

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
Факультет почвоведения, Биологический факультет,
Институт экологического почвоведения

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2011

УДК 631.4

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов (отв. ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 273 с.

В коллективной монографии изложены материалы и результаты многолетних исследований роли и значения почв в формировании и сохранении биологического разнообразия, выполненные сотрудниками лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А.Н. Северцова с участием сотрудников факультета почвоведения и биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Основная цель монографии — обратить внимание специалистов на ту ключевую роль, которую играют почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия Земли. Обсуждаются общие теоретические вопросы биоразнообразия микроорганизмов, растений и животных, связанные с разнообразием почв и их свойств. Обращается внимание на недостаточную репрезентативность сети особо охраняемых природных территорий России, не отражающей разнообразие почв и связанного с ними биологического разнообразия.

Авторы:

Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов, А.А. Бобров, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак,
В.Г. Онипченко, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, В.А. Терехова, Т.А. Соколова,
В.Г. Терехин, Е.В. Шмастикова, О.В. Чернова

Ответственные редакторы:

академик РАН Г.В. Добровольский
член-корреспондент РАН И.Ю. Чернов

Рецензенты:

доктор биологических наук В.М. Алифанов
член-корреспондент РАН Б.Р. Стриганова

***Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований по проекту № 10-04-07075***



- © Коллектив авторов, текст, иллюстрации, 2011
- © Учреждение Российской академии наук
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН, 2011
- © Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова, 2011
- © Товарищество научных изданий КМК, издание,
2011

ISBN 978-5-87317-734-9

Содержание

Предисловие	5
Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле.	
<i>Г.В. Добровольский</i>	7
Общие вопросы биоразнообразия почв. И.Ю. Чернов, А.А. Бобров	16
Биоразнообразие и теоретические проблемы систематики микроорганизмов.....	17
Проблемы изучения разнообразия почвенных животных	19
Почва и микробное разнообразие.	
<i>И.Ю. Чернов, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак</i>	22
Биоразнообразие почвы, как особого биогеоценотического яруса: сравнительный анализ изменения микробного разнообразия по вертикальной структуре биогеоценоза	22
Общие закономерности распределения микробных сообществ по биогеоценотическим ярусам	34
Изменения биоразнообразия почв в широтно-зональном ряду: история и современное состояние вопроса	36
Вертикально-ярусная организация микробных сообществ и адаптивные комплексы микроорганизмов	40
Широтно-зональные и пространственно-сукцессионные тренды микробного разнообразия почв (на примере дрожжевых грибов)	48
Структурно-функциональное разнообразие почвенных микробных сообществ различных природных зон	54
О перспективах экологической оценки бактериального разнообразия почв: эволюция подходов и методов	65
Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений.	
<i>Э.Г. Онопченко</i>	86
Связь между распространением отдельных видов растений и свойствами почв на внутриценотическом уровне	86
Почва как хранилище банка диаспор растений	107
Опосредованные почвой механизмы поддержания биоразнообразия	118
Почвенная неоднородность — механизм сосуществования разных видов	131
Влияние богатства почвы на горизонтальную и вертикальную структуру растительных сообществ	143

Почва как среда обитания животных.

<i>А.А. Бобров, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев</i>	156
Почвенные факторы и их влияние на почвенную фауну	156
Размерные и функциональные группы почвообитающих животных и их роль в почве	157
Разнообразие типов питания у почвенных животных	165
Адаптации к почвенным условиям как фактор биологического разнообразия	167
Пространственная неоднородность размещения почвенных животных, как фактор, определяющий почвенное биоразнообразие	170
Экологическая неоднородность почвенных условий	171
Геохимическая неоднородность почвенного покрова как фактор, определяющий разнообразие почвенных животных	175
Размерные уровни пространственной неоднородности	176
Внутренние ресурсы почвы при восстановлении сообществ почвенных животных при нарушениях	187

Биодиагностика качества почв, состояния почвенных экосистем

и их антропогенных изменений. В.А. Терехова	191
Современная трактовка некоторых понятий в сфере биотического контроля ..	193
Основные подходы к биологической оценке почв соответственно разнообразию их экологических функций	195
Индикационная значимость биоты на разных уровнях организации	198
Биоиндикация почв	201
Биотестирование экологической токсичности почв	207

Взаимное влияние химических свойств почв и состава и функционирования биоты в связи с проблемой сохранения биологического разнообразия. Т.А. Соколова, В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова

<i>Т.А. Соколова, В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова</i>	214
Взаимное влияние и взаимные связи между кислотно-основными свойствами почв и составом и функционированием биоты в подзолистой зоне	216
Взаимное влияние и взаимные связи между составом и функционированием биоты и химическими характеристиками почв полупустынной зоны	230
Заключение	234

Сохранение почв на охраняемых территориях как необходимое условие поддержания биоразнообразия. О.В. Чернова

<i>О.В. Чернова</i>	237
---------------------------	-----

Заключение

.....	245
-------	-----

Литература

.....	247
-------	-----

Предисловие

Во второй половине XX века и особенно на рубеже XX и XXI веков человечество столкнулось с новым в его истории явлением: в результате бесконтрольного и все возрастающего использования природных ресурсов и нарушения естественно-сложившегося устойчивого функционирования биосфере возникла угроза развития глобального экологического кризиса. Одним из последствий этого процесса стало быстрое исчезновение тысяч видов животных и растений, созданных природой за многие миллионы лет эволюции жизни и во многом определявших устойчивый баланс природных процессов в биосфере, ее «несущую способность».

Все большее внимание ученых и широкой общественности стала привлекать проблема сохранения разнообразия жизни на Земле. На состоявшейся в 1992 г. в Рио-де-Жанейро Конференции Организации объединенных наций по окружающей среде и развитию была принята специальная «Конвенция о биологическом разнообразии» и сформулированы задачи по ее реализации. В Конвенции было подчеркнуто, что сохранение биологического разнообразия является общей и очень актуальной задачей всего человечества.

С точки зрения почвоведения очень важной представляется формулировка в Конвенции вопроса о том, что «...основным условием сохранения биологического разнообразия является сохранение *in situ* экосистем и естественных мест обитания, поддержание и восстановление жизнеспособных популяций видов в их естественных условиях».

Не менее важно и определение понятия «экосистема». В конвенции оно дается в следующем виде: «Экосистема означает динамичный комплекс сообществ растений, животных и микроорганизмов, а также их неживой окружающей среды, взаимодействующих как единое функциональное тело». Нет нужды доказывать, что эти понятия экосистем и естественных мест обитания живых существ в полной мере соответствуют понятию о почвах, как естественной среде обитания животных, растений и микроорганизмов.

Более того, по мере развития почвоведения как естественно-исторической науки становится все более очевидным, что почвы являются уникальной средой обитания и жизнедеятельности самых разнообразных форм земной жизни — от микроорганизмов до высших растений и позвоночных животных. По данным биологов-генетиков именно в почвах обитает 92% ныне известных генетических видов животных и растений, а общая биомасса растений и животных, связанных с почвенным покровом Земли составляет 99,8% всей биомассы планеты Земля.

Выдающимися отечественными учеными показано, что между почвами и населяющими их сообществами живых организмов существует теснейшая связь и взаимозависимость, что каждому типу и виду почв свойственны только им присущие виды сообществ растений и микроорганизмов, животных. Отсюда следует, что проблему сохранения биоразнообразия невозможно решить, не сохраняя разнообразие почв. Не-

смотря на очевидность этого положения, оно далеко еще не воспринято в должной мере государственными ведомствами, ответственными за состояние и охрану почв, в том числе на особо охраняемых территориях (заповедники, заказники и пр.).

По мнению президента Российской академии наук Ю.С. Осипова проблема сохранения биологического разнообразия является «...одной из актуальных проблем современности... От решения этой задачи во многом зависит устойчивость биосферы Земли в целом и благополучие человеческого общества» (Вестник РАН, 2000, № 10, стр. 879).

К сожалению, выполнение задач по сохранению биологического разнообразия, как во всем мире, так и в России не осуществляется должным образом. Через 10 с лишним лет после принятия в 1992 г. Конвенции о сохранении биологического разнообразия положение в этом деле не улучшилось. В итоговом докладе о выполнении Конвенции в 2005 г. признается, что утрата природных экосистем и биоразнообразия продолжается высокими темпами и приобрела глобальные масштабы.

Учитывая важность сохранения биологического разнообразия, Президиум Российской академии наук принял в 2003 г. особую Программу «Научные основы сохранения биоразнообразия России», которая вошла в «Программу фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2008–2012 годы», утвержденную распоряжением Правительства Российской Федерации 27 февраля 2008 г. за № 233-р. Координатором исследований по проблеме сохранения биоразнообразия является Институт проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

В предлагаемой читателю коллективной монографии изложены материалы и результаты многолетних исследований роли и значения почв в формировании и сохранении биологического разнообразия, выполненные сотрудниками «Лаборатории изучения экологических функций почв» Института им. А.Н. Северцова с участием сотрудников факультета почвоведения и биологического факультета Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Результаты проведенных исследований расширяют значения о закономерностях связей между разными почвами, как средой обитания и жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов, а также их сообществами на разных уровнях организации.

В монографии обсуждаются общие теоретические вопросы биоразнообразия, связанные с разнообразием почв и их свойств, анализируется современное состояние знаний о роли и значении почв в становлении и эволюции жизни на Земле. Обращается внимание на недостаточную репрезентативность сети особо охраняемых природных территорий России, не отражающей разнообразие почв и связанного с ними биологического разнообразия.

Академик Г.В. Добровольский

Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле

Г.В. Добровольский

Вопрос о роли почвы в становлении и эволюции жизни на Земле непосредственно связан с общей проблемой происхождения и развития жизни. Эта проблема издавна интересовала людей и в наше время остается одной из самых дискуссионных проблем естествознания.

Существует две полярно противоположные точки зрения на происхождение жизни. Сторонники одной из них утверждают, что жизнь во вселенной была всегда и что каждая из ее форм порождается лишь другой формой. Эту точку зрения часто называют принципом Реди, по имени итальянского естествоиспытателя, провозгласившего, что «все живое — только от живого». Согласно этой же точке зрения жизнь на Земле появилась извне в составе космической пыли, метеоритов или других небесных тел, упавших на Землю. Это так называемая гипотеза «панспермии».

Сторонники другой точки зрения допускают возможность зарождения самых примитивных форм жизни (протобионты) из неживых веществ неорганической природы.

Надо сказать, что обе точки зрения на происхождение жизни на Земле не только продолжают существовать в наше время, но и пополняются новыми доказательствами и обоснованиями, опирающимися на результаты новейших экспериментальных исследований.

В пользу первой точки зрения (панспермия) говорят материалы развернувшихся в конце 90-х годов XX в. обширных исследований по бактериальной палеонтологии. Речь идет в первую очередь о выявлении в составе десятков метеоритов, особенно так называемых хондритов (каменных метеоритов) литифицированных остатков разных видов цианобактерий, близких по морфологии к современным их формам. Существенный вклад в их изучение внесен А.Ю. Розановым (Розанов, Заварзин, 1997; Розанов, 2000; Розанов и др., 2002).

По мнению А.Ю. Розанова, «Принципиальное морфологическое единство земных микробных организмов — как современных, так и древних — с псевдоморфозами по микроорганизмам из углистых метеоритов дают основание для утверждений о единстве микробиологического мира Земли и космических объектов» (Розанов и др., 2002, с. 146).

Объективности ради следует все же упомянуть, что достоверность присутствия в метеоритах остатков бактерий оспаривается некоторыми учеными, утверждающими, что морфологически углеродистые выделения в хондритах имеют абиотическую природу (Маракушев, 2000).

Все же поиск доказательств наличия остатков жизни в пришельцах из Космоса продолжает привлекать внимание отечественных и иностранных ученых, и исследования в этом направлении продолжаются.

Ведь ежедневно на Землю выпадает от 100 до 1000 т космических веществ в виде пыли и метеоритов, в которых и находят силитизированные бактериоподобные формы жизни.

Одновременно с поисками жизни в посланцах Космоса все более активно разворачиваются исследования возможностей абиогенного возникновения первоначальных форм (протобионтов) жизни на Земле.

Еще в 1924 г. А.И. Опарин разработал гипотезу возникновения жизни на Земле в результате естественной эволюции углеродистых соединений. Согласно этой гипотезе допускалось, что возникавшие в «первичном бульоне» белковоподобные соединения объединялись в коацерватные капли — обособленные коллоидные частицы, плавающие в водном растворе. Некоторые из этих коацерватных белковых капель приобретали каталитическую биохимическую активность и обменную способность с веществами окружающего раствора, а в процессе дальнейшей эволюции распадались на «дочерние капли», что было как бы зачатком их размножения. Так рисовался прообраз живых абиогенно возникавших клеток (Опарин, 1957).

Надо сказать, что гипотеза Опарина получила широкую известность среди ученых многих стран. Она побудила к разворачиванию экспериментальных исследований возможностей абиогенного синтеза. И действительно, многочисленными опытами, проведенными учеными разных стран во второй половине XX века, была доказана возможность синтеза ряда аминокислот при пропускании электрического разряда через смесь газов, близкую по составу к первичной земной атмосфере. В других опытах были абиогенно синтезированы некоторые компоненты нуклеиновых кислот и белковых соединений.

В самое последнее время А.С. Спирин, крупнейший специалист в изучении белковых соединений, выдвинул гипотезу, согласно которой «...все начиналось вовсе не с белков, а с РНК». Именно «... на основе мира РНК должно было происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, компартиментализация систем биосинтеза белка и белковых наборов, возможно, в форме коацерватов и эволюция последних в клеточные структуры — живые клетки» (Спирин, 2001, с. 326).

Так постепенно ученые все глубже проникают в механизм возможного абиогенного синтеза зачатков жизни на Земле, хотя и признают, что еще не все тайны этого великого явления постигнуты в полной мере.

В настоящее время наиболее широко распространено представление о том, что жизнь зарождалась и постепенно развивалась в органических мелководьях прибрежных зон, в которых по мере развития химических процессов выветривания на суше аккумулировалось большое количество пригодных для жизни элементов минерального питания.

В то же время обосновываются взгляды о возможности возникновения зачатков жизни не в морской среде, а на суше — на влажных поверхностях горных пород. Такую точку зрения высказал В.Р. Вильямс (1951) в своем очерке «Развитие первичного почвообразовательного процесса». По его мнению, в прозрачной воде океана жизнь не могла зародиться из-за проникающей в нее ультрафиолетовой радиации солнца, так как защитного озонового экрана в те далекие геологические времена еще не было, поскольку не было зеленых растений, продуцирующих кислород. Поэтому, считал

В.Р. Вильямс, наилучшие условия для зарождения хемотрофных литофильных микроорганизмов были в «ультрафиолетовой тени» расщелин и каверн выветривания горных пород суши, где скапливалась атмосферная влага. По мере эволюции жизни вслед за хемотрофами появились эутрофные бактерии, водоросли, грибы, мхи, а затем и высшие зеленые растения, постепенно накапливавшие органические вещества на поверхности горных пород, т.е. формировавшие примитивные первичные почвы.

Близкую точку зрения в эти же годы высказал и известный микробиолог Н.Г. Холодный (1942). Он пришел к заключению, что «...колыбелью жизни на Земле была, по всей вероятности, поверхность обнажившегося из под воды дна мелких водоемов, и первые этапы своего эволюционного развития археобионты проводили не в воде, а на поверхности влажного, но твердого субстрата» (Холодный, 1942, с. 104). Эту точку зрения Н.Г. Холодного очень подробно цитирует В.И. Вернадский в своей известной статье «О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры» (Вернадский, 1944).

«Скальную гипотезу» условий зарождения жизни высказал в сороковые годы XX в. и Б.Б. Польшов (1945, 1948). Обобщая литературные материалы тех лет и результаты собственных наблюдений, он предложил следующую схему общей эволюции жизни на начальных этапах ее зарождения и развития.

Первыми поселенцами на поверхности скал массивно кристаллических пород являются прототрофные (хеолитоавтотрофные) бактерии — нитрификаторы, окисляющие аммиак в нитриты и нитраты, а также микроскопические синезеленые водоросли (цианобактерии), осуществляющие фотосинтез органических веществ с выделением в атмосферу кислорода. Они подготавливают основу для дальнейшего заселения и развития более разнообразной микрофлоры, включая микроскопические грибы, а затем лишайники и мхи. Все эти организмы, действуют на поверхность скал не только химически, но и физически преобразовывали поверхность породы в органо-минеральный субстрат, пригодный для поселения высшей растительности и сопутствующей ей фауны, т.е. образовывали первоначальную примитивную почву.

По мнению Б.Б. Польшова (1948, с. 601) «...развитие жизни на нашей планете происходило по схеме, аналогичной той, по которой современная жизнь завоевывает магматические породы и готовит материал для более широкого распространения организмов».

Аналогичные наблюдения провела в М.А. Глазовская (1950) в нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня. Она показала, что пионерами заселения скальных поверхностей массивных изверженных пород являются синезеленые и диатомовые водоросли, силикатные бактерии, некоторые микроскопические грибы. В менее суровых условиях поверхности скал заселяются не только микроорганизмами, но и разнообразными литофильными лишайниками и мхами.

Специальное исследование микрофлоры примитивных почв Арктики и высокогорного Памира было предпринято Н.Н. Сушкиной и И.Г. Цюрупой (1973). Они обратили внимание на активную роль в этих примитивных почвах проактиномицетов. В условиях резкого недостатка углеродного и минерального питания, эти микроорганизмы обнаруживают способность растворения первичных минералов с переводом элементов минерального питания в доступную для растений форму.

По представлениям некоторых современных ученых наиболее благоприятные условия для биосинтеза высокомолекулярных органических соединений, а следовательно

и для возникновения первых молекулярных зачатков жизни были скорее на суше, нежели в океане. Эту мысль высказывал Л.К. Лозина-Лозинский (1984), полагая, что для подобного синтеза благоприятны как раз экстремальные физико-химические и гидротермические условия, свойственные разным поверхностям твердых минеральных субстратов на земной суше.

О возможности экспериментального синтеза РНК на глинистых минералах типа монтмориллонита сообщается в работе В. Гилберта (Gilbert, 1986). Ссылаясь на эту работу, академик-геолог Н.Л. Добрецов (2005, с. 45) пишет в своей статье «О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни»: «...Поэтому можно предполагать, что при подходящем составе среды синтез коротких олигонуклеотидов мог идти прямо на первичных глинах, распространенных в то время (примерно 3,8 млрд. лет назад)». Далее автор приводит гипотезу Альтштейна о том, что белок появился до возникновения клетки, плавая в первичном бульоне или существуя в пленочной среде на глинах вместе с первичной РНК».

В наше время вряд ли можно однозначно утверждать, что жизнь могла появиться первоначально только в водной среде. Может быть, правильнее предполагать возможность одновременного возникновения микроскопических форм жизни как в океане, так и на суше, особенно в тех ее экологических нишах, где обеспечивался непосредственный контакт трех природных сред обитания — твердой, жидкой и газообразной. В таких нишах и могли возникать тончайшие органо-минеральные пленки, т.е. примитивные почвы, в которых накапливался мелкозем, органические вещества и биофильные элементы питания, закладывались первоначальные формы великого биологического круговорота на земной суше.

По мнению Г.А. Заварзина и И.Н. Крылова (1983), на самых ранних этапах докембрийской истории нашей планеты единственными ее обитателями были синезеленые водоросли (цианобактерии), продуцирующие кислород и в сообществе с ними разнообразные бактерии, включающие строго анаэробные метанообразующие бактерии. С жизнедеятельностью синезеленых водорослей связано образование строматолитов — карбонатных слоистых структур в мелководьях, включающих остатки синезеленых водорослей. Образование строматолитов относят к самому древнему геологическому периоду истории земли — к архею (2,5–3,5 млрд. лет назад).

В настоящее время цианобактерии встречаются преимущественно в экстремально неблагоприятных условиях жизни — в горячих источниках вулканических областей и на поверхностях ледников, в максимально соленых водах и засоленных почвах, на поверхностях пустынных почв и горных пород в виде пленок и корочек. Таким образом, синезеленые водоросли выступают пионерами заселения мест с предельно крайними для жизни условиями. Многие из них вступают в ассоциацию с другими видами бактерий, а также грибами, образуя лишайники.

Большинство ботаников, палеоботаников, палеогеографов и геологов полагает, что в докембрии, кембрии и ордовике суша выглядела еще пустынной и растительного покрова на ней не было. Господствовали на поверхности суши бактериально-водорослевые пленки, грибы и лишайники (Криштофович, 1950; Страхов, 1971; Соколов, Федонкин., 1988; Каратыгин, 1993). Однако биогеохимическая их деятельность была очень активной, о чем свидетельствуют мощные древние коры выветривания. В силуре и начале девона на суше появились первые высшие растения. Они были пред-

ставлены псилофитами (рхонифитами) — сосудистыми бескорневыми и с зачаточной листовой растениями, обитавшими преимущественно в прибрежных морских мелко-водных лагунах и болотах. В девоне на сильно расширилась площадь суши. Она начала заселяться плаунами, папоротниками, облиственными кустарниками и деревьями с развитой корневой системой.

К сожалению, свидетельств о наличии обитавших в почвах животных тех времен почти не сохранилось (Feakes, 1989; Retallack, 2001). Известно, например, что наиболее древние ходы животных обнаружены в палеопочвах верхнего ордовика, следы жизнедеятельности беспозвоночных животных найдены в раннем силуре. Возможно, что первые наземные беспозвоночные обитали в водорослевых пленках на поверхностях почв в еще более древние времена (Пономаренко, 1989; Стриганова, 1996). Исследования адаптации аэробных животных к дыханию в почве привели Б.Р. Стриганову к мысли о возможности заселения почв не из воды, а с поверхности суши.

В девоне на суше началось формирование «настоящих» почв (Соколов, Барсков, 1988), накопление органических веществ в виде залежей торфа и углей. В карбоне этот процесс усилился в связи с наступлением более влажного климата. В растительном мире появляются первые голосеменные — хвойные деревья, на сушу выходят многочисленные виды животного мира, в том числе насекомые, пауки, клещи и др. Вообще конец палеозоя (карбон и пермь) ознаменовался широким завоеванием суши разными группами организмов растительного и животного мира. Это время господства на большей части суши тропического и субтропического влажного климата, время развития интенсивного почвообразовательного процесса и формирования мощных кор выветривания аллитного и ферраллитного типов. Этот тип ландшафтов преобладал почти до середины перми. По мнению многих исследователей завоевание растительным и животным миром суши было переломным моментом в истории развития жизни на Земле. И в этом нельзя не видеть важной роли почв как особой среды обитания.

По словам М.М. Камшилова (1974, с. 76), выход растений и животных из водной среды на сушу открыл широкие перспективы для прогрессивной эволюции, и «... эволюция жизни на суше пошла явно ускоренными темпами». Н.М. Страхов в 1971 г. писал, что завоевание континентов сопровождалось резким возрастанием общей биомассы живого вещества: она, по крайней мере, удваивается (Страхов, 1971, с. 549).

В настоящее время установлено, что живое вещество океана в 700–1000 раз меньше живого вещества суши (Суетова, 1976), и, следовательно, «выход растений на сушу означал более значительное увеличение биомассы, чем это допускалось в расчетах В.А. Успенского и Н.М. Страхова» (Колчинский, 1990, с. 149).

Б.С. Соколов и Б.С. Барсков (1988) также относят заселение суши растениями и животными и появление «настоящих почв» (400 млн. лет назад) к одному из глобальных этапов в развитии биосферы.

Почвенный покров Земли несравненно богаче океана как среды обитания не только по общей величине биомассы живущих в ней и на ней организмов, но и по их видовому разнообразию. Ссылаясь на Т. Добжанского, М.М. Камшилов (1974, с. 74) пишет, что число видов сухопутных животных составляет 93% от общего числа видов и водных — только 7%. То же самое и для растений — 92% сухопутных и только 8% водных.

Какие же качества почв обеспечивают благоприятность их как среды обитания жизни на Земле? Особенно обстоятельно этот вопрос был разработан М.С. Гиляро-

вым. С своей монографии «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых» он писал: «Анализ условий обитания животных в почве дает возможность раскрыть исключительное значение особенностей этих условий в эволюции животного мира, в процессе освоения суши исходно-водными организмами» (Гиляров, 1949, с. 3). Главную особенность почвы, как среды обитания М.С. Гиляров видел в том, что в ней одновременно и в тесном контакте представлены твердая, жидкая и газовая фазы состояния субстрата, обеспечивающие возможность воздушного дыхания при минимальной потере влаги, наличие в почве и минеральных и органических веществ, пригодных для жизни, и автотрофных и гетеротрофных организмов. На большом количестве примеров в книге показаны пути адаптации насекомых и других беспозвоночных к почвенным условиям, как в отношении их питания, так и дыхания, способов передвижения и т.п. Все это сопровождалось эволюцией морфофизиологических черт, осваивавших экологические особенности почв как сухопутной среды обитания.

Исследования М.С. Гилярова получили дальнейшее развитие в трудах его учеников и последователей. Б.Р. Стриганова (1996) установила, что освоение почвы как среды обитания обеспечило сухопутным беспозвоночным возможность прогрессивной эволюции, сопровождавшейся активной дивергенцией форм и развитием разнообразных алломорфных приспособлений к питанию, локомоции и ориентации в почве.

Не менее тесна связь растений и микроорганизмов с разнообразием экологических особенностей почв. Еще в 1938 г. основатель микроморфологии почв В. Кубиена обратил внимание на исключительно гетерогенное строение почв как природных тел, характеризующихся исключительным разнообразием в них микроэкологических условий. Он писал, что при микроскопическом изучении строения почв обнаруживается, что это не смесь, не масса разнородных веществ, но «целый организованный микромир» (Kubiiena, 1938).

О своеобразии почв как трехфазных природных систем, характеризующихся исключительным разнообразием экологических условий говорят и микробиологи (Звягинцев, 1978; Добровольская и др., 1996). Они подчеркивают, что каждая почва представляет для микроорганизмов не одну среду, а множество сред обитания, обеспечивающих богатство видового и функционального разнообразия почвенной микробиоты.

По-видимому, экологически благоприятные свойства «настоящих почв», т.е. мелкоземистых и обогащенных органическим веществом, обусловили то быстрое распространение и высокие темпы эволюции жизни на поверхности суши, которые произошли в конце палеозоя. Тем более интересны новые данные о строении и составе почв того времени (Якименко и др., 2000). Вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшая эволюция сухопутной жизни в мезозое еще теснее была связана с развитием почвенного покрова.

К самому последнему геологическому периоду мезозойской эры — меловому, особенно к его середине и второй половине (100–65 млн. лет назад), приурочены такие важные события в развитии природы, как появление и широкое распространение лиственных лесов, степей и пустынь в умеренных широтах северного полушария и вообще довольно четкая дифференциация его на биоклиматические зоны (Марков, 1960). Не будет ошибочным предположить, что столь же существенные изменения происходили

и в развитии почвенного покрова. Очевидно, создавались необходимые условия для образования соответствующих почвенно-растительных зон — с ферраллитными корами и почвами в тропическом поясе, подзолистыми почвами под хвойными лесами приполярных широт, дерново-подзолистыми и бурными лесными почвами лиственных лесов, степных и пустынных почв типа черноземов и каштановых, различных видов засоленных почв. Конечно все эти почвы, вероятно, не были идентичными современным и несли в своем составе, режимах и свойствах отражение особенностей того времени. Однако общая тенденция появления в почвенном покрове с конца мелового периода сходных черт с почвами более позднего геологического времени намечается достаточно ясно.

Если в палеогене на обширных территориях Европы и Азии преобладали еще субтропические гумидные условия почвообразования и формировались каолиновые и красноцветные коры выветривания, то в первый период неогена (миоцен) начинаются похолодание и аридизация; соответственно на севере расширяется зона хвойных лесов, а на юге — степных пространств. В связи с изменением биоклиматической обстановки в миоцене под хвойными лесами, вероятно, протекал подзолистый тип почвообразования, и в продуктах гипергенеза накапливались вторичные гидрослюдистые минералы. В южных аридных ландшафтах под степной растительностью, видимо, формировались почвы черноземного и каштанового типов с карбонатными конкрециями.

По мнению В.В. Добровольского (1969, с. 146), «... миоцен, на протяжении которого совершается глубокое изменение условий выветривания и соответственно состава и строения коры выветривания — своеобразный естественно исторический рубеж между древними эпохами и новейшим этапом гипергенеза». В конце неогена (плиоцен) рельеф, расположение климатических зон, характер растительного и животного мира, почвенного покрова были уже близки к современному, но началось похолодание, что свидетельствовало о начальных фазах великого четвертичного оледенения северного полушария (1,7 млн. лет назад). Почвы плиоцена и, главным образом, четвертичного периода (антропоген) сравнительно хорошо сохранились в виде погребенных слоев в толщах лессовых и покровных отложений плейстоцена. Конечно, они подверглись определенным изменениям, но все же изучение их строения, состава и свойств дало очень много для суждения об особенностях природных условий, при которых они сформировались. Материалы этих исследований послужили основой развития новой специальной дисциплины — палеопочвоведения. Важное значение для становления этой науки имели труды К.Д. Глинки, В.И. Крокоса, М.Ф. Веклича, И.П. Герасимова и др. Решением Центрального Совета Международного союза почвоведов от 27 апреля 2004 г. рабочей группе по палеопочвоведению придан статус комиссии по палеопочвоведению в составе Международного Союза почвенных наук.

Многочисленные исследования остатков растений и животных в ископаемых почвах плиоцена, плейстоцена и голоцена убедительно свидетельствуют о тесноте их взаимосвязей и сопряженности эволюции в соответствии с изменением климатических и других природных условий (Веклич, 1974; Динесман, 1976; Таргульян, Александровский, 1976; Величко, Морозова, 1982; Гричук, 1982).

В современной биологии все более утверждается мысль о том, что история развития органического мира может успешно проследиваться путем анализа эволюции не только и не столько отдельных видов организмов, но обязательно эволюции сообществ

или биогеосистем. Особенно обстоятельно эта позиция обоснована в трудах Г.А. Заварзина (1997).

Неотъемлемым компонентом наземных экосистем является их почвенный покров. Поэтому изучение роли и значения почв в эволюции жизни на Земле представляет одну из важнейших задач не только палеопочвоведения, но и общей теории эволюции биосферы. Кстати следует вспомнить, что о близости органического мира и почв с геохимической точки зрения писал А.Е. Ферсман в своей фундаментальной «Геохимии». Рассматривая строение и химический состав геосфер, А.Е. Ферсман анализировал средние величины содержания в них химических элементов — так называемых кларков. Он пришел к следующему знаменательному выводу — «Мы должны признать, что средний состав живого вещества следует в меньшей степени кларкам атмосферы и гидросферы, а ближе всего и непосредственно следует кларкам почвенного покрова, который в сущности и предопределяет состав организмов» (Ферсман, 1937, с. 261).

Анализируя закономерности распределения редких и рассеянных химических элементов в почвах, А.П. Виноградов (1957, с. 6) пришел к заключению, что «геохимическое изучение основной среды жизни — почв продвигает нас вперед по пути более глубокого познания эволюции флор и фаун далекого прошлого...».

К сожалению, и до настоящего времени еще совсем недостаточно данных о содержании многих химических элементов, особенно в почвах погребенных и древних корках выветривания. Только дальнейшие исследования в этом направлении позволят в будущем разработать концепцию о коэволюции почв и органического мира.

Изучение экологических и эволюционных связей между почвами, растениями и животными приобрело в наше время очень актуальное значение в связи с обостряющейся проблемой сохранения на Земле биологического разнообразия. На состоявшейся в 1992 г. в Рио-де-Жанейро конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята специальная «Конвенция о биологическом разнообразии». Впервые человечество в полной мере осознало свою ответственность за ежегодное исчезновение 10–15 тыс. разновидностей биологических организмов. Учитывая это обстоятельство, Конвенция провозгласила, что «...сохранение биологического разнообразия является общей задачей всего человечества».

Основным условием сохранения биологического разнообразия, указывается в Конвенции, является сохранение *in situ* экосистем и естественных мест обитания. При этом понятие экосистемы определяется в Конвенции как «... динамичный комплекс сообществ растений, животных и микроорганизмов, а также их неживой окружающей среды, взаимодействующих как единое функциональное тело».

С точки зрения почвоведения, очень важно подчеркнуть, что почва является основной средой обитания наземных организмов и входит в экосистемы как неотъемлемый их компонент, поэтому сохранение разнообразия почв должно быть одним из важнейших условий реализации концепции сохранения биоразнообразия.

Почвоведцами и биологами накоплены обширные материалы, доказывающие тесноту связей между разнообразием характерных для них биоценозов, отдельных видов растений, животных и микроорганизмов. Более того, теснота этих связей лежит в основе главного теоретического принципа докучаевского генетического почвоведения — почва является результатом взаимодействия факторов почвообразования, среди которых незаменимая роль принадлежит растениям, животным и микроорганизмам. Следова-

тельно, разнообразие почв на Земле в значительной мере определяется разнообразием живых существ, а разнообразие последних связано с разнообразием почв.

На основе этого принципа получили признание такие «пограничные» дисциплины, как индикационная геоботаника (Викторов, Ремезова, 1988), зоологическая диагностика почв (Гиляров, 1965), индикационная зоология (Кривоуцкий, 1985), которые успешно используют установленные почвенно-биологические корреляции в научных и практических целях. Многочисленные почвенно-экологические исследования показали многообразие и неразрывность взаимосвязей почв с разнообразием органического мира. Это относится к связям структурно-функциональным, эволюционно-историческим, биогеохимическим, экологическим, географическим (Добровольский, Никитин, 1990; Звягинцев, 1978; Ковда, 1973; Карпачевский, 1993; Кривоуцкий, 1994; Покаржевский, 1985). Все шире закономерности этих взаимосвязей используются в таких смежных естественных науках, как палеонтология, палеогеография, палеоантропология, археология и др.

С точки зрения сохранения биологического разнообразия, особый интерес представляет изучение древних и реликтовых почв. Некоторые из них находятся под угрозой полного исчезновения (эрозия, застройка и т.п.), а между тем в них находятся специфические для этих почв и прошлых исторических эпох организмы либо их остатки (Добровольский, 1996). Кроме того, необходимо иметь в виду, что почвы обладают естественно-исторической «памятью» в виде сохранения в их составе, а частично и в свойствах, реликтовых признаков, несущих информацию об экологических условиях прошлых времен почвообразования. Таковыми служат различные органо-минеральные почвенные новообразования (ортштейны, ортзанды, карбонатные и солевые горизонты, мерзлотные турбационные почвенные структуры, вторые гумусовые горизонты, сохранившиеся в профилях современных почв, и др.).

Общие вопросы биоразнообразия почв

И.Ю. Чернов, А.А. Бобров

Биологическое разнообразие — одно из популярных, но в то же время трудно определяемых понятий современной биологии. Можно выделить несколько различных аспектов биоразнообразия, например видовое разнообразие, генетическое разнообразие, разнообразие экосистем. Для генетиков биоразнообразие — это разнообразие генов и организмов. Они изучают процессы типа мутаций, обменов гена, и динамики генома. Для биологов биоразнообразие — это разнообразие популяций организмов и видов, а также их функциональные особенности. Разделение на функциональные группы животного населения почв также имеет прямое отношение к оценке биоразнообразия почвенной биоты. Кроме того, для некоторых организмов, например, муравьев и пчел, важное значение имеет их социальная организация. Для экологов в понятие биоразнообразия входит также разнообразие взаимодействий как между видами, так и с окружающей средой (воздухом, водой и почвой). Реализация генетического, таксономического, экосистемного и функционального уровней биоразнообразия возможна только на абиотической матрице, которая представлена породами, почвами, водой и воздухом.

Важнейшая часть биологического разнообразия — генетическое разнообразие, т.е. поддержание генотипической гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях (Одум, 1986). Микроэволюционные изменения у различных видов микроорганизмов, растений и животных, непосредственно связанных с почвой происходят, в том числе, и в результате элементарных наследственных изменений — мутаций и представляют собой элементарный эволюционный процесс. Этот процесс особенно активно происходил в начале освоения живыми организмами суши, но не менее значим и в настоящее время. Подтверждением этому служит широко распространенная у почвенных организмов фенотипическая изменчивость, часть которой, безусловно, можно отнести к наследственной или генотипической. Совершенно неизученной остается роль почв в поддержании генетического разнообразия живых организмов и гомеостаза экосистем через механизм мутаций. Причиной мутационных изменений, в частности, для нано- и микрофауны, могут быть значительные изменения физико-химических характеристик микроместообитаний — концентраций химических элементов, окислительно-восстановительного потенциала и т.д. Этот фактор, возможно, менее значим для более подвижных организмов — представителей почвенной мезо- и макрофауны. Фенотип индивидуального организма является или его полным физическим проявлением и строением, или определенным проявлением черты, типа размера или окраски, который изменяется между индивидуумами. Фенотип определен до некоторой степени генотипом, или идентичностью аллелей, которые индивидуум несет в одном или большее количество положений на хромосомах. Значительное число фенотипов определены многими генами и влиянием факторов внешней среды. Таким образом, идентичность одних или нескольких известных аллелей не всегда допускают предсказание фенотипа.

В связи с тем, что фенотипы намного легче наблюдать, чем генотипы, классическая генетика использует фенотипы, чтобы вывести функции генов. Взаимодействие между генотипом и фенотипом часто описывалось, используя линейное уравнение: фенотип = генотип + окружающая среда, где фенотип является любой обнаруживаемой характеристикой организма (морфологической, биохимической, физиологической и поведенческой). Проведение фенотипических исследований, включая исследование изменчивости почвенных животных и их феногеографию, позволяет многое понять и в их генетическом разнообразии. Для большинства почвенных организмов видовое разнообразие основано на их морфологических признаках, и генетические исследования пока не могут быть положены в основу их систематики. Довольно сложно отделить какая часть морфологических признаков является генетически обусловленной, а какая — всего лишь результат воздействия среды, модифицирующий фенотип.

Биоразнообразие и теоретические проблемы систематики микроорганизмов

Говоря о проблемах сравнительной оценки биоразнообразия почв нельзя обойти тех кардинальных изменений в представлениях о микробном разнообразии, которые произошли в последние десятилетия в связи с внедрением в систематику генотипических методов и молекулярно-биологических признаков. Несоответствие между фенотипическим и молекулярно-филогенетическим группированием бактерий и многих грибов (особенно анаморфных), столь велики, что уже неоднократно высказывались сомнения в возможности создания единой естественной системы микроорганизмов (Заварзин, 2006). Возникло как бы две систематики: старая типологическая, когда мы систематизируем сами организмы по комплексу их фенотипических (морфологических, физиологических, биохимических) признаков, и новая молекулярно-филогенетическая на основе последовательностей макромолекул-семантид, когда классифицируются по сути не организмы, а их рибосомы. И если мы пытаемся изучать изменения биоразнообразия, связанные с изменениями факторов среды, то возникает вопрос: на какой основе следует выделять элементы этого разнообразия? На основе морфо-физиологических признаков, или последовательностей нуклеотидов в РНК? И как быть, если эти элементы не совпадают? Особенно актуален этот вопрос при сравнительном изучении биоразнообразия различных типов почв и попытках выявить биогеографические закономерности в распределении почвенных микроорганизмов.

