 1. Basal respiration of the microbial community (A) and respiration activity per carbon unit (B) of soil of the meadow, treeline, forest on reserved and pasture mountain slopes

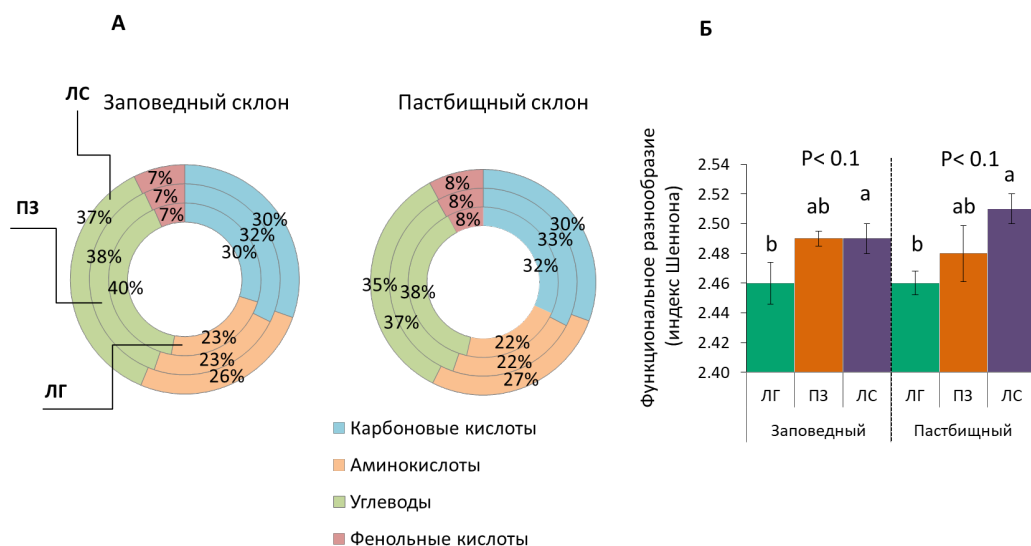


Рис. 2. Вклад дыхательного отклика микробного сообщества почвы (0–10 см) на группу органических субстратов (карбоновые, аминокислоты, углеводы, фенольные кислоты) в общее субстрат-индуцированное дыхание (А) и среднее значение индекса Шеннона (Б) для леса (ЛС), переходной зоны (ПЗ, верхняя граница леса) и луга (ЛГ) заповедного и пастбищного горных склонов

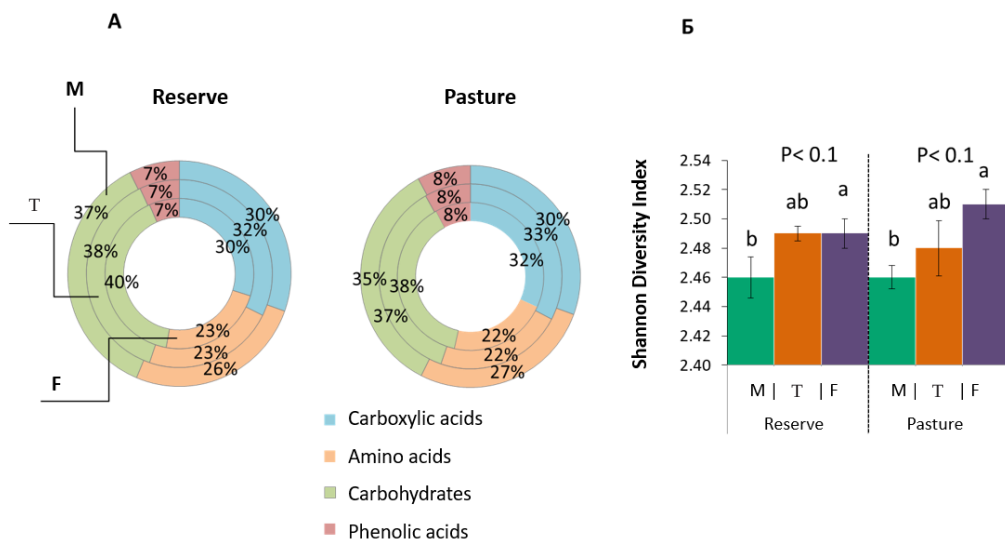


Fig. 2. Respiratory responses of soil microbial community (0–10 cm) to the group of organic substrates (carboxylic acids, amino acids, carbohydrates, phenolic acids) in the total substrate-induced respiration (A) and the average value of the Shannon Diversity Index (Б) for meadow (M), Treeline (T, upper border of the forest) and forest (F) on reserve and pasture mountain slopes

Важно отметить, что такое изменение функциональной структуры микробного сообщества луговых почв происходит вследствие уменьшения доли микроорганизмов, потребляющих легкодоступные органические соединения (углеводы, карбоновые кислоты) и увеличения вклада микробных групп, окисляющих аминокислоты.