В связи с этим необходимо учесть следующее обстоятельство, которое совершенно тривиально для фито- и зоогеографии, но практически не обсуждалось в почвенной микробиологии. Биогеография, если ее понимать как науку, изучающую закономерности распределения живых организмов по поверхности Земли, подразделяется на два различных по сути направления: ландшафтное и историческое. Первое — объяснение распространения организмов экологическими факторами, современными свойствами среды обитания. В исторической биогеографии в качестве основного фактора, определяющего распространение организма, рассматриваются не условия среды, а пространство как таковое. Характер географического распространения таксона объясняется не соответствием между его адаптивными признаками и современными экологическими факторами, а историческими процессами расселения, удалением от центра образования, наличием географических барьеров, геологической историей, миграцией материков и т.п.

Почти все исследования в почвенной микробиологии, которые велись в направлении географическом — это выявление тех закономерностей в распределении микробного разнообразия почв, которые обусловлены температурой, влажностью, и другими факторами, зависящими от географических координат. Широтно-зональные изменения в структуре микробных сообществ, которые начинал изучать Е.Н. Мишустин — это и есть типичная ландшафтная биогеография. Очевидно, что в данном аспекте, то есть когда мы, по сути, изучаем действие экологических факторов на структуру и разнообразие микробных сообществ, корректно в качестве объектов исследования выделять экологические же, то есть именно фенотипические элементы структуры. Такие элементы вполне соответствуют тем родам и видам, которые выделялись ранее в классической микробиологии, до развития геносистематики. Их филогенетическая структура в данном контексте совершенно не имеет значения. Если, как это, по-видимому, действительно бывает в случае простейших микроорганизмов, разными филогенетическими путями возникают фенотипически неразличимые формы, то для эколога это, естественно, единый структурный элемент сообщества, одна операциональная таксономическая единица разнообразия. И наоборот, если один генотип реализуется в разных фенотипических проявлениях (например анаморфы и телеоморфы у грибов, которые могут занимать совершенно различные экологические ниши, как личинка и имаго у многих насекомых), то это разные элементы. Мысль о том, что при анализе зависимости структуры сообществ от факторов среды более корректно выделять не филогенетические, а экологические элементы структуры, то есть вообще жизненные формы, а не эволюционно-биологические виды, высказывалась давно (Кашкаров, 1945). Однако в экологии растений и животных эти категории в определенной степени совпадают (один вид — одна экологическая ниша, принцип Гаузе). В современной микробной систематике считается возможным разделение видов только на основании существенных расхождений в нуклеотидных последовательностях рДНК, без учета степени фенотипических отличий. Выделение таких видов для исследований в области ландшафтной биогеографии может быть оправдано лишь в качестве стимула к поиску дополнительных фенотипических признаков, которые могли бы иначе ускользнуть от внимания.

Совершенно другой аспект — история освоения географического пространства организмами. Изучение исторических процессов видообразования и расселения у микроорганизмов невозможно без привлечения точных методов определения филогенетической близости, которое стало более реальным благодаря сравнению макромолекулярных последовательностей. Это направление пока совершенно не развито в почвенной микробиологии. Здесь сыграла свою роль уверенность в космополитичности микроорганизмов, в том, что их распространение определяется исключительно экологическими факторами. Однако это положение касается таксонов, причем далеко не всех, выделяемых на фенотипической основе, и совершенно не очевидно для генотипических «видов», выделяемых на основании различий в рРНК. Зависят ли изменения в генотипической структуре микробных сообществ почв в основном от экологических факторов, или здесь больше сказывается географическая разобщенность, пространственное удаление как таковое? Этот вопрос остается нерешенным, хотя уже имеются отдельные примеры исследований, которые демонстрируют возможность интерпретации различий в таксономическом составе микробных сообществ с точки зрения историко-биогеографической (Starmer et al., 1990; Naumov et al., 1997; Fulthorpe et al., 1998; Staley, Gosink, 1999). Синтез с методологией исторической биогеографии на основе мо-

лекулярно-биологических методов определения родства представляется исключительно интересным и перспективным направлением почвенной микробиологии будущего, хотя подобная задача может потребовать для своего решения не одно десятилетие.

Проблемы изучения разнообразия почвенных животных

Традиционно, еще с начала прошлого века исследования изменчивости организмов проводилось на раковинных амебах. Раковинные амебы обширная группа одноклеточных организмов, среди которых более 200 видов — педобионты. Были использованы разные таксономические подходы для изучения палео- и рецентных сообществ этих простейших — композиции видов, видовые комплексы, включающие группировку близкородственных таксонов, виды в широком понимании (*sensu lato*). В то же время накапливающаяся информация по экологии видов, населяющих органогенные почвы, позволяла поставить вопрос о необходимости сепарации внутривидовых форм. В частности, основаниями для такого решения послужили известные исследования морфологической вариабельности клонов *Diffugia corona* (Jennings, 1916), длительных модификаций и изменчивости раковинных амеб из рода *Arcella* (Hegner, 1919; Jollos, 1924; Reynolds, 1923) и рода *Centropyxis* (Root, 1918). В 1960-х гг. была показана зависимость морфологических характеристик видового комплекса *Nebela tincta-collaris-bohemica* от экологических параметров среды в природных условиях, в частности от уровня грунтовых вод (Heal, 1963).

Разнообразие корненожек отражено в широком распространении таких явлений как политипичность и полиморфизм. Под полиморфизмом у раковинных амеб, как и у би-парентальных организмов, будем понимать одновременное присутствие в популяции нескольких фенотипов или прерывистое разнообразие форм на единой генетической основе (Майр, 1974; Берг, 1993). Сторонники биологической концепции вида считали, что разнообразие клонов у клональных видов не совпадает с полиморфизмом (Берг, 1993). Но в настоящее время не вызывает сомнений существование целого ряда агамных генетических взаимоотношений, так называемых парасексуальных процессов, при которых происходит обмен целыми геномами, генами, группами генов и факторами, несущими генетическую информацию. К ним относятся псевдокопуляция, псевдоконъюгация, плазмодизация и конгрегация (Серавин, Гудков, 1984). Структурное разнообразие, видовое разнообразие (видовое богатство и выровненность) обусловлено как абиотическими факторами — зональностью, стратифицированностью (вертикальной анизотропией почвенного профиля), мозаичностью почвенных условий, так и биотическими взаимодействиями — периодичностью и характером активности, наличием пищевых сетей, системой взаимодействий (конкуренция, симбиоз, мутуализм и т.д.).

Почвообитающие раковинные амебы в природных популяциях характеризуются, как правило, ярко выраженным полиморфизмом. В подстилке и гумусовом горизонте почвы елового леса Шенборн (Schönborn, 1992) выделил феноспектры *Trinema complanatum*, включающие по 6 морфологических вариаций видов в каждом горизонте. При этом только часть их была общей для исследованных горизонтов. Не менее широко развита политипичность видов. Считается для раковинных амеб, что таксономический инфравидовой (внутривидовой) статус подвида соответствует названию «варietet». В то же время четких морфологических критериев для разделения варietetа и формы не существует. Можно предположить, что у видов с хорошо выраженным полиморфизмом и у политипичных видов микроэволюционные процессы шли и идут наиболее активно.

Специфика почвенных условий (органоминеральных горизонтов и подстилок) — гетерогенность субстрата, наличие резких физико-химических градиентов должны приводить к быстрому образованию морфологических разрывов и появлению новых форм, закреплению новых признаков в качестве генетически наследуемых. Это может выражаться в комплексах близкородственных видов, таких, например, как комплекс *Centropyxis aerophila* — *C. sphagnicola* — *C. sylvatica* — *C. cassis* — *C. orbicularis*, или *Corythion dubium* — *C. orbicularis*, или *Nebela bohémica* — *N. collaris* — *N. parvula* — *N. tincta* — *N. flabellum*. Показательно, что совсем недавно часть этих видов имела более низкий таксономический статус подвидов.

Экологические условия в почвенных горизонтах различны, поэтому почва как среда обитания для почвообитающих организмов должна рассматриваться как совокупность почвенных горизонтов, составляющих специфичный для конкретного почвенного таксона почвенный профиль. Микроэволюционные процессы у раковинных амёб, таким образом, должны реализовываться в почвенном теле в целом, во всей генетически связанной и взаимозависимой системе почвенных горизонтов и подгоризонтов.

Особенности структуры политипических видов в почвах широтного ряда можно рассматривать как адаптивную стратегию раковинных амёб, а также как пример микроэволюционных изменений или морфологических изменений, которые могли бы рассматриваться как микроэволюционные изменения данного вида. Наиболее ярко это просматривается на примере одного из самых эврихорных и эвритопных видов — *Centropyxis sylvatica* (Бобров, 2005). Структура вида меняется в зависимости от экологических условий местообитаний, связанных с биоклиматическими особенностями природной зоны и приуроченностью к определенному почвенному горизонту. Усложнение структуры вида происходит за счет появления подвидов, характеризующихся морфологическими особенностями адаптивного значения — уменьшением размеров раковинки, микростомией, увеличением глобидности раковинки. С ростом дефицита почвенной влаги в ряду почв широтного ряда Русской равнины появляются варианты *Centropyxis sylvatica* — *globulosa*, *microstoma*, *minor*, у которых морфологические адаптации позволяют виду успешно переносить целый комплекс неблагоприятных эдафических изменений, среди которых изменения гидрологического режима местообитаний самые радикальные. Эти изменения в фенотипе, которые можно отнести к микроэволюционным процессам, наблюдаются у вида и при заселении различных почвенных горизонтов. В ряде случаев может происходить и полное вытеснение формы *typica* более адаптированными формами. Основные закономерности, характерные для почвенных корненожек при адаптации к неблагоприятным условиям: 1) уменьшение размеров раковинки вниз по профилю почв; 2) уменьшение размеров раковинки с уменьшением влажности и уровня грунтовых вод; 3) увеличение размера раковинки в почвах более холодных и влажных склонов горных почв; 4) уменьшение размера раковинки в песчаных почвах по сравнению с суглинистыми почвами. Кроме размерных характеристик важнейшими являются изменения формы, характера покрытия, строения псевдостома и разнообразие морфологических типов (Корганова, 2005).

Реализация подобных адаптивных механизмов у разных групп почвообитающих животных, несомненно, оказывает существенный вклад в увеличение разнообразия почвенной биоты в целом. Чаще всего в этом случае происходит усложнение структурного разнообразия, в некоторых случаях изменения при адаптивных реакциях могут быть столь глубоки, что речь может идти и об увеличении генетического разнообразия.

Экологическая роль биоразнообразия заключается в том, что каждый вид обеспечивает некоторую функцию в экосистеме. Виды в составе экосистем поглощают и сохраняют энергию, производят и расщепляют органический материал, поддерживают циклы воды и питательных веществ, помогают противостоять воздействию эрозии, засух, принимают участие в регуляции климата и газового состава атмосферы. То есть виды выполняют функции крайне важные для экосистем, биосферы и человечества. Потеря видов в экосистеме ведет к снижению устойчивости, уменьшению способности системы противостоять негативным воздействиям и способности к регенерации.

Функциональное разнообразие обуславливает необычайно широкий спектр реакций биогеохимического выветривания пород и синтеза многообразных органических соединений. Если рассматривать почву, как зону контакта, взаимодействия живого вещества с косной средой, то функциональное разнообразие биоты представляется существенной (или наиболее важной) частью общего понятия биологического разнообразия. С этой точки зрения биологическое разнообразие является следствием обеспечения функционального разнообразия, причина которого в освоении жизненного пространства.

Основная характеристика экосистем и биосферы в целом — единство живых организмов и минеральных элементов, вовлеченных в сферу жизни. Существенная составная часть — биотические циклы, основанные на взаимодействии организмов, создающих и разрушающих органическое вещество. В создании органического вещества участвуют автотрофы, как правило, фотосинтетика. Деструкция органического вещества растений и животных, проходящая в основном в почве, до минеральных элементов обеспечивается гетеротрофами.

Гетерогенность биотических циклов обусловлена: 1) эволюционными особенностями, отличающими как древние одноклеточные организмы, так и более поздние многоклеточные; 2) пространственной иерархической неоднородностью экосистем (особь, популяция, биоценоз, биогеоценоз), обусловленной в свою очередь рядом причин (климатическими, геологическими, геоморфологическими, историческими, антропогенными факторами и т.д.) — моря, эстуарии и морские побережья, ручьи и реки, озера и пруды, болота, пустыни, тундры, травянистые ландшафты, леса (например, хвойные, лиственные, тропические).

Биоразнообразие не является статическим феноменом. Оно характеризуется значительной динамичностью. Средний период полураспада вида — около одного миллиона лет и 99% видов, которые когда-либо жили на земле, сегодня уже исчезли.

Систематика оценивает биоразнообразие просто, различая отдельные виды. По крайней мере, 1,75 миллиона видов было описано на сегодня. Приблизительные оценки истинного числа видов располагаются от 3,6 до 100 миллионов. По-видимому, нет окончательно ясности и в отношении функционального разнообразия почвенной биоты и разнообразия взаимодействий биоты. Кроме того, постоянный генетический обмен генами у видов также усложняет картину биоразнообразия и делает ее более динамичной, чем мы можем себе представить.

Почва поддерживает удивительное разнообразие фауны — от одноклеточных животных (простейшие) и микроскопических клещей до млекопитающих. Важность этой подземной экосистемы чрезвычайно высока, и, чем дальше, тем более ее значение становится неоспоримым, поскольку почвы являются живыми, динамическими, сложными комплексными системами.

ПОЧВА И МИКРОБНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ

И.Ю. Чернов, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак

Биоразнообразие почвы, как особого биогеоценотического яруса: сравнительный анализ изменения микробного разнообразия по вертикальной структуре биогеоценоза

Особенно наглядно роль почвы в формировании микробного разнообразия проявляется при изучении микробных сообществ с позиций вертикально-ярусного подхода (Звягинцев и др., 1999), который заключается в одновременном исследовании микробных комплексов в пределах всех ярусов биогеоценоза: наземного (филлосфера древесных и травянистых растений), наземного (подстилки, моховой и лишайниковый покров, напочвенные разрастания водорослей), почвенного (включая все минеральные генетические горизонты). Такие вертикальные ряды являются пространственно-сукцессионными, так как отражают смену сообществ в процессе разложения растительных остатков, реализованную в пространстве в виде стратифицированных слоев растительности, подстилки и почвенных горизонтов.

Отправным пунктом при этом является следующий постулат: растительные сообщества, благодаря своей вертикально-ярусной организации, определяют в целом пространственную организацию микробных сообществ в биогеоценозах.

Стратификация микробоценозов, связанная с вертикальной неоднородностью растительности, выражена уже в альгобактериальных матах и корочках напочвенных разрастаний водорослей, толщина которых достигает 1–3 см, и в лесных биомах, где толщина биогеоценотического покрова составляет десятки метров. Микробные сообщества входят в каждый из ярусов или слоев в качестве постоянного и необходимого компонента. Как в альгобактериальных сообществах, так и сложных фитоценозах с высшими растениями, существуют ярусы, четко различающиеся по функциям и таксономической структуре (Звягинцев и др., 1991). Так, в напочвенных разрастаниях водорослей в самом верхнем слое доминируют грамотрицательные аэробные бактерии и стрептомицеты, устойчивые к метаболитам водорослей и использующие их экссудаты в качестве питательных веществ; микроаэрофилы-азотфиксаторы (азоспириллы) — во втором ярусе, и бациллы и коринеподобные бактерии, питающиеся уже отмершими остатками водорослей, — в третьем ярусе. Рост этих бактерий ингибируется прижизненными выделениями водорослей (Дедыш и др., 1992). Аналогичная картина наблюдается в лесных и степных подстилках, где чередование слоев отражает сукцессию микроорганизмов, складывающуюся в процессе переработки растительного субстрата: в верхнем слое это грамотрицательные аэробные и факультативно-анаэробные бактерии, начинающие процесс деструкции растительных остатков и использующие водорастворимые мономеры; при переходе к нижележащим слоям происходит нарастание доли сапробионтов, представленных миксобактериями, бациллами, актиномицетами, осуществляющими гидролиз сложных растительных по-

лимеров. В почвенном ярусе доминантами являются такие типичные педобионты, как артробактер и стрептомицеты (Звягинцев и др., 1991). Наконец, наибольшей выраженности стратификация растительности и, соответственно микробных сообществ, ассоциированных с растениями и осуществляющих последовательную переработку их остатков, достигает в лесных биогеоценозах.

Сравнительный анализ микробных сообществ в различных биогеоценологических ярусах позволяет вскрыть особую роль именно почвенного яруса в формировании общего микробного разнообразия биогеоценоза. В микробиологии такое направление до последнего времени почти не развивалось, и при сравнении микробных сообществ разных природных зон анализировали в основном лишь гумусовый горизонт (A1) почвенного профиля. При таком подходе учитывалась весьма незначительная и большей частью не очень активная доля микробного населения биогеоценоза. Стратиграфический анализ микробных сообществ в разных типах биомов позволил выявить целый ряд закономерностей в пространственной организации микробных комплексов (Бабьева, 1984; Звягинцев и др., 1991; Головченко и др., 1993; Чернов, 1993; Зенова, Звягинцев, 1994; Babjeva, Chernov, 1995), показав, что принципы вертикальной дифференциации сообществ, выявленные на примере растений и животных, распространяются и на микроорганизмы. Эти исследования позволили также по-новому взглянуть на почву, как на основной резервуар микробного разнообразия на биогеоценологическом и ландшафтном уровне.

Характер субстрата, обеспечивающего определенный тип питания, является основным фактором, определяющим распределение микроорганизмов в наземных экосистемах. Основные источники питания микроорганизмов принципиально различны в разных биогеоценологических ярусах. Так в филлосфере это прижизненные выделения растений, представляющие собой водорастворимые органические соединения (сахара, органические кислоты, аминокислоты). В лесных и степных подстилках — различные полимеры: крахмал, целлюлоза, ксиланы, лигнин, содержащиеся в растительном опаде; в почве — гумусовые вещества, минеральные компоненты. Температура, освещенность и концентрация кислорода не имеют такого значения для вертикальной стратификации микробных сообществ наземных биогеоценозов, как для водных экосистем. Наиболее выражена вертикальная стратификация в лесных биогеоценозах, в которых при переходе от наземного яруса к почвенному прослеживается увеличение плотности заселения субстрата всеми микроскопическими обитателями, как следствие, значительное увеличение биоразнообразия. Подстилки и верхние горизонты почв являются ярусом с максимальной концентрацией разнообразия микроскопических существ. В этом же ярусе сосредоточены и разнообразные группировки мелких членистоногих. В нижних минеральных горизонтах почв разнообразие жизни постепенно снижается.

Далее мы рассмотрим более подробно основные закономерности распределения разнообразия различных групп микроорганизмов в пространственно-сукцессионных рядах лесных биогеоценозов, где стратификация микробного разнообразия наиболее выражена.

Бактерии

В наземном ярусе бактерии всегда обнаруживаются на поверхности всех органов растений. Большинство микроорганизмов, обитающих в филлосфере, живет за счет

растительных экссудатов — прижизненных выделений растений (экрисотрофия). Сообщество эпифитных и эндофитных микроорганизмов является постоянной и неотъемлемой частью любого растения, перестраивающейся в процессе его онтогенеза. Исследования последних лет указывают на то, что многообразие и сложность форм взаимоотношений эпифитных микроорганизмов с растением-хозяином явно недооценивались. Эпифитные микроорганизмы и растение образуют единую симбиотическую коэволюционирующую систему, которая может служить хорошей моделью для изучения многих фундаментальных вопросов экологии и эволюции. Далеко не полностью также изучено таксономическое разнообразие эпифитных бактерий, большинство которых принадлежат к классу протеобактерий.

Существенной экологической особенностью эпифитных бактерий является их способность развиваться в прикрепленном состоянии. При этом в механизме адгезии значительную роль играют выделения как бактерий, так и растений. Защитную роль от световых лучей выполняют каротиноидные пигменты, образуемые большинством эпифитных бактерий. По кинетическим параметрам роста бактерии филлопланы относятся к популяциям, характеризующимся низкой инерционностью, высокими скоростями роста, но и быстрым отмиранием клеток при прекращении поступления питательных веществ, слабой конкурентной способностью, что позволяет отнести их к г-стратегам.

Протеобактерии остаются доминирующей группировкой и в верхних горизонтах почв, особенно в верхнем слое L подстилки, куда они попадают с опадом. В этом ярусе они переходят с эккрисотрофного на сапротрофное питание, используя водорастворимые мономеры, содержащиеся в растительных остатках, и начиная тем самым процесс деструкции растительных остатков.

В нижних слоях подстилки (F+H) появляются спорообразующие бактерии (*Bacillus*), цитофаги и миксобактерии; увеличивается доля стрептомицетов и целлюломонад. Все они принадлежат к функциональной группе гидролитиков, а по типу экологической стратегии являются L- и K-стратегам. Миксобактерии, цитофаги и целлюломонады способны активно разрушать целлюлозу, бациллы — крахмал и пектин, стрептомицеты — хитин. Таким образом, в более глубоких слоях подстилки происходит более глубокая переработка растительных остатков, в результате которой расщепляются сложные полимеры. В целом подстилка является природным субстратом, в котором сосредоточено максимальное разнообразие бактерий, осуществляющих самые разнообразные функции. Здесь есть и копитрофы, и гидролитики, и олиготрофы, представленные разными родами (рис. 1). В определенном смысле подстилку можно рассматривать как экотон — переход между четко различающимися сообществами, богатый видами, так как он включает представителей этих обоих сообществ (филлоферы и минеральных горизонтов почвы) и формы, свойственные самому экотону (подстилке).

При переходе от подстилки к минеральным почвенным горизонтам уменьшается не только численность бактерий, но и их таксономическое разнообразие. Таксономическая структура бактериальных сообществ существенно изменяется. В сапротрофном комплексе бактерий увеличивается доля стрептомицетов, родококков, бацилл, появляются нокардии и каулобактер. Типичными обитателями почвенного яруса, не обнаруживаемыми в других субстратах, являются такие олиготрофные бактерии

Pedomicrobium, *Metallogenium*, *Seliberia*, *Gallionella* (Аристовская, 1980). Эти организмы образуют в профиле почв мощные разрастания и создают обогащенные окисным железом и марганцем очаги и прослойки (ортштейны, ортзанды). Часто они развиваются на поверхности грибных гиф. Олиготрофные бактерии не выделяются обычными методами посева из разведений на общепринятые питательные среды. Для их учета требуются специальные методы для их выделения. По этой причине разнообразие этой группы организмов остается мало изученным. Это же относится и к другой группе специфических олиготрофных бактерий — простекобактерий, включающих уникальные по морфологии роды. Все эти бактерии способны расти при низких концентрациях питательных веществ, усваивая их из рассеянного состояния, т.е. принадлежат к «микробиоте рассеяния». Они характеризуются экономным обменом, приспособлены к условиям конкуренции с другими организмами, обнаруживаются на поздних стадиях сукцессии, что позволяет отнести их к К-стратегам. К этой же экологической группе относятся и представители коринеподобных бактерий — артробактер и родококки (Паников и др., 1989).

Таким образом, по вертикальной структуре лесного биогеоценоза меняется как таксономическая структура бактериального комплекса, так и принадлежность к определенным функциональным группам и типам экологической стратегий. Смена таксономического состава бактериоценоза происходит путем последовательного обо-

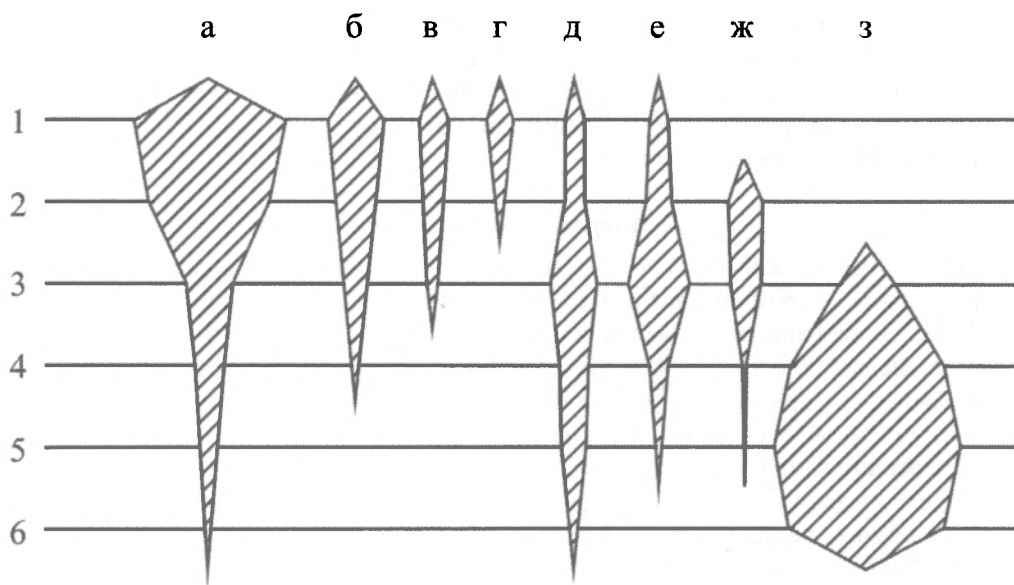


Рис. 1. Распределение доминирующих родов бактерий эпифитно-сапротрофного комплекса (процентное содержание) по ярусам лесного биогеоценоза; ярусы: 1 — растения; 2, 3 — подстилка, 4–6 — *Pseudomonas*; б — *Flavobacterium*; в — *Erwinia*; г — *Methylibacterium*; д — *Rhodococcus*; е — порядок *Mycobacteriales*; ж — *Cytophaga*; з — *Bacillus*. Сумма всех представленных на рисунке родов в каждом из ярусов составляет 100%.

гашения каждого из горизонтов новыми формами с сохранением таксонов, характерных для вышележащих горизонтов. Верхние горизонты почв, таким образом, проявляют кумулятивный эффект в отношении микробного разнообразия.

В ярусной структуре биогеоценоза наблюдается природный континуум бактериальных сообществ, создаваемый теми таксонами, которые ассоциированы с живыми растениями или растительными остатками и практически обнаруживаются во всех биогеоценологических ярусах, включая почвенный. Это эккрисотрофы, переходящие в сапротрофный ярус, представленные псевдомонадами, флавобактериями, энтеробактериями. Они же обнаруживаются в почвенном ярусе в ризоплане растений и кишечнике почвенных беспозвоночных. На их фоне происходит смена групп бактерий, осуществляющих поэтапно процессы разложения растительных остатков. В соответствии со сменой трофических групп меняется и тип стратегии доминирующих групп бактерий: от эккрисотрофов, г-стратегов на растениях, к олиготрофам, К-стратегам в почвенных горизонтах. При этом в таком сложном биокосном теле, как почва, наряду с локусами, где могут продолжать развиваться представители всех этих трофических групп, появляется новый по сравнению с вышележащими биогеоценологическими горизонтами субстрат — минеральный компонент. Именно в этом субстрате способны обитать олиготрофные бактерии, К-стратеги, живущие по принципу «пост-голодание».

Таким образом, при переходе от верхних биогеоценологических ярусов к почвенным горизонтам происходит кумулятивное увеличение разнообразия трофических групп бактерий. В подстилке, где зарегистрированы максимальная численность и максимальное разнообразие бактерий эпифитно-сапротрофного комплекса, одновременно функционируют и копиотрофы, и гидролитики, и олиготрофы. В почвенном ярусе сосредоточены не только олиготрофы: копиотрофы обитают в ризоплане растений, там же постоянно обнаруживаются гидролитики, представленные как бациллами, так и бактериями актиномицетной линии.

Микроскопические грибы

Наряду с бактериями, на поверхности живых растений всегда имеется специфический комплекс микромицетов, представленный эккрисотрофами, патогенами и сапротрофами. Эпифитные мицелиальные грибы, обитающие на поверхности листьев и хвои древесных пород, обычно немногочисленны и характеризуются невысоким разнообразием. Так, среди эпифитов хвойных пород мицелиальные грибы представлены всего тремя-четырьмя видами (Мирчинк, 1984).

В умеренном климате среди эпифитных грибов наиболее обычны темноцветные микромицеты родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Epicoccum*. Особенно широко представлены на листьях растений представители рода *Aureobasidium*, имеющие дрожжевую стадию. Часто на поверхности хвои ели они являются единственными ее обитателями. Наряду с темноцветными грибами в филлосфере обычны и многие другие широко распространенные виды, такие как *Fusarium sporotrichiella*, *Botrytis cinerea*, *Acremonium roseum*, *Gliocladium catenulatum*, *Trichoderma koningii* и др.

Для сапротрофных эпифитных грибов характерна малая специализация по отношению к различным видам растений. Преимущественно их объединяет устойчивость к интенсивному облучению, обусловленная наличием в мицелии этих грибов меланинов и каротиноидов, которые служат защитой от облучения на поверхности растений. Эти

грибы характеризуются также способностью к быстрому прорастанию спор при низкой влажности.

При попадании свежих листьев в подстилку на них какое-то время сохраняются эти виды эпифитных грибов, наряду с типичными подстилочными сапротрофами. В более низких почвенных горизонтах они вытесняются педобионтными видами. В результате временной смены видов происходит и различное распределение грибов в пространстве по биогеоценотическим ярусам (рис. 2).

В лесной подстилке, в соответствии с делением ее на слои, происходит дифференциация видового разнообразия грибов. Сразу после опадания листьев на растительном опаде, т.е. в слое L, еще некоторое время продолжают развиваться эпифитные грибы, среди которых преобладают *A. pullulans*, *C. herbarum*, *E. nigrum*. Многие из них обладают пектинолитической активностью, осуществляя разложение пектина межклеточных пространств. В ферментационном слое F появляются в большом количестве *Mycogone nigra*, *Humicola grisea*, *Apospheria pulviscula*, грибы родов *Trichoderma*, *Fusarium*, *Penicillium frequentans*, *P. thomii* — активные гидролитики, разлагающие целлюлозу, которые могут развиваться параллельно с быстрорастущими сапротрофами, представленными муковыми. Последние снова сменяются медленно растущими целлюлолитиками, грибами рода *Chaetomium*, а затем лигнинразрушающими грибами — подстилочными сапротрофами, представленными преимущественно базидиальными грибами родов *Collybia*, *Marasmius*, *Mycena* и др. с сильно развитым в подстилке ми-

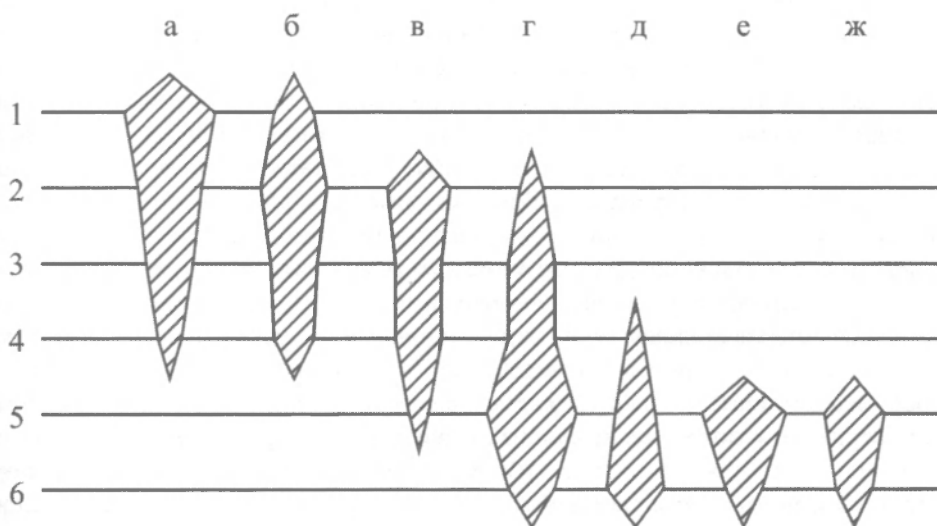


Рис. 2. Распределение доминирующих родов грибов (процентное содержание) по ярусам лесного биогеоценоза; ярусы: 1 — растения; 2, 3, 4 — подстилка, 5, 6, 7 — почва; горизонты: 2 — L, 3 — F, 4 — H, 5 — A1, 6 — A2, виды: а — *A. pullulans*; б — *C. herbarum*; в — *T. penicilloides*; г — *C. fureum*; д — *V. terrestre*; е — *M. ramanniana*; ж — *P. dahliae*.

целием (Озерская, Мирчинк, 1981). Типичными для этого слоя подстилки хвойного опада являются грибы родов *Phialophora*, *Thysanophora*, *Mucor*, *Trichoderma*. Кроме того, к основным разлагателям того или иного субстрата на всех стадиях разложения подключаются грибы, довольствующиеся малым содержанием доступных сахаров и своеобразными кинетическими параметрами, грибы олиготрофы или так называемая «микробиота рассеяния». Это преимущественно *Mortierella ramanniana*, *Mucor hiemalis*, *M. plumbeus*. В подстилке грибы осуществляют почти полную минерализацию листьев и хвои, а также древесины, и представляют собой основных агентов разложения опада в лесах, разлагая его лигноцеллюлозный комплекс.

Многие грибы обладают всем комплексом целлюлолитических ферментов и осуществляют многоступенчатый процесс разложения целлюлозы до конечных продуктов. Это в первую очередь высшие базидиальные грибы — подстилочные сапротрофы, такие как грибы родов *Marasmius*, *Mycena*, *Collybia*, а также некоторые сумчатые виды *Chaetomium*, *Talaromyces*, *Eupenicillium* и дейтеромицеты — виды *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Alternaria*, *Penicillium*, *Fusarium*.

Грибам подстилки принадлежит значительная роль в разложении гемицеллюлоз. Кроме того, грибам подстилки принадлежит уникальная роль в разложении лигнина до конечных продуктов с разрушением ароматического кольца. Этот процесс осуществляют только базидиальные дереворазрушающие грибы — *Coriolus versicolor*, *Fomes fomentarius* и подстилочные сапротрофы — виды *Mycena*, *Marasmius*. Многие несовершенные грибы осуществляют отдельные стадии разложения лигнина. Обладая активными полифенолоксидазами, они производят превращение продуктов распада лигнина в виде различных фенольных соединений в хиноны. Такие процессы осуществляют грибы *C. barum*, *Idriella lunata*, *T. koningii*, *T. harzianum* и др. Однако среди грибов подстилки есть виды, появляющиеся на ранних стадиях ее разложения, использующие легкодоступные сахара, характеризующиеся высокими скоростями роста при высоких концентрациях субстрата, т.е. грибы — копиотрофы, которых достаточно условно можно отнести к г-стратегам. Это некоторые виды *Mucor*, *Rhizopus*, *Absidia*. В целом можно сказать, что большинство грибов подстилки отличается полифункциональностью, т.е. одни и те же виды могут осуществлять разнообразные процессы.

Многие виды грибов из различных слоев подстилки переходят в верхние горизонты почвы, и тем самым дополняют набор видов, типичных для почвы, которые вследствие этого характеризуются большим богатством и разнообразием.

Набор видов грибов, который можно выделить из почвы, очень разнообразен. Из верхних горизонтов почв в зависимости от числа взятых проб можно выделить несколько сотен видов, поскольку помимо собственно почвенных в нее попадают споры из подстилки, с поверхности растений, из воздуха. Однако комплекс доминирующих, постоянно встречающихся видов для определенной почвы ограничивается обычно 15–20 видами, которые различны для разных типов почв. В подзолистых почвах с наибольшей частотой встречаются виды: *Chrysosporium pannorum*, *C. herbarum*, *M. ramanniana*, *T. alba*, *Thysanophora penicilloides*, *Verticillium terrestre*.

В минеральных горизонтах почв, при значительно большем видовом разнообразии, многие грибы находятся, видимо, в неактивном состоянии, преимущественно в виде спор, составляя так называемый общий микробный пул почвы. Максимальное количество грибных зародышей обычно находится в верхних горизонтах почв. Почва,

таким образом, выступает в качестве банка грибного разнообразия, сохраняя как типичные педобионтные, так и эпифитные виды.

Что касается корневой зоны растений, то непосредственно на поверхности корней (ризоплана) и тем более внутри корня (грибы-микоризообразователи) из-за высокой специализации грибов достаточно высокой численности видовое разнообразие их невелико. В ризосфере численность и разнообразие грибов значительно возрастает.

В основном смена видов по горизонтам подстилки и почвы идет путем обогащения каждого последующего горизонта формами из вышележащего горизонта, хотя многие из форм, поступающих из верхних слоев, могут оказаться в нижележащих горизонтах в неактивном состоянии в виде спор и начнут развиваться только при поступлении дополнительного органического вещества.

Таким образом, если рассматривать вертикальное распределение мицелиальных грибов по биогеоценотическим горизонтам, то для них характерно закономерное нарастание видового разнообразия в ряду: поверхность растений — подстилка — почва. При этом биомасса и функциональная активность грибного мицелия достигает максимальных значений в подстилке и значительно снижается в почве. Ярусом, в котором происходит основная активная деятельность грибов в лесном биогеоценозе, является подстилка. Основная функция минеральных горизонтов почв — консервирование пула грибного разнообразия, прежде всего тех форм, которые способны к образованию резистентных структур.

Дрожжи

Дрожжевые грибы особенно многочисленны в природных местообитаниях с повышенным содержанием простых сахаров. В таких субстратах популяции отдельных видов дрожжей могут достигать очень высоких значений численности, до 10^8 КОЕ/г, и даже доминировать в микробном населении. Многие из подобных природных микростообитаний, например цветочный нектар, сочные сахаристые плоды, сокотечения деревьев, буровая мука ксилофагов и т.п., неоднократно привлекали внимание зимологов и служили источниками выделения самых различных видов дрожжей. Однако распространение дрожжей не ограничивается подобными, как правило локальными, микросредами. Существует немало экологически пластичных видов дрожжеподобных базидиомицетовых грибов с мицелиальной телеоморфной и одноклеточной анаморфной стадиями. С той или иной вероятностью дрожжевые грибы можно выделить из большинства природных субстратов, включая все биогеоценотические ярусы. Можно выделить целый ряд факторов, которые монотонно изменяются по вертикальной структуре биогеоценоза образуя градиенты. Для дрожжей, как для организмов с наиболее выраженной копитрофной стратегией, важнейший из таких факторов — концентрация легкодоступных питательных веществ, которая закономерно убывает в пространственно-сукцессионном ряду.

При анализе дрожжевого населения субстратов пространственно-сукцессионного ряда прежде всего обращают на себя внимание следующие обстоятельства. Во-первых, плотность заселения дрожжами таких местообитаний существенно ниже, чем в высокосахаристых локусах, и, как правило, не превышает 10^5 КОЕ/г. Во-вторых, по таксономической структуре дрожжевые сообщества, формирующиеся на разных частях различных видов растений, или в горизонтах разных типов почв, или в разнооб-

разных подстилках, торфах и т.п., значительно более сходны между собой, чем в случае разных типов высокосахаристых субстратов. В-третьих, дрожжи представлены здесь в основном видами базидиомицетового аффинитета, причем очень характерно доминирование таксономически сложных эвритоппных видов с очень широкими ареалами.