Двухфакторный дисперсионный анализ показал, что рН, содержание С, N и функциональное разнообразие микробного сообщества почвы наиболее чувствительны к смещению верхней границы леса (вклад в дисперсию 14...39 %), в то время как отношение C/N и микробная активность (БД, БД/С) в большей степени определяются режимом землепользования (вклад в дисперсию 33...36 %) (рис. 3).

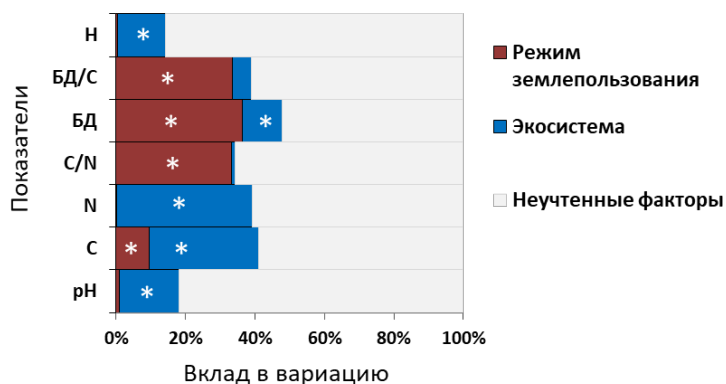


Рис. 3. Доля объясненной вариации (изменения) химических и микробных показателей почвы под влиянием изученных (режим землепользования: заповедный и пастбищный, экосистема: лес, переходная зона и луг) и неучтенных факторов. *P < 0,05 H – индекс функционального разнообразия; БД – базальное дыхание

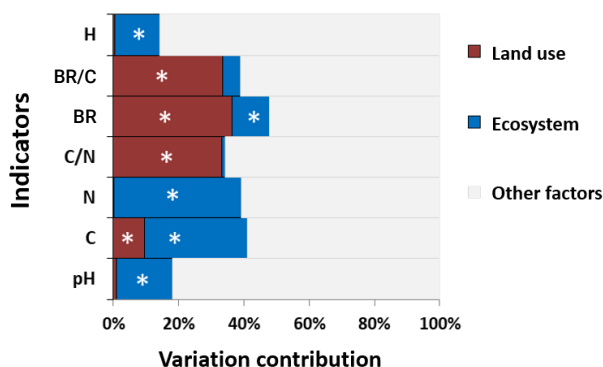


Fig. 3. The proportion of the explained variation (change) of chemical and microbial parameters of soil under the influence of the studied (land use regime: reserve and pasture, ecosystem: meadow, treeline and forest) and other factors. * P < 0.05 H – functional diversity index; BR – basal respiration

Заключение

Таким образом, наблюдаются схожие закономерности изменения изученных показателей почвы при смещении верхней границы леса для заповедных и пастбищных горных склонов. В результате глобального потепления климата продвижение лесов на луга приведет к снижению рН, содержания С, N и увеличению функционального разнообразия микробного сообщества верхнего слоя почвы, однако не существенно повлияет на скорость разложения его органического вещества.

Больший вклад в изменение качества органического вещества (отношение C/N) почвы и скорости его минерализации вносит режим землепользования (заповедный и пастбищный), а не смещение верхней границы леса в горах.