Таксономическая структура дрожжевых сообществ существенно меняется в пространственно-сукцессионном ряду (рис. 3). Наиболее плотно из субстратов этого ряда заселены дрожжами надземные части растений. Единственный постоянный источник питания таких дрожжей — прижизненные выделения растений. Многие виды дрожжей особенно часто выделяется с поверхности растений и при этом имеют специфические морфологические и физиологические особенности, свидетельствующие об их адаптированности к существованию именно в этом типе местообитания. К таким особенностям относятся выраженная каротиноидная пигментация, образование активно отстреливающихся баллистоспор, формирование полисахаридных капсул. Такие дрожжи предложено объединять в экоморфологическую группу фитобионтов (Babjeva, Chernov, 1995). К наиболее типичным фитобионтам относятся виды *Cryptococcus laurentii*, *Sporobolomyces roseus*, *Rhodotorula glutinis*. Эпифитные группировки дрожжей характеризуются наибольшим уровнем разнообразия. По сравнению с другими типами фоновых сообществ здесь обнаруживается самая высокая видовая насыщенность группировок и наибольшая выравненность относительного обилия по видам.

Видовой состав и другие параметры структуры дрожжевых группировок на поверхности живых и отмирающих частей растения варьируют в широких пределах, но практически не зависят от его таксономической принадлежности. Достоверные статистические различия обнаруживаются только в том случае, если сами растения произрастают в сильно различающихся условиях (например, листья высоких сосудистых растений и мхи во влажном приземном слое). Численность и разнообразие дрожжей в среднем выше на листьях растений мезофитного ряда, чем на листьях суккулентных и ксерофитных форм, у которых ограничены процессы транспирации и экссудации. Еще один важный фактор, влияющий на плотность заселения дрожжами надземных частей растений — густота растительного покрова. В местах с сильно разреженным растительным покровом средняя плотность дрожжей несколько снижается из-за недостатка «посевного материала». Существенно различаются также дрожжевые группировки, формирующиеся на древесных (одревесневшие ветви, поверхность коры) и хлорофиллоносных (листья деревьев, травы) частях растений. Последние значительно богаче по таксономическому разнообразию населяющих их дрожжевых грибов.

Как правило, численность дрожжевых грибов заметно повышается при отмирании надземных частей растений. Мертвые, сухие, но находящиеся на корню неодревесневшие части растений — это наиболее обильно заселенный дрожжами субстрат в пространственно-сукцессионном ряду. В отдельных образцах численность дрожжей может достигать 10^7 КОЕ/г. Однако, как правило, на этой стадии не происходит существенных перестроек таксономической структуры дрожжевого сообщества и по большинству параметров дрожжевые сообщества на сухих надземных частях растений мало чем отличаются от типичных эпифитных сообществ.

Следующая стадия пространственно-сукцессионного ряда — это всевозможные варианты растительных остатков, теряющие черты своего анатомического строения и

находящихся на различных стадиях деструкции. В разных биогеоценозах это могут быть лесные подстилки, луговая дернина, степной войлок и т.п. Плотность заселения дрожжами таких субстратов, как правило, ниже, чем в случае надземных частей растений и в среднем составляет не более 10^3 – 10^4 КОЕ/г. Как правило, видовое разнообразие дрожжей в разлагающихся растительных остатках не сильно отличается от того, что можно обнаружить на живых и мертвых надземных частях растений. В дрожжевых группировках опада и подстилок могут преобладать все те же типичные эпифитные виды. Особенно это характерно для свежих растительных остатков, сформировавшихся за относительно короткое время (прошлогодний опад, растительные остатки, образовавшиеся в ходе быстрых сукцессий при разложении несклеротизированных частей растений).

В сильноразложившихся растительных остатках, например в горизонте F подстилки, параметры структуры дрожжевого населения могут существенно перестраиваться. Доступность необходимых для дрожжевых грибов свободных сахаров или органических кислот здесь существенно снижена. Поэтому в таких местообитаниях дрожжевые группировки приобретают более «экстремальные» черты: сокращается число обнаруживаемых видов и информационное разнообразие, доминанты становятся более выраженными, тип рангового распределения относительного обилия видов становится близким к геометрическому. В таких субстратах особенно высокую ценотическую роль

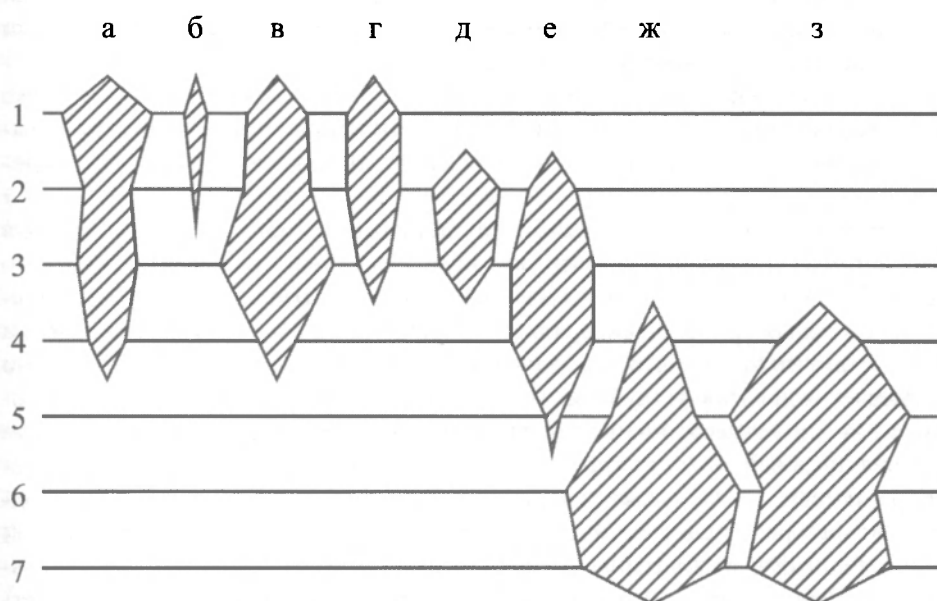


Рис. 3. Распределение доминирующих родов дрожжей (процентное содержание) по ярусам лесного биогеоценоза; ярусы: 1 — растения; 2–4 — подстилка, 5–7 — почва, горизонты: 2 — L, 3 — F, 4 — H, 5 — A1, 6 — A2, 7 — B; виды: а — *Cr. laurentii*; б — *Sp. roseus*; в — *A. pullulans*; г — *Cr. magnus*; д — *Cyst. capitatum*; е — *Cr. podzolicus*; ж — *Cr. terricola*; з — *L. starkeyi*.

начинают играть виды, базидиомицетового аффинитета, которые обладают характерным комплексом морфо-физиологических свойств, свидетельствующих об их адаптированности именно к этому типу местообитаний. От большинства видов дрожжей они отличаются более высокой гидролитической активностью и способностью к ассимиляции многих полисахаридов и других полимеров.

Тем не менее, разнообразие дрожжевых сообществ подстилки остается достаточно высоким. Оно складывается за счет следующих компонентов.

1. Виды, относящиеся к собственно подстилочным сапробионтам, играющие важную функциональную роль в разложении растительного опада за счет достаточно высокой гидролитической активности. Это прежде всего виды мицелиальных дрожжеподобных грибов базидиомицетового аффинитета, такие как *Cystofilobasidium capitatum*, *Cryptococcus podzolicus*, *C. humicola*.

2. Типичные эпифитные виды. Попадая на поверхность почвы с опадающими листьями, эти виды могут вести себя далее по-разному. Одни из них, например *Rhodotula glutinis*, не выдерживают конкуренции с типичными подстилочными сапротрофами, такими как актиномицеты или бациллы, и лизируются этими микроорганизмами, обладающими сильной гидролитической способностью (Сорокин, Бабьева, 1982). Другие, например *Aureobasidium pullulans*, продолжают развиваться в новом субстрате, так как устойчивы к лизирующим факторам. При этом последние могут иметь иную жизненную форму. Изменение жизненной формы при смене местообитаний хорошо известно для многих диморфных грибов. Обе эти ситуации были продемонстрированы в модельных экспериментах.

3. Виды собственно почвенного комплекса, рассматриваемые ниже, которые также постоянно выделяются из лесных подстилок. Подстилки обогащаются этими дрожжами в основном за счет деятельности почвообитающих животных, прежде всего дождевых червей.

Характеристики структуры дрожжевых группировок, которые обнаруживаются в подповерхностных и особенно в более глубоких слоях почв, говорят о том, что это наиболее неблагоприятный тип среды для дрожжей, рассматриваемых в целом. Численность дрожжевых грибов в минеральных горизонтах почв очень часто лежит на пределе чувствительности метода посева и редко превышает 10^3 КОЕ/г. Особенно редко выделяются дрожжи из глубоких горизонтов ВС и С, глеевых горизонтов G, горизонтов с высоким содержанием легкорастворимых солей. Численность и видовое разнообразие дрожжей во всех типах почв резко падает с глубиной и наиболее заселенным практически всегда является верхний 1–5-см слой, непосредственно под подстилкой или слоем растительного опада. В наиболее бедных минеральных горизонтах дрожжи, по-видимому, вообще могут существовать только на фрагментах растительных остатков. Вероятность обнаружить дрожжи в почве значительно выше на участках с более высоким покрытием растительностью.

Одним из факторов, определяющих разнообразие дрожжей в минеральных горизонтах, является величина рН. Дрожжи наиболее обильны и разнообразны в кислых почвах, таких как тундровые глеевые, подзолистые, бурые лесные, и крайне малочисленны в сухо-степных и пустынных почвах с нейтральной и особенно щелочной реакцией среды, то есть в каштановых, черноземах, серо-бурых пустынных, сероземах, солончаках.

В целом особенности структуры дрожжевых группировок в минеральных почвенных горизонтах характерны для сообществ организмов, формирующихся в наиболее экстремальных условиях обитания. Здесь очень высока концентрация доминирования, и в отдельных почвенных образцах дрожжи обычно представлены только одним видом. В многовидовых группировках относительное обилие, как правило, убывает экспоненциально в ранжированном ряду видов и удовлетворительно описывается геометрической моделью. Для минеральных почвенных горизонтов характерно очень низкое дифференцирующее разнообразие дрожжевых сообществ и узкий, не более 1–3 видов, спектр потенциальных доминантов. Подобные перестройки в структуре сообществ, которые наблюдаются в дрожжевом населении при переходе от надземных частей растений к растительным остаткам и более глубоким почвенным горизонтам, характерны для сообществ растений и животных при переходе от бореальных местообитаний в высокоарктическим или к высокогорным, к сильно аридным, то есть к так называемым экстремальным условиям.

Особенно интересный вопрос, неоднократно поднимавшийся при изучении особенностей распространения дрожжей в природе — существование автохтонных почвенных дрожжей, то есть тех, которые проводят в почве весь жизненный цикл, и для которых минеральные горизонты почв являются наиболее естественным местообитанием (Бабьева и др., 1978; Бабьева, Горин, 1987). Липомицеты — единственные дрожжи, которые пока можно с достаточной уверенностью относить к автохтонным почвенным дрожжам, представляют собой достаточно специфическую группу, и, несмотря на филогенетическую близость к сахаромицетом, настолько отличаются от последних по своим экофизиологическим предпочтениям, что не учитываются обычными методами посева на сахаросодержащие среды. Особенности экологии, географического распространения, и даже почвообразовательной роли липомицетов посвящен ряд исследований, основанных на большом статистическом материале (Бабьева, Моавад, 1967; Бабьева и др., 1978; Бабьева, Горин, 1987).

Что касается других видов дрожжей, то среди них нет ни одного, который бы, подобно липомицетам, выделялся исключительно из почв и не встречался бы на растениях и растительных остатках. Только у трех анаморфных видов базидиомицетового аффинитета, относящихся к роду *Cryptococcus* (*C. aerius*, *C. terreus* и *C. terricola*), встречаемость в органогенных и минеральных горизонтах почв значительно выше, чем в других типах субстратов. Интересно, что для всех этих видов характерны те же микроморфологические черты, что и для липомицетов, а именно интенсивное накопление в шаровидных клетках внутриклеточных липидов в виде крупных глобул при росте на богатых средах, образование полисахаридных капсул. Исходя из всех этих особенностей морфологии и распространения эти виды вместе с представителями рода *Lipomyces* объединяются в экоморфологическую группу педобионтных дрожжей.

Важным фактором, определяющим разнообразие почвенных дрожжей, является жизнедеятельность беспозвоночных животных. У некоторых представителей почвенной мезофауны дрожжи входят в состав кишечной микробиоты в качестве постоянных симбионтов. Например, установлено, что в кишечнике кивсяков имеется комплекс видов дрожжей, участвующих в сложном процессе переваривания и усвоения пищи. На конечном этапе этого процесса они реутилизируют мочевую кислоту — продукт азотного обмена этих беспозвоночных (Byzov et al., 1993).

Заключая обсуждение участия минеральных почвенных горизонтов в формировании разнообразия дрожжевых грибов, следует сказать несколько слов и о роли корневых систем растений. Хорошо известный в почвенной микробиологии ризосферный эффект, по-видимому, слабо проявляется в случае дрожжевых грибов. В отличие от бактерий, для которых установлена принципиальная перестройка таксономического состава и резкое увеличение разнообразия копиотрофных форм в ризосфере и ризоплане, численность и видовая структура дрожжей на корнях растений примерно такие же, как и в окружающей почве. По-видимому, наиболее существенную роль в распространении дрожжей корни играют в самых бедных почвах с низким содержанием органического вещества. В почвах полярных пустынь, тундровых пятен, серо-бурых и песчаных пустынных почвах, в почвах такыров дрожжи обнаруживаются только на поверхности корней при их почти полном отсутствии в окружающей минеральной массе.

Как видно из этого краткого обзора, пространственно-сукцессионный ряд следует рассматривать как важный экологический градиент в распределении разнообразия дрожжевых грибов. В этом ряду прежде всего закономерно уменьшается доступность необходимых для большинства дрожжей источников питания, в первую очередь свободных сахаров, то есть для сахаролитиков среда обитания становится все более экстремальной. Это проявляется в изменении практически всех параметров структуры дрожжевых сообществ в пространственно-сукцессионном ряду. Они вполне аналогичны тем изменениям в структуре растительности и животного населения, которые происходят при перемещении в области климатического пессимума.

В то же время, практически все виды дрожжей, обнаруживаемые на растениях и растительных остатках, могут быть выделены и из почвы. В верхних горизонтах обычны типичные фито- и сапробионты, которые могут выступать в качестве доминантов в отдельных элементарных группировках. Эти дрожжи попадают в почву с опадом, переносятся беспозвоночными животными, однако нельзя исключить и возможность некоторого их развития здесь, а, следовательно, определенной роли в функционировании почвенного микробного комплекса в микролокусах с высоким содержанием легкодоступных элементов питания. Типичных эпифитных видов дрожжей, которые при достаточно высокой общей встречаемости ни разу не были бы обнаружены в почве, очень немного. Таким образом, и в отношении наиболее копиотрофных микроорганизмов, какими в среднем являются дрожжевые грибы, почва выполняет функцию банка разнообразия, сохраняя большинство видов.

Общие закономерности распределения микробных сообществ по биогеоценотическим ярусам

Анализ распределения микроорганизмов по компонентам вертикальной структуры биогеоценоза позволяет выявить общие закономерности в пространственном размещении и организации микробных сообществ и оценить вклад почвенного биогеоценотического яруса в формирование микробного биоразнообразия всего биогеоценоза. К наиболее общим закономерностям вертикальной стратификации микробных сообществ можно отнести: 1) изменение численности и таксономической структуры всех групп микроорганизмов по ярусам биогеоценоза; 2) максимальная концентрация биоты в лесных подстилках; 3) отражение в стратификации этапов сукцессии, связанной с

конвейерной переработкой растительного опада микроорганизмами; 4) корреляция между местоположением микроорганизмов в вертикальной структуре биогеоценоза, их функциями, местом в сукцессии, типом экологической стратегии.

Рассмотренные нами группы биоты составляют основной сапротрофный блок, осуществляющий совместно с почвенными животными биогенную деструкцию органического вещества в лесных биотах. Ферменты, выделяемые микроорганизмами, столь разнообразны, что позволяют осуществлять деструкцию всех сложных полимеров, входящих в состав растительных и животных остатков — лигнина, целлюлозы, гемицеллюлозы, хитина, пектиновых веществ, крахмала и др. Важно отметить, что центром основной деятельности микроорганизмов по переработке растительного опада является лесная подстилка и примыкающий к ней верхний гумусированный почвенный горизонт. В этих биогеоценологических горизонтах сконцентрировано основное разнообразие микроорганизмов, которые теснейшим образом связаны в единые детритные пищевые цепи. Стратификация этих горизонтов является отражением конвейерной переработки растительного опада и соответствует определенным стадиям сукцессии. В верхнем слое подстилки, состоящем из почти ненарушенных листьев, трав, хвои, мхов, происходит использование водорастворимых мономеров, вымываемых из опада либо образующихся в результате расщепления сложных растительных полимеров. Здесь же происходит разложение белков, крахмала, пектиновых веществ. В ферментационном слое подстилки начинается расщепление одного из главных полимеров, входящих в состав растительных клеток — целлюлозы. Оно осуществляется прежде всего грибами-целлюлолитами. В деструкции целлюлозы участвуют также бактерии, представленные как аэробными, так и анаэробными формами. Все эти организмы — типичные гидролитики, способные к синтезу комплекса целлюлазных ферментов. Это L-стратеги, образующие различные покоящиеся формы для выживания — споры, конидии, цисты. В подстилке гидролизуются один из самых труднодоступных полимеров — лигнин. Его деструкцию осуществляют в основном базидиальные грибы, а также некоторые виды стрептомицетов. Промежуточные продукты распада лигнина — различные фенольные соединения используются такими бактериями как родококки, псевдомонады, азотобактер. В почвенном горизонте A1, где сосредоточено множество грибов, клеточные стенки которых инкрустированы хитином, сконцентрированы актиномицеты — организмы, образующие внеклеточные хитиназы, способные разрушать клеточные стенки грибов. В этом же горизонте происходит деструкция и гумусовых веществ под воздействием стрептомицетов, микромонопор, нокардий, псевдомонад. На гифах грибов поселяются типичные олиготрофные бактерии, это K-стратеги, относящиеся к «микротрефе рассеяния». Они медленно растут и с трудом культивируются на искусственных питательных средах. В качестве источников питания они извлекают из рассеянного состояния различные мономеры, освобождающиеся в процессе разложения полимеров гидролитиками. В почвенном ярусе (горизонты A и B) обнаруживаются олиготрофные бактерии и среди дрожжей — липомицеты.

Таким образом, верхние горизонты почв отличаются от других биогеоценологических ярусов огромным разнообразием протекающих в них биологических процессов, связанных с деструкцией органического вещества. Как следствие этого, именно для почвы характерно максимальное таксономическое разнообразие микробиоты. В подстилках и верхних горизонтах почв сосредоточено основное разнообразие сапротрофных ми-

кроорганизмов, активно участвующих в разложении растительных остатков. Наряду с этим, минеральные почвенные горизонты выполняют функцию «ловушки», резервуара для сохранения тех микроорганизмов, в том числе эпифитных, ассоциированных с животными и т.п., которые способны к формированию покоящихся форм. За счет этих групп общее биоразнообразие почвы многократно увеличивается. В результате именно почвенный биогеоценотический горизонт служит основным банком общего биогеоценотического разнообразия, как функционального, так и таксономического.

Изменения биоразнообразия почв в широтно-зональном ряду: история и современное состояние вопроса

При рассмотрении роли почвы в формировании микробного разнообразия, неизбежно возникает биогеографический аспект — зависимость таксономического состава микроорганизмов от типа почвы, которые закономерно сменяются в широтно-зональном ряду. Проблема географического распределения почвенных микроорганизмов достаточно дискуссионна, причем в современной микробиологии она в значительной степени забыта и заслонена множеством суборганизменных и молекулярно-биологических аспектов.

Микроорганизмы обычно считают космополитами. В сходных типах почв в удаленных географических районах часто обнаруживают одни и те же виды бактерий и микроскопических грибов. Мельчайшие размеры позволяют им находить благоприятные микрзоны в столь гетерогенной среде, как почва, даже в среднем характеризующейся неподходящими условиями для данного вида. Для микроорганизмов характерна высочайшая вагильность и отсутствие ареалов в том понимании, в котором их выделяют у растений и животных. Особенности географического распределения микроорганизмов отражены в известном постулате: «Все есть всюду, но среда отбирает». Предполагается, что уровень разнообразия и таксономический состав микробного сообщества, в отличие от сообществ животных и растений, определяется главным образом особенностями конкретного местообитания, но не географическим положением как таковым. Вместе с тем эти особенности зависят и от климатических условий, которые закономерно изменяются по географической широте. Вопрос о наличии и характере таких широтно-зональных закономерностей в распространении микроорганизмов был в центре внимания особого направления в отечественной почвенной микробиологии, получившего название «эколого-географического».

Впервые закономерные зональные изменения в таксономическом составе микробных сообществ удалось продемонстрировать на примере аэробных спорообразующих почвенных бактерий рода *Bacillus* (Мишустин, 1954). Они стали первой удачной модельной группой микроорганизмов, на которой удалось вполне убедительно показать изменение их таксономического разнообразия вдоль широтно-зонального градиента. Причины этого понятны: среди одноклеточных прокариот бациллы наиболее легко поддаются видовой идентификации по совокупности легко выявляемых макро- и микроморфологических признаков. В результате многолетних исследований удалось установить, что при продвижении с севера на юг в верхних горизонтах целинных зональных почв абсолютное и относительное обилие бацилл возрастает, а также меняется их видовой состав (Мишустин, 1975, 1982). Эти факты сохраняют свое значение до настоящего времени, так как целый ряд видов бацилл «уцелел» несмотря на

серьезные изменения в систематике прокариот, происходящих в последние годы в связи с развитием молекулярно-биологических методов. Так, было обнаружено, что группировка *B. cereus*–*B. mycoides* наиболее характерна для тундровых и подзолистых почв северной части СССР, а *B. megaterium* преобладает в почвах южных зон. Были высказаны предположения о связи физиологических характеристик этих видов с особенностями их распространения.

Эти результаты по распространению видов почвенных бацилл, полученные группой Е.Н. Мишустина, побудили многих других исследователей изучать особенности широтно-зонального распределения почвенных микроорганизмов других таксономических групп. В методическом отношении все эти исследования были сходны. Они включали многочисленные анализы почвенных образцов методом посева на селективные среды с последующей идентификацией чистых культур, выделенных из разных типов выросших колоний. При этом анализировали главным образом зональные типы почв, причем в основном их верхние горизонты. В целом ряде подобных исследований были также установлены географические различия в таксономической структуре микробных группировок.

Так, было изучено распространение анаэробных азотфиксирующих спорообразующих бактерий рода *Clostridium* (Мишустин, Емцев, 1974). Оказалось, что в почвах boreальной зоны преобладают маслянокислые и пектолитические виды клостридий (*C. pasteurianum*, *C. butyricum*). В южных почвах степной и пустынной зон численность этой группировки снижается, и доминирующими формами становятся ацетонобутиловые виды. Аналогичная смена маслянокислых видов клостридий ацетонобутиловыми была установлена в модельных опытах по разложению растительных остатков. Закономерные широтно-зональные тренды были обнаружены также в распространении неспороносных бактерий, представленных в основном псевдомонадами, артробактера (Сорокина и др., 1983), почвенных микромицетов (Мишустин, Пушкинская, 1960).

Итогом этих исследований стало издание серии сборников, в которых были охарактеризованы микробные комплексы большинства типов зональных почв СССР и обсуждались общие закономерности широтно-зонального распределения различных групп микроорганизмов («Микрофлора почв северной и средней части СССР», «Микрофлора почв южной части СССР»).

Параллельно с увеличением фактического материала шла разработка методов и методологии подобных исследований, увеличивалось многообразие подходов к изучению закономерностей широтно-зонального изменения разнообразия почвенных микроорганизмов. В 1950-х гг. на страницах журналов «Микробиология» и «Почвоведение» развернулась дискуссия по проблемам эколого-географического направления в почвенной микробиологии. С критическими публикациями выступили Я.П. Худяков (1954), А.В. Рыбалкина (1954), Т.В. Аристовская (1962), Е.Н. Мишустин (1955). Результатом этой дискуссии стало понимание того, что проблема широтно-зонального изменения микробного разнообразия чрезвычайно многогранна, и подобные исследования можно вести с помощью различных подходов.

Одной из наиболее заметных работ эколого-географического направления в почвенной микробиологии стало также исследование Н.Н. Сушкиной (1949) по особенностям распространения азотобактера в почвах СССР. Эту работу можно

рассматривать как начало несколько иного подхода к проблеме географического распределения микроорганизмов. Впервые на это обратила внимание А.В. Рыбалкина (1954). Сравнивая работы Е.Н. Мишустина и Н.Н. Сушкиной, она отметила существование двух различных эколого-географических направлений в почвенной микробиологии. Подход Е.Н. Мишустина можно назвать «инвентаризационным». Он заключался в усреднении многочисленных данных по численности и встречаемости видов бактерий по образцам сходных типов почв в каждой географической зоне и сравнении этих средних величин. Н.Н. Сушкина, изучавшая распространение азотобактера в почвах разных типов, пыталась сравнивать не усредненные данные по встречаемости этих бактерий, а характер их распространения в различных природных зонах. По сути дела исследование Н.Н. Сушкиной — это начало структурного, или дифференцирующего подхода, каким является примененный в более поздних работах вертикально-ярусный подход (Звягинцев и др., 1999).

Принципиальным событием в развитии представлений о широтно-зональных трендах микробного разнообразия, был выход интересов почвенных микробиологов за пределы собственно почвы и формирование рассмотренного выше «вертикально-ярусного подхода» (Звягинцев и др., 1999). Этот подход возник при исследовании дрожжевых сообществ почв, которые были начаты И.П. Бабьевой в конце 1950-х гг., именно в русле «мишустинского» географического направления. Уже через несколько лет эти исследования привели к представлению об автохтонных и аллохтонных дрожжах в почве. Большинство видов дрожжей, выделявшихся из почв, имели явные адаптивные признаки, свидетельствующие об их приспособленности к совершенно другой среде обитания, а именно к филлосфере. Об этом свидетельствовали такие свойства многих видов, как интенсивная пигментация колоний, формирование активно отстреливающих баллистоспор, ярко выраженная копиотрофная стратегия, проявляющаяся в активной ассимиляции простых сахаров и отсутствии мощной гидролитической ферментной системы. Такие виды, часто преобладающие в дрожжевом населении почвы, явно попадали в почву с растительным опадом. Почва в данном случае выступала в качестве «ловушки», резервуара, в котором длительное время могли сохраняться самые разные виды микроорганизмов, активное размножение которых происходит в принципиально других средах. Многие виды таких копиотрофных микроорганизмов, к которым относятся, например, эпифиты, потребляющие прижизненные экссудаты растений, активные бродильщики, размножающиеся в сочных плодах или цветочном нектаре, мутуалистические ассоцианты различных беспозвоночных, фитопатогены и др. образуют в жизненном цикле покоящиеся стадии, которые могут успешно переживать условия голодания в минеральных горизонтах почв.

Таким образом, складывалось впечатление, что дрожжевое сообщество почвы — открытая система с сильно выраженными иммиграционными явлениями. Поэтому уже в начале 1970-х гг. почвенные микробиологи пришли к заключению о необходимости одновременного исследования почвы и растений для более глубоких представлений о закономерностях формирования микробного биоразнообразия почвы. В частности, был начат цикл сравнительного изучения сообществ дрожжевых грибов, рассматриваемых в масштабе целых биогеоценозов, включая почву и наземные растительные субстраты (пространственно-сукцессионных рядах). С этих позиций были изучены биогеоценозы всех зон от тундры до пустыни (Babjeva, Chernov, 1995). Сходство под-

ходов заставило обратиться к весьма развитой методологии геоботанических работ, и обсуждать получаемые результаты в терминах количественной синэкологии. К началу 1990-х гг. удалось сформулировать основные закономерности широтно-зональных изменений разнообразия микробных сообществ, рассматриваемых в масштабе целых биогеоценозов (Зенова, Звягинцев, 1994; Добровольская и др., 1996; Babjeva, Chernov, 1995; Звягинцев и др., 1999). Было показано, что специфичность микробных сообществ в различных биогеоценозах заключается не столько в валовых, инвентаризационных характеристиках (численность, таксономический состав), сколько в характере структуры, внутренней дифференцированности сообщества (характер распределения численности, типологическая структура, дифференцирующее разнообразие).

В бактериологии географическое направление в изучении разнообразия почвенных бактерий развивалось в основном в работах Т.Г. Добровольской (2002). Особое внимание при этом уделялось факторам, определяющим групповой состав почвенных бактерий. В частности, были обнаружены убедительные доказательства того, что в почвах разных типов таксономическое разнообразие бактерий в значительной степени обусловлено водным режимом почв. Наиболее наглядно это проявляется при сравнении бактериальных сообществ биогеоценозов, расположенных в контрастных по влажности биомах: таежных лесах и пустынях. В северных гумидных лесах и особенно в интразональных лесных биогеоценозах с постоянным переувлажнением — торфяниках и сопряженных с ними почвах окраин болот во всех биогеоценологических ярусах доминируют грамтрицательные формы бактерий — протеобактерии. В основном это подвижные, палочковидные либо спиральные и вибриоидные формы бактерий, атипичные, с простым жизненным циклом. Большинство протеобактерий представлены спириллами либо факультативно-анаэробными энтеробактериями, т.е. типичными гидробионтами. При этом бактериальное население гумидных биогеоценозов слабо дифференцировано «по вертикали». Напротив, субтропические пустыни характеризуются четкой вертикальной структурированностью бактериальных сообществ. В почвах пустынь и опаде пустынных растений доминируют бактерии актиномицетной линии, которые рассматриваются в качестве континентальной ветви прокариот, а также миксобактерии. Эта группа включает бактерии со сложным жизненным циклом, характеризующиеся мицелиальным строением хотя бы на одной из стадий развития, либо тенденцией к мицелиальному росту — как приспособление к обитанию в твердофазном субстрате. Все они устойчивы к высушиванию и повышенной инсоляции, чему способствует образование ими конидий и каротиноидных или меланоидных пигментов. Бактерии актиномицетной линии — монолитная группа бактерий с высоким содержанием ГЦ в ДНК — 60–75%. Считается, что генофоры, содержащие ДНК ГЦ-типа, более устойчивы к УФ-облучению. Все эти признаки доминирующих в пустынных почвах бактерий рассматриваются в качестве адаптивных к окружающим условиям среды. Таким образом, бактериальные комплексы болотных и пустынных экосистем можно рассматривать в качестве ступеней эволюции микробного мира при переходе от водного к наземному образу жизни. С этим предположением сопоставимы представления о том, что самые древние из амфибиальных ландшафтов — это прибрежные цианобактериальные маты докембрия, в которых в качестве постоянных симбионтов были обнаружены протеобактерии, т.е. те группы, которые и сейчас доминируют в современных амфибиальных экосистемах.

Некоторые закономерности широтно-зонального распределения удалось выявить и при изучении актиномицетных комплексов почв (Звягинцев, Зенова, 2001; Зенова, Звягинцев, 2002). В результате многолетних исследований было показано, что в биогеоценозах разных природных зон актиномицеты различаются по таксономическому составу доминирующих форм, а также характеру «вертикальной» стратификации в пространственно-сукцессионных рядах. Так, в лесной полосе основной сферой обитания актиномицетов являются нижние слои подстилки и верхний горизонт почвы, а в степных и пустынных биогеоценозах структура актиномицетных группировок практически не изменяется по вертикальному профилю биогеоценоза.

Таким образом, для ряда групп почвенных микроорганизмов удалось установить определенные закономерности в изменении их разнообразия вдоль широтно-зонального градиента. Тем не менее, эта проблема остается очень слабо изученной и до сих пор находится лишь в начальной, постановочной стадии. Для ее дальнейшего развития необходимо прежде всего дальнейшее накопление конкретных фактических данных о структуре различных групп микроорганизмов в различных типах зональных почв, в том числе с привлечением современных методов их таксономической дифференциации. Комментируя высказанные в 1940–50-х гг. Е.Н. Мишустиним предположения о подчинении микробных сообществ закону природной зональности Н.А. Красильников писал: «Прежде чем говорить о закономерностях распределения микробов, надо иметь точные сведения пространственного сосредоточения отдельных видов, иными словами, нужно иметь карту расселения видов микроорганизмов. Для составления такой карты необходимо произвести многочисленные анализы почв каждого района и каждой зоны. Таковых мы пока не имеем» (Красильников, 1958). Следует признать, что по прошествии почти полувека, микробиологи все еще очень далеки от обладания такими массивами данных, которые позволили бы составить даже самую общую карту микробного населения почв крупного региона, аналогичную геоботаническим картам. Наиболее разработанным направлением микробной биогеографии является лишь анализ особенностей распределения микроорганизмов в широтно-зональном ряду почв.

Далее мы обсудим наиболее общие закономерности изменения разнообразия почвенных микроорганизмов вдоль широтно-зонального градиента, которые удалось выявить к настоящему времени, а затем рассмотрим более частные особенности для разных групп микроорганизмов.

Вертикально-ярусная организация микробных сообществ и адаптивные комплексы микроорганизмов

Наиболее успешная попытка выявить наиболее общие широтно-зональные закономерности в распределении микробного разнообразия и оценить роль почвы в его формировании связана с разработкой рассмотренного выше вертикально-ярусного подхода, когда микробные сообщества рассматриваются во всей «вертикальной» протяженности биогеоценоза, включая все биогеоценозические ярусы, как почвенный, так и растительный. При изучении закономерностей географического распределения микроорганизмов почвенные микробиологи долгое время концентрировались на сравнительном изучении микробных сообществ верхних горизонтов почв и лишь недавно начали обсуждать явление ярусности микробных сообществ в разных природных зонах.

При рассмотрении микробных сообществ в пространственно-сукцессионных рядах, которые соответствуют вертикальным элементам биогеоценоза от живых частей растений до разлагающихся растительных остатков в почве неизбежно возникли представления об их дискретно-континуальном характере (Чернов, 1993; Звягинцев и др., 1999). В смене таксономического состава микроорганизмов по вертикальной структуре биогеоценоза наблюдается континуум, создаваемый эпифитными микробными группами, которые ассоциированы с живыми растениями (органы которого проходят через все ярусы). На их фоне достаточно резко происходит смена групп микроорганизмов, осуществляющих поэтапно процессы разложения растительных остатков. На разных стадиях сукцессии доминируют разные группы микроорганизмов (ярусные доминанты), что позволяет говорить о дискретности микробных сообществ и их вертикально-ярусной дифференциации (Звягинцев и др., 1999). Примеры такой дифференциации были продемонстрированы на примере дрожжевых грибов (Бабьева и др., 1973; Чернов, 1985; Чернов, 1993; Babjeva, Chernov, 1995; Чернов и др., 1997) и сапротрофных бактерий (Черняковская и др., 1990; Головченко и др., 1993; Добровольская и др., 1996; Добровольская, 2002) в биогеоценозах различных географических зон.

Подобные заключения относительно вертикально-ярусной дискретности микробных сообществ, по-видимому, не совсем корректны, так как определяющий фактор (стадия пространственно-сукцессионного ряда) — дискретный сам по себе, так как оценивается с помощью градаций. Тем не менее, анализ видовой структуры микробных группировок в одинаковых наборах субстратов, представляющих одни и те же сукцессионные стадии в разных биогеоценозах, показывает, что характер изменений таксономической структуры в пространственно-сукцессионном ряду может быть принципиально разным. Рассматривая всего 5–6 градаций фактора (живые, мертвые и разлагающиеся части растений, верхние и нижние слои подстилки) можно наблюдать в одних случаях принципиальные отличия в структуре микробных сообществ начальных и конечных сукцессионных стадий, а в других — значительно сходство на всех этапах деструкции при значительном варьировании видовой структуры между отдельными элементарными группировками.

Очень наглядно подобные различия были продемонстрированы на примере дрожжевых грибов с применением ординационных методов многомерной статистики. Для анализа были взяты примерно равные количества образцов живых частей растений, сухих надземных частей растений, опада и верхних горизонтов почв в двух контрастных зональных подразделениях: в арктических тундрах и субтропических пустынях, которые анализировали в течение ряда лет (Чернов, 1985; Чернов и др., 1997). Была проведена ординация всех исследованных образцов методом главных компонент, при которой в качестве признаков были использованы относительные обилия всех обнаруженных видов дрожжей (рис. 4). В арктических тундрах Таймыра наблюдается хорошо выраженная дискретность в структуре элементарных дрожжевых группировок в этих субстратах. Все изученные группировки образуют два хорошо выраженных кластера с относительно небольшим количеством переходных вариантов. Первый кластер образуют в основном дрожжевые группировки на свежих надземных растительных субстратах, второй — в разлагающихся растительных остатках и в почве. Группировки на свежих растительных субстратах объединяются в основном за счет высокого отно-

сительного обилия видов *Cryptococcus laurentii*, *Mrakia frigida* и целого ряда сопряженно встречающихся минорных видов. В образцах растительных остатков и почв, как правило, доминирующим видом является *Cryptococcus gilvescens*, также с рядом сопутствующих видов. При этом образцы, в которых названные виды содоминируют, крайне редки. Создается впечатление, что перестройка структуры дрожжевых сообществ в пространственно-сукцессионном ряду тундровых биогеоценозов при переходе от свежих растительных остатков к разлагающимся остаткам в почве происходит скачкообразно, то есть вполне можно говорить о наличии естественной дискретности в организации дрожжевого сообщества тундрового биогеоценоза в целом.

Совершенно иная картина наблюдается в субтропических пустынях. Элементарные дрожжевые группировки здесь в пространстве первых двух факторов образуют единственное плотное скопление с широким рыхлым шлейфом. При этом, тем не менее, наблюдаются некоторые статистические различия в видовой структуре свежих и разлагающихся растительных остатков и почв. Здесь также удастся выделить различные типы группировок для пространственно-сукцессионного ряда: на свежих растительных субстратах значительно выше видовое разнообразие дрожжей, и в среднем заметную долю составляют виды родов *Bullera*, *Rhodotorula*, различные виды криптококков. Именно группировки на растительных субстратах формируют рыхлую периферию вокруг центрального скопления точек на графике. В большинстве же образцов пустынных почв резко преобладает (до 90–95% от общей численности) в основном единственный вид *Cryptococcus albidus* var. *diffluens*. Однако, любые переходные варианты, как по видовому составу, так и по соотношению относительного обилия видов, в субтропических пустынях встречаются не менее часто, чем эти крайние типы, то есть в данном случае мы имеем дело с чисто континуальным типом организации дрожжевого сообщества.

Независимо от характера дифференциации микробных сообществ, анализ их вертикального распределения позволяет установить определенные закономерности изменения их разнообразия в широтно-зональном ряду. Попытки такого анализа привели к формированию представлений об различных адаптивных комплексах микроорганизмов, сопряженных с различными биогеоценозическими ярусами (Чернов, 1993). Говоря о структуре микробного населения всего биогеоценоза в целом, необходимо, прежде всего, попытаться выделить такие его части, которые в максимальной степени отличаются друг от друга как среды обитания для микроорганизмов. Очевидно, такими частями могут быть, по крайней мере, следующие три типа местообитаний, соответствующие различным биогеоценозическим ярусам:

1) живые части растений, на которых развиваются сообщества эккрисотрофов, питающиеся в основном прижизненными выделениями растений;

2) части растений, находящиеся на различных стадиях разложения (в различных типах экосистем это могут быть опад, подстилка, торф, степной войлок и т.п), в которых основными источниками питания для микроорганизмов служат полимерные соединения;

3) минеральные горизонты почв, бедные легко-доступными источниками питания.

Для географического анализа важно, что эти элементы присутствуют в любом зональном биогеоценозе, но в то же время представляют собой принципиально различные среды для микроорганизмов.

В качестве основных элементов вертикальной структуры микробных сообществ было предложено выделять микробные адаптивные комплексы, приуроченные к перечисленным выше типам сред. В данном случае «приуроченность» не означает обязательной пространственной сопряженности с соответствующим ярусом, а отражает доминирование видов с комплексом адаптаций к существованию либо в качестве эпифитов, либо подстилочных гидролитиков, либо автохтонных почвенных форм.

Эпифитный комплекс включает в качестве доминантов виды, адаптированные к поверхностному, эккрисотрофному образу жизни. Для них характерны пигментация, образование устойчивых к солнечной инсоляции и высыханию морфологических структур, размножение за счет активно отстреливающихся спор, активная ассимиляция простых органических соединений, г-стратегия.

Среди прокариот к ним относятся прежде всего пигментированные псевдомонады, роды *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Erwinia*. Среди эукариот — темноцветные сахаролитические грибы типа *Aureobasidium*, *Cladosporium*, *Alternaria*, а также обладающие каротиноидными пигментами дрожжи из родов *Rhodotorula*, *Cryptococcus*, баллистоспоровые дрожжи *Sporobolomyces*, *Bullera*.

Подстилочный комплекс характеризуется прежде всего высоким ценотическим весом активных гидролитиков, способных деградировать сложные полимерные соединения. Характерные доминанты — целлюлолитические бактерии из группы миксобактерий, представители родов *Cellulomonas*, *Bacillus*, такие грибы как *Chrysosporium*. Для подстилочного комплекса характерны также и типичные эпифиты, а также педобионты, имеющие соответствующие наборы адаптаций. Вообще подстилочный комплекс несет явные экотонные черты между эпифитным и почвенным комплексами.

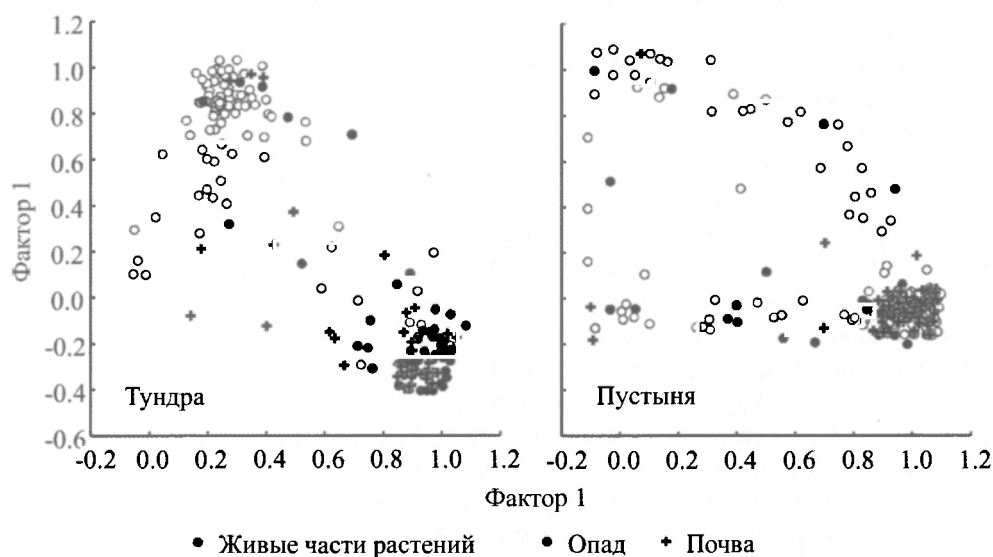


Рис. 4. Ординация индивидуальных дрожжевых группировок (образцов) в различных субстратах в тундровых и пустынных биогеоценозах методом главных компонент.

Почвенный комплекс характеризуется значительной ролью К-стратегов, в первую очередь коринеформных бактерий, таких как *Arthrobacter*, *Rhodococcus*, а также бацилл, актиномицетов и обычно не учитываемых рутинными методами олиготрофов. Из грибов для него характерны, например, *Mortierella ramaniana*, среди дрожжей — представители рода *Lipomyces*. Для них характерны более или менее выраженная олиготрофия, способность к формированию покоящихся форм и внутриклеточных резервов питательных веществ.

Анализ многочисленных данных по составу микробного населения почв, подстилок и растений в экосистемах разных географических зон подтверждает, что выделение этих адаптивных комплексов в качестве типов микробных сообществ вполне правомочно. В пределах одного географического района различия в таксономическом составе этих комплексов более значительны, чем различия в составе микробного населения конкретных субстратов (например, образцов различных типов почв).

Важно подчеркнуть, что речь идет именно о типологических, а не конкретных хорологических единицах. Например, распространение эпифитного комплекса совершенно не обязательно должно быть связано исключительно с филлосферой. Как будет показано ниже, он может занимать также подстилку и даже почву, замещая соответствующие комплексы.

В большинстве экосистем можно также выделять множество других типов микробных сообществ, которые сильно отличаются по составу доминантов от трех рассмотренных основных, или «фоновых» комплексов. Эти разнообразные типы представлены локальными, ограниченными пространственно микробными группировками. Они обычно приурочены к своеобразным субстратам, в которых складываются специфические физико-химические условия. «Специфичность» может выражаться в своеобразном наборе источников питания, наличии необычных лимитирующих факторов, особом режиме поступления питательных веществ. К ним относятся, например, сокотечения деревьев, разлагающиеся сочные плоды, трупы животных. Часто весьма своеобразные микробные комплексы связаны с жизнедеятельностью беспозвоночных животных. Примерами могут служить гнезда муравьев, буровая мука ксилофагов, места массовых скоплений дрозophil.

Итак, в первом приближении типологическую структуру микробного населения всего биогеоценоза можно представить в виде трех основных, или «фоновых» блоков — эпифитного, подстилочного и почвенного, а также набора специфических локусов. Однако даже такой упрощенный взгляд позволяет говорить об определенных географических различиях в изменении микробного разнообразия вдоль широтно-зонального градиента и проводить аналогии с широтно-зональными различиями в структуре животного населения и растительности.

Проблема заключается в том, как выявить эти блоки, то есть, как методически провести типологию микробного населения всего биогеоценоза. В микробиологии, в отличие от геоботаники, невозможна предварительная физиономическая оценка структуры сообщества. Определение более или менее полного спектра видов и доли каждого вида в группировке, необходимое для применения классических методов системного анализа, очень трудоемко и ограничивается возможностями видовой идентификации большого количества штаммов.

Довольно простым, но в то же время достаточно информативным подходом для выявления набора основных микробных адаптивных комплексов в экосистеме может

быть метод определения круга потенциальных доминантов. Многочисленные исследования микробного состава природных субстратов показывают, что для определенного типа субстратов состав микробных группировок может варьировать очень широко. Однако, набор видов, которые могут выступать в качестве доминантов в каждом конкретном образце, взятом для анализа, достаточно ограничен. В образце любого субстрата (растения, подстилки, почвы) обычно 1–2 вида составляют более 20–50% всей группировки. Методами посева такие доминанты выявляются достаточно легко и однозначно, что дает возможность проводить массовые анализы и получать статистически достоверные результаты. Проанализировав достаточно большое количество образцов, можно выявить круг таких потенциальных доминантов и определить вероятность, с которой каждый из них может выступать в качестве доминанта в субстрате определенного типа. Как показывает опыт, анализ наборов потенциальных доминантов и их адаптивных особенностей позволяет достаточно однозначно выделять микробные комплексы.

Применение этого подхода к анализу структуры микробного населения позволил сделать вывод о том, что для микроорганизмов, так же как и для растений и животных, характерно постоянство общей физиономической структуры населения при разнообразии таксономического состава внутри одной географической зоны. Наиболее наглядно это продемонстрировано на примере дрожжевых грибов (Чернов, 1993). В дрожжевом населении разных природных зон выделяются различные наборы адаптивных комплексов (рис. 5). Полный набор из всех трех адаптивных комплексов удастся выявить только в биогеоценозах лесной полосы в умеренных широтах. В зонах климатического пессимума (зоны тундр и субтропических пустынь) может происходить выпадение тех или иных комплексов. В этом случае субстрат заселяется ком-

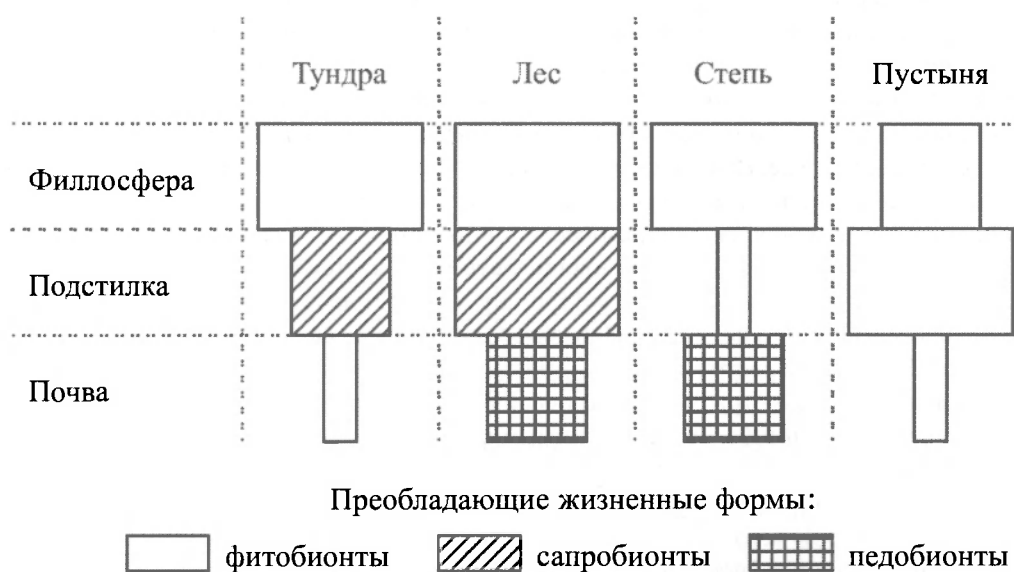


Рис. 5. Адаптивные комплексы дрожжевых грибов в различных природных зонах.

плексом другого типа. В пустынных и тундровых почвах отсутствует собственно почвенный комплекс дрожжей. В пустыне ее заменяет эпифитный, а в тундре — подстилочный комплексы.

Сокращение числа адаптивных комплексов микроорганизмов в тундровой и пустынной зоне можно интерпретировать также как отражение общей закономерности уменьшения разнообразия в экстремальных условиях. Сходная интерпретация этого явления — общая редукция ярусности при переходе от лесных к тундровым или пустынным сообществам.

Сходные географические явления были продемонстрированы также на примере другой микробной группы — набора родов сапротрофных бактерий (Добровольская и др., 1997; Добровольская, 2002). В структуре почвенных бактериальных комплексов наиболее контрастных пустынных и болотных экосистем обнаруживаются очень существенные различия именно при анализе их ярусной дифференциации (рис. 6). Бактериальные сообщества пустынных экосистем имеют хорошо выраженную ярусную структуру, которая выражается в смене таксономического состава бактерий в вертикальном пространственно-сукцессионном ряду. Можно говорить о наличии здесь по крайней мере двух адаптивных комплексов: эпифитном, распространенном на надземных частях растений и в опаде, где доминируют скользящие бактерии, пигментные микрококки, флавобактерии, и почвенном, где наиболее обильны спороактиномицеты и коринеподобные бактерии из рода *Arthrobacter*. В болотах же во всех биогеоценотических ярусах резко преобладают представители одних и тех же таксономических и экологических групп, в основном гидробионтных спирилл, таким образом ярусная дифференциация бактериальных сообществ здесь практически отсутствует.

Отмеченное явление представляется нам весьма интересным. Неодинаковые наборы адаптивных комплексов в разных природных зонах говорят о том, что микроорганизмы, обладая целым рядом существенных особенностей, таких как минимальные размеры и неограниченные возможности расселения, высочайшая экологическая пластичность, тем не менее демонстрируют те же основные закономерности распространения (постоянство структуры населения внутри географической зоны, редукция ярусности и уменьшение разнообразия в экстремальных для группы условиях), что и растения и животные. Возникновение в микробиологии представления о преобладающем значении микробиотопических, а не географических факторов в распространении микроорганизмов, связано, скорее, с чисто методологическим недоразумением. Дело в том, что закон природной зональности проявляется и наблюдается в определенном масштабе, именно в том, в котором проявляется действие климатических (а не микроклиматических) факторов. Проявляется он прежде всего в различной физиономической структуре растительности, широтных изменениях облика всего ландшафта. В то же время, параметры микробных сообществ традиционно оцениваются в совершенно другом масштабе, более сравнимым с размерами микроскопических организмов. «Характерное пространство», к которому относятся параметры разнообразия, изучаемые почвенными микробиологами, измеряется кубическими миллиметрами или сантиметрами. Для того, чтобы наиболее четко проявились различия микробного разнообразия различных биогеоценозов или ландшафтов, необходимо и представлять себе его структуру в соответствующем масштабе, то есть в масштабе всего биогеоценоза или всего ландшафта. При первой же попытке представить себе эту структуру хотя бы

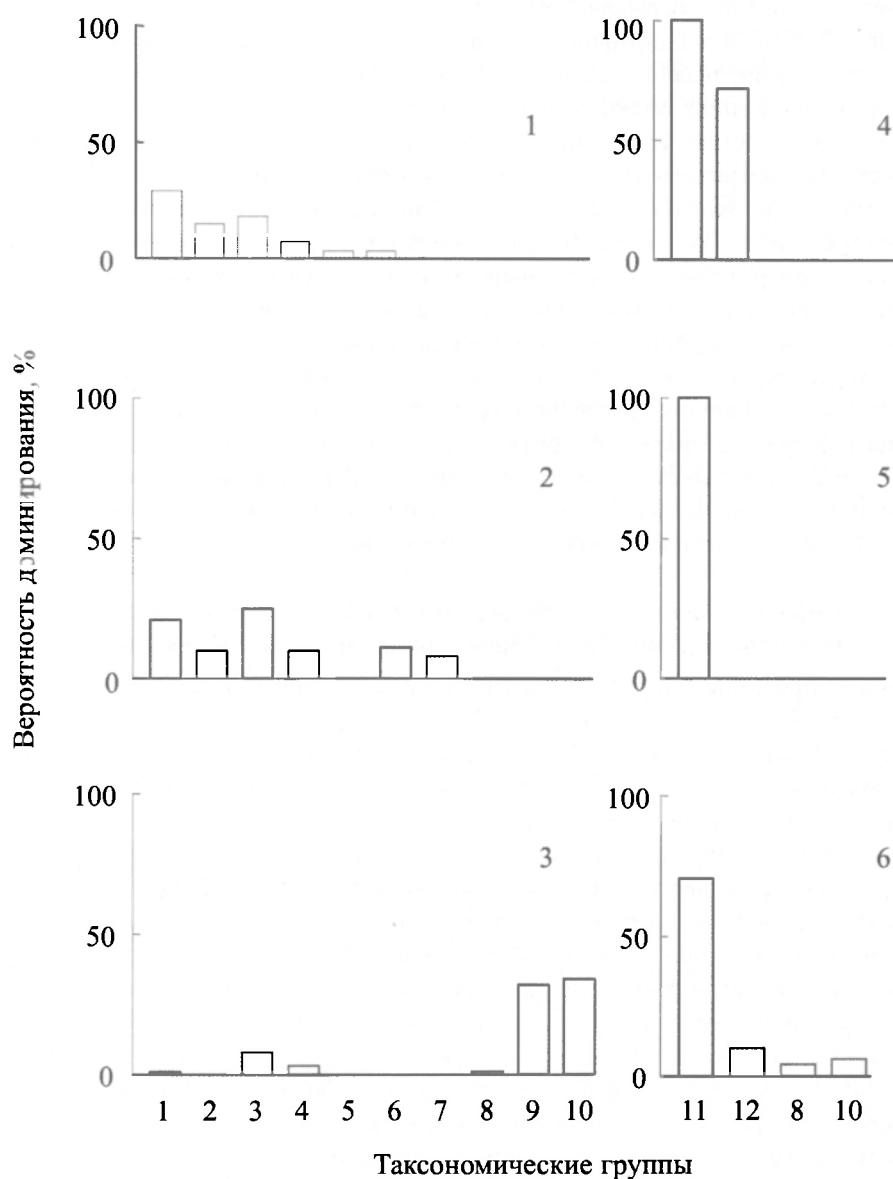


Рис. 6. Вероятности доминирования таксономических групп бактерий в различных типах субстратов болот и пустынь; 1–3 — пустыни, 4–6 — болота; субстраты: 1,4 — живые листья растений, 2 — опад, 3 — почва, 5 — мхи, 6 — торф; группы бактерий: 1 — миксобактерии, 2 — *Flavobacterium*, 3 — *Micrococcus*, 4 — *Cellulomonas*, 5 — *Methylobacterium*, 6 — *Clavibacter*, 7 — прочие грамотрицательные, 8 — *Bacillus*, 9 — *Arthrobacter*, 10 — *Streptomyces*, 11 — спириллы, 12 — *Flavobacterium* и *Cytophaga*.

в первом приближении, рассматривая всего три наиболее контрастных для микроорганизмов типа местообитаний (растения, опад, почва), мы действительно обнаруживаем, что для каждой географической зоны характерен свой облик всего микробного населения, свой набор адаптивных комплексов, свой тип ярусной структуры. Таким образом, вполне оправдано выделение типов микробных сообществ по их широтно-зональному положению. Можно говорить о тундровых, лесных, степных, пустынных микробных сообществах, имея в виду определенную физиономическую структуру этих сообществ, рассматриваемых в масштабе целых биогеоценозов.

В контексте настоящей книги особенно важно обратить внимание на то, что редукции в экстремальных условиях обычно подвергается именно почвенный адаптивный комплекс микроорганизмов. Эпифитный комплекс оказывается наиболее распространенным, и способен занимать почвенные местообитания в тех условиях, когда собственно педобионтные формы микроорганизмов перестают развиваться. Это еще раз демонстрирует важнейшую роль почвы в формировании общего биоразнообразия в биогеоценозе: как наиболее гетерогенная среда обитания, почва выступает в качестве основного резервуара микробного разнообразия, способствуя развитию и сохранению самых разных адаптивных групп аллохтонных микроорганизмов. По-видимому, особенно четко эта роль проявляется в областях климатического пессимума, где разнообразие автохтонной масти микробиоты сравнительно невелико.

Широтно-зональные и пространственно-сукцессионные тренды микробного разнообразия почв (на примере дрожжевых грибов)

Исходя из представлений об исключительной вагильности микроорганизмов и концепции микробного пула (Звягинцев, 1987), в почвенной микробиологии разнообразие микроорганизмов в анализируемом субстрате почти всегда пытаются связать исключительно с определенными факторами среды — присутствием доступных источников питания или ингибиторов роста, температурой, влажностью, рН и т.п. Считается, что факторы среды вполне однозначно определяют таксономическую структуру почвенных микробных сообществ. Этим они отличаются от сообществ крупных растений и животных, видовой состав которых в значительной степени определяется наличием географических барьеров для их распространения (Finlay, 2002). Например, в случае формирования фауны и флоры изолированных островов — больше вероятностью заноса того или иного вида, чем степенью его приспособленности к данным условиям.

В таком случае вполне правомерно задаться следующим вопросом: чем в большей степени определяется разнообразие микробного сообщества — зональным положением почвы и климатом или микроклиматическими и физико-химическими характеристиками конкретного локуса, в котором оно формируется? Корректная постановка и решение подобного вопроса возможны лишь в том случае, если удастся выделить и изучить изменение микробных сообществ вдоль наиболее сходных экологических градиентов в каждом из широтно-зональных подразделений (в терминах математической статистики — организовать полную схему двухфакторного анализа). Хорошим примером таких универсальных градиентов могут служить пространственно-сукцессионные ряды, соответствующие различным стадиям деструкции растительных остатков. Ряд субстратов: живые растения — их отмирающие части — опад — разлагающиеся растительные остатки (подстилка) — разложившееся гумифицированное

органическое вещество в минеральных горизонтах почв универсален для любого биогеоценоза от тундр до пустынь. Микробные группировки формируются и функционируют во всех звеньях этого ряда, в котором закономерно изменяются конкретные факторы среды. Важнейший из них — наличие легкодоступных питательных веществ. Их концентрация закономерно убывает при переходе от прижизненных выделений растений (основа питания эпифитов-экрисотрофов) к разлагающимся растительным остаткам в почве.

Для исследования подобных вопросов необходим большой статистический материал. Поэтому неизбежны многолетние исследования структуры микробных сообществ в различных географических районах, которые проводились бы сходными методами. Это возможно лишь при достаточно стабильных представлениях о таксономическом разнообразии изучаемой группы. Систематика микроорганизмов, напротив, — одна из наиболее интенсивно развивающихся дисциплин. В последние десятилетия в ней произошли революционные изменения, связанные с внедрением в таксономическую практику генотипических признаков и победой молекулярно-филогенетической идеологии. Внимание микробиологов переключилось на ревизию таксономической системы, разработку молекулярно-генетических методов идентификации и непосредственного измерения генетического разнообразия. На этом фоне работы по микробной биогеографии (Заварзин, 1994), в том числе попытки оценить характер изменения разнообразия почвенных микроорганизмов вдоль широтно-зонального градиента, встречаются очень редко. Относительного успеха здесь можно ожидать лишь для отдельных групп микроорганизмов, наиболее легко поддающихся учету и видовой идентификации. В почвенной микробиологии такой группой, в частности, стали дрожжевые грибы. Именно на примере этой группы удалось существенно продвинуться в понимании закономерностей изменения разнообразия почвенных микробных сообществ вдоль широтно-зонального градиента (Чернов, 2005).

К дрожжам в настоящее время относят небольшую сборную группу аско- и базидиомицетовых грибов, которые в вегетативной стадии размножаются исключительно или преимущественно почкованием или делением одиночных клеток и не образуют воздушного мицелия при росте на плотных средах. Дрожжевые грибы характеризуются сравнительно однородными физиологическими потребностями и сходной морфологической организацией, невысоким видовым разнообразием в конкретных местообитаниях, широким распространением практически в любых природных субстратах. За исключением нескольких видов липомицетов все дрожжи хорошо растут на любой богатой простыми сахарами среде (сусло, глюкозо-пептонная среда и пр.). Большинство видов дрожжей возможно идентифицировать простыми и доступными методами по совокупности морфологических и физиологических признаков, что дает возможность проведения массовых анализов. Все это делает дрожжи удобной модельной группой для изучения особенностей таксономической структуры микробных сообществ.

Первые сведения о зависимости таксономического состава почвенных дрожжевых грибов от свойств почвы появились в конце 1950-х гг. (Менпа, 1959). В дальнейшем систематические исследования почвенных дрожжей проводили в основном на кафедре биологии почв МГУ. Они были посвящены сравнительной характеристике таксономического состава дрожжевых грибов в различных типах почв (Бабьева, Головлева,

1963). За несколько десятилетий удалось накопить большой материал по распространению дрожжей в природных местообитаниях (Babjeva, Chernov, 1995). Сведения о численности и видовом составе дрожжевых грибов в различных почвенных и растительных субстратах были получены по единой методике, что дало возможность собрать и унифицировать все полученные материалы в виде единой базы данных (Чернов и др., 2003) и подойти к описанию особенностей географического распределения дрожжевых грибов строго количественно, не через демонстрацию выразительных примеров, а через последовательное и корректное применение статистических методов.

Полученные в результате статистические оценки (Чернов, 2005) показывают, что вероятность обнаружения большинства видов дрожжевых грибов зависит не только от типа локального микроместообитания и его места в пространственно-сукцессионном ряду, но и от географического положения и в первую очередь — от широтно-зонального типа среды. При этом изменения таксономической структуры дрожжевых сообществ в зональном ряду носят вполне закономерный характер. На территории России различные параметры дрожжевых сообществ (численность, разнообразие, относительное обилие таксонов и экологических групп) монотонно возрастают или убывают в значительном диапазоне широт. При этом обнаруживается четкая зависимость численности и разнообразия дрожжевых сообществ от тепловых условий, в частности температуры самого теплого месяца. Эта зависимость хорошо описывается одновершинной кривой, например обратной рациональной функцией, то есть вполне соответствует идее экологического оптимума. При этом оптимумы для разных видов не совпадают (рис. 7).

У разных видов почвенных дрожжей обнаруживаются те же типы географического распределения, которые выделяются в зоо- и фитогеографии: арктический, аркто-альпийский, аркто-бореальный, пустынно-степной, тундрово-степной. Более того, видов дрожжей, с одинаковой вероятностью выделяющихся во всех географических зонах, по-видимому, не существует. Виды, для которых не удается показать статистически достоверную приуроченность к тому или иному зональному подразделению, либо очень редки, либо заведомо гетерогенны и распадаются на ряд явных фенотипических кластеров.

Достоверные при самом высоком уровне значимости широтно-зональные тренды наблюдаются почти для всех интегральных параметров структуры дрожжевых сообществ в фоновых субстратах. Закономерно изменяются в зависимости от широты местности средние значения общей численности дрожжей, информационного разнообразия элементарных группировок, интегральных показателей физиологической и экологической структуры. При этом обнаруживаются не просто достоверные изменения, а именно тренды, то есть закономерное возрастание или убывание в большом диапазоне широт. Большинство показателей разнообразия дрожжей изменяются в широтном градиенте однотипно: дают максимальные значения чаще всего в бореальной полосе и снижение в областях климатического пессимума, то есть в высокоширотной Арктике и пустынях, демонстрируя закон оптимума. Другими словами, дрожжи в целом ведут себя по отношению к глобальным факторам среды так же, как и многие другие крупные таксономические и экологические группы растений и животных. Являясь весьма небольшой и специализированной группой грибов, дрожжи, тем не менее, достаточно репрезентативны, чтобы служить эффективной моделью для изучения общих закономерностей широтно-зонального распределения почвенных микроорганизмов.

Итак, можно говорить о двух главных природных градиентах, вдоль которых закономерно изменяются параметры дрожжевых сообществ — пространственно-сукцессионном и широтно-зональном. Здесь уместно вернуться к вопросу, поставленному выше: какая из групп факторов (широтно-зональные факторы среды или особенности конкретных субстратов, на которых развиваются дрожжи) в большей степени определяет разнообразие их группировок? Обилие собранных в единой унифицированной базе данных материалов позволило это сделать вполне корректно, с соблюдением необходимых процедур статистического анализа. Для этого была составлена полная схема двухфакторного дисперсионного анализа и оценена сила влияния факторов «природная зона» и «тип субстрата» на разные параметры структуры дрожжевых сообществ (табл. 1).

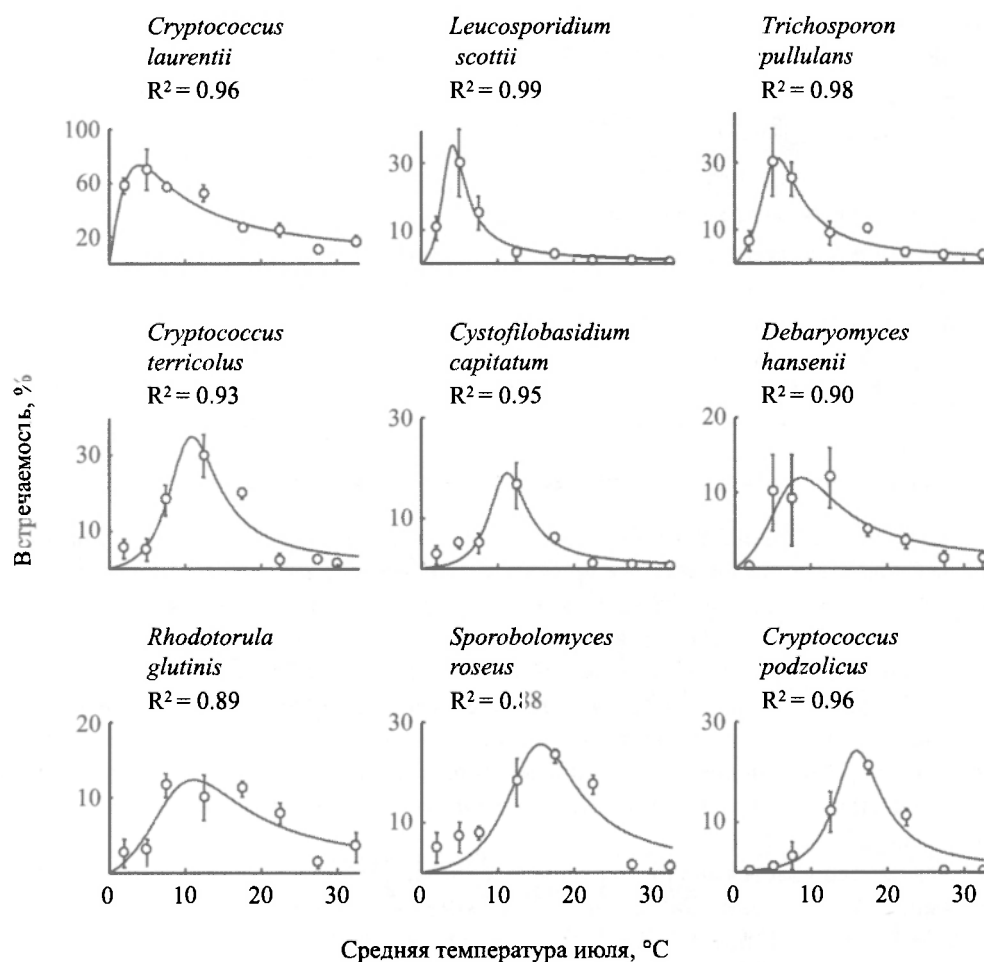


Рис. 7. Зависимость встречаемости наиболее эвритопных видов почвенных дрожжей от температуры самого теплого месяца: аппроксимация обратной рациональной функцией.

Таблица 1. Оценка силы влияния факторов «географическая зона» (тундра, лесная полоса, степь пустыня) и «стадия пространственно-сукцессионного ряда» (живые части растений, опад, подстилка, почвенные горизонты А, почвенные горизонты В) на различные показатели структуры дрожжевых сообществ по результатам двухфакторных дисперсионных анализов (критерии Фишера, $p < 0,05$)

Показатель	Зона	Стадия
Общее обилие		
Встречаемость дрожжей	10.9	56.8
Общая численность, КОЕ/г	21.1	127.6
Таксономическая структура		
Число родов	53.2	24.3
Родовая структура*	25.9	7.5
Число видов	47.4	19.8
Видовая структура*	29.2	11.3
Индекс Шеннона	20.6	5.5
Физиологическая структура		
Уровень политрофности сообщества	51.1	15.2
Максимальная температура роста > 35°C	20.6	5.0
Максимальная температура роста < 25°C	26.5	3.6
Ассимиляционная структура*	15.3	4.2
Экологическая структура		
Структура жизненных форм*	11.9	19.4
Фитобионты	9.7	33.8
Педобионты	10.3	46.6

* Мультивариантные показатели, для которых приведены значения критерия R Пао.

Полученные оценки показали, что особенности таксономической структуры и различные показатели разнообразия дрожжевых сообществ изменяются в широтно-зональном ряду в большей степени, чем в пространственно-сукцессионном. Прежде всего, это касается соотношения относительного обилия видов, родов и более крупных таксономических групп. В то же время более интегральные показатели, такие как общее обилие дрожжей, а также соотношение жизненных форм, групп видов, которые наиболее очевидно адаптированы именно к обитанию в определенных типах фоновых субстратов (фито- и педобионты, пигментированные и баллистоспоровые формы) изменяются вдоль пространственно-сукцессионного градиента значительно сильнее, чем вдоль географического.

Здесь напрашивается аналогия с определенными фитогеографическими закономерностями. При сближении биотопических условий в различных географических зонах становится сходной, прежде всего, экологическая структура растительности. Таксономический же состав географически разобщенных сообществ всегда различен. Например, при определенном гидротермическом режиме во многих природных зонах от тундры до субтропиков могут формироваться интразональные луговые растительные

группировки. При этом физиономия, внешний облик тундровых, лесных и степных лугов чрезвычайно сходны благодаря доминированию растений одних и тех же экологических групп. Однако при этом в составе растительности тундровой луговины и сукходольного луга в средней полосе нет ни одного общего вида. Таксономическая структура растительности наиболее существенно изменяется именно по географическим градиентам. Точно такая же картина наблюдается и в дрожжевых сообществах. Отличие состоит лишь в масштабе, в котором проявляется сходство экологических условий: в случае микроскопических организмов — это прежде всего особенности конкретного субстрата, на котором они развиваются. Аналогом гидротермических градиентов и катен может служить пространственно-сукцессионный ряд, соответствующий различным стадиям деструкции растительных остатков. Видовая и родовая структура дрожжевых сообществ, так же как и таксономический состав растительности, принципиально изменяется в географическом масштабе, а в пространственно-сукцессионном ряду варьируют в основном генеральные показатели (численность, разнообразие) и экологическая структура, набор жизненных форм, определяющие «внешний облик» сообщества.

Таким образом, в наиболее общих чертах географическое распространение дрожжевых грибов, как, по-видимому, и других крупных групп микроорганизмов, подчиняется тем же законам, что и расселение по поверхности Земли классических объектов биогеографии — растений и животных. Один из таких законов — докучаевский закон географической зональности — так же проявляется на уровне сообществ микроскопических организмов, как и на уровне растительности и животного населения. Однако для обнаружения его нужно, естественно, и на микробные сообщества взглянуть в том же масштабе, к которому относится этот закон — в масштабе целых биогеоценозов или ландшафтов. Если бы мы обладали методами, позволяющими непосредственно оценивать относительное обилие различных видов микроорганизмов в ландшафте, то о географической зональности в почвенной микробиологии уже давно говорили бы как о само собой разумеющемся явлении.

Исключительная вагильность микроорганизмов, возможность обнаружения одного и того же вида в сильно удаленных географических районах принципиально не меняют ситуацию, а приводят лишь к тому, что все закономерности становятся чисто количественными, и для их выявления приходится анализировать значительно больший объем данных и использовать статистические методы. При сравнительном анализе почвенных микробных сообществ присутствие-отсутствие вида должно быть заменено на вероятность его обнаружения, таксономические списки — на спектры потенциальных доминантов, значение любого параметра структуры — на его доверительные интервалы.

Структурно-функциональное разнообразие почвенных микробных сообществ различных природных зон

Рассмотрим теперь более конкретные особенности изменения микробного разнообразия почв в широко-зональном ряду, которые удалось выявить к настоящему времени.

Сапротрофные аэробные и факультативно-анаэробные бактерии

Разнообразие бактерий столь велико, а функции их столь многогранны, что собрать всю информацию о составе и функциях бактериальных сообществ разных типов почв практически невозможно. Тем не менее, даже имеющиеся данные позволяют сделать заключение, что бактериальное разнообразие почв существенно изменяется в зональном ряду и разные почвы значительно отличаются как по таксономическому составу бактерий, так и по выполняемым ими функциям. В качестве примера далее изложены материалы, касающиеся экологии наиболее изученных бактерий сапротрофного блока, включающего аэробные и факультативно-анаэробные формы (около 50 родов), являющиеся характерными обитателями растений, подстилок и почв. Все они растут на одной питательной среде, предложенной для выделения эпифитных и сапротрофных бактерий из почв и растительных субстратов (Добровольская, 2002). Использование синэкологических методов анализа для оценки таксономической структуры этого деструктивного блока бактерий позволило выявить четкие различия в бактериальном населении почв и сопряженных субстратов в разных типах экосистем.

Считается, что ведущими экологическими факторами, определяющими структуру конкретной группировки в бактериальных сообществах наземных экосистем, являются физико-химические особенности ее непосредственного местообитания, которое мы будем далее обозначать как «тип субстрата». Как уже отмечалось, влияние типа субстрата на бактериальное разнообразие четко прослеживается при анализе распределения бактерий в пространственно-сукцессионных рядах. В таксономическом отношении смена бактериальных ярусных доминантов соответствует схеме: псевдомонады - бациллы - бактерии актиномицетной линии - олиготрофы. В среднем такая тенденция к смене бактериальных доминантов прослеживается во всех типах зональных почв, однако в каждой из природно-климатических зон вырисовываются свои детали в структуре бактериальных комплексов разных ярусов, включая почвенный.

В примитивных почвах, на поверхности которых поселяются первоначально лишь лишайники, пионерами среди бактерий являются представители актиномицетной линии — корине- и нокардиоподобные бактерии. О доминировании этой группы бактерий, объединяемых ранее под названием «микобактерии», в примитивных биогеоценозах высокоширотной Арктики стало известно, начиная с самых ранних работ почвенных микробиологов (Красильников, 1958; Сушкина, Цюрупа, 1973; Аристовская, 1980; Паринкина, 1989). Была показана значительная роль микобактерий в процессах выветривания и первичного почвообразования. Если перейти на современный уровень таксономического лексикона, то следует вычлени из этой сборной группы род *Arthrobacter*, как группу бактерий, доминирующую в наиболее олиготрофных местообитаниях. Это было подтверждено и при изучении бактериальных комплексов в почвах тундры Западного Таймыра (Лысак, Добровольская, 1982). Бактерии рода *Arthrobacter* резко преобладают на поверхности голых пятен, в глеевых горизонтах, осадочных породах. При этом в почвах тундровой зоны артробактер является единственным представителем группы коринеподобных бактерий. В диаметрально противоположных тундровых микробиотопах по содержанию органического вещества — в очесе мха, торфянистых почвах трещин — доминируют спорообразующие бактерии рода *Bacillus*.

Обратная зависимость между встречаемостью артробактера и бацилл в различных почвенных и растительных субстратах была обнаружена также при исследовании бак-

териальных сообществ в ряде субтропических почв (Добровольская, Лысак, 1986). Представители рода *Arthrobacter* — типичные обитатели примитивных каменистых почв и сероземов. Доля этих бактерий здесь может составлять до 80% от общего числа бактерий сапротрофного блока. При переходе к более гумусированным серо-коричневым и коричневым почвам содержание артробактера падает, а доля бацилл значительно увеличивается. Из других форм коринеподобных бактерий в почвах сухих субтропиков обнаруживаются также представители родов *Rhodococcus* и *Micrococcus*. Однако их процентное содержание обычно составляет не более 10%.