Библиографический список

1. Kapos V, Rhind J, Edwards M, Price M, Ravilious C. Developing a map of the world's mountain forests // *Forests in sustainable mountain development: a state of knowledge report for 2000*. Task Force on Forests in Sustainable Mountain Development / ed. by M. Price, N. Butt. Wallingford: CABI Publishing, 2000.
2. Margesin R, Nikilinska M. Elevation gradient: Microbial indicators of climate change? // *Frontiers in Microbiology*. 2019. Vol. 10. P. 2405. doi: 10.3389/fmicb.2019.02405
3. Shen C., Gunina A., Luo Y., Wang J., He J.-Z., Kuzyakov Y., Hemp A., Classen A.T., Ge Y. Contrasting patterns and drivers of soil bacterial and fungal diversity across a mountain gradient // *Environmental Microbiology*. 2020. Vol. 22. № 8. P. 3287—3301. doi: 10.1111/1462–2920.15090
4. Jump A., Huang T., Chou C. Rapid altitudinal migration of mountain plants in Taiwan and its implications for high altitude biodiversity // *Ecography*. 2012. Vol. 35. P. 204—210. doi:10.1111/j.1600–0587.2011.06984.x
5. Tiwari A., Jha P. An overview of treeline response to environmental changes in Nepal Himalaya // *Tropical Ecology*. 2018. Vol. 59. № 2. P. 273—285.
6. Cudlín P., Klop M., Tognetti R. Drivers of treeline shift in different European mountains // *Climate Research*. 2017. Vol. 73. P. 135–150. doi: 10.3354/cr01465
7. Körner C., Paulsen J., Spehn E. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data // *Alpine Botany*. 2011. Vol. 121. № 2. P. 73—78. doi: 10.1007/s00035–011–0094–4
8. Gatti R., Callaghan T., Velichevskaya A., Dudko A., Fabbio L., Battipaglia G., Liang J. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last-century climate change // *Scientific reports*. 2019. Vol. 9. № 1. P. 7678. doi: 10.1038/s41598–019–44188–1
9. Skre O. Northern treelines as indicators of climate and land use changes — A literature review // *Agrotechnology*. 2019. Vol. 9. № 1. P. 190.
10. Greenwood S., Jump A. Consequences of treeline shifts for the diversity and function of high altitude ecosystems // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2014. Vol. 46. № 4. P. 829—840. doi: 10.1657/1938–4246–46.4.829
11. Quideau S., Chadwick O., Benesi A., Graham R., Anderson M. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition // *Geoderma*. 2001. Vol. 104. № 1–2. P. 41—60. doi:10.1016/S0016–7061(01)00055–6
12. Kammer A., Hagedorn F., Shevchenko I., Leifeld J., Guggenberger G., Goryacheva T., Rigling A., Moiseev P. Treeline shifts in the Ural mountains affect soil organic matter dynamics // *Global Change Biology*. 2009. Vol. 15. № 6. P. 1570—1583. doi: 10.1111/j.1365–2486.2009.01856.x
13. ISO 16072. Soil quality — laboratory methods for determination of microbial soil respiration. Geneva, Switzerland; 2002.
14. Campbell C., Chapman S., Cameron C. A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil // *Applied and Environmental Microbiology*. 2003. Vol. 69. № 6. P. 3593—3599. doi: 10.1128/aem.69.6.3593–3599.2003
15. Jones R., Verheijen F., Reuter H., Jones A. Environmental assessment of soil for monitoring volume V: Procedures & protocols // EUR23490 EN/5. Office for the Official Publications of the European Communities, Luxembourg. 2008. P. 165.
16. Griffiths R., Madritch M., Swanson A. Conifer invasion of forest meadows transforms soil characteristics in the Pacific Northwest // *Forest Ecology and Management*. 2005. Vol. 208. № 1–3. P. 347—358. doi: 10.1016/j.foreco.2005.01.015

References

1. Kapos V, Rhind J, Edwards M, Price MF, Ravilious C. Developing a map of the world's mountain forests. In: Price MF, Butt N. (eds.) *Forests in sustainable mountain development: a state of knowledge report for 2000*. Wallingford: CAB International; 2000. p.4—19.

2. Margesin R, Nikilinska MA. Elevation gradients: Microbial indicators of climate change? *Frontiers in Microbiology*. 2019; 10: 2405. doi: 10.3389/fmicb.2019.02405
3. Shen C, Gunina A, Luo Y, Wang J, He JZ, Kuzyakov Y, et al. Contrasting patterns and drivers of soil bacterial and fungal diversity across a mountain gradient. *Environmental Microbiology*. 2020; 22(8):3287–3301. doi: 10.1111/1462-2920.15090
4. Jump AS, Huang TJ, Chou CH. Rapid altitudinal migration of mountain plants in Taiwan and its implications for high altitude biodiversity. *Ecography*. 2012; 35(3):204–210. doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06984.x
5. Tiwari A, Jha PK. An overview of treeline response to environmental changes in Nepal Himalaya. *Tropical Ecology*. 2018; 59(2):273–285.
6. Cudlin P, Klopčič M, Tognetti R, Malis F, Alados CL, Bebi P, et al. Drivers of treeline shift in different European mountains. *Climate Research*. 2017; 73(1–2):135–150. doi: 10.3354/cr01465
7. Körner C, Paulsen J, Spehn EM. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany*. 2011; 121(2):73–78. doi: 10.1007/s00035-011-0094-4
8. Gatti RC, Callaghan T, Velichevskaya A, Dudko A, Fabbio L, Battipaglia G, et al. Accelerating upward treeline shift in the Altai Mountains under last-century climate change. *Scientific reports*. 2019; 9(1):7678. doi: 10.1038/s41598-019-44188-1
9. Skre O. Northern treelines as indicators of climate and land use changes — A literature review. *Agrotechnology*. 2019; 9(1):190. doi: 10.35248/2168-9881.19.8.190
10. Greenwood S, Jump AS. Consequences of treeline shifts for the diversity and function of high altitude ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 2014; 46(4):829–840. doi: 10.1657/1938-4246-46.4.829
11. Quideau SA, Chadwick OA, Benesi A, Graham RC, Anderson MA. A direct link between forest vegetation type and soil organic matter composition. *Geoderma*. 2001; 104(1–2):41–60. doi: 10.1016/S0016-7061(01)00055-6
12. Kammer A, Hagedorn F, Shevchenko I, Leifeld J, Guggenberger G, Goryacheva T, et al. Treeline shifts in the Ural mountains affect soil organic matter dynamics. *Global Change Biology*. 2009; 15(6):1570–1583. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.01856.x
13. International Organization for Standardization. ISO 16072. *Soil quality — laboratory methods for determination of microbial soil respiration*. Geneva, Switzerland; 2002.
14. Campbell CD, Chapman SJ, Cameron CM, Davidson MS, Potts JM. A rapid microtiter plate method to measure carbon dioxide evolved from carbon substrate amendments so as to determine the physiological profiles of soil microbial communities by using whole soil. *Applied and Environmental Microbiology*. 2003; 69(6):3593–3599. doi: 10.1128/aem.69.6.3593-3599.2003
15. Jones RJA, Verheijen FGA, Reuter HI, Jones AR. (eds.) *Environmental assessment of soil for monitoring Volume V: Procedures & protocols*. Luxembourg: EUR23490 EN/5, Office for the Official Publications of the European Communities; 2008.
16. Griffiths R, Madritch M, Swanson A. Conifer invasion of forest meadows transforms soil characteristics in the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management*. 2005; 208(1–3):347–358. doi: 10.1016/j.foreco.2005.01.015