Другая пара родов типичных почвенных бактерий, контрастных по аутоэкологическим характеристикам и типу распределения по типам субстратов — *Arthrobacter* и *Pseudomonas*. Если обратиться опять к тундровым почвам, то для псевдомонад в качестве наиболее благоприятных местообитаний оказываются влажные почвы со слаборазложившимся опадом — осоково-моховые и ерниково-моховые тундры, а для артробактера — щебнистые, лишайниковые и куртинные тундры с почвами, лишенными моховой дернины (Паринкина, 1989). Доминирование артробактера в почвах или горизонтах, характеризующихся низким содержанием органического вещества, объясняется его способностью не только выживать в условиях голодания, но и функционировать за счет экономного энергетического обмена, то есть наблюдается корреляция между характером распространения коринеподобных бактерий и их жизненной стратегией (Паников и др., 1989).

К важнейшим экологическим факторам, определяющим качественное разнообразие бактериальных комплексов почв, относится влажность (Добровольская, 2002). Наиболее наглядно это демонстрируется при сравнении бактериальных сообществ в почвах, расположенных в контрастных по влажности биотомах: болотах и пустынях. В почвах с постоянным переувлажнением — торфяниках — и сопряженных с ними почвах окраин болот доминируют граммотрицательные формы бактерий представители класса Proteobacteriae. Это подвижные, палочковидные либо спиральные и вибриоидные формы бактерий, атипичные, с простым жизненным циклом. Большинство протеобактерий, обитающих в торфяниках, представлены спириллами либо факультативно-анаэробными формами, относящимися к 5 родам из семейств Enterobacteriaceae и Vibrionaceae, т.е. типичными гидробионтами (Головченко и др., 1993). В почвах пустынь и опаде пустынных растений доминируют бактерии актиномицетной линии — континентальная ветвь прокариот (Добровольская и др., 1996). Это бактерии со сложным жизненным циклом, характеризующиеся мицелиальной стадией хотя бы на одной из стадий развития, либо тенденцией к мицелиальному росту — как приспособление к обитанию в твердофазном субстрате. Все они устойчивы к высушиванию и повышенной инсоляции, чему способствует образование ими каротиноидных и меланоидных пигментов. У большинства представителей актинобактерий колонии окрашены в желтые, оранжевые, красные или черные цвета. Бактерии актиномицетной линии характеризуются высоким содержанием ГЦ в ДНК — 60–75%. Считается, что генофоры, содержащие ДНК ГЦ-типа, более устойчивы к УФ-облучению (Калакуцкий, Агре, 1977).

При сравнении таксономического разнообразия бактерий, обнаруживаемых методом посева в болотных и пустынных почвах, оказывается, что среди них почти нет общих групп. Считается, что бактериальные комплексы этих контрастных типов почв

можно рассматривать как сообщества, отражающие ступени эволюции микробного мира при переходе от водного к наземному образу жизни (Добровольская, 2002). Действительно, самые древние из амфибиальных ландшафтов — это прибрежные цианобактериальные маты докембрия, в которых в качестве постоянных симбионтов были обнаружены протеобактерии, т.е. те группы, которые и сейчас доминируют в современных амфибиальных экосистемах. Пустыни являются примером ландшафтов, где адаптация организмов к условиям суши выражена наиболее резко. Актиномицеты и родственные им бактерии служат примером приспособления к наземному существованию на прокариотном уровне.

Не менее важной характеристикой почвы, определяющей таксономическое разнообразие населяющих ее бактерий, является кислотность. Так, давно известно, что активные азотфиксаторы рода *Azotobacter* обнаруживаются преимущественно в нейтральных либо слабощелочных почвах, и очень редко выделяется из почв тундр, торфяных болотных и подзолистых почв (Сушкина, 1949). Максимальная концентрация бактерий этого рода зарегистрирована в богатых, с нейтральной реакцией среды почвах — черноземах и каштановых почвах. Артробактерии также чувствительны к низким значениям pH среды и не обнаруживаются в подзолистых почвах и торфяниках (Головченко и др., 1993). В то же время, спириллы и факультативно-анаэробные бактерии с успехом развиваются и часто доминируют именно в кислых почвах таежной зоны.

Многие формы бактерий чувствительны к повышенной концентрации солей в почве, поэтому солевой состав также относится к ведущим факторам, определяющим бактериальное разнообразие почв. В солончаках, где концентрация солей достигает наивысших значений, бактериальные комплексы характеризуются наиболее низким групповым разнообразием (Лысак и др., 1994). Галотолерантными являются многие бациллы, микрококки и некоторые стрептомицеты. Для таких почв характерны и галофильные архебактерии, требующие для роста 20–25% соли в среде, например, представители родов *Halobacterium* и *Halococcus*.

Таким образом, бактериальное разнообразие разных типов почв определяется многими экологическими факторами: содержанием органического вещества, влажностью, кислотностью среды, концентрацией солей. От сочетания этих факторов, определяющих тип почвообразования, зависит соотношение таксонов в бактериальных комплексах почв. Температура определяет лишь интенсивность и скорость биологических процессов. Известно, что в южных почвах, по сравнению с северными, выше максимальные температуры роста многих групп бактерий.

Следует заметить, что рассмотренные выше наиболее общие закономерности распределения бактериального разнообразия по зональным типам почв получены в результате многолетних исследований группового состава культивируемых бактерий сапротрофного блока, когда в качестве операциональных таксономических единиц фигурируют несколько хорошо дифференцируемых по морфологическим и физиологическим признакам групп бактерий (Добровольская, 2002). Сравнительная характеристика бактериального разнообразия различных типов почв на видовом уровне осложняется как методическими трудностями видовой идентификации бактерий, так и недостаточной разработанностью концепции вида у бактерий. Дорогостоящие молекулярно-генетические методы, которые в настоящее время считаются

наиболее надежными для дифференциации видов бактерий, невозможно использовать в экологических исследованиях, которые требуют массовых анализов и многолетних мониторинговых исследований, сопряженных с идентификацией тысяч штаммов.

По таксономическому разнообразию бактериальных сообществ можно составить представление об их экологических функциях. Например, доминирование протеобактерий в торфяниках и почвах, испытывающих временное избыточное увлажнение, свидетельствует о замедленной скорости минерализации растительных остатков, так как среди протеобактерий практически отсутствуют гидролитики (кроме скользящих бактерий). Преобладание в пустынных почвах бактерий актиномицетной линии, большинство которых обладает гидролитической активностью, коррелирует с быстрыми темпами деструкции растительного опада в пустынных экосистемах. В качестве примера корреляции между таксономическим составом бактерий, их местообитанием и функциями могут быть приведены следующие: доминирование представителей родов *Cytophaga*, *Cellulomonas* и порядка *Mycobacteriales* в лесных подстилках свидетельствует об участии бактерий этих таксонов в разрушении целлюлозы. Обилие родококков в нижних слоях подстилок связано с их способностью использовать всевозможные ароматические соединения, образующиеся в качестве промежуточных продуктов в процессе деструкции лигнина. Высокое относительное обилие бактерий рода *Hyphomicrobium* в торфяниках позволяет предположить их участие в использовании метанола — продукта окисления метана, образующегося в болотах в результате деятельности метаногенных бактерий. Доминирование бацилл в нижних слоях лесных подстилок и верхних почвенных горизонтах связано с их способностью разрушать крахмал, пектин, лизировать клеточные стенки грибов и дрожжей, т.е. реутилизировать микробную биомассу.

Таким образом, изучение бактериального разнообразия в почвах разных природно-климатических зон дает представление о функциях бактериальных сообществ, их участии в процессах разложения растительного опада и круговорота элементов в биогеоценозе.

Актиномицеты

Актиномицеты — обширная группа грамположительных бактерий, в пределах которой можно обнаружить разнообразные случаи перехода от достаточно простой клеточной дифференцировки к более сложной. Понятие «актиномицеты» — собирательное, оно объединяет как мицелиальные, так и немичелиальные организмы. Следует отметить, что если таксономический «вес» такого признака, как образование мицелия, существенно снизился в связи с расцветом молекулярно-биологических методов в систематике бактерий, то экологическая его значимость очень высока (Калакуцкий, Шарая, 1990). Мицелиальная организация актиномицетов обуславливает схожесть экологических стратегий этих прокариот с эукариотными микроорганизмами — грибами. С экологической точки зрения мицелиальные прокариоты существенно выделяются среди прочих бактерий. Кроме того, в отношении актиномицетов накоплено достаточно много сведений, касающихся особенностей их географического распределения в различных типах почв.

Широкое распространение актиномицетов в природе определяется их устойчивостью к высушиванию, временному отсутствию питательных веществ в среде обитания и эффективностью расселения их спор. Многие актиномицеты в лабораторных куль-

турах способны медленно расти на водном агаре и других средах с низким содержанием питательных веществ. В почве активно растущий вегетативный мицелий актиномицетов обнаруживается преимущественно в микроразонах с повышенным содержанием органического вещества. Корреляцию между содержанием актиномицетов в почве и количеством органического вещества в ней отмечал еще в 1950-е гг. Н.А. Красильников (1958). Обладая небольшой скоростью роста, актиномицеты при попадании в почву веществ легкодоступных многим микроорганизмам, обычно не могут конкурировать с быстрорастущими г-стратегами и начинают доминировать лишь тогда, когда создаются условия для использования сравнительно трудно доступных субстратов. Большинство актиномицетов — нейтрофилы (оптимальные для роста значения pH среды 6–8), однако существуют сведения о присутствии в почве ацидофильных и алкалофильных форм (Калакуцкий, Зенова, 1984).

Представители почти всех известных родов актиномицетов выделены из почвы или обнаружены в почве. Однако закономерности распределения мицелиальных прокариот в почвах до недавнего времени были исследованы только в отношении представителей родов *Streptomyces* и *Streptoverticillium* (Зенова, 1984). Введение понятия комплекса почвенных актиномицетов, структура которого отражает пространственно-временное соотношение отдельных таксонов (родов, видов) мицелиальных прокариотных микроорганизмов, способствовало выявлению общих закономерностей распределения этих организмов в природных субстратах и, в первую очередь, в почве (Зенова, Звягинцев, 1994). Структура комплекса почвенных актиномицетов определяется составом и численностью типичных родов и видов и величиной видового спектра. Выделить представителей всех известных в настоящее время родов актиномицетов не представляется возможным, поскольку для выявления многих представителей порядка *Actinomycetales* требуются специальные методы, включающие ряд селективных приемов, связанных со свойствами как спор, так и мицелия этих организмов, имеющих сложные жизненные циклы. Традиционно в таких исследованиях используют традиционный метод поверхностного посева из разведений на плотные питательные среды: казеин-глицериновый агар и среду с пропионатом натрия (The Prokaryotes, 1981). В отдельных случаях для выделения малоизученных родов актиномицетов применяют различную предпосевную обработку почвенных образцов, например нагреванием при 100 °C в течение 1 ч или при 45 °C — 16 ч.

Структура комплексов почвенных актиномицетов специфична для каждого биогеоценоза (Зенова, Звягинцев, 1994). Лесной биогеоценоз характеризуется наличием одного доминирующего рода *Streptomyces*, с типичными доминирующими видами только одной секции и серии. Виды почвенных актиномицетов лесного биогеоценоза функционируют в условиях, где основными средообразующими факторами являются подстилка, невысокое содержание гумуса, низкое значение pH среды. Эти условия определяют заполнение основной части пространства экологических возможностей (65%) в лесной почве только стрептомицетами секции *Cinereus Achromogenes*. Показано, что экологические ниши изученных актиномицетных популяций дерново-подзолистой почвы не разобщены полностью, а в той или иной мере перекрываются. Виды секций и серий *Cinereus Achromogenes* и *Albus Albus* имеют сходные экологические позиции, степень перекрывания их экологических ниш более 70%. То же можно сказать и о видах секций и серий *Roseus Lavendulae-roseus* и *Cinereus Chromogenes*. Если

степень перекрывания ниш рассматривать как коэффициент конкуренции видов, то конкурентные взаимоотношения в почве наиболее вероятны между представителями секций и серий *Cinereus Achromogenes* и *Albus Albus*; *Roseus Lavendulae-roseus* и *Cinereus Chromogenes*. Следует напомнить, что концепция экологической ниши как многомерного пространства, в пределах которого возможно существование вида, широко используется в общей экологии для характеристики экологических различий между популяциями.

Почва является тем природным субстратом, из которого актиномицеты выделяются в наибольшем количестве и разнообразии. Однако, представители некоторых родов актиномицетов (*Streptoverticillium*, *Micromonospora*) обнаруживаются в подстилке в значительно (на порядок) большем количестве, чем в почве. Что касается представителей рода *Micromonospora*, то в лесных подзолистых, в том числе и дерново-подзолистых почвах, эти актиномицеты являются минорными компонентами актиномицетного комплекса; они становятся доминантами в моховой подстилке ельников, состоящей из листостебельных зеленых мхов, где их доля в актиномицетном комплексе достигает 95%, и в нижних слоях лесной подстилки — 80%. Известно, что мхи обладают высокой водоудерживающей способностью, для них характерна теплая забуференная среда. В литературе неоднократно отмечалась особая роль мхов как местообитания азотфиксирующих водорослей в тундре, при зарастании пожарищ и вулканических пеплов, а в умеренной зоне — на выработанных торфяниках (Зенова и др., 1995). Для микромоноспор — обладателей гидрофильных спор, так же как и для водорослей, в мохостое создаются благоприятные условия существования. В нижних слоях подстилки — этого специфического биоценотического горизонта, для которого характерно ежегодное пополнение органическим веществом, — требовательные к содержанию питательных элементов в субстрате микромоноспоры также находят оптимальные условия для жизни. Вследствие того, что лесная подстилка, по меткому выражению И.В. Стебаева с соавторами (1993), представляет собой «хорошо отрегулированный организм вечного хлеба, повсеместно питающий почву», численность актиномицетов в ней часто выше, чем в почвах, особенно в бедных биофильными элементами и гумусом песчаных подзолистых лесных почвах.

Низкие значения pH лесных подзолистых почв способствуют развитию в них представителей рода *Streptosporangium*, тяготеющих к слабо кислым условиям среды. Стрептоспорангии, обычно представляющие минорный компонент актиномицетных комплексов наземных экосистем, в лесных подзолистых почвах составляют до 70% от всех актиномицетов.

В лесных биогеоценозах так называемые олигоспоровые актиномицеты (роды *Actinomatadura*, *Saccharomonospora*, *Microbispora*, *Saccharopolyspora*, *Termomonospora*, *No-cardia*) обнаружены во всех ярусах — надземном (листья кустарников, трава), наземном (мох, слои подстилки L, F), почвенном (минеральные горизонты почвы). Наиболее благоприятными местообитаниями для олигоспоровых актиномицетов в хвойных лесах оказались листья кустарников, нижние слои подстилки (F) и верхний горизонт почвы, обогащенные растительными остатками разной степени разложениости, где их численность может достигать сотен тысяч колониеобразующих единиц КОЕ/г субстрата, а доля от всех актиномицетов в комплексе — 50%. Представители рода *Termomonospora* наибольшую долю в актиномицетном комплексе составляли на

листьях растений (47). Актиномицеты рода *Saccharopolyspora* были обнаружены только на листьях растений и их доля в комплексе составила всего 5%. Исследование распределения актиномадур по вертикально-ярусной структуре лесных биогеоценозов показало, что в хвойных лесных биогеоценозах умеренной зоны максимальная численность (десятки и сотни КОЕ/г субстрата) актиномадур приурочена к органогенным горизонтам — L-F-слоям подстилки, T-горизонту) и разрастаниям зеленого мха. В этих субстратах актиномадур по количеству сопоставимы со стрептомицетами и микромоноспорами и доля этих мицелиальных прокариот в актиномицетном комплексе может достигать 47%. В других ярусах хвойных лесов (растительном, в минеральных горизонтах почвы) актиномадур либо не удавалось выявить, либо доля этих мицелиальных прокариот в актиномицетном комплексе не превышала 10% от всех выявляемых родов.

В торфяниках актиномицеты сосредоточены в дернине на залуженных участках территорий, в нижних слоях лесной подстилки, где идут активные процессы деструкции растительных остатков, в напочвенных разрастаниях водорослей, мхов, лишайников (Зенова, Звягинцев, 1994). Специфическая особенность микробных сообществ торфяных почв определяется во многом богатством микромоноспоровых актиномицетов, численность которых во все сроки определения, как правило, на 1–2 порядка превышает численность стрептомицетов, в то время как в большинстве зональных типов почв микромоноспоры, как и представители других «редких» родов актиномицетов, по численности уступают стрептомицетам. Типичными доминирующими представителями комплекса во всех рассматриваемых торфяных почвах явились актиномицеты родов *Streptomyces* и *Micromonospora*. Стрептомицеты представлены значительным видовым разнообразием, включающим виды секций и серий *Cinereus Achromogenes*, *Cinereus Chromogenes*, *Cinereus Chrysomalus*, *Cinereus Aures*, *Helvoločlavus Helvolus*. В актиномицетном комплексе целинной торфяной почвы представители почти всех выделяемых на среде с пропионатом натрия родов (*Streptomyces*, *Micromonospora*, *Saccharomonospora*, *Streptosporangium*, *Saccharopolyspora*) являются доминирующими или часто встречающимися, исключение составляют актиномицеты рода *Streptoverticillium*, случайные в торфяных почвах. По широте родового спектра комплекс актиномицетов в целинной торфяной почве сходен с комплексом чернозема и резко отличается от комплекса дерново-подзолистой почвы. Другой особенностью таксономического состава актиномицетного комплекса торфяников является доминирование сахаромоноспоровых и сахарополиспоровых актиномицетов, редко встречающихся в почвах зонального типа.

Почвы степных биогеоценозов — черноземные и каштановые — отличаются от подзолистых лесных почв тем, что максимальное количество актиномицетов в них приурочено к почвенному ярусу, причем доминантами кроме представителей рода *Streptomyces* являются также представители родов *Micromonospora*, *Actinomadura*, *No-cardia* (в черноземе), меньшую долю составляют представители родов *Saccharomonospora*, *Saccharopolyspora*, *Streptosporangium*. Среди стрептомицетов в черноземных почвах встречаются виды, принадлежащие к секции *Cinereus* сериям *Achromogenes*, *Chromogenes*, *Violaceus* и *Aureus*. На основании изучения динамики численности почвенных актиномицетов в ходе микробных сукцессий в черноземе определены показатели перекрывания экониш и установлены наиболее благоприятные условия для

выявления определенных популяций. Наиболее близки оказались экониши у видов секции *Cinereus* серий *Violaceus* и *Aureus*, наиболее далекими — у *Cinereus Achromogenes* и *Cinereus Chromogenes*. Установлено, что для большинства видов актиномицетов наиболее благоприятные условия складываются на последних этапах сукцессии.

В противоположность лесным биогеоценозам в степном биогеоценозе на черноземе обыкновенном олигоспоровые актиномицеты не были выявлены в надземном ярусе. В почвенном ярусе разнотравно-злаковой степи олигоспоровые актиномицеты обнаружены во всех генетических горизонтах, их численность колеблется от десятков единиц до десятков тысяч КОЕ/г почвы. Долевое участие олигоспоровых актиномицетов в комплексе мицелиальных прокариот сопоставимо с долей спорангиальных форм и не превышает 13% от всех выявленных актиномицетов. Среди олигоспоровых форм в черноземе доминируют представители рода *Actinomadura*, присутствующие во всех горизонтах почвенного профиля. В карбонатном горизонте (Bca) обнаруживаются нocardии, в горизонте Ad присутствуют представители рода *Microbispora*.

Серо-бурые почвы пустынных ландшафтов обладают специфическими особенностями в отношении распределения актиномицетов (Зенова и др., 1996). Существует четкая вертикальная стратификация сообществ актиномицетов по ярусам пустынных экосистем с максимальной концентрацией актиномицетов в наземном ярусе — в поверхностной корочке песчаной пустынной почвы, покрытой водорослями и мхами, в ризосфере пустынных растений и в зоогенных субстратах (Зенова, Звягинцев, 1994). Для пустынных почв характерно постоянное присутствие в них представителей родов *Streptomyces*, *Streptoverticillium*, *Nocardia*; высокая доля микромоноспоровых актиномицетов; обилие темноокрашенных форм актиномицетов, что можно рассматривать как адаптацию мицелиальных прокариот к пустынным условиям. Серо-бурые пустынные почвы отличаются актиномицетным комплексом с большим разнообразием стрептомицетных форм, принадлежащих почти ко всем известным секциям и сериям (Зенова и др, 1996).

В мятликово-полынной полупустыне на сероземе светлом олигоспоровые актиномицеты выявлены во всех ярусах биогеоценоза. Наибольшее количество этих форм отмечено на сухих растениях полыни (десятки тысяч КОЕ/г субстрата) и в горизонте Аса (тысячи КОЕ/г почвы), где их доля от всех актиномицетов в комплексе составляет до 60%. Полупустынные ландшафты отличаются наиболее широким спектром родового разнообразия олигоспоровых актиномицетов. Здесь обнаружены представители родов *Actinomadura*, *Saccharopolyspora*, *Termomonospora* и *Microbispora*. В степном и полупустынном биогеоценозах актиномадуры более равномерно распределены по почвенному профилю. Доля актиномадур в актиномицетном комплексе разных субстратов этих биогеоценозов не превышала 3%. Исключение составлял карбонатно-гумусовый горизонт серозема светлого, где доля актиномадур составила 42% от всех обнаруженных в этом горизонте родов актиномицетов.

Одним из характерных местообитаний актиномицетов являются выходы карбонатных пород. В наших исследованиях показано, что в формирующихся на поверхности этих пород альгобактериальных ценозах актиномицеты находятся в активной жизненной форме (в виде мицелия) и вместе с водорослями выполняют роль ценозообразователей. В разных географических регионах (на выходах скальных карбонатных пород в Прибалтике, Приднестровье, на Тянь-Шане, на известняковых карьерах Под-

московья) альгобактериальные ценозы однотипны по таксономическому составу, характеризуются доминированием альгокомпонентов в биомассе ценозов (биомасса водорослей составляет 96–98% общей массы ценоза) и актиномицетного мицелия в биомассе сапротрофного компонента ценоза (мицелий составляет более 50% биомассы бактерий). Актиномицеты в альгобактериальных ценозах на выходах карбонатных пород представлены родами *Streptomyces* и *Micromonospora*; среди стрептомицетов доминируют представители секций *Helvoloflavus* и *Roseus*. Вместе с другими группами микроорганизмов, входящими в микробные сообщества, складывающиеся на поверхности пород, актиномицеты участвуют в биохимическом выветривании и первичном почвообразовательном процессе.

Актиномицеты представляют собой единое звено в трофической цепи любой экосистемы, осуществляя в ней функции микробов-редуцентов. Основная роль мицелиальных прокариот состоит в разложении таких сложных полимеров как лигнин, хитин, целлюлоза, гумусовые соединения. Актиномицеты участвуют также в накоплении в почве биологически активных веществ и формировании азотного баланса почв. Поскольку большинство актиномицетов — гидролитики, с их ферментативной деятельностью связана локализация этих организмов в нижних слоях подстилки, в кишечном тракте почвенных беспозвоночных животных. В почве, где сосредоточена основная масса стрептомицетов, они разлагают не только растительные субстраты, но и гумусовые соединения. Благодаря способности к образованию литических ферментов, актиномицеты реутилизируют микробную биомассу, прежде всего грибную, растут в копролитах беспозвоночных животных, участвуют в деструкции почвенных минералов. Во всех этих случаях актиномицеты проявляют себя либо как L-, либо как K-стратеги.

В почве и подстилке актиномицеты вступают во взаимодействие с животными и растениями, в том числе с водорослями, участвуя в формировании трофических цепей биогеоценозов и симбиотических ассоциаций.

Грибы и дрожжи

Экологическая значимость грибов в разных условиях почвенной среды различается в зависимости от факторов, определяющих их численность, динамику развития, таксономический состав.

Грибы — главные редуценты в экосистемах суши. Эта их основная функция осуществляется в почве. Однако, среди почвенных грибов есть специфические группы, занимающие иное положение в трофических цепях: например, грибы-хищники, питающиеся почвенными микроскопическими беспозвоночными, грибы-паразиты, вызывающие корневые гнили и другие болезни растений, факультативные патогены, микоризообразователи и др. Мы рассмотрим только распространение группы микромицетов-сапротрофов, представители которой осуществляют важную экологическую функцию по разложению органических веществ, начиная от самых простых углеводов и кончая такими сложными биополимерами, как целлюлоза, хитин, лигнин, а также дрожжевых грибов.

Почвенные сапротрофные микромицеты чрезвычайно разнообразны как в таксономическом отношении, так и по связи с разными субстратами и по приспособленности к факторам физической среды. Их образ жизни определяется типом роста (однокле-

точный или мицелиальный), характером обмена веществ, наличием разного рода приспособительных реакций, связанных с внешними условиями, устойчивостью к стрессовым воздействиям. Основным экологическим фактором, определяющим разнообразие грибов, это тип субстрата как среда обитания.

В почвах одного типа, но под разными растительными ассоциациями, комплексы доминантных видов микромицетов могут быть резко различными. Например, в дерново-подзолистой почве под ельником доминирующими видами были *A. pullulans*, *Chrysosporium sulfureum*, *M. ramanniana* и *V. terrestre*, а в почве под березняком — *A. pulviscula*, *C. herbarum*, *P. daleae* и *T. koningii* (Мирчинк, 1984). Из дрожжевых грибов в почвах под хвойными и смешанными лесами зоны умеренного климата доминируют в подстилках представители родов *Trichosporon* и *Cystofilobasidium*, в минеральных горизонтах — *L. starkeyi* и некоторые виды рода *Cryptococcus*. В этой же зоне под травянистыми ассоциациями наиболее характерны для почв наряду с криптококками некоторые виды аскоспоровых дрожжей родов *Debaryomyces* и *Williopsis*.

Из других факторов значительно влияют на грибное население почв температурные колебания в верхних слоях почвы. Большинство грибов — мезофилы, облигатные психрофилы описаны только среди дрожжевых грибов и в роде *Acremonium*. И, наоборот, среди почвенных дрожжей нет термофильных и термотолерантных видов, но они широко известны среди видов рода *Aspergillus*. Отношение к температуре определяет в значительной степени местообитание многих видов микромицетов или долю их популяций в сообществах в разные периоды года. Так, например, облигатно-психрофильные дрожжи родов *Mrakia* и *Leucosporidium* в дерново-подзолистых почвах Подмосковья могли быть обнаружены только в холодные периоды года, когда численность их популяций превысила критические значения, а конкуренция со стороны других видов была низкой.

Детальное сравнение структуры грибного населения разных почв удобно сделать на биомах резко различных географических зон — тундровых и пустынных. И те, и другие характеризуются отсутствием древесной растительности, но резко различаются тепловым и световым режимами, а также количеством и режимом влаги. В зоне тундр наземная фитомасса значительно превышает подземную ее часть, а отсюда следует и высокая экологическая значимость микробной биоты эпифитного комплекса фитобионтов, в частности, дрожжевых грибов. В основном это виды, обычно развивающиеся на зеленых частях растений, либо в подстилках. Все виды — базидиомицетового аффинитета: доминируют криптококки (*Cryptococcus gilvescens*, *Cryptococcus albidus*, *C. laurentii*) и облигатно-психрофильные анаморфы рода *Mrakia*. В почвах тундры полностью отсутствуют не только типичные для многих более южных почв дрожжи рода *Lipomyces*, но и все другие аскоспоровые дрожжи. Во всех почвах тундры, принадлежащих к разным типам, тундровых глеевых, арктотундровых, арктических, примитивных, торфянистых, дерновых почвах тундровых лугов формируется один и тот же тип дрожжевого населения с *C. gilvescens* в качестве доминанта и *Mrakia gelida*, *C. albidus* в качестве сопутствующих видов (Чернов, 1985). Среди мицелиальных микромицетов доминантами в почвах тундр Таймыра выступают такие виды как *Penicillium kapuscinskii*, *Geomyces pannorum* и *Sporormiella minimoides*, достигающие в некоторых почвах 100% встречаемости, а также *Sporormiella intermedia*, *Podospora tetraspora* и *Mortierella* sp. с встречаемостью 60–80%.

Своеобразие микобиоты тундровых почв состоит в том, что представители многих таксонов, широко распространенные и доминирующие в других районах, здесь отсутствуют. С другой стороны, виды-доминанты в тундре обычны и для почв умеренных широт. Большой процент стерильных форм в Арктике может быть обусловлен неподходящими условиями для споруляции, и различные виды микромицетов могут попадать в группу *Mycelia sterilia*. Собственно педобионтный комплекс видов микромицетов в криоморфных почвах беден и характеризуется высокой долей психротолерантных видов (Мирчинк, 1984). Таким образом, подводя итоги исследованиям грибного населения тундровых почв, можно отметить следующие характерные для него черты: редукция таксономического состава, выпадение крупных групп (например, аскоспоровых дрожжей), малая представленность собственно почвенных видов, высокая доля психрофильных и психротолерантных форм. Экологические функции грибов в экосистемах тундры сводятся, в основном, к иммобилизации и трансформации легкодоступных соединений в короткий период вегетации растений. Эти процессы протекают в фитоярuse и на поверхности почв, что приводит к накоплению неразложившихся растительных остатков и торфообразованию.

В почвах полупустынь, пустынь и сухих субтропиков Средней Азии и Южного Казахстана установлены другие закономерности распространения и иные экологические функции микромицетов. Число обнаруженных в почвах мицелиальных грибов значительно выше, чем в тундре, а доля дрожжевых грибов среди них чрезвычайно низка. В составе типичных форм — аспергиллы, пенициллы и темноокрашенные виды. Частота встречаемости типичных форм не превышает 60%. Среди аспергиллов в сероземах доминируют виды *Aspergillus flavus*, *A. ustus*, *A. terreus*, *A. flavus*, *A. fumigatus*. Пенициллы представлены видами секции *Asymmetrica*: *Penicillium simplicissicum*, *P. fellutanum*, *P. verrucosum*, *P. nigricans*. Для зоны сухих субтропиков показательно разнообразие темноокрашенных грибов семейства *Dematiaceae*. Мукоровые грибы малочисленны, род *Trichoderma* представлен единичными видами, что характерно для засушливых почв.

Из дрожжевых грибов абсолютными доминантами выступают криптококки, представленные в этих регионах почти исключительно видами *C. albidus* var. *diffluens* или *C. laurentii*, а также баллистоспоровые дрожжи, близкие к роду *Bullera* (Babjeva, Chernov, 1995). Психрофильные дрожжи ни в почвах, ни на растениях не обнаружены. Типичные педобионты — липомицеты — в пустынных почвах не найдены.

Сравнение дрожжевых комплексов тундровых и пустынных экосистем выявляет общие и специфические для каждого из биомов особенности. Сходство дрожжевого населения, обусловленное экстремальностью климата на крайнем севере и юге, заключается в явном преобладании видов эпифитного комплекса, отсутствием собственно почвенных дрожжей рода *Lipomyces* и абсолютное доминирование криптококков. Отличия в таксономической структуре дрожжевых комплексов определяются разностью в основных лимитирующих факторах в этих регионах: недостатком тепла в тундре, недостатком влаги в пустыне. Отсюда в сходных группировках происходит замена одних видов на другие — таксономически близкие, но экологически разные. По сравнению с такими полноразвитыми экосистемами как лесные и степные биогеоценозы, экологические функции дрожжевых грибов в экстремальных условиях резко сокращаются, и дрожжи выступают в роли типичных эпифитов, в то время как комплекс гидролитиков и собственно почвенных обитателей — липомицетов — отсутствует.

Таким образом, при сравнении различных типов микробных группировок в почвах разных природно-климатических зон, напрашивается вывод о том, что влияние географического фактора в расселении микробных сообществ проявляется через комплекс экологических факторов, таких как влажность, тип субстрата, кислотность, температура, засоленность почв. Следует говорить не о приуроченности отдельных видов микроорганизмов к определенным типам почв, а о специфической структуре микробных сообществ в целом, соотношении таксономических и эколого-трофических групп, о типологии почвенных микробных группировок, особенно четко различающихся в контрастных природно-климатических зонах.

О перспективах экологической оценки бактериального разнообразия почв: эволюция подходов и методов

Почвенные микроорганизмы являются главными агентами, проводящими круговорот веществ и поддерживающими гомеостаз экосистем на Земле. Согласно принципам почвенной микроразнообразности, микробного пула и концепции дублирования экологических функций разными микроорганизмами, гомеостаз осуществляется весьма точно при условии сохранения микробного разнообразия. Все биогеохимические процессы в биосфере на протяжении нескольких миллиардов лет определялись только прокариотами. Если в некоторых биохимических процессах бактерии в процессе эволюции биосферы отдали пальму первенства другим организмам (снабжение кислородом — высшим растениям, деструкцию целлюлозы и других растительных полимеров — грибам), то в круговороте азота и серы они сохранили ключевые позиции. Бактерии обладают уникальными функциями, которые способны осуществлять только прокариоты — это азотфиксация, метаногенез и сульфатредукция. В связи с увеличивающейся антропогенной нагрузкой на биосферу, приводящей к снижению биоразнообразия, вопрос о сохранении бактериального разнообразия почв, как главном факторе поддержания гомеостаза и устойчивости экосистем, приобретает особое значение.

Краткий обзор современных методов оценки бактериального разнообразия

Внедрение молекулярно-биологических методов в почвенную микробиологию поселило у многих надежды на разрешение проблем, связанных с оценкой микробного разнообразия почв. В качестве явных преимуществ этого метода перечисляются следующие: отпадает необходимость использования трудоемких процедур посева, культивирования и выделения чистых культур микроорганизмов, при этом разнообразие бактериальных сообществ, определяемое этим методом, в сотни и более раз выше по сравнению с разнообразием коллекций бактерий, выделенных из этих же мест (Torsvik et al., 1990, 1996; McVeigh et al., 1996; Chandler et al., 1997).

Возможным становится учет и тех групп бактерий, которые не способны расти в лабораторных условиях — так называемые «некультивируемые формы» (покоящиеся, анабиотические, латентные). Была также продемонстрирована вероятность обнаружения с помощью молекулярно-биологических методов анализа новых эволюционных линий на филогенетическом древе прокариот (Mc Veigh et al., 1996).

Основываясь на вышеизложенных преимуществах оценки бактериального разнообразия с помощью генетических методов, были сделаны следующие выводы: те группы и таксоны бактерий, которые определяются по методу посева, представляют собой очень небольшую часть бактериального сообщества почв. Более того, предполагается, что разнообразие определяется часто совсем не теми таксонами, которые выявляются в качестве доминирующих на тех или иных питательных средах. Таким образом, ставятся под сомнение все традиционные, применяемые в течение почти столетия методы оценки разнообразия микробных сообществ почв. Неужели традиционные культуральные методы полностью исчерпали себя, а молекулярно-генетические преподносят нам «истину в последней инстанции»?

Прежде чем перейти к оценке бактериального разнообразия почв, мы считаем уместным перечислить основные методы, используемые в области молекулярной биологии применительно к анализу прокариотного разнообразия. Детальное описание этих методов приводятся в обзорах (Nannipieri et al., 2003; Kirk et al., 2004). Наиболее часто в последнее время в микробной экологии применяются следующие методы исследования бактериальных сообществ почвы:

- изучение экстрактов ДНК из почвы при помощи метода реассоциации (Torsvik et al., 1990, 1996) и дифференциального центрифугирования в градиенте CsCl (Harris, 1994).

- экстракция из почвы нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) с последующей амплификацией фрагментов гена 16S рРНК при помощи полимеразной цепной реакции (ПЦР) и детальное изучение амплифицированных фрагментов разнообразными молекулярно-генетическими методами (Amann et al., 1995). В последнее время наиболее широко применяется метод выделения из почвы метагеномной почвенной бактериальной ДНК с последующей амплификацией крупных фрагментов 16S рРНК и изучением амплифицированных фрагментов различными молекулярно-биологическими методами (Kirk et al., 2004).

- изучение бактериальных популяций почвы методом FISH — fluorescence *in situ* hybridization (Amann et al., 1995; Kirk et al., 2004).

- получение физиологических профилей микробных сообществ с помощью метода BIOLOG (Kirk et al., 2004) и ЭКОЛОГ (Горленко, Кожевин, 2005).

Результаты анализа бактериального разнообразия почв на основании молекулярно-биологических методов

О картине бактериального разнообразия почв, выявленной с помощью молекулярно-биологических методов, в 90-е годы 20-го века можно сказать следующее:

- констатируется наличие в почвах крупных таксонов на уровне классов или групп («division»), например: грамположительные бактерии с высоким или низким процентом ГЦ, протеобактерии разных подклассов, зеленые серные бактерии, планктомицеты, спирохеты, креноархеи.

- большинство почвенных клонов имеют очень низкую степень гомологии с имеющимися в базах данных сведениями о фрагментах последовательностей известных родов или видов бактерий. В результате делаются выводы только об их примерном положении на филогенетическом древе и высказываются предположения об их возможном родстве с теми или иными таксонами

– большая доля почвенных клонов описывается в качестве возможных претендентов на роль совершенно новых филумов царства бактерий, но при этом не обнаруживаются, например, постоянно выделяемые из большинства типов почв бактерии актиномицетной линии — континентальная ветвь прокариот.

Некоторые критические комментарии по поводу картины бактериального разнообразия, полученного с помощью молекулярно-биологических методов, иногда высказывали и сами авторы публикаций (Stackebrandt et al., 1993; Ueda et al., 1995; Borneman et al., 1996). По их мнению, при обсуждении полученных данных не учитываются экологические основы биоразнообразия — не ставится вопрос о том, могут ли те или иные формы бактерий, обнаруженные в данной почве, размножаться и функционировать в ней, или они просто привнесены из других биотопов и сохраняются в почвенном банке микроорганизмов. Кроме того, такие крупные группы, как грамположительные бактерии с высоким или низким молекулярным процентом ГЦ, протеобактерии и другие, присутствуют практически в каждой почве, поэтому сравнение разных типов почв по наличию или отсутствию таксонов на уровне таких классов или групп не представляет особого интереса.

Факты совпадения последовательностей почвенных клонов с таковыми известных родов и видов, полученных из базы данных, так малочисленны, что перечень обнаруженных в исследуемой почве таксонов родового и, тем более, видового уровня ограничивается двумя-тремя названиями. В итоге обнаруженные в образцах почвы таким методом бактерии, оказываются часто весьма случайными для анализируемой почвы с экологической точки зрения. Кроме того, как признают и сами авторы публикаций, при генетическом методе оценки бактериального разнообразия почв пока невозможно сказать что-либо о физиологических особенностях и экологических функциях тех бактерий, которые обнаруживаются в данной почве. Для этого требуется выделение чистых культур и изучение их физиолого-биохимических особенностей.

Итоги использования молекулярно-биологических методов в почвенной микробиологии для оценки разнообразия микробных сообществ почв за последние 20 лет, начиная от первой работы Торсвика (Torsvik, 1980), подведены в фундаментальной обзорной статье американского микробиолога из университета Флориды Огрэма (Ogram, 2000). Автор отмечает, что за эти годы было разработано много новых молекулярно-генетических методов, которые уже вошли в качестве рутинных тестов в микробиологические лаборатории многих стран. Однако, несмотря на то, что возрастает число почвенных микробиологов, которые используют эти методы, имеются существенные трудности и недостатки, которые должны быть преодолены прежде, чем эти методы найдут такое же применение, как, например, биохимические. В числе основных трудностей, которые предстоит преодолеть в будущем, называются: очистка нуклеиновых кислот, экстрагируемых из почв, от гумусовых веществ (учет специфики физико-химических свойств разных типов почв при этом); повышение эффективности лизиса бактериальных клеток с учетом разной степени устойчивости к лизису разных групп бактерий; необходимость увеличения фрагментов ДНК, так как использование небольших фрагментов повышает вероятность появления артефактов ПЦР; переход на количественные показатели, позволяющие оценить относительное обилие индивидуальных филогенетических групп в почвенном образце или относительную активность этих групп (в этом плане перспективен метод «микрочипов»); необходима

разработка методов, которые позволили бы оценить физиологическое разнообразие и экологическую роль так называемых «некультивируемых» форм бактерий. В конце статьи автор заключает, что молекулярно-генетические методы не являются панацеей от всех трудностей, возникающих при анализе почвенных сообществ. Наиболее рациональным представляется полифазный подход, при котором необходимо использование самых разных методов, в том числе и традиционного метода изолирования культур на питательные среды и изучение их физиологических и биохимических особенностей.

В результате изучения микробного разнообразия почв молекулярно-биологическими методами возникло множество новых вопросов. Они сформулированы авторами обзора (Rondon et al., 1999).

Насколько полны сведения о последовательностях 16S рРНК культивируемых форм бактерий в имеющихся базах данных?

Много ли новых неизвестных таксонов содержится в той части бактериального сообщества, которое относят на основании результатов молекулярно-биологического анализа к некультивируемым формам? Каковы их функции в почве и как это определить?

Насколько филогенетическое разнообразие некультивируемых форм бактерий отражает их физиологическое разнообразие? Почему бактериальное разнообразие почв, определяемое молекулярно-генетическими и традиционными методами посева, не совпадают?

Хотелось бы начать с ответа на последний вопрос, при этом заведомо сознавая, что результаты этих двух методов не могут совпадать. Однако нам представляется особенно значимым обсудить эту проблему в свете того низкого разнообразия, которое по мнению многих авторов, характеризуют долю известных нам культивируемых форм бактерий (0,1–10%).

Сравним число видов бактерий, рассчитанных на основании определения скорости реассоциации ДНК, экстрагированной непосредственно из почвы с числом видов бактерий, определенных по скорости реассоциации суммарной ДНК биомассы бактерий, собранной с поверхности питательной среды, на которую был произведен посев из этой же почвы (Torsvik et al., 1996). Нам представляется, что количество типов бактерий, которое подсчитывается методом посева, значительно занижено вследствие использования заведомо некорректного метода сравнения. Проанализируем, как оценивалось бактериальное разнообразие почвы методом посева. Почвенные образцы высевали на одну агаризованную среду (ее состав не приводится). Авторы решили, что 90 изолятов достаточно для характеристики всего разнообразия бактерий, выявляемых на данной среде. И это разнообразие оказалось в 170 раз ниже такового, полученного при анализе тотальной ДНК, выделенной прямо из почвы. Авторы вполне убедительно оценивают причины такого разрыва, называя следующие: не учитывается при посеве на одну среду разнообразие субстратов, их концентрация и условия культивирования, которые требуются для выделения самых разных эколого-трофических групп бактерий, а также неспособность некоторых бактерий расти на твердой среде и др. Но тогда приводимые цифры, оценивающие различие в бактериальном разнообразии в 170 раз, лишены всякого смысла, так как на одной среде учитывается только малая доля того разнообразия, которое может быть выявлено методом посева на целый ряд селективных сред. Чтобы выявить наиболее полный спектр бактерий (методом по-

сева), обитающих в данной почве, необходим посев на целый ряд сред, предполагающих возможность выделения бактерий из разных эколого-трофических и таксономических групп. Нужны специальные среды и особые условия культивирования для выделения целлюлозоразрушающих бактерий (аэробных и анаэробных), сульфатредукторов, метилотрофов и метаногенов, хемолитотрофов и фототрофов, олиготрофных бактерий, актиномицетов и бактерий актиномицетной линии и т.д. Даже устаревший ныне метод посева из почв на ряд сред для выявления так называемых «физиологических групп» — азотфиксаторы, денитрификаторы, нитрификаторы, целлюлозоразрушающие и т.д. — дал бы значительно большие величины бактериального разнообразия, чем посев на одну среду. Кроме того, необходимо создание разных условий для культивирования бактерий с учетом таких показателей как Eh и pH среды, температура, время культивирования, состав газовой фазы, концентрация веществ в среде и др. Если бы такой эксперимент был проведен, то разрыв между бактериальным разнообразием почвы, оцениваемой вышеприведенными разными методами культивирования бактерий, сократился бы в 50–100 раз. И только тогда можно было бы рассуждать о проценте тех известных таксонов, которые мы учитываем в почвах по сравнению с неизвестными до сих пор формами. Поэтому те цифры — 0,1–10%, которые, по мнению многих авторов, характеризуют долю известных нам форм бактерий, представляются весьма заниженными. Некоторые исследователи, исходя из этих цифр, делают еще более безапелляционные выводы — только 1% почвенных бактерий относится к культивируемым формам, все остальные — к некультивируемым. На такую неправомерную трактовку соотношения культивируемых и некультивируемых форм бактерий указывают и другие авторы (Rondon et al., 1999).

Многие бактерии находятся в почве в особом состоянии, которое определяется некоторыми авторами как «некультивируемое жизнеспособное состояние» (НЖС). Предложена физиологическая модель перехода бактериальных клеток в некультивируемое состояние. Необходимо создание особых условий, которые позволили бы бактериям перейти в культивируемое состояние. Для этого требуется, например, выдерживание клеток бактерий в течение некоторого времени в среде, содержащей ключевые соединения цикла Кребса, например, пируват, ацетат и др. (Головлев, 1998). Если не учитывать этого, то при выделении из почвы происходит недоучет известных форм бактерий, неспособных в момент их выделения дать рост на используемой среде в силу их особого состояния в почве. Известно, например, что при выделении из сухой почвы способность бактерий к образованию колоний значительно ниже по сравнению с таковой для бактерий, изолируемых из увлажненных почв с внесенным в них субстратом (Кожевин, 1989). Аналогичные примеры напрашиваются при определении соотношения численности бактерий по прямому методу (подсчет под люминесцентным микроскопом) и методу посева (коэффициент К). Так в почве этот показатель может составлять от 100 до 1 000, в то время как в ризосфере этот разрыв уменьшается до 10 (Кожевин, 1989). Все эти примеры подтверждают разное состояние клеток бактерий в почве и, следовательно, их большую (как в ризосфере или увлажненной почве с внесением субстрата) или меньшую (как в сухой почве) готовность к прорастанию, определяемую методом посева.

С другой стороны, разнообразие последовательностей генов 16S рРНК, выделяемых из микробной биомассы почв, будет всегда выше разнообразия соответствующих

последовательностей культур, выделенных из той же почвы. Причины такого расхождения следующие: более высокая генетическая неоднородность природных популяций по сравнению с популяциями коллекционных культур (Torsvik et al., 1990, 1996), задержка времени реассоциации в связи с недостаточной очисткой препарата ДНК из почвы от гумусовых веществ (Torsvik, 1990), наличие в почве значительного пула внеклеточных частично трансформированных нуклеиновых кислот (Асеева и др., 1977), присутствие в почве значительной доли некультивируемых форм, неспособных к росту на лабораторных средах, но вносящих свой вклад в разнообразие ДНК сообщества (Ward et al., 1995; Головлев, 1998), образование «химерных» последовательностей в ходе ПЦР (Amann et al., 1995), горизонтальный перенос генов между бактериями и рекомбинации между хромосомными генами близкородственных видов (Torsvik et al., 1996; Головлев, 1998).

Почва является банком, где сохраняются самые разнообразные формы микроорганизмов, многие из которых вообще не способны развиваться ни в почве, ни на искусственных средах, их местообитанием может быть организм человека или животных, растений или микроорганизмов, водные и морские экосистемы, термальные источники, пищевые продукты и другие субстраты. Таким образом, пытаясь учитывать множество присутствующих в почве типов бактериальной ДНК путем анализа амплифицированных последовательностей гена 16 S рРНК, мы определяем генофонд всего микробного мира биосферы, сосредоточенный в почве.

Поиск подходов к экологической оценке бактериального разнообразия

В качестве прогрессивных моментов в работах микробиологов последних лет следует отметить попытки перейти от констатации наличия тех или иных филумов в почвах к оценке экологических функций бактерий, входящих в эти филумы. Это подтверждается появлением исследований, целью которых является попытка найти закономерности в соотношении филумов бактерий в почвах разных биомов под разными фитоценозами, выявить корреляцию между таксономическим составом бактерий (пока на уровне филотипов) и возрастом почв, степенью их окультуренности и физико-химическими свойствами. Для этого многие исследователи начали использовать одновременно как молекулярно-биологические, так и традиционные методы выделения бактерий на питательные среды с последующей их идентификацией разными методами. Примеры такого подхода приведены ниже.

Канадскими микробиологами (Chow et al., 2002) изучалось бактериальное разнообразие ризосферной почвы под сосняками (*Pinus contorta*), расположенными в 3-х биогеохимических подзонах в центральной Британской Колумбии. Отбирались проростки сосны, как освобожденные от почвы, так и монолиты почвы вместе с проростками. Филогенетический анализ показал, что 85% из 709 клонов были классифицированы как Alpha, Beta, Gamma и Delta — Proteobacteria, Actinobacteria, группа Cytophaga-Flexibacter-Bacteroidetes, Acidobacteria, Verrucomicrobia. Доминировали представители Proteobacteria (55%) и Acidobacteria (19%). Остальные филотипы составили менее 4% от имеющихся в библиотеке клонов. 106 клонов 16S рДНК не могли быть отнесены ни к одному из известных филотипов. Наиболее интересным представляется вывод авторов о том, что географическое положение сосняков, под которыми были отобраны образцы почв, не сказалось на бактериальном разнообразии, оцениваемом по

соотношению клонов — везде доминировали представители Proteobacteria и Acidobacteria. Впоследствии из органических и минеральных горизонтов почв этих же биотопов были изолированы бактериальные культуры (1795 штаммов). Из них определенные до рода бактерии (42 рода) оказались представителями Beta и Gamma — Proteobacteria, Actinobacteria, группы Bacillus-Clostridium и Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides (Axelrood et al., 2002). Около половины собранной коллекции было представлено родами *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Paenibacillus* и *Arthrobacter*. Определение родов было проведено на основании анализа метиловых эфиров жирных кислот (FAME). При этом актинобактерии, среди которых преобладал артробактер, были наиболее характерны для неризосферной почвы.

При сравнении бактериальных сообществ почв под разными типами леса на территории Австрии было установлено, что под сосновыми лесами разнообразие прокариотных сообществ иное, чем под дубравами или елово-буковыми лесами, характерными для этой страны. Если под сосняками доминировали актинобактерии, то под елово-широколиственными лесами — представители группы Holophaga-Acidobacterium. При этом данные по составу сообществ коррелировали как с химическими свойствами почв, так и микробной активностью (Hackl et al., 2005).

При изучении бактериального разнообразия и структуры сообществ почв под естественными лесами и удобренных пахотных почв в районе Западной Амазонии было установлено, что во всех почвах доминируют представители ветви Acidobacteria (Kim et al., 2007). Однако в окультуренных почвах видовое богатство прокариот было на 25% больше, чем в лесных почвах.

В почвах альпийской тундры обнаружили неожиданно высокое бактериальное разнообразие, представленное 15 филотипами (Costello, Schmidt, 2003). Наиболее часто встречались Acidobacteria (26%), Proteobacteria (24%), Chloroflexi (16%), Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides (9%) и Verrucomicrobia (7%). Особенностью прокариотного состава этих почв явилось обнаружение высокой пропорции неизвестных ранее групп бактерий, входящих в филотип Chloroflexi. Эти бактерии доминировали при таянии снега, они также обнаруживались зимой под снегом в микроаэрофильных условиях. Авторам удалось выявить приуроченность этих прокариотных микроорганизмов к гидроморфным почвам с довольно низким содержанием органического вещества и высоким содержанием растворимого железа.

При обследовании бактериальных комплексов почв альпийских лугов скалистых гор Колорадо (Lipson, Schmidt, 2004), были составлены «библиотеки клонов» 16S рДНК для разных сезонов, культивируемые формы высевали на твердые среды. В результате удалось выявить сезонную динамику в структуре бактериальных сообществ. Весной преобладали Acidobacteria, зимой — Actinobacteria и члены группы Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides, летом — Verrucomicrobia и Betaproteobacteria. Представители Alphaproteobacteria встречались во все сезоны. В составе некультивируемых форм обнаружили два неописанных таксона.

Исследователям, изучавшим прокариотное разнообразие сообществ, сформировавшихся в напочвенных корках в пустыне Соноран (США), удалось не только выявить специфику в соотношении крупных филотипов в этих биотопах, но и провести сравнение по этому показателю между бактериальными сообществами пустынных почв, горных почв (плато Колорадо) и равнинными почвами сельскохозяйственных угодий

(Nagy et al., 2005). Оказалось, что различия в составе сообществ проявляются как на уровне доминантов, так и минорных компонентов. Так, если в напочвенных корках пустынь и гор доминируют цианобактерии, то в пустынных почвах — ацидобактерии, а в окультуренных почвах — протеобактерии. Следует отметить значительную долю актинобактерий во всех исследованных биотопах. Особый интерес представляет факт констатации высокой доли циано- и актинобактерий в высокогорных и пустынных биотопах, так как известно, что эти организмы образуют специфические ассоциации, формирующиеся на поверхности горных пород или почв (Зенова и др., 2005). Были найдены филумы, характерные только для одного из сравниваемых биотопов. Для пустынных корок это Chloroflexi и Deinococcus, для гор — Thermomicrobiales, для пустынных почв — Flexibacteria, для окультуренных — Verrucomicrobia. Представители Planctomycetes были выявлены в пустынных почвах (4,5%) и почвах сельскохозяйственных угодий (7,2%).

Попытка проследить за изменением бактериального разнообразия в процессе эволюции почв, возраст которых определяется цифрой 77 тысяч лет, была предпринята американскими микробиологами (Tarleral et al., 2008). В качестве объекта исследования были выбраны почвы дюн, сформировавшихся вдоль долины реки в Южной Джорджии (район субтропиков). Почвы дюн представляет собой толстый слой песчаных золотых наносов, которые периодически приносились и откладывались в течение 77 тысяч лет. Самые молодые наносы имеют возраст 5 тысяч лет. Растительный покров представлен дубами, соснами и кактусами, почвы покрыты лишайниками. Почвы никогда не использовались в сельском хозяйстве и практически не подвергались антропогенному воздействию. Образцы отбирались из горизонта Bw, сформированного на глубине 25–40 см и представляющего собой в основном илистую фракцию. Анализ бактериальных сообществ проводился как определением нуклеотидных последовательностей генов 16S рРНК, так и методом FAME (анализ метиловых эфиров жирных кислот). Было установлено, что состав бактериальных сообществ изменяется с возрастом почв — разнообразие, богатство и выравненность сообществ увеличиваются при переходе от молодых к более зрелым почвам. Во всех почвах, независимо от их возраста, доминировали представители филумов Acidobacteria (54%), Proteobacteria (19%), Planctomycetes (13%) и Chloroflexi (8%). Однако соотношение этих групп изменялось с увеличением возраста почв — относительное обилие Chloroflexi было максимальным в молодых почвах, в то время как доля Beta и Gammaproteobacteria, а также Acidobacteria увеличивалась. Концентрация и разнообразие Planctomycetes уменьшалось в зрелых почвах. Было высказано мнение (Buckley et al., 2006), что планктомицеты чувствительны ко всяким изменениям и нарушениям, происходящим в почвах в процессе их формирования, в том числе и антропогенным. Делается вывод, что обилие планктомицетов может быть использовано в качестве показателя сохранения почв в их естественном состоянии.

Оценка взаимосвязи бактериального разнообразия и биогеографии почвенных бактериальных сообществ была проведена американскими микробиологами (Fierer, Jackson, 2006). Исследование было выполнено на 98 образцах почв, отобранных в направлении от севера к югу на территории Америки. Для анализа состава сообществ и разнообразия использовался метод фингерпринтинга рДНК. В результате было показано, что бактериальное разнообразие не связано ни с широтой местности, ни с тем-

пературой или другими географическими факторами, которые определяют распространение растений и животных. Разнообразие и богатство бактериальных сообществ, по их мнению, зависит от типа биогеоценоза, и эти различия определяются, прежде всего, значениями рН почвы. Бактериальное разнообразие максимально в нейтральных почвах и минимально в кислых почвах. Авторы делают выводы о том, что распространение бактерий (на уровне крупных филогенетических групп) контролируется эдафическими факторами и коренным образом отличается от биогеографии «макроорганизмов». Была найдена корреляция между величиной рН и некоторыми другими свойствами почвы — дефицит влаги, содержание органического вещества и соотношение C/N.

С целью выявить взаимоотношения между свойствами почв и относительным обилием 6 наиболее распространенных филумов бактерий, были отобраны 70 образцов почв из разных типов биогеоценозов на территории Северной Америки (Fierer et al., 2007). Было показано, что из многих свойств почв степень доступности углерода является одним из главных факторов, определяющих соотношение трех групп бактерий — Acidobacteria, Betaproteobacteria и Bacteroidetes. С увеличением степени минерализации углерода доля представителей Acidobacteria уменьшалась, а доля Betaproteobacteria и Bacteroidetes увеличивалась. Этот вывод был подтвержден и в модельных опытах с внесением сахарозы в почвенные монолиты — уменьшалось обилие ацидобактерий при увеличении протеобактерий и бактериоидов. При этом внесение сахарозы приводило и к снижению кислотности — от 4,6 до 5,6. Обилие трех других групп — Alpha proteobacteria, Firmicutes и Actinobacteria не зависело от степени доступности углерода. Авторы предполагают, что в соответствии с полученными результатами возможно представителей Acidobacteria отнести к олиготрофам, а Betaproteobacteria и Bacteroidetes — к копиотрофам. Это подтверждается и данными по доминированию протеобактерий и бактериоидов в ризосфере (где больше доступного углерода), а ацидобактерий — в почве вне ризосферы. Однако исследователи заключают, что сделанные выводы не означают, что каждый из членов трех выше названных филотипов может быть отнесен к копиотрофам или олиготрофам, так как имеется большое филогенетическое разнообразие и вариабельность внутри каждой группы.

Для характеристики психротолерантных гетеротрофных бактерий, изолированных из разных экосистем Финской Лапландии, был использован комплекс молекулярно-биологических и традиционных методов (Mannisto, Haggblom, 2006). Для выделения использовали многочисленные среды, включающие разные источники углерода, экстракты почвы, мхов и лишайников. Чашки Петри инкубировали при 5 и 15 °С в течение 2 месяцев. Коллекция из 330 штаммов включала бактерии, выделенные из лесных почв, почв альпийской тундры, воды рек и озер, лишайников и водорослей. Используя метод экстракции ДНК изолятов с последующей ПЦР-амплификацией генов 16S рРНК, было установлено, что среди изолятов доминируют грамотрицательные бактерии, являющиеся членами подклассов Alpha, Beta и Gamma — Proteobacteria и группы Cytophaga-Flexibacter-Bacteroides. Более трети изолятов были идентифицированы как представители рода *Pseudomonas*, в почвах альпийской тундры псевдомонады составили 60% от всех изолятов. Другие грамотрицательные бактерии были представлены родами *Burkholderia*, *Collimonas*, *Pedobacter*, *Janthinobacter* и др. Большинство штаммов были психротолерантными — они росли при температуре от 0 до 30 °С, лишь 7%

штаммов росли при 35 °С. Более половины штаммов бактерий были активны при 5 °С, проявляя липазную и протеазную активности. Из всех исследованных культур 20% оказались способными к гидролизу крахмала и целлюлозы при 5 °С. Таким образом, авторы не только определили таксономический состав бактерий, выделенных из разных биотопов, но и показали корреляцию между их «холодным» местообитанием и способностью функционировать при низких температурах.

Другим примером комплексного подхода к изучению разнообразия и функционирования бактериальных комплексов почв может служить работа российских микробиологов (Куличевская и др., 2007), в которой изучался состав бактериального сообщества, развивающегося при разложении сфагнома в модельном лабораторном эксперименте. Молекулярный анализ выявил численное доминирование представителей филогенетических групп Alphaproteobacteria, Actinobacteria, и Planctomycetes. Доля планктомицетов возрастала на конечных этапах разложения сфагнома. Численность Firmicutes и Bacteroidetes, считающихся главными агентами бактериальной деструкции, была незначительной. Наиболее интересными представляются выводы авторов о функциональной роли бактерий, относящихся к филогруппам Alphaproteobacteria и Planctomycetes. Изоляты протеобактерий из этих филумов были способны использовать галактуронат — единственное обнаруженное в воде торфяника низкомолекулярное органическое соединение, а планктомицеты — целый ряд гетерополисахаридов. При дальнейшем изучении роли бактерий в деструкции полимеров в сфагновых болотах (Панкратов, 2007) было показано, что представители филумов Bacteroidetes и Betaproteobacteria осуществляют процесс разложения пектина, а Bacteroidetes и Alphaproteobacteria — ксилана в кислых олиготрофных болотах. Был также описан новый род бактерий *Mucilagibactor* gen nov., представители которого были способны к гидролизу пектина, ксилана, ламинарина и хондроитина в диапазоне pH 4,5–6 и температуре от 2 до 30 °С (Pankratov et al., 2007).

Итак, анализ работ по оценке бактериального разнообразия, выполненных за последние 10 лет, позволяет сделать следующие выводы:

1. В большинстве почв обнаружены представители неизвестных ранее филумов Acidobacteria, Verrucomicrobia и Planctomycetes.

2. Определено относительное обилие некоторых известных филогенетических групп бактерий. Исходя из данных разных исследователей, можно сделать вывод о том, что в почвах доминируют представители филумов Acidobacteria (19–54%) и Proteobacteria (19–55%). Бактерии, входящие в филумы Verrucomicrobia, составляют около 7%, Planctomycetes — 4–13%.

3. Предпринята попытка поисков корреляции между относительным обилием бактериальных филумов и такими экологическими факторами как тип фитоценоза, возраст почв, характер землепользования, pH почв. Однако на уровне таких крупных таксонов, как филумы, куда входят бактерии разных эколого-физиологических групп, полученные выводы вряд ли имеют прогностическую ценность. Об этом свидетельствуют уже имеющиеся противоречия в данных разных авторов. Так, если одни исследователи (Nagy et al., 2005) сообщают о том, что представителей Planctomycetes больше в почвах сельскохозяйственных угодий, чем в пустынных почвах, то другие (Buckley et al., 2006) считают, что планктомицеты чувствительны ко всяким антропогенным воздействиям и доминируют в ненарушенных заповедных почвах.

4. Наиболее значимым представляется появление работ, в которых используется комплекс молекулярно-биологических и традиционных методов культивирования с выделением бактерий, их идентификацией на родовом уровне и определением их экологических функций.

5. Особого рассмотрения заслуживает проблема разработки подходов к культивированию ранее считавшихся «некультивируемыми» групп бактерий. Обзор этих работ дан в последующем подразделе.

Новые подходы к изолированию из почв «некультивируемых» форм бактерий

Количество новых филогенетических групп домена Bacteria увеличилось от 10 (90-е годы) до 40 в настоящее время. Однако, в 13 из них не найдено пока культивируемых форм (Fry, 2008). Постепенно начали разрабатывать новые подходы к изолированию и культивированию ранее считавшихся некультивируемыми бактерий (Stevenson et al., 2004). Так было предложено для выделения представителей Acidobacteria и Verrucomicrobia изменить способы культивирования, которые состоят в использовании бедных по составу агаризованных сред, увеличении сроков инкубации до 30 дней, защите клеток от кислорода, введении гумусовых кислот или их аналогов в питательную среду. Бактерии пробовали инкубировать в среде с пониженным содержанием кислорода или в анаэробных условиях. Значительно больше было выделено ацидобактерий в атмосфере 5% CO₂. Добавление гумусовых кислот или почвенного экстракта не оказало влияния на выделение ацидобактерий. После появления колоний на чашках был применен метод смыва колоний с чашек с последующим их PCR анализом и использованием специфических праймеров. Подобная процедура была применена для выделения представителей Verrucomicrobia из кишечника термитов. Для выделения использовали среду с дрожжевым экстрактом, пептоном (0,1%) и/или ацетатом и каталазой. В результате были выделены и идентифицированы культуры ацидобактерий, принадлежащие к подгруппе 1, и веррукомикробии, относящиеся к подгруппе 4. Было показано, что представители Verrucomicrobia, выделенные из кишечника термитов, являются типичными автохтонными обитателями этих насекомых, в отличие от ацидобактерий, типичных для почв.

Несмотря на то, что большинство авторов, изучавших бактериальное разнообразие почв молекулярно-биологическими методами, отмечали присутствие, а иногда и доминирование представителей филума Acidobacteria в кислых почвах, практически очень мало было известно об их физиологии. Наиболее значимой с экологической точки зрения представляется работа микробиологов, которым удалось выделить из верховых кислых болот чистые культуры ацидобактерий, способных к росту при низких температурах с оптимумом pH 3,5–4,5 (Pankratov et al., 2008). Авторы применили комплекс методов, позволивших им определить численность и эколого-физиологические особенности этих типичных для болот бактерий. Рост ацидобактерий удалось получить после добавления разных субстратов к образцам торфа с последующим контролем роста бактерий с помощью метода FISH (in situ гибридизация с 16S рРНК-специфическими флуоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами). В результате было показано, что культуры ацидобактерий способны к использованию таких субстратов как глюкоза, пектин, ксилан, крахмал, а также галактуроновая кислота — характерный компонент клеточных стенок сфагнома. Авторы так характери-

зуют экологическую нишу этих бактерий — ацидобактерии выживают в торфяниках, используя различные гетерополисахариды, которые освобождаются в результате деградации сфагнома и других растительных остатков. При этом они способны осуществлять свои функции при низких температурах и в кислой среде, что характерно для верховых болот.

В настоящее время филум *Acidobacteria* включает 4 рода: *Acidobacterium*, *Geothrix*, *Holophaga* и *Terriglobus*. Последний род был описан в 2007 г. (Eichorst et al., 2007). Бактерии этого рода в отличие от культур других родов являются умеренными ацидофилами (растут при pH от 5 до 7), не способны к росту при 37 °C и содержат другой набор жирных кислот.

Другая филогенетическая ветвь домена *Bacteria* — *Planctomycetes* считается одной из наиболее загадочных групп прокариотных микроорганизмов. Это проявляется в том, что отсутствие пептидогликана в клеточной стенке делает их сходными с хламидиями, а окружение нуклеоида планктомицетов двуслойной мембраной сближает их с эукариотными организмами. В течение длительного времени не удавалось культивировать эти бактерии. С помощью молекулярно-биологических методов эти организмы были обнаружены первоначально в водной среде, а затем и в почве (Liesack, Stackebrandt, 1992., Zarda et al., 1997). Затем методом *in situ* гибридизации с 16S рРНК-специфичными флуоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами (FISH) было показано, что представители *Planctomycetes* являются одной из доминирующих групп бактерий в сфагновых болотах (Куличевская и др., 2006). Популяционная численность планктомицетов в аэробных слоях торфяника составляла $0,4-2 \times 10^7$ клеток/г сырого торфа. Для выделения культур планктомицетов авторы разработали новый эффективный подход, заключающийся в сочетании культурального метода изоляции планктомицетов с мониторингом всех этапов процедуры выделения этих организмов методом FISH. При этом авторы использовали и метод накопительных культур (получение биопленок на покровных стеклах, погруженных в чашки Петри с голодным агаром, инокулированным отжатой из торфа водой). После инкубации чашек при комнатной температуре в течение 1–3 месяцев проводили рассев на ряд разбавленных сред с pH 5,8–6. В результате удалось получить чистые культуры планктомицетов. Далее было показано, что изоляты представляют собой новые таксоны планктомицетов, о чем свидетельствовал низкий уровень сходства последовательностей их генов 16S рРНК с таковыми у известных культур этой группы. «Болотные» планктомицеты отличались от ранее описанных и рядом морфологических особенностей. Впоследствии были описаны новые роды и виды этих необычных организмов — типичных обитателей торфяников (Kulichevskaya et al., 2007, 2008). Бактерии этих родов оказались способными к существованию в широком диапазоне pH (от 4,2 до 7,5) и температуре от 4 до 33 °C. Было установлено, что планктомицеты могут разлагать такие полисахариды как пектин, ламинарии и ксилан, но не способны, как и ацидобактерии, к гидролизу целлюлозы и хитина.

Нанобактерии

Особого рассмотрения заслуживают нанобактерии — самые мелкие представители прокариотных организмов. Подавляющее большинство бактерий имеет линейные размеры примерно 2–5 мкм. Мелкие бактериальные формы, размером менее 0,2–0,4 мкм,

исследованы значительно меньше. Развитие современных методов: применение ядерных мембранных фильтров, флуоресцентного микроскопа, просвечивающего и сканирующего электронного микроскопа для исследования почвенных препаратов и тонких срезов бактерий, внедрение молекулярно-биологических методов, позволило по-иному взглянуть на мельчайших представителей мира прокариот.

Современная концепция выживания микроорганизмов в естественных средах предусматривает переход их в, так называемое, «некультивируемое, но жизнеспособное состояние» (Головлев, 1998; Чернов и др., 2005). Характерной особенностью такого состояния является уменьшение клеточного размера и высокая устойчивость клеток к физическим и химическим воздействиям. Уменьшение клеточного размера приводит к появлению ультрамикрформ, или наноклеток бактерий. Феномен нанотрансформации как в естественных средах обитания (вода, почва), так и в чистых культурах был обнаружен у некоторых сапротрофных и патогенных бактерий еще в прошлом веке (Виноградский, 1952; Никитин, 1964; Звягинцев, 1987; Литвин и др., 2000).

Термин «нанобактерии» впервые употребил Р. Морита (Morita, 1988), однако широко использоваться он начал в работах финского микробиолога О. Каяндера (Kajander, Ciftcioglu, 1998), обнаружившего их внутри «песчинок» при мочекаменной болезни, а также в работах американского геолога Р. Фолка, открывшего подобные микроорганизмы в пробах осадочных пород (Folk, 1996). В настоящее время к нанобактериям относят мелкие прокариотные организмы с линейными размерами менее 0,2 мкм (по мнению некоторых авторов менее 0,4 мкм). В научной литературе, помимо термина нанобактерии, используют другие названия: ультрамикробактерии, наноформы, нанобактерии, карликовые клетки, фильтрующиеся клетки, *l*-формы и некоторые другие (Крисс и др., 1948; Никитин, 1964; Casida, 1969; Вае, Casida, 1973; Morita, 1988; Литвин и др., 2000).

Физиология, таксономия и экология нанобактерий остаются до настоящего времени малоизученными. Многие нанобактерии не удается выращивать на питательных средах и они попадают из-за этого в категорию «жизнеспособных некультивируемых форм». Предполагается, что нанобактерии могут принадлежать к одной из следующих категорий: 1) таксономически обособленная группа бактерий; 2) формы бактерий с нормальными размерами, уменьшившиеся в результате хранения, действия неблагоприятных условий, воздействия стрессоров; 3) нежизнеспособные формы, произошедшие из первой и второй групп (Panikov, 2005).

В последнее десятилетие нанобактерии внезапно привлекли к себе пристальное внимание научного сообщества: почвоведов, гидробиологов, геологов, медиков, экзобиологов и широкой общественности. Они были обнаружены в почве, на поверхности горных пород и минералов, внутри марсианских метеоритов, в почечных камнях и зубном камне, в сыворотке крови, используемой для переливаний (Вайнштейн, Кудряшова, 2000; Мишустина, 2004; Panikov, 2005; Дуда и др., 2007; Дмитриев и др., 2008).

Сыворотку и кровь, широко используемые для переливаний, стерилизуют фильтрацией. Однако фильтрующиеся формы, такие, как вирусы и нанобактерии, не удается удалить этим методом. Финские микробиологи выделили из крови и сыворотки человека и описали ультрамелкую бактерию, получившую название *Nanobacterium sanguineum*. Интересной особенностью *N. sanguineum* является то, что ее клетки могут служить центрами биоминерализации, т.е. биогенного образования минералов в ма-

кроорганизме. Известно также, что чистая культура *N. sanguineum*, растущая на стандартной среде с сывороткой, откладывает биогенный апатит вокруг клеток (Kajander, Ciftcioglu, 1998).

Согласно анализу 16S рРНК другие нанобактерии, обнаруженные внутри тела человека, отнесены к классу Alphaproteobacteria, патогенным для человека родам *Brucella* и *Bartonella* (Kajander, Ciftcioglu, 1998). Однако до сих пор остается неясным, являются ли нанобактерии возбудителями заболеваний человека. По мнению ряда исследователей, нанобактерии способны вызывать мочеполовые инфекции, пародонтоз, онкологические заболевания или сопутствовать им (Panikov, 2005).

Нанобактерии были обнаружены в морской воде (Крисс и др., 1948; Mishustina, 1973), где составляли значительную долю от общей численности бактерий. Долгое время единственной выделенной и наиболее исследованной нанобактерией была *Sphingopyxis alaskensis* — морская бактерия, принадлежащая к классу Alphaproteobacteria (Godoy et al., 2003). Несколько лет назад (Rappe et al., 2002) были выделены роды нанобактерий, принадлежащие кластеру SAR11. Сравнительно недавно из подводных гидротермальных систем Атлантического и Тихого океанов были выделены археи наноразмера (Huber et al., 2003). Новому виду было присвоено название *Nanoarchaeum equitans*, он был отнесен к филуму Nanoarchaeota. Эти бактерии растут на поверхности археобактерии-хозяина, нового представителя рода *Ignicoccus*. *N. equitans* обладает наименьшим геномом среди архей. Все попытки культивировать *N. equitans* отдельно от клеток хозяина были неудачны.

По мнению некоторых исследователей нанобактерии инициируют образование кристаллов кальцита и арагонита, за счет притяжения катионов к отрицательно заряженным клеткам. Предполагается участие нанобактерий в образовании рудных минералов (пирит, халькопирит, халькоцит), различных форм кремнезема (опал, халцедон, кристобалит) и глинистых минералов (Folk, Lynch, 1997; Folk, 1999; Folk, Taylor, 2002).

Для почвенных микробиологов изучение нанобактерий представляет большой интерес как составная часть «скрытого» биоразнообразия почвенных прокариот и важный ресурс биотехнологии. Очевидна необходимость изучения численности, физиологического состояния, таксономической принадлежности и экологических функций почвенных нанобактерий. Данные о численности почвенных нанобактерий крайне ограничены и противоречивы, что обусловлено как различными методами выделения нанобактерий, так и разными критериями величин их размеров (менее 0,2 мкм или менее 0,3–0,4 мкм) принимаемых разными исследователями. Для выделения нанобактерий в настоящее время используется как метод фильтрации почвенной суспензии через мембранные фильтры (Iizuka et al., 1998), так и модификация метода предельных разведений, дополненная длительной инкубацией накопительных культур с последующей фильтрацией через мембранные фильтры (Hahn et al., 2003). При этом исследователи, как правило, работают каким-то одним из этих методов, что также приводит к противоречивости результатов.

Уже давно было известно, что бактерии в почве имеют гораздо меньшие размеры, чем на питательных средах (Виноградский, 1952; Новогрудский, 1956; Никитин, 1964; Звягинцев, 1987). Однако к данным о размерах бактериальных клеток, полученным с использованием флуоресцентного и электронного микроскопа, следует относиться с

большой осторожностью, поскольку они не дают точного представления о величине объекта (Гузев, Звягинцев, 2003).

По оценкам разных авторов численность нанобактерий в разных почвах и сопряженных с почвой субстратах может достигать не менее половины от общей численности бактерий в образце, т.е. достигать величин около миллиарда в 1 г почвы. Так по оценке зарубежных исследователей, выполненных с помощью электронной микроскопии, доля клеток бактерий с размерами менее 0,3 мкм достигала 70% от общего числа клеток (Bae, Casida, 1973), с помощью метода FISH были получены примерно такие же результаты — 60–70%. В исследованных экстремальных биотопах (грунтах вечной мерзлоты Восточной Сибири, нефтешламах, биопленках труб подземных нефтепроводов) численность нанобактерий колебалась от 29 до 34% от общего числа бактерий (Дмитриев и др., 2008).

Полученные результаты по оценке численности нанобактерий в некоторых почвах России (чернозем, торфяная почва, дерново-подзолистая почва) близки к данным, полученным другими исследователями — около 20% от общего числа бактерий, что составляет сотни миллионов клеток в 1 г почвы (Лысак, Лапыгина, 2007).

Данные о метаболической активности нанобактерий весьма ограничены. Было обнаружено, что у клеток размером менее 0,4 мкм скорость роста была ниже, чем у относительно больших клеток (De Fede, Sexstone, 2001). Изучение ультратонких срезов почвенной суспензии выявило присутствие мелких объектов, которые могли принадлежать только клеткам, поскольку четко прослеживалась клеточная стенка, цитоплазматическая мембрана, мезосомы и т.д. Очень редко были видны септы, что говорит о низкой метаболической активности бактерий *in situ* (De Fede, Sexstone, 2001).

Доля нанобактерий в образцах почв и мерзлых грунтов Арктики и Антарктики была значительной (более половины клеток) и превышала долю бактериальных клеток с обычными размерами. Обращало на себя внимание доминирование клеток бактерий с грамотрицательным типом клеточной стенки (Soina et al., 2004).

Сравнительное изучение метаболической активности фракции клеток обычного размера и более мелких клеток (менее 0,4 мкм) при помощи метода BIOLOG выявило ограниченную способность нанобактерий к утилизации субстратов (углеводы и органические кислоты), тогда как клетки обычного размера использовали более широкий спектр субстратов (Panikov, 2005).

Было также исследовано физиологическое состояние бактерий в основных генетических горизонтах верхового торфяника с использованием красителя L7012, позволяющего дифференцировать клетки с ненарушенной мембраной (живые) от клеток с поврежденной мембраной (мертвые или физиологически неактивные). Численность нанобактерий размером менее 0,2 мкм в основных генетических горизонтах верхового торфяника составляла от 100 до 500 млн. клеток в 1 г, уменьшаясь вниз по профилю, при этом подавляющая часть клеток нанобактерий (около 95%) имели ненарушенную клеточную мембрану.

Исследование верхних горизонты городских почв выявило в них довольно значительную численность нанобактерий — около 1 млрд. клеток в 1 г почвы (Iizuka et al., 1998).