Об авторах:

Селезнёва Александра Евгеньевна — аспирант, младший научный сотрудник, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Российская Федерация, 142290, г. Пущино, Московская область, ул. Институтская, д. 2; e-mail: alexandra_seleznyova@mail.ru

Иващенко Кристина Викторовна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Российская Федерация, 142290, г. Пущино, Московская область, ул. Институтская, д. 2; старший преподаватель департамента ландшафтного проектирования и устойчивых экосистем, Аграрно-технологический Институт, Российский университет дружбы народов, 117198, Российская Федерация, г. Москва, ул. Миклухо-Маклая, д. 8/2; e-mail: ivashchenko.kv@gmail.com
ORCID 0000-0001-8397-158X

Сушко Софья Владимировна — кандидат биологических наук, научный сотрудник, Агрофизический научно-исследовательский институт, Российская Федерация, г. Санкт-Петербург, 195220, просп. Гражданский, д. 14; e-mail: rogovaja7@mail.ru
ORCID 0000-0003-0664-7641

Журавлева Анна Ивановна — младший научный сотрудник, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Российская Федерация, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, д. 2; e-mail: zhuravlevaai@rambler.ru

Ананьева Надежда Дмитриевна — доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения Российской академии наук, Российская Федерация, 142290, г. Пушкино, Московская область, ул. Институтская, д. 2; e-mail: ananyeva@rambler.ru

Благодатский Сергей Александрович — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Университет Хоэнхайм, Германия, 70599, Штутгарт, ул. Гарбе, д. 13; e-mail: Sergey.Blagodatskiy@uni-hohenheim.de
ORCID 0000–0003–1428–6014

About authors:

Selezneva Aleksandra Evgenievna — PhD student, junior researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, 2 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russian Federation; e-mail: alexandra_seleznyova@mail.ru

Ivashchenko Kristina Viktorovna — Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, 2 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russian Federation; Researcher, Center Senior Lecturer, Department of Landscape Design and Sustainable Ecosystems, The Agrarian and Technological Institute, Peoples' Friendship University of Russia, 8/2 Miklukho-Maklaya st., Moscow, 117198, Russian Federation; e-mail: ivashchenko.kv@gmail.com

ORCID 0000–0001–8397–158X

Sushko Sofia Vladimirovna — Candidate of Biological Sciences, Researcher, Agrophysical Research Institute, 14 Grazhdansky avenue, St. Petersburg, 195220, Russian Federation; e-mail: rogovaja7@mail.ru

ORCID 0000–0003–0664–7641

Zhuravleva Anna Ivanovna — Junior Researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, 2 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russian Federation; e-mail: zhuravlevaai@rambler.ru

Ananyeva Nadezhda Dmitrievna — Doctor of Biological Sciences, Chief Researcher, Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science of the Russian Academy of Sciences, 2 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russian Federation; e-mail: ananyeva@rambler.ru

Blagodatsky Sergey Aleksandrovich — Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher, University of Hohenheim, 13 Garbe st., Stuttgart, 70599, Germany; e-mail: Sergey.Blagodatskiy@uni-hohenheim.de
ORCID 0000–0003–1428–6014