Сведения о таксономической принадлежности нанобактерий также крайне ограничены. Изучение образцов полупустынных почв методом разведений с последующей

фильтрацией через мембранные фильтры (размер пор 0,2–0,3 мкм) позволило выделить из две фракции клеток. Клетки первой фракции после пассажа через питательные среды приобрели «нормальные» размеры, клетки второй сохраняли малые размеры, что указывает на принадлежность их к истинным нанобактериям. С помощью метода ПЦР была проанализирована фракция нанобактерий полупустынных почв. Бактериальные культуры, идентифицированные как Alpha- и Betaproteobacteria, сохраняли карликовость клеток, тогда как мелкие клетки, отнесенные к родам *Arthrobacter*, *Propionibacterium* и другим актинобактериям вновь обретали большие размеры. Процедура повторного фильтрования проб позволила выделить из почв представителей истинных нанобактерий. Они отнесены к филуму Crenarchaeota и четырем риботипам филума Proteobacteria, Firmicutes, Actinobacteria и неизвестной ранее филогруппе TM-7 (Rutz, Kieft, 2004).

Изучение бактериальных сообществ анаэробных почв рисовников позволило выделить три новых рода истинных нанобактерий. Малые размеры клеток были стабильной характеристикой и сохранялись даже при росте организмов на богатых субстратах. Содержание ГЦ в ДНК этих родов составляло 63%; клетки были подвижны и обладали одним жгутиком. Филогенетический анализ 16S рДНК показал, что новые роды принадлежат к ветви Verrucomicrobiales (Janssen et al., 1997).

Сравнение фракции почвенных (почва, к сожалению, не указана) нанобактерий, полученной пропусканием через мембранные фильтры, с большими клетками из почвенной суспензии с помощью метода BIOLOG и анализа 16S рДНК показало, что клетки нанобактерий фенотипически и генотипически отличаются от больших (De Fede, Sextone, 2001).

В нашей стране работы по выделению и изучению нанобактерий успешно идут в лаборатории структурно-функциональной адаптации микроорганизмов ИБФМ РАН под руководством В.И. Дуды. В этой лаборатории выделены и описаны нанобактерии из вечномерзлых отложений, из нефтяных шламов (илов) со дна водоемов, симбионтов сине-зеленых водорослей (Дмитриев и др., 2004, 2008; Дуда и др., 2007; Сузина и др., 2008). Нанобактерии, выделенные из грунтов вечной мерзлоты и нефтешламов, удалось выделить в чистую культуру и отнести ее по ряду признаков к недавно описанному роду *Kaistia*. Оказалось, что выделенные в лаборатории штаммы образуют в цикле развития два типа клеток: кокковидные, имеющие в диаметре 0,4–0,8 мкм и ультрамелкие с диаметром 0,2–0,3 нм. Эти свободноживущие бактерии могут быть факультативными паразитами фототрофных и гетеротрофных бактерий.

Вероятно, с определенной осторожностью, к нанобактериям могут быть отнесены и представители довольно хорошо изученного в настоящее время рода *Bdellovibrio*, имеющего размеры клеток 0,2–0,5 мкм, и некоторые микоплазмы, характеризующиеся мелкими размерами и отсутствием ригидной клеточной стенки.

При помощи метода фильтрации проб почвенной суспензии через мембранные фильтры (размер пор 0,2 мкм) были выделены нанобактерии из образцов торфяной почвы. Таксономическая принадлежность нанобактерий была изучена с помощью метода FISH. Среди нанобактерий обнаружены представители доменов Archaea (10–16%) и Eubacteria (26–35%). Среди Eubacteria доминировали грамтрицательные бактерии филогенетических групп Proteobacteria классов Alpha-, Beta-, Gamma- и Deltaproteobacteria и Cytophaga. Доля неидентифицированных клеток составляла 55%, что сви-

детельствовало о присутствии среди нанобактерий неизвестных или слабоизученных таксонов.

Итак, подводя итог вышесказанному, очевидно, что нанобактерии широко распространены в биосфере, ими освоены самые разные экологические ниши: организм человека и животных, пресные и соленые воды, гипертермальные источники, горные породы и почвы. При этом нанобактерии составляют значительную и наименее изученную часть почвенного бактериального разнообразия. Особого внимания заслуживает изучение истинных нанобактерий, сохраняющих на протяжении всего жизненного цикла малые размеры. Роль их в диагенезе вторичных почвенных минералов, видимо, значительна, что требует самого тщательного изучения, поскольку подобного рода исследования имеют несомненную теоретическую ценность и важное практическое значение.

Представляет интерес распределение в почве функций между бактериями обычного размера и наноформами. Обычные бактерии выполняют в почве самые разнообразные экологические функции (Звягинцев и др., 2003). Видимо это относится и к тем бактериям, которые в жизненном цикле развития способны образовывать наноформы. Сложнее определить функции истинных нанобактерий, сохраняющих в течение всего жизненного цикла малые размеры. Правомочно предположить, что эти организмы, обладая малыми размерами и высокой устойчивостью к факторам внешней среды, способны принимать участие в новообразовании минералов по всему почвенному профилю. В верхних же горизонтах почвы, будучи облигатными или факультативными паразитами бактерий, а, возможно, и других обитателей почвы (водорослей, простейших, почвенных беспозвоночных), нанобактерии могут оказывать существенное влияние на популяционную динамику разнообразных почвенных обитателей.

О перспективах оценки бактериального разнообразия почв и возможностях интеграции разных методов

Основная задача, которая стоит перед почвенными микробиологами в настоящее время, очень точно сформулирована в названии обзора норвежских микробиологов «Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems» (Torsvik, Ovreas, 2002). Авторы перечисляют все молекулярно-биологические методы, которые были предложены и использованы для определения микробного разнообразия почв. Основным выводом этих авторов, как и многих других молекулярных биологов, работающих в этой области, — необходимы новые подходы и методы, которые позволят выявить связь между филогенетическими группами и их функциями в почве. Это прежде всего количественный сравнительный экспресс-анализ рРНК генов и генов ключевых ферментов, которые могут дать информацию о филогении и экологии функциональных групп бактерий, ответственных за процессы типа нитрификации, денитрификации, окисления метана и др. Уже начали использоваться комбинации методов микрорадиоавтографии и FISH, сравнения содержания стабильных изотопов с анализом фосфолипидов жирных кислот, введение 5-бром-22-деоксиуридина (BrdU) в ДНК — для определения метаболически активных членов сообщества.

Одновременно с введением новых методов авторы считают необходимым обратить внимание на изучение влияния разных экологических факторов и особенно свойств почв на микробное разнообразие. В качестве таких факторов перечисляются содержание и

тип органического вещества, значения рН, размер почвенных частиц, на которых адсорбируются микроорганизмы, водный режим и др. Все эти вопросы не раз обсуждались российскими микробиологами и почвоведом. Существуют монографии, большое количество статей и обзоров, в которых продемонстрирована взаимосвязь между местобитанием микроорганизмов, свойствами почвы и их таксономическим составом и функциями (Звягинцев, 1987; Звягинцев и др., 1994, 1997, 1999; Добровольская и др., 2001; Добровольская, 2002). Все выводы о структурно-функциональной организации микробных сообществ почв были сделаны этими авторами на основании результатов микробиологических анализов почвенных образцов, выполненных традиционным методом посева. В настоящее время зарубежные микробиологи ставят на обсуждение те же вопросы и пытаются решить их на основании результатов молекулярно-биологических методов. Однако на уровне крупных филумов, как замечают и сами авторы, очень трудно найти корреляцию между филогенетическим и экологическим микробным разнообразием. Переход от баз данных по микробному разнообразию, составленных на основании молекулярно-биологических методов, к анализу экологических функций почвенных микроорганизмов — одна из главных задач почвенной микробиологии в настоящее время. Значимость этой проблемы отражена в названиях обзоров, опубликованных за последние годы: «An ecological perspective on bacterial biodiversity» (Horner-Devine et al., 2004), «Microbial diversity and soil functions» (Nannipieri, 2003), «Toward an ecological classification of soil bacteria» (Fierer et al., 2007). Анализируя преимущества и недостатки каждого из существующих ныне методов оценки бактериального разнообразия, авторы приходят к выводу о том, что необходим дальнейший поиск методов и подходов, чтобы ответить на тот главный вопрос, который они ставят на обсуждение — как связаны между собой генетическое разнообразие, структура микробных сообществ и почвенные функции. Из анализа экспериментальных работ, проведенных разными исследователями, становится очевидным пока лишь то, что нет четкой корреляции между микробным разнообразием почв и скоростью деструкции органического вещества. Элиминирование одной из групп бактерий не оказывало значительного влияния на этот процесс, так как другие группы микроорганизмов осуществляли эти функции (Nannipieri et al., 2003). Этот принцип, названный «дублирование экологических функций», давно был сформулирован одним из авторов настоящего обзора (Звягинцев, 1987). Из результатов данных многочисленных экспериментальных исследований следует, что чем больше дублеров, тем быстрее идет процесс (разложение сахаров, спиртов, органических кислот) и чем меньше дублеров, тем медленнее идет процесс (разложение фенола, анилина, ряда пестицидов и др.). Принцип дублирования весьма широко действует в почвах и, очевидно, дает возможность более точно и тонко поддерживать гомеостаз даже в изменяющихся физико-химических условиях (Звягинцев, 1987).

Для выявления роли микроорганизмов в ведущих почвенных процессах необходимо, по мнению многих исследователей, научиться определять соотношение активных и покоящихся форм микроорганизмов в почве. Для этого предлагается использовать радиоуглеродные метки, которые помогут установить связь между количеством лабильной и общей ДНК в микробной биомассе. Кроме того, дальнейшая таксономическая и функциональная характеристика C^{13} ДНК позволит так же более точно предсказать изменения в составе микробных сообществ, происходящие при внесении разных источников C^{13} в почву (Nannipieri et al., 2003).

Нам представляется, что несмотря на имеющиеся в настоящее время глубокие противоречия в результатах оценки бактериального разнообразия почв молекулярно-биологическими и традиционными методами посева, возможно идти по пути одновременного использования в будущем этих методов. Следует отметить, что в настоящее время в Рибосомальной Базе Данных (RDP) содержатся сведения о почти 10 000 тысячах полных и частичных последовательностях фрагментов генов 16 S рРНК коллекционных культур и «почвенных клонов» (Maidak et al., 1999). База эта все время пополняется, что позволит со временем более точно трактовать сведения, получаемые на основании изучения амплификации фрагментов гена 16S рРНК экстрактов ДНК из почвы.

Мы уже приводили примеры одновременного использования исследователями молекулярно-биологических и традиционных методов посева для оценки микробного разнообразия почв. Еще одним примером интеграции разных методов для анализа микробного разнообразия почв, может служить работа, в которой использовались традиционные методы культивирования, генетический анализ и потенциальная метаболическая активность почв, определяемая с помощью метода BIOLOG. Установлена корреляция между скоростью деградации загрязнителей почвы, метаболической активностью, генетическим разнообразием и численностью бактерий (Watts, Wellington, 1999).

Совместная работа молекулярных биологов, микробиологов и почвоведов должна начинаться с самых первых шагов: с чисто методических подходов к отбору почвенных проб для анализа образцов, что представляется весьма значимым в плане интерпретации полученных результатов. Во-первых, необходимо привлечение почвоведов, которые должны грамотно описать и определить тип почвы, разделив ее на генетические горизонты, определив ее физические и химические свойства. В большинстве публикаций, посвященных оценке бактериального разнообразия почв с помощью молекулярно-генетических методов, не указывается ни тип почвы, ни ее положение в рельефе, ни название горизонта, из которого отбирается образец, не всегда приводится и описание растительности, нет описания климата и диапазона температур, которые определяют водно-воздушный режим почв. Только при таком описании можно будет вести дискуссию о возможности функционирования в той или иной почве термофильных креноархей или анаэробных фототрофных бактерий.

Далее, необходим отбор почвенных образцов с учетом как вертикально-ярусной структуры, так и почвенных мезо и микролюков. Поскольку таксономический состав микробных сообществ подвержен сезонным изменениям, следует проводить отбор проб несколько раз в году, учитывая влажность и температуру почв.

Следует отметить, что появились уже положительные примеры отхода от средней пробы отбора почвенных образцов при определении бактериального разнообразия почв молекулярно-биологическими методами. В работе Лидемана и др. (Luedemann et al., 1999) образцы отбирались послойно из почвенного монолита, залитого водой с учетом градиента концентрации кислорода. Из каждого слоя толщиной 0,2 мм была экстрагирована ДНК, дальнейший анализ проводился методом «fingerprint». Была показана корреляция между типом сообщества и концентрацией кислорода, определяемой глубиной взятия образца. Сравнительный анализ последовательностей фрагментов генов 16S рРНК показал, что в оксигенных почвенных слоях доминируют

популяции протеобактерий, а в лишенных кислорода слоях — грамположительные бактерии *Bacillus* и *Clostridium*.

Наметился дальнейший прогресс в плане усовершенствования методов в целях определения метаболизма и функций бактерий, в том числе и присутствующих в почве в некультивируемом, но жизнеспособном состоянии. Для этого предлагаются следующие новые подходы (Rondon et al., 1999) — метагеномный (metagenome), связанный с клонированием и анализом больших фрагментов почвенной бактериальной ДНК, и экспрессионного клонирования (expression-cloning). При этом становится возможным охарактеризовать не только гены 16S рРНК, но и структурные гены, ответственные за работу отдельных ферментов, таких, например, как нитратредуктаза, рибулозофосфаткарбоксилаза, метанолгидрогеназа и другие, что позволит сделать первые шаги к поиску связи между таксономической структурой и функционированием почвенных микробных сообществ.

Разработан также метод, который позволит распознавать редкие или новые филогенетические группы при помощи предварительного исключения из ПЦР наиболее многочисленных последовательностей путем их связывания со специфическими пептидами (Wintringerode et al., 1999).

Для количественной оценки структуры микробных сообществ предложено использовать набор экологических индексов, рассчитанных на основании данных как молекулярно-биологического метода, так и анализа профилей метиловых эфиров жирных кислот и фосфолипидов (Peacocki et al., 1999). Этот набор включал такие индексы как обилие, выравненность, коэффициент сходства между сообществами и др. Результаты показали значительную корреляцию между индексами, вычисленными по данным разных методов. Аналогичные индексы было предложено использовать ранее (Добровольская и др., 1997, 1999) для характеристики структуры бактериальных сообществ, определяемой по методу посева.

Не менее значимым, чем усовершенствование и интеграция методов, является развитие направления в области изучения микробного разнообразия почв, связанного с описанием тех мест и экосистем, где обитают и размножаются разнообразные, в том числе и уникальные формы микроорганизмов. Разработанный нами вертикально-ярусный и географический подходы к анализу микробных сообществ (Звягинцев и др., 1999, Добровольская, 2002) имеют своей целью дать такое описание. Аналогичные взгляды, касающиеся необходимости точного указания местонахождения и относительного обилия разных видов микроорганизмов в природных экосистемах, высказывают и другие авторы (Kennedy, Gewin, 1997; Rondon et al., 1999). Они же предлагают охранять и сами природные ресурсы, содержащие высокое микробное разнообразие. Ранее подобная точка зрения была высказана Г.А. Заварзиным, написавшим, что защите должны подлежать не отдельные микроорганизмы в пробирках, а природные биоценозы. Поэтому «заповедники для микробов нужны, пожалуй, не менее чем для любых других генетических ресурсов» (Заварзин, 1990).

Подготавливаемые в настоящее время российскими почвоведомы красные книги почв по аналогии с таковыми для растений и животных, также имеют своей целью сохранить не только редкие почвы, но их содержимое — генетический фонд биоразнообразия жизни на Земле. Имеет смысл и длительная криоконсервация почвенных образцов, представляющих особый интерес в плане сохранения в них разнообразных,

в том числе и древних форм почвенных микроорганизмов. Известно о сохранении жизнеспособности бактерий в породах возрастом в несколько миллионов лет, пролежавших все это время в замороженном состоянии. Причем, вывод микроорганизмов из анабиоза не требует каких-либо специальных приемов, он происходит довольно быстро на обычных питательных средах и при обычных условиях (Zvyagintsev, 1995).

Таким образом, сочетание природоохранных мероприятий с одновременным усовершенствованием и интеграцией методов оценки почвенного микробного разнообразия позволит объединить в будущем усилия ученых, направленные на сохранение стабильности экосистем и биосферы в целом.

Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений¹

В.Г. Онопченко

Связь между распространением отдельных видов растений и свойствами почв на внутриценотическом уровне

Связь между распространением отдельных видов растений и свойствами почв внутри растительных сообществ (т.е. в масштабе десятков сантиметров — десятков метров) хорошо известна и иллюстрируется многими примерами. Приведем лишь немногие из них.

Сопряженное исследование распространения растений и изменения свойств почв в сосняке-зеленомошнике на Валдае выявило несколько значимых связей в пределах пробной площади 3600 м², разбитой на площадки 2 × 2 м. Участие вейника тростниковидного (*Calamagrostis arundinaceae*) резко увеличивалось на участках с повышенным рН горизонта В, где располагается большая часть его корней (Рысин, Рысина, 1987). В то же время участие напочвенного зеленого мха *Aulacomnium palustre* резко снижалось с увеличением рН подстилки (рис. 8).

В альпийских сообществах северо-западного Кавказа (Тебердинский заповедник) сопряженный анализ пространственной структуры фитоценозов и свойств почвы в масштабе 200–500 см² выявил значимую приуроченность отдельных видов растений к микроучасткам, отличающимся по ряду почвенных свойств (Онопченко и др., 1998). Так на альпийских коврах (сообщества с коротким вегетационным периодом, приуроченные к понижениям мезорельефа и долго находящиеся под снегом) *Taraxacum steveni* повышал свое покрытие на участках с высоким содержанием органического вещества и общего фосфора, а участки с меньшим гумусонакоплением предпочитал *Hyalopoa pontica*.

В горных условиях, где мощность почвы может ограничивать развитие корневых систем растений обнаруживается довольно четкая приуроченность отдельных видов внутри сообщества (в масштабе десятков сантиметров) к участкам почвы разной мощности. Например, все часто встречающиеся виды альпийских лишайниковых пустошей (АЛП) можно разделить на 3 группы (рис. 9). К первой группе относятся виды, встречающиеся при мощности почвы (мощность измерялась при помощи металлического щупа до первого камня) менее 17 см. Сюда относятся *Helictotrichon versicolor*, *Bromus variegatus*, *Anthemis marchalliana*, *Carex umbrosa*, *Minuartia circassica*, *Oxytropis kubanensis*, *Carum caucasicum*, *Arenaria lychnidea*. Участки, лишенные растений, а также пятна мхов и лишайников характеризуются также незначительной мощностью почвы. Ко второй группе растений, приуроченных к почвам средней мощности

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты №№ 07-04-00307, 08-04-00344, 08-04-92206, 11-04-01215

17–20 см можно отнести *Antennaria dioica*, *Campanula tridentata*, *Festuca ovina*, *Trifolium polyphyllum*, *Alchemilla caucasica*, *Anemone speciosa*. Три вида растений, часто встречающихся на участках с мощностью почвы более 20 см, относятся к третьей группе — *Campanula collina*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Agrostis vinealis*. В рассмотренные группы входят растения разных жизненных форм, но интересно отметить, что последнюю группу (растения на более глубоких участках почвы) образуют виды, обладающие наиболее значительной вегетативной подвижностью. Среди видов первой группы присутствуют очень долгоживущие корневищно-стержнекорневые виды характерные для скально-осыпных группировок (*Minuartia circassica*, *Arenaria lychnidea*) (Шхагапсоев, 1994). Можно предположить, что эти растения, благодаря своему долголетию, могли остаться на пустошах от предшествующих стадий сукцессии — открытых группировок сухих осыпей, где они также были приурочены к участкам с маломощной почвой.

Особый случай связи почвенных свойств и растительности наблюдается в сообществах с доминированием плотнoderновинных злаков, особенно в аридных областях, где лимитирующим ресурсом является вода. В сухих степях и полупустынях растения образуют мощные корневые системы, плотно пронизывающие верхние горизонты почвы, в то время как надземный слой растений не сомкнут. Надземные побеги злаков (особенно плотнoderновинных) создают участки («острова») аккумуляции ресурсов. Такие «острова» накапливаются в течение жизни дерновины (многие десятилетия), но могут быстро разрушаться после ее отмирания (за 3 года). Почвы под дерновинами имеют повышенное содержание гумуса и элементов минерального питания за счет аккумуляции надземного и подземного опада растений, и тонких гранулометрических фракций за счет эоловой аккумуляции частиц, выдуваемых с поверхности почвы между растениями (Burke et al., 1998). Аналогичные закономерности прослежены и в других сообществах с доминированием плотнoderновинных злаков. Например, на альпийских пестроовсянищевых лугах Кавказа при средней мощности гумусовых горизонтов почвы по всему сообществу 19 см,

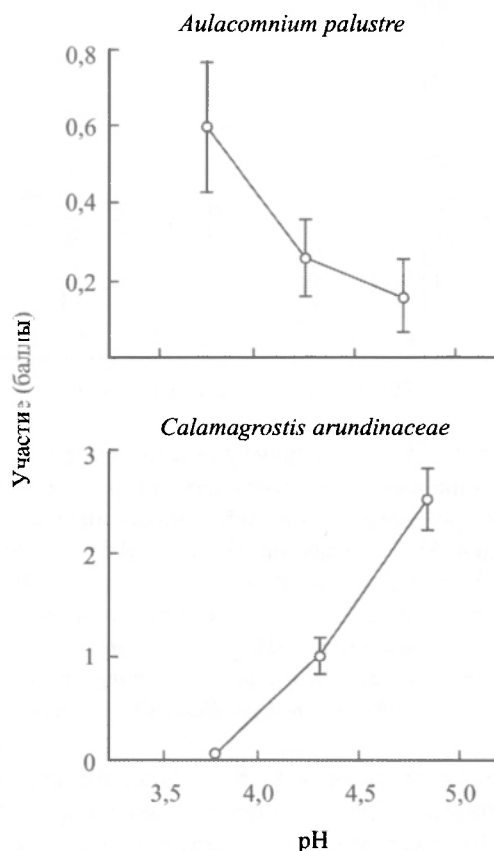


Рис. 8. Изменение участия растений в сосняке-зеленомошнике на Валдае в зависимости от свойств почвы; вертикальные линии — ошибка среднего.

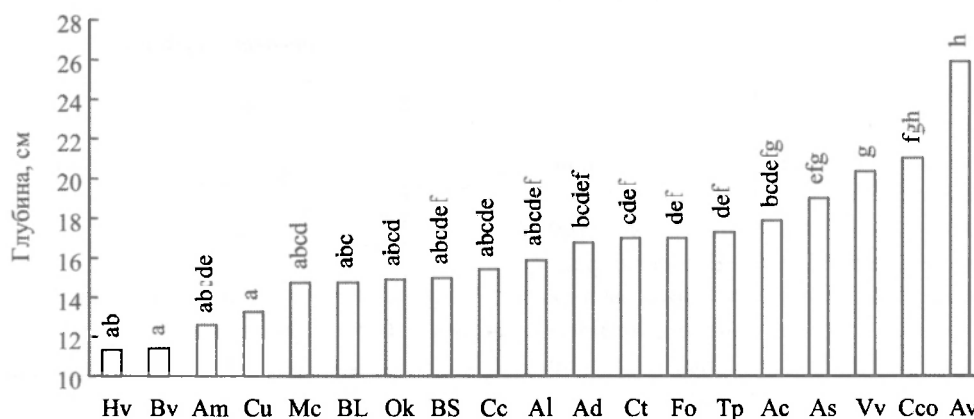


Рис. 9. Средняя глубина рыхлого слоя почвы под различными видами растений в альпийских лишайниковых пустошах. Виды, отмеченные сверху столбиков неперекрывающимися буквами значительно отличаются по средним глубинам почвы ($p < 0,05$). Сокращенные названия видов: Ac — *Alchemilla caucasica*, Ad — *Antennaria dioica*, Al — *Arenaria lychnidea*, Am — *Anthemis marshalliana*, As — *Anemone speciosa*, Av — *Agrostis vinealis*, BL — лишайники и мохообразные, BS — обнаженная почва, Bv — *Bromus variegatus*, Cc — *Carum caucasicum*, Cco — *Campanula collina*, Ct — *Campanula tridentata*, Cu — *Carex umbrosa*, Fo — *Festuca ovina*, Hv — *Helictotrichon versicolor*, Mc — *Minuartia circassica*, Ok — *Oxytropis kubanensis*, Tp — *Trifolium polyphyllum*, Vv — *Vaccinium vitis-idaea* (по: Батчаева и др., 2003).

средняя мощность почвы под дернинами *Festuca varia* составила 23 см, значительно отличаясь от других видов (Батчаева и др., 2003).

То, что связь между растениями и свойствами носит двусторонний характер, хорошо понимали еще классики почвоведения. Однако, по самому факту увеличения участия того или иного вида растений на участках почв, обладающих теми или иными свойствами, в большинстве случаев нельзя сделать вывод о причинах такой связи. То ли растения лучше развиваются на таких участках исходно неоднородной почвы, то ли эти свойства почв прямо или косвенно обусловлены жизнедеятельностью растений? Ответ на этот вопрос требует специальных экспериментальных исследований и далеко не на всех объектах такие исследования могут быть проведены. В настоящем разделе мы вначале обсудим результаты одного из таких экспериментов, проведенного на сухих лугах в Калифорнии, а затем рассмотрим возможные направления и механизмы влияния отдельных видов растений в месте их произрастания на локальные свойства почвы.

Эксперименты на сухих лугах Калифорнии

Группа исследователей в Калифорнии (Reynolds et al., 2003) попробовала ответить на один из классических вопросов геоботаники: что первично — почвенная пространственная неоднородность, или же она создается в результате воздействия разных видов растений? Сухие сообщества с доминированием однолетников явились удобным объектом для постановки эксперимента. Эти сообщества характеризуются неоднородной горизонтальной структурой, в их составе доминируют 3 вида однолетников,

часто образующих монодоминантные группировки — *Calycadenia multiglandulosum*, *Lasthenia californica*, *Plantago erecta*. Участки под этими группировками значительно различались по ряду свойств почвы. *Calycadenia* занимала участки с более глубокими почвами, а *Lasthenia* — участки с самыми маломощными, но и самыми влажными почвами.

Исследователи удалили растения с небольших площадок внутри каждой группировки, а затем посеяли семена удаленного или других видов, создав таким образом монокультуры на места произрастания своего или чужого вида.

Было показано, что такие свойства почвы, как почвенная влажность, мощность, почвенный микробный азот, отношение C/N были связаны с начальной неоднородностью почвы. В то же время различия в содержании почвенных нитратов и интенсивности минерализации азота обусловлены деятельностью самих растений и изменялись в течение одного сезона при выращивании «чужого вида» (рис. 10).

Основные направления влияния жизнедеятельности растений на почвенные свойства

Изменение физических свойств почвы

Температура. Температурный режим почвы сильно зависит от растительного покрова и структуры побегов отдельных видов растений, имеющих различную густоту, высоту, площадь и ориентацию листьев. В целом покров растений снижает амплитуду колебаний температуры поверхности почвы, что смягчает проявление морозных явлений и жары. Пространственная гетерогенность растительности создает, особенно в ясные дни, пеструю мозаику температур самих растений и почвы. Наиболее резкие перепады температуры почвы наблюдаются на лесных опушках, один из примеров изменения температуры разных субстратов в весенний день в Голландии (Stoutjesdijk, Barkman, 1992) представлен на рис. 11. Наиболее сильные перепады температур наблюдаются при высокой пористости материалов и их низкой теплопроводности (затруднен отвод тепла). По-

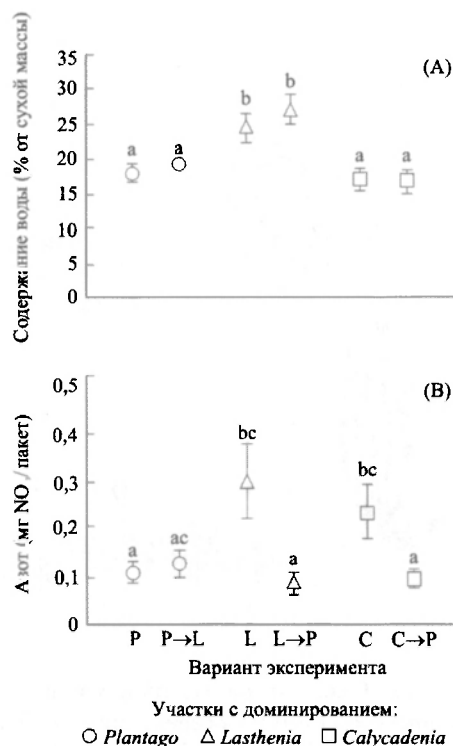


Рис. 10. Изменение выхода нитратов и влажность почвы на участках с однолетними растениями. P — *Plantago erecta*, L — *Lasthenia californica*, C — *Calycadenia multiglandulosum*, P→L — посадка *Lasthenia* на участке *Plantago*, L→P посадка *Plantago* на участке *Lasthenia*, C→P посадка *Plantago* на участке *Calycadenia*. Неповторяющиеся буквы отмечают значимые различия ($p < 0.05$). Посев *Plantago* на участки других видов резко снижал поступление нитратов в почву (Reynolds et al., 2003).

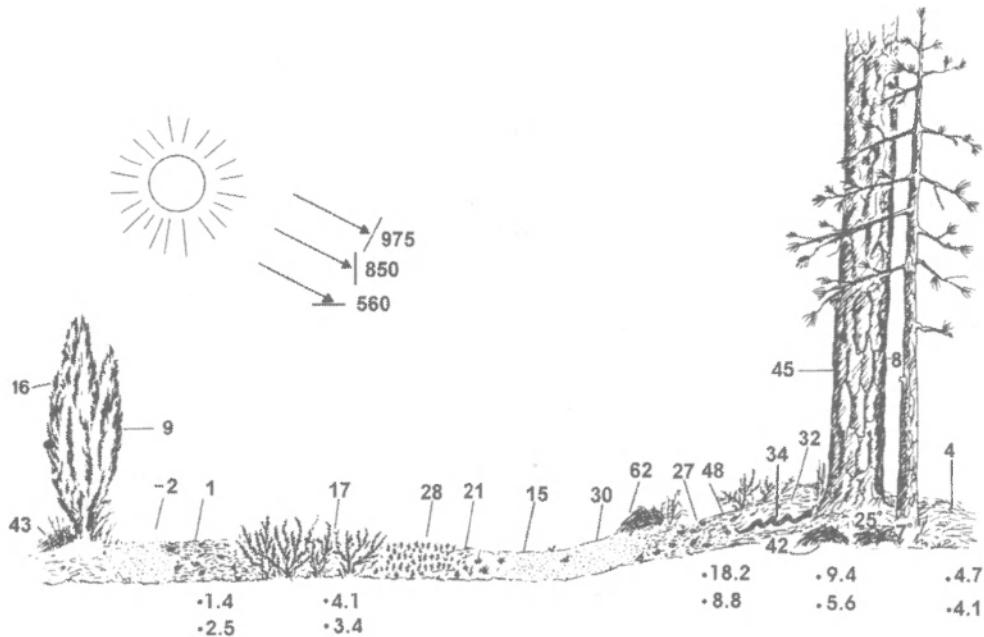


Рис. 11. Температура различных поверхностей и почвы на глубине 4 и 9 см на лесной опушке с кустами можжевельника в ясный день 3 марта 1976 года (полдень). Температура воздуха на высоте 1 м составляла +11,8°C. Величины солнечной радиации (ватт/м²) показаны на 3 поверхности (горизонтальную, вертикальную и перпендикулярную солнечным лучам) (Stoutjesdijk, Barkman, 1987).

тому даже в мартовский день температура ветоши овсяницы (*Festuca ovina*) достигала +64 °C. С другой стороны, при температуре воздуха около +12 °C, почва с северной стороны от куста можжевельника *Juniperus communis* имела отрицательную температуру, а в нескольких метрах на южном склоне, покрытом лишайниками прогрелась до 18 °C.

Наиболее сильные перепады температур наблюдаются при высокой пористости материалов (затруднен отвод тепла). Растения, способные пересыхать (в умеренной зоне это преимущественно мохообразные и лишайники), в сухом состоянии нагреваются значительно сильнее, чем сосудистые растения. Такие виды, как *Polytrichum piliferum* и *Cladonia pyxidata* в сухом состоянии выносят нагревание до 90–100 °C, в то время как всходы сосудистых растений в таких условиях погибают.

Микромозаичное распределение температуры свойственно и поверхности почвы в луговых сообществах (рис. 12).

Огромное влияние на температурный режим почвы оказывает моховой покров и подстилка (опадогенный горизонт), формирование и свойства которой обусловлены деятельностью различных видов растений. В большинстве случаев подстилка выступает в качестве теплоизоляционного материала, препятствующего теплообмену между почвой и атмосферой. При экспериментальном удалении подстилки на лугах обычно увеличивается скорость разложения органических веществ в почве в связи с увеличе-

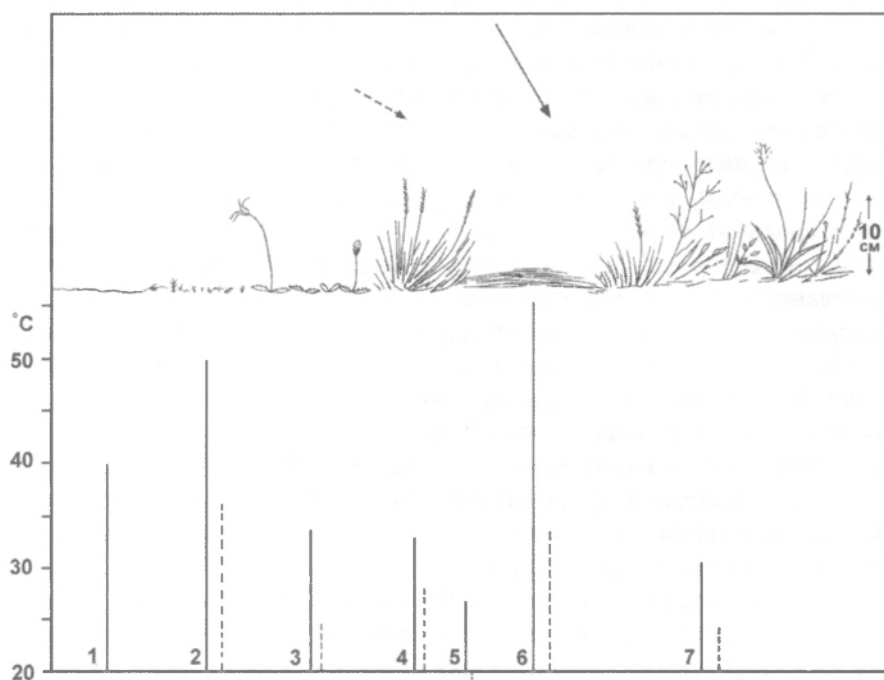


Рис. 12. Температура поверхности почвы и растений на сухом дюнном лугу. Сплошные линии — температура при высоком стоянии солнца (интенсивность суммарной радиации 839 ватт/м^2), прерывистые — при низком стоянии солнца (419 ватт/м^2). Стрелками показан угол падения солнечных лучей (Stoutjesdijk, Barkman, 1992).

нием температуры. На лугах с густым войлоком растения весной развиваются медленнее и реже цветут в связи с более низкими температурами почвы. А. Watt (1970) показал, что опад (ветошь) орляка (*Pteridium aquilinum*) играет защитную роль для молодых вай. При его удалении молодые вайи сильно повреждаются морозами в условиях океанического климата (Facelli, Pickett, 1991). Под участками с более мощной подстилкой или моховым покровом наблюдается подъем уровня вечной мерзлоты в континентальных регионах.

Водный режим почвы. Воздействие растений на водный режим их местообитаний весьма существенно и разнообразно. Рассмотрим основные механизмы такого воздействия, используя классификацию Т.А. Работнова (1992).

Перехват атмосферных осадков. Растения своими надземными побегами могут задерживать атмосферные осадки, которые в таком случае либо при испарении не достигают поверхности почвы, либо стекают по стволам, создавая высокую гетерогенность верхних горизонтов почвы по уровню поступления воды, а с нею и ряда биогенных элементов. По данным В. Лархера (1978) в Европе хвойные деревья перехватывают 3–6 мм осадков, лиственные — 0,5–2 мм, верещатники и луга — 1–2 мм, сфагновые мхи — 15 мм. В среднем за год в Западной Европе в хвойных лесах перехватывается до 30%, а в лиственных — до 20% осадков.

Сток по стволам деревьев зависит от архитектуры их кроны, особенно наклона ветвей. Так по данным В.Н. Мины (1965) за 4 летних месяца сток по стволам у ели (горизонтальное расположение ветвей) составил около 5–6 л на дерево, а у сосны и березы, с их более вертикально расположенными ветвями, — 15–22 л. Этот сток имеет очень важное значение для развития напочвенного, особенно мохового, покрова в таежных лесах. В сосняках приствольные повышения получают обычно больше, а в ельниках — меньше воды, чем межкروновые пространства. Поэтому в зависимости от типа леса разные группы растений предпочитают приствольные или межкروновые участки (табл. 2). При уменьшении общего увлажнения виды приствольных повышений перемещаются в межкروновые участки.

Минеральное питание мхов часто осуществляется преимущественно за счет веществ, содержащихся в стекающей по стволам воде. Это было показано, например, для *Hylocomium splendens* (Tamm, 1950). Листья мохообразных обладают высокой адсорбционной способностью поглощения катионов, примерно в 100 раз более интенсивно поглощая катионы, чем анионы. Таким образом, влияние мохообразных на просачивающуюся по их куртинкам воду аналогично действию катионитов — в этой воде снижается концентрация катионов и возрастает H^+ , т.е. идет ее подкисление, что не может не сказаться на свойствах почвы под ними.

Но и виды сосудистых растений нижних ярусов могут перехватывать листьями элементы минерального питания, содержащиеся в осадках, прошедших сквозь крону. Так, в дубовых лесах из *Quercus robur*, пролесник (*Mercurialis perennis*) поглощал листьями около 50% Ca, Mg, K, Na, содержащихся в осадках, прошедших через крону дуба (Aldersson и др., 1991).

Осаждение воды из туманов. В ряде регионов с незначительным поступлением осадков с дождями или снегом, например на Тихоокеанском побережье США, существование лесов в условиях аридного климата обусловлено осаждением воды из туманов (за счет усиление конденсации). По наблюдениям в Перу, где на открытом месте осадки составляли в среднем 168 мм в год, под пологом казуарины (растение с редуцированными чешуевидными листьями) годовое поступление осадков равнялось 488 мм, а под пологом эвкалипта (с большой поверхностью листьев) достигло 676 мм за счет перехвата влаги, содержащейся в туманах (Вальтер, 1968).

Осаждение воды из туманов наблюдается также в горах близ верхней границы леса. Например, на Северном Кавказе одиночно стоящие на хребтах сосны вызывали ощу-

Таблица 2. Виды, предпочитающие различные участки в ельниках разного увлажнения (по Stoutjesdijk, Barkman, 1992).

Тип леса	Виды приствольных повышений	Виды межкроновых участков
Сырые ельники	<i>Ptilium crista-castrensis</i> <i>Vaccinium uliginosum</i>	<i>Polytrichum commune</i> <i>Sphagnum girgensohnii</i> <i>Equisetum sylvaticum</i>
Влажные ельники	<i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Hylocomium splendens</i>	<i>Ptilium crista-castrensis</i> <i>Vaccinium uliginosum</i>
Сухие ельники	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> <i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> <i>Hylocomium splendens</i>

тимый дождь под их кронами во время прохождения облаков через хребет, в то время как осаждение воды травянистыми растениями было менее значительным.

Количественная оценка перехвата воды из туманов проведена в сообществах крупнокочкарных злаков (*Chionochloa macra*) в Новой Зеландии. Было показано, что покров из этих растений, имеющих многочисленные длинные и тонкие листья улавливает и переводит во внутрипочвенный сток дополнительно около 120 мм осадков за год (Holdsworth, Mark, 1990).

Сокращение поверхностного стока, предотвращение эрозии, снижение скорости течения воды в поймах. Сосудистые растения могут снижать поверхностный сток за счет создания механических препятствий, поглощения воды корнями, увеличения водопроницаемости почв за счет развития корневых систем и другими путями. Но и почвенные водоросли могут играть существенную роль в закреплении почв, особенно в аридных условиях. Так, длина нитей водорослей составила для почв Гиссарского хребта составила 88 м/см³ почвы, на песках — 65 м/см³. Закрепление поверхности почвы может происходить и за счет выделения агрегирующих веществ (Штина, 1991).

В условиях заливания поемными водами растения снижают скорость их течения. Кусты ив (*Salix* spp.) таким образом способствуют осаждению песка в прирусловой части, где скорость течения велика, а надземные органы луговых растений увеличивают отложения наилка в центральной и притеррасной частях пойм.

Снижение уровня почвенно-грунтовых вод. В условиях высокого стояния почвенно-грунтовых вод, корни отдельных растений могут не только изменять окислительно-восстановительный потенциал в ризосфере (см. ниже), но и локально снижать уровень воды. Это отмечено для крупных растений, испаряющих много воды в условиях низкой влагопроницаемости почв. Такое снижение может способствовать и локальному улучшению аэрации вблизи растения. Примером может служить дерновинных злак заболоченных лугов *Molinia caerulea*, вблизи дерновин которой несколько снижается уровень почвенно-грунтовых вод и значительно лучше произрастает мелкокореняющаяся *Erica tetralix*, не выносящая поверхностного стояния воды (Berendse, Aerts, 1984).

В аридных районах корни растений-фреатофитов достигают уровня грунтовых вод на большой глубине. Максимально известная глубина проникновения живых корней — 68 м у древесного вида *Boscia albitrunca* в Центральном Калахари (Canadell et al., 1996). Даже очень небольшая доля глубоких корней может существенно улучшить водный режим растений во время засухи. Так, показано (Canadell et al., 1996), что у озимой пшеницы 3% корней, проникших на глубину более 1 м, в период засухи обеспечивали около 20% транспирации.

Уменьшение испарения с поверхности почвы за счет затенения. Затенение растениями поверхности почвы резко снижает физическое испарение. В аридных условиях такое затенение способствует более долгому сохранению почвенной влаги и повышает пестроту почвенного покрова, обусловленную влиянием отдельных растений. Так в саваннах Испании отмечалась значительная «задержка» в потерях воды почвой под дубами (*Quercus rotundifolia*, *Q. robur*) в сравнении с открытыми участками, что позволяет произрастать под кронами дубов многим видам растений, отсутствующим на открытых участках (Joffre, Rambal, 1988).

Изменение снегового режима. Снижая скорость ветра, растения, особенно древесные, могут вызывать локальное задержание снега, наблюдаемое, например, по опушкам лесов. Ярким примером влияния растений на снеговой режим могут служить перераспределение снега близ кустов можжевельника (*Juniperus communis*) на сухих лугах (альварах) в южной Швеции (Rosen, 1982). Мощность снега с подветренной стороны существенно выше, он стаивает примерно на 2 недели позже, поддерживая влажность почвы в течение нескольких недель (рис. 13).

Гидравлический лифт — подъем корнями растений воды из нижних горизонтов почвы в верхние. Растения способны не только поглощать влагу корнями, но и выделять ее в более сухие горизонты почвы. Это явление широко распространено в аридных регионах. Впервые оно было описано в североамериканских кустарниковых степях для полыни (*Artemisia tridentata*), которая своими глубокими корнями способствует подъему влаги из нижних горизонтов в верхние, где эта влага становится доступной для других видов растений, что было показано с применением стабильных изотопов (Caldwell, 1990).

Аналогичные результаты были получены в лесах из сахарного клена (*Acer saccharum*), в которых виды растений нижних ярусов получали за счет «гидравлического лифта» клена от 3 до 60% воды (Dawson, 1993). Каждую ночь взрослое дерево сахарного клена может перекачивать из нижних горизонтов почвы в верхние около 100 л воды (Emerman, Dawson, 1996).

В целом гидравлический лифт описан у 27 видов растений разных жизненных форм, но, видимо, распространен значительно шире (Caldwell et al., 1998). Поступление воды из корней в более сухие горизонты почвы осуществляется по градиенту концентраций у обычных растений ночью (рис. 14), когда резко уменьшается или прекращается транспирация. Но у растений с САМ-типом фотосинтеза и ночным открытием устьиц может наблюдаться обратная картина, когда поступление воды в почву происходит днем (если не очень высоко испарение). Если блокировать транспирацию СЗ растений днем (поместить побеги в полиэтилен), то увеличение содержания воды в верхних горизонтах почвы наблюдается и в дневные часы (Horton, Hart, 1998). Напротив, кратковременное освещение растений ночью ведет к открытию ими устьиц и, соответственно, уменьшению или прекращению поступления воды в почву за счет гидравлического лифта. Выделение воды в почву способствует и лучшему поглощению элементов минерального питания растениями из верхних, более сухих горизонтов почвы, усиливает микробиологическую активность в них, выравнивает влажность почвы. Оно приводит к увеличению длительности жизни тонких корней. Проникновение корней на большие глубины через сухие горизонты почвы также может быть связано с выделением ими влаги, поглощенной в более влажных горизонтах.

Изменение микрорельефа и закрепление подвижных субстратов

При своем произрастании растения изменяют микрорельеф. Около стволов деревьев возникают пристволовые повышения. Плотнодерновинные растения, аккумулируя приносимые ветром частицы и откладывая большое количество отмерших органов (ветоши) образуют возвышения, как в аридных, так и в гумидных условиях. Крупнодерновинные злаки и осоки могут образовывать большие кочки. Кочкарные ландшафты особенно свойственны луговым сообществам южного полушария («тассоки»), где они образованы видами рода *Chionochloa*. Количество кочек может достигать 40 000 на

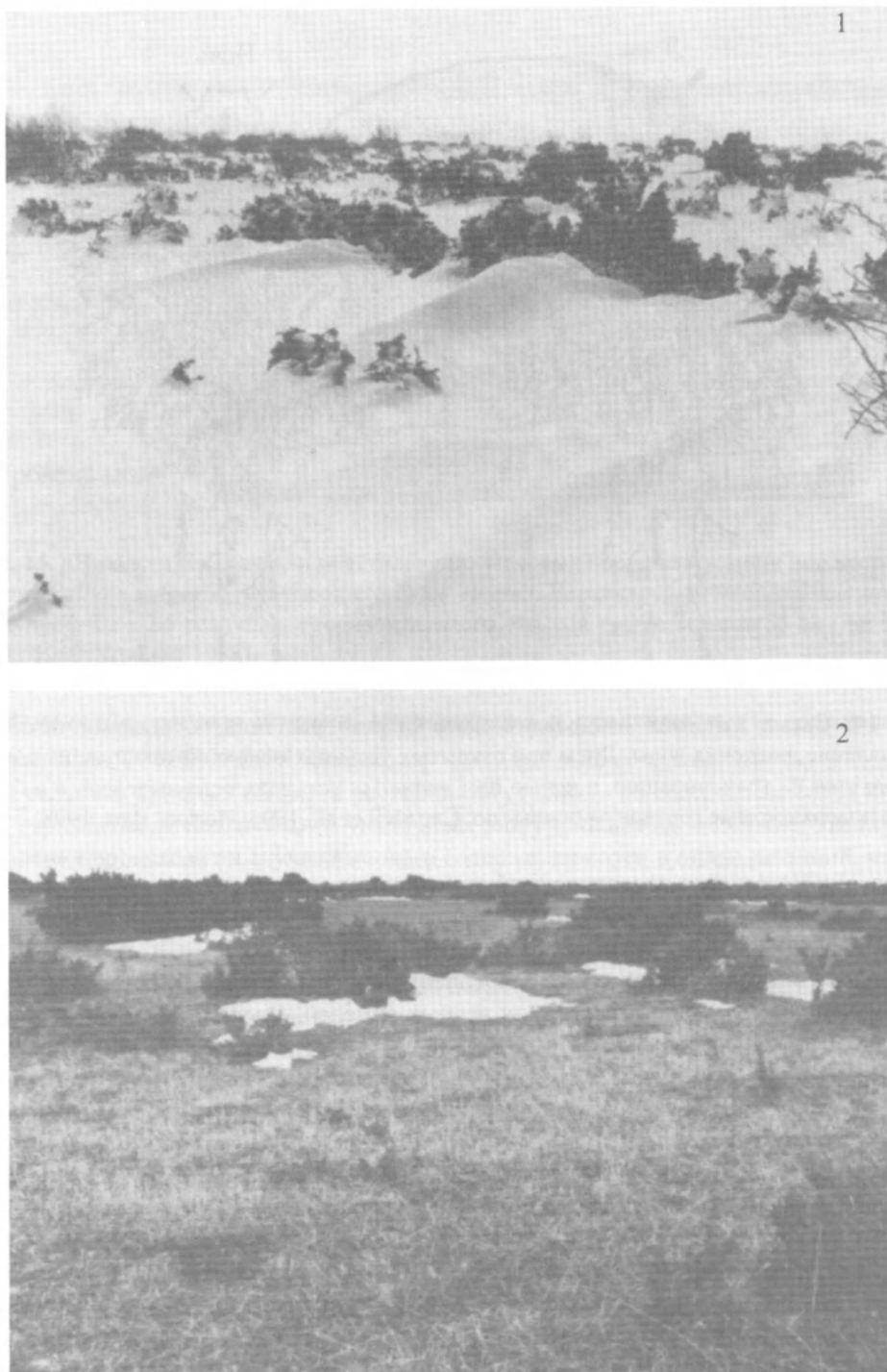


Рис. 13. Снежный покров на альварах о.Оланд (Швеция) зимой (а) и весной (б) вблизи кустов можжевельника (Rosen, 1982).

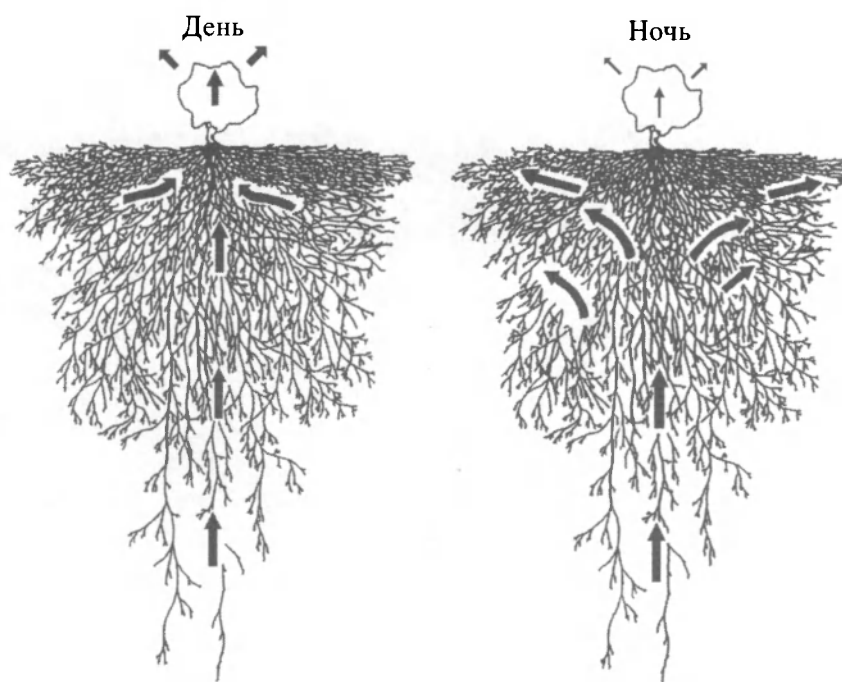


Рис. 14. Схема действия «гидравлического лифта» растений. Стрелками показано направление движения воды. Днем при открытых устьицах основной ток воды из корней расходуется на транспирацию, а ночью при закрытых устьицах вода выделяется в более сухие поверхностные горизонты почвы (по: Canadell et al., 1996; Horton, Hart, 1998).

гектар, они затрудняют поверхностный сток и усиливают конденсацию воды из туманов (см. выше), обеспечивая значительное поступление воды для внутрпочвенного стока.

Большое значение имеет также закрепление корнями растений подвижных субстратов, наблюдаемое при зарастании речных отмелей, осыпей в горах, солифлюкционных наплывов и т.п.

Изменяя скорость ветра, растения могут способствовать осаждению переносимого им материала, изменяя гранулометрический состав почвы в месте своего произрастания. Примером таких изменений может служить последовательность смены видов в сухих днищах озер пустыни Мо́жаве в США. Прутняк (*Kochia californica*) поселяется в трещинах очень тонкодисперсной почвы (такрыная корка растрескивания) и способствует аккумуляции более крупных почвенных частиц, переносимых сильными ветрами. В результате образуются небольшие холмики, которые может колонизировать лебеда *Atriplex torreyi* (Vasek, Lund, 1980). Лебеда, в свою очередь, способствует еще большей аккумуляции песчаных частиц и поселению других видов (*Atriplex confertifolia*, *Haplopappus acradenius*). В ходе этих смен наблюдаются существенные изменения гранулометрического состава почвы и микрорельефа.

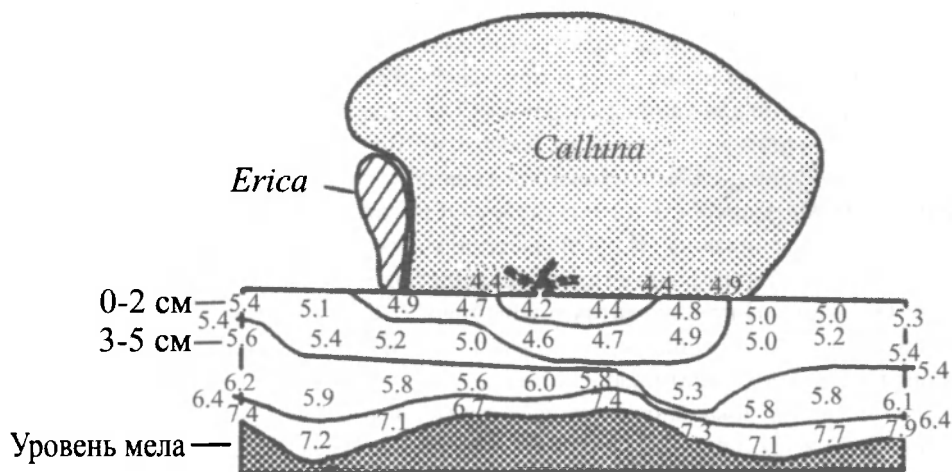


Рис. 15. pH подстилки, почвы и подстилающих меловых пород на пустоши под кустом вереска (*Calluna vulgaris*), угнетающего *Erica cinerea*. Вертикальный масштаб для почвенного профиля в 2,5 раз больше горизонтального. Высота кустов вереска 55 см (по: Grubb et al., 1969; Trudgill, 1988).

Изменение солевого режима, кислотности и окислительно — восстановительного потенциала почв

В условиях аридных областей растения могут влиять на содержание солей в верхних горизонтах почвы двояко — увеличивая или уменьшая их засоление. Увеличение засоления происходит в случае высокого содержания солей в опаде растений, что наблюдается, например, у саксаула (Работнов, 1992). В большинстве случаев растения способствуют рассолению почвы в местах своего произрастания. Механизмы такого влияния могут быть различными. Например, затенение кронами растений ведет к уменьшению испарения с поверхности почвы, что снижает капиллярный подъем влаги и отложение солей. Вблизи от таких растений могут произрастать менее солеустойчивые виды растений, что, например, было показано для засоленных маршей в Новой Англии (Bertness, 1991; Bertness, Shumway, 1993). В этих условиях ситник *Juncus gerardi* был приурочен к зарослям *Distichlis spicata*. Экспериментально было показано благоприятное влияние этого растения на рост ситника в условиях сильной засоленности. В то же время при искусственной промывке почвы это влияние исчезало и ситник предпочитал участки без *Distichlis spicata*.

Другим механизмом локального снижения засоления почвы под отдельными растениями может быть отмеченное ранее снегозадержание вследствие снижения скорости ветра. Задержка снега увеличивает поступление воды в почву и способствует вымыванию солей из верхних горизонтов почвы в нижние.

Ряд видов растений может существенно подкислять почву при своем произрастании. Это подкисление связано с различными механизмами. Как уже было отмечено, листья мохообразных обладают свойствами катионитов, обменивая катионы в сте-

кающей по ним воде на H^+ . Поэтому под куртинками мхов происходит локальное подкисление почвы. При сплошном развитии мохового покрова (верховые болота, моховой ярус таежных лесов) такое подкисление захватывает значительные территории.

Подкисление почвы происходит и при воздействии продуктов разложения опада, что хорошо известно для хвойных деревьев. Так в ходе сукцессий на карбонатных породах, освободившихся от ледника на Аляске, рН почвы в климаксовом лесу под ситхинской елью (*Picea sitchensis*) достигает величины 5 при начальном значении около 8 (Burrows, 1990). Способствует подкислению почвы и опад вересковых кустарничков. Значительное снижение рН наблюдается под участками вереска на мелах (Trudgill, 1988, рис. 15). При длительном произрастании рододендроновых стлаников (*Rhododendron ferrugineum*) на доломитах в Швейцарских Альпах под ними формируется мощный органогенный горизонт (рис. 16), кислотность которого существенно выше (на 4 порядка!), чем у подстилающей породы.

Другой механизм локального подкисления почвы в ризосфере — выделение протонов корнями при тех или иных процессах. Симбиотическая азотфиксация бобовых сопровождается высвобождением протонов и выходом их в почву. Локальное снижение рН в ризосфере способствует большей доступности фосфатов, которые бобовые эффективно потребляют (Marschner, Romheld, 1983).

Многие растения, особенно имеющие симбиотические связи с азотфиксирующими прокариотами, но часто не имеющие микориз, образуют так называемые «кластерные корни» (Skene, 1998) — специфические структуры, имеющие вид ершика (рис. 17). Эти растения чаще обитают на бедных фосфором почвах. Эти корни улучшают фосфорное питание растений за счет импульсного выделения в среду хелатирующих агентов, фосфатаз и протонов H^+ , что ведет к существенному локальному снижению рН в ризосфере.

Большое значение имеет влияние отдельных растений на окислительно-восстановительный потенциал почв в условиях высокого увлажнения почв и недостаточного

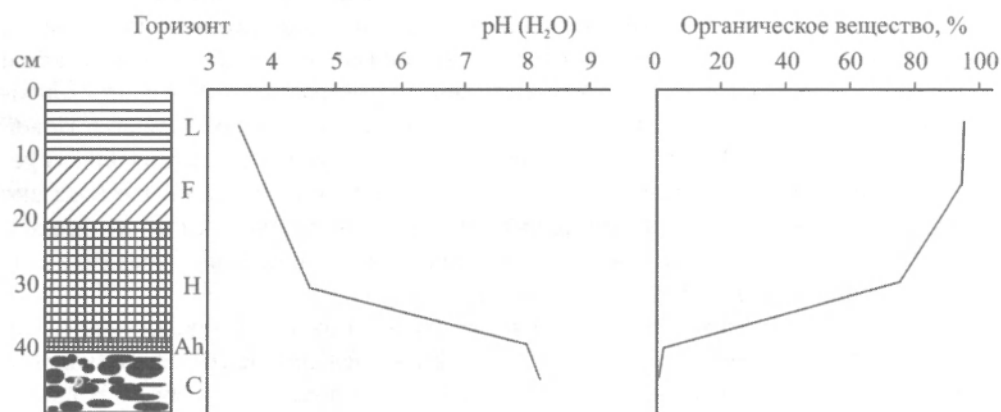


Рис. 16. Почвенный профиль, pH и содержание органического вещества в почве под участком рододендрона (*Rhododendron ferrugineum*) в Швейцарских Альпах близ Давоса (по данным Н. Sticher, личное сообщение).

поступления кислорода. Растения, имеющие в корнях или корневищах аэренхиму (воздухопроводящую ткань), поставляют кислород в ризосферу, давая возможность произрастать в их окружении растениям, не адаптированным к недостатку кислорода в почве. Так, на засоленных маршах восточного побережья США установлено, что в ризосфере ситника *Juncus maritimus* возрастает окислительно-восстановительный потенциал (Hacker, Bertness, 1995). Это делает возможным произрастание рядом с ситником многолетника *Iva frutescens*, которых обычно характерен для более аэрируемых почв. Однако, проведенные эксперименты по иммитациям воздействия ситника (увеличение аэрации, уменьшение засоления) показали, что главный положительный эффект наблюдается за счет уменьшения засоления под ситником, аэрация же имеет несколько меньшее значение (Hacker, Bertness, 1995). Этот же вид ситника на заболоченных лугах Голландии ассоциирован с *Plantago coronopus* и *Samolus valerandi* (Schat, van Beckhoven, 1991), что, видимо, связано с улучшением аэрации почв и окислением сульфидов вокруг корней ситника.

Наиболее ярко роль изменения окислительно-восстановительного потенциала почв показана в экспериментах с выращиванием рогоза (*Typha latifolia*) в недренируемых горшках. Содержание кислорода в почве с рогозом было в 4 раза выше, чем в горшках без рогоза. Это различие ярко проявлялось при низких температурах (11–12 °С), в то время как при более высокой температуре (18–20 °С) оно нивелировалось. В этом эксперименте не имеющие аэренхимы ива *Salix exigua* и незабудка *Myosotis laxa* развивались при низких температурах значительно лучше в присутствии рогоза, чем без него. В зарослях рогоза в природе

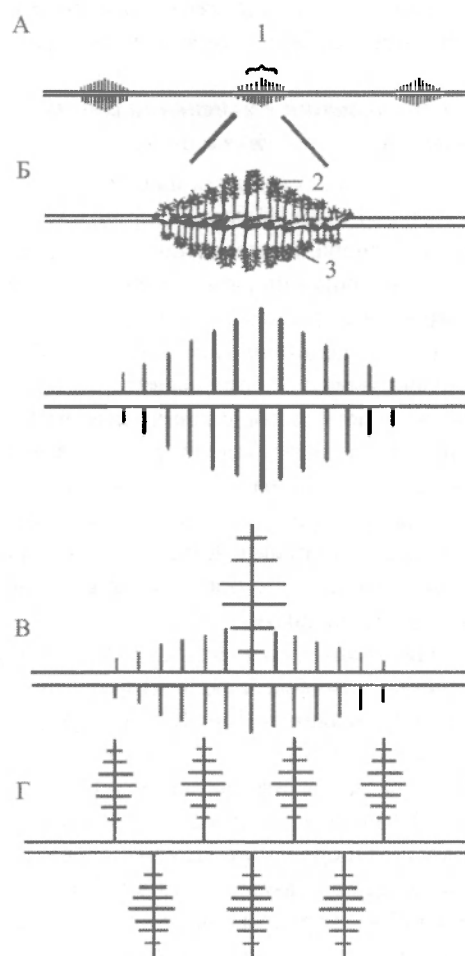


Рис. 17. Структура «кластерных корней»: А — кластерные корни (1) образованы укороченными, густыми мелкими корешками (2), в свою очередь в зрелости покрытыми густыми корневыми волосками (3); Б — простой кластерный корень, обычный у многих растений, за исключением видов семейства Proteaceae; В — сложный кластерный корень с редкими корешками второго порядка, изредка встречающийся у растений с простыми кластерными корнями; Г — сложный кластерный корень, типичный для приземистых

Myosotis laxa, произраставшая вблизи рогоза, была крупнее и производила больше семян, чем особи, изолированные от рогоза (Callaway, King, 1996).

Роль растений в изменении содержания элементов минерального питания и органического вещества в почве

Растения могут влиять на содержание элементов минерального питания и органического вещества, с одной стороны, уменьшая их содержание за счет поглощения элементов минерального питания (ЭМП) и ускорения разложения почвенной органики. Последнее показано, например, в экспериментах по влиянию живых корней растений на скорость разложения отмерших корней (van der Krift et al., 2002). С другой стороны, они могут увеличивать содержания ЭМП за счет поступления с опадом, корневыми выделениями, усиления выветривания первичных минералов и торможения разложения органики при выделении антимикробных метаболитов. Реальные воздействия растений зависят от балансов этих противоположных процессов. Необходимо лишь подчеркнуть, что растения — живые организмы со своим обменом веществ, они не могут рассматриваться только как губки, поглощающие ЭМП и возвращающие их лишь при отмирании. Корневые прижизненные выделения растений вносят в почву большое количество органического вещества, азота и, видимо, других ЭМП. Почвенные микроорганизмы стимулируют корневые выделения, поскольку в стерильной среде выделения по углероду составляют лишь около 60% от таковых на естественном микробиологическом фоне. В целом в разных наземных экосистемах корневые выделения составляют от 1 до 30% продукции растений, наиболее обычные величины — 5–10% (Farrar et al., 2003). Обмен и выделение минеральных элементов в естественных условиях исследованы мало, однако в лабораторных опытах А.Н.Тюрюканова и др. (1968) с мечеными изотопами было показано, что время полного обновления отдельных минеральных элементов в растении пшеницы не превосходило 2 недель и составило для фосфора — 5,8 дней, кальция — 1,2 дня, рубидия (аналог калия) — 7,0 дней. Объем корневых выделений находится только под частичным физиологическим контролем растения (Farrar et al., 2003).

Азотный режим. Растения могут влиять на азотный режим почвы различными способами — поглощая доступные формы азота, стимулируя азотфиксацию или воздействуя на интенсивность микробиологической минерализации азота. Например, при исследовании влияния разных видов растений на интенсивность минерализации азота и нитрификации в монокультурах в течение 4 лет было выявлено сильное влияние вида растений на интенсивность минерализации и нитрификации (van der Krift и Verendse, 2001). В среднем виды богатых почв усиливают минерализацию и нитрификацию сильнее, чем виды бедных почв. Около 90% минерализованного аммония окислялось в нитраты. Только виды богатых почв давали резкий всплеск минерализации и нитрификации весной (март-апрель). Усиление минерализации у этих видов объясняется главным образом более резкой сезонностью в образовании опада и его количеством. Виды бедных почв могут оказывать и отрицательный эффект на минерализацию азота в почве.

Растения также могут обогащать почву азотом в случае симбиотической или ассоциативной азотфиксации. Для сосудистых растений в наземных экосистемах характерно 3 типа симбиотических отношений с прокариотами (табл. 3). Поступление

Таблица 3. Сравнение основных типов симбиотических ассоциаций сосудистых растений с азотфиксирующими прокариотами (по Law, Lewis, 1983, Калакуцкий и др., 1985, Работнов, 1992, Bergman et al., 1992, Sprent, 1999, Rai et al., 2000).

Показатель	Ризобиальный симбиоз	Актинориза	Цианобактериальный симбиоз
Прокариоты	<i>Rhizobium</i>	<i>Frankia</i>	<i>Nostoc</i> , редко <i>Anabaena</i>
Растения	Большинство Fabaceae s.l., <i>Parasponia</i> spp. (Ulmaceae)	Более 200 видов двудольных гл.об. древесных растений: <i>Alnus</i> (Betulaceae), <i>Hippophae</i> , <i>Elaeagnus</i> (Elaeagnaceae), <i>Dryas</i> (Rosaceae), <i>Myrica</i> (Myricaceae), <i>Casuarina</i> (Casuarinaceae) и др.	Папоротники (<i>Azolla</i> , 6 видов), саговники (все изученные, 150 видов), из цветковых растений – только <i>Gunnera</i> (Gunneraceae, 65 видов)
Локализация прокариот	Чаще короткоживущие клубеньки на корнях, стеблевые мамиллы (<i>Sesbania rostrata</i>)	Долгоживущие клубеньки на корнях	Полости в листовидных лопастях (<i>Azolla</i>), межклетники первичной коры (саговники), внутриклеточно в гландах на стеблях и черешках листьев (<i>Gunnera</i>)
Максимальная интенсивность азотфиксации, кг N/га в год	450–550 (клевер в Новой Зеландии), максимум до 680	210–225 у <i>Alnus glutinosa</i>	720 – <i>Gunnera arenaria</i> в Новой Зеландии
Экологические предпочтения растений	Нейтральные или слабощелочные почвы	Пионерные субстраты, болотные кислые почвы	Хорошее обеспечение влагой (<i>Gunnera</i>), водные растения (<i>Azolla</i>)

фиксированного азота в почву обычно происходит при отмирании растений, а также с экскрементами питающихся этими растениями фитофагов. Последние особенно многочисленны в подземной сфере, где большая часть корней не отмирает, а поедается фитофагами или повреждается фитопатогенными грибами (Yanai, Eissenstat, 2002).

Способность большинства растений поддерживать ассоциативную азотфиксацию в ризоплане и филлоплане имеет большое значение для поступления азота в почву (Умаров, 1984). Ее интенсивность в большой степени определяется таксономическим положением растений.

Изменение свойств почв при выращивании растений в монокультуре

Воздействие разных видов растений на свойства почв были исследованы в эксперименте с монокультурами альпийских растений (Макаров и др., 1999, Onipchenko et al., 2001). Рассмотрим эти эксперименты подробнее, т.к. в них изучены изменения ряда характеристик исходно однородной почвенной смеси значительным количеством видов растений после 6-летнего выращивания в близких к естественным условиям высокогорий.

Всего исследовано 17 видов растений (табл. 4) из 8 семейств, а также свойства почвы при начале (начальный контроль) и в конце эксперимента без растений (конечный контроль).

Свойства почвы контрольного варианта вегетационного эксперимента заметно изменились в сравнении с исходным состоянием. Концентрации большинства элементов снизились в результате 6-летнего выщелачивания из почвы с фильтрующимися водами (рис. 18, 19). Кажущееся наиболее парадоксальным исключение составляет самый подвижный из определяемых компонентов — $N-NO_3$, концентрация которого повысилась в два раза. Этот результат, однако, вполне закономерен и свидетельствует об активной нитрификации в горно-луговой почве в отсутствие конкуренции со стороны высших растений за восстановленные формы азота. Активизация процесса ни-

Таблица 4. Список растений, исследованных в эксперименте с монокультурами на однородной почвенной смеси.

Вид	Сокращение (рис. 11-12)	Семейство
<i>Anemone speciosa</i>	As	Ranunculaceae
<i>Antennaria dioica</i>	Ad	Asteraceae
<i>Campanula tridentata</i>	Ct	Campanulaceae
<i>Carex sempervirens</i>	Cs	Cyperaceae
<i>Carex umbrosa</i>	Cu	Cyperaceae
<i>Festuca ovina</i>	Fo	Poaceae
<i>Festuca varia</i>	Fv	Poaceae
<i>Geranium gymnocaulon</i>	Gg	Geraniaceae
<i>Hedysarum caucasicum</i>	Hc	Fabaceae
<i>Leontodon hispidus</i>	Lh	Asteraceae
<i>Matricaria caucasica</i>	Mc	Asteraceae
<i>Nardus stricta</i>	Ns	Poaceae
<i>Phleum alpinum</i>	Pa	Poaceae
<i>Scorzonera cana</i>	Sc	Asteraceae
<i>Sibbaldia procumbens</i>	Sp	Rosaceae
<i>Taraxacum stevenii</i>	Ts	Asteraceae
<i>Trifolium polyphyllum</i>	Tp	Fabaceae

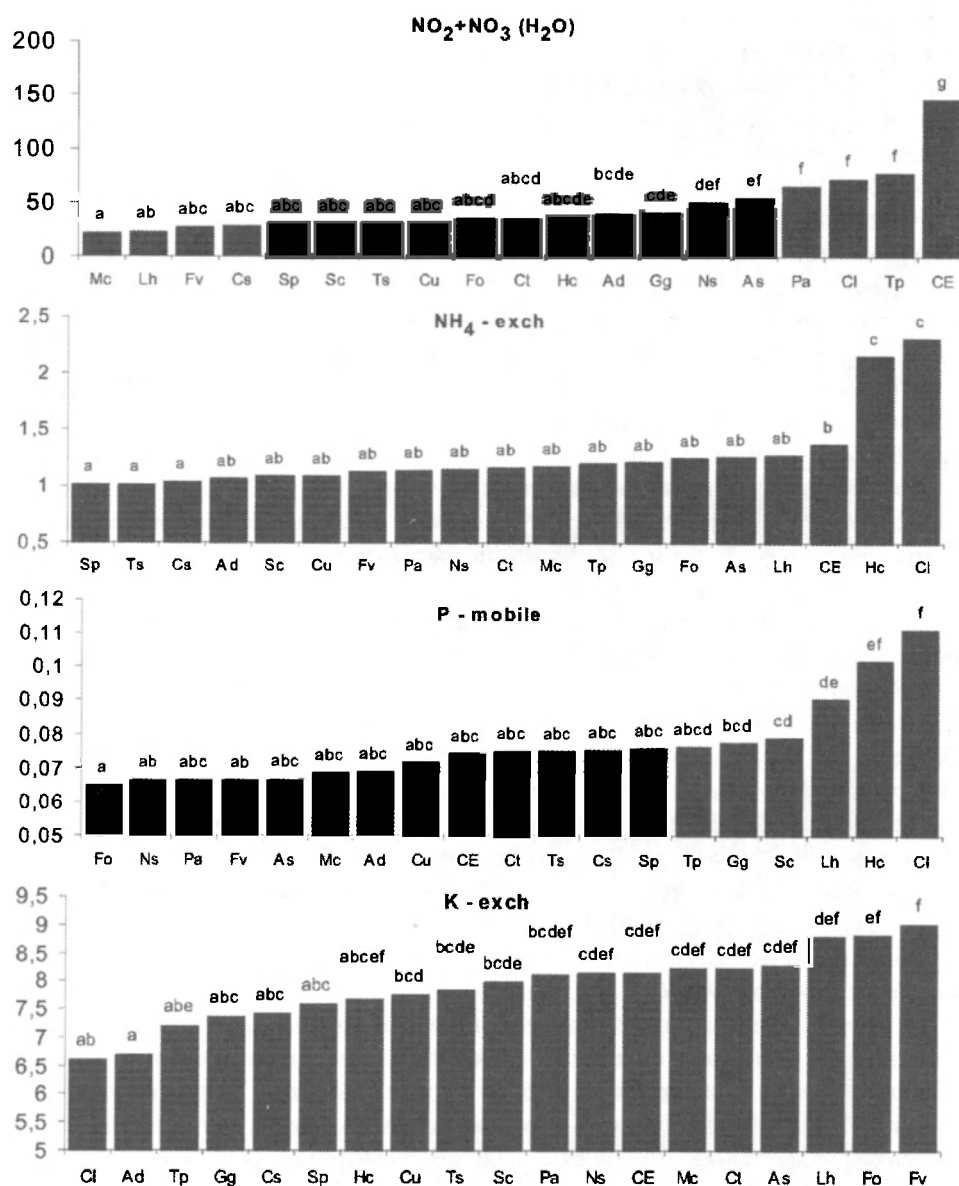


Рис. 18. Концентрация отдельных форм ЭМП в почве под монокультурами 17 видов альпийских растений (сокращения см. табл. 4), начальном (CI) и конечном (CE) контроле. Виды расположены в порядке возрастания концентрации. Значимые различие ($p < 0.05$) показаны разными буквами. Все величины, кроме нитратов и нитритов, в мг/100 г почвы, нитраты и нитриты в мкг/100 г почвы (по: Onipchenko et al., 2001).

трификации является весьма типичным процессом в нарушенных почвах лишенных растительности (Wormann, Likens, 1979).

Отдельные виды альпийских растений, использованные в эксперименте, по-разному изменяли кислотность почвы и концентрацию элементов минерального питания в сравнении с контрольным вариантом. Это подтверждает гипотезу о геохимической специализации отдельных видов растений внутри сообщества (Tilman, 1982), согласно которой одним из механизмов сосуществования растений в пространственно неоднородной среде может быть их специализация по пропорциям и величинам потребления различных элементов из почвы. По-видимому, в процессе 6-летней вегетации монокультур обменные процессы биологического круговорота в системе почва-растение еще не достигли равновесия и были направлены преимущественно в сторону обеднения почвы элементами минерального питания в результате их аккумуляции в фитомассе. Процесс биологической аккумуляции элементов в почве не мог быть, вероятно, достаточно интенсивным, поскольку время полного разложения растительного опада в условиях альпийского пояса существенно превышает время эксперимента (Воронина и др., 1986). Поэтому в ходе эксперимента концентрация элементов минерального питания в почве контролировалась соотношением интенсивности двух основных процессов: выноса с фильтрующимися водами и поглощения растениями на фоне противодействия растений выщелачиванию элементов в результате снижения количества фильтрующихся растворов.

Большинство исследованных видов, кроме *Hedysarum caucasicum*, снижало содержание нитратного и аммонийного азота, что подтверждает представления о лимитирующей роли доступных форм азота во многих альпийских сообществах. *Hedysarum caucasicum* повысил содержание N-NH₄ выше уровня его исходной концентрации в субстрате, что, безусловно, связано с проявлением симбиотической азотфиксации. *Trifolium polyphyllum*, *Phleum alpinum*, *Anemone speciosa* и *Nardus stricta* не изменяли значительно содержание нитратов по сравнению с начальным контролем. Отсутствие аккумуляции азота в почве при культивировании *Trifolium polyphyllum*, наряду с высоким коэффициентом реутилизации азота, подтверждает отсутствие эффективной азотфиксации у этого вида бобовых. Наиболее низкая концентрация нитратного азота получена в почве под двумя видами растений семейства сложноцветных — *Matricaria caucasica* и *Leontodon hispidus* (см. рис. 18).

Carex sempervirens, *Taraxacum stevenii* и *Sibbaldia procumbens* значительно уменьшили концентрацию обменного аммония в сравнении с контролем, но только первый вид уменьшил значительно и содержание аммония в водной вытяжке. Эффективное использование азота именно альпийскими осоками отмечено нами и при внесении азотных удобрений (Ахметжанова, Онипченко, 2005; Soudzilovskaia, Onipchenko, 2005).

Большинство видов растений противодействуют подкислению почвы и выносу обменных форм Ca и Mg в сравнении с почвой лишенной растительности (см рис. 19). Противодействие растений подкислению и даже некоторое снижение кислотности исходного субстрата связано, очевидно, со снижением активности нитрификации в условиях конкуренции растений с микроорганизмами за доступный азот, а также со снижением выноса обменных оснований. Большинство изученных видов (кроме *Antennaria dioica*, *Hedysarum caucasicum* и *Scorzonera cana*) уменьшали значительно обменную кислотность в сравнении с конечным контролем, но лишь 3 вида (*Phleum alpinum*,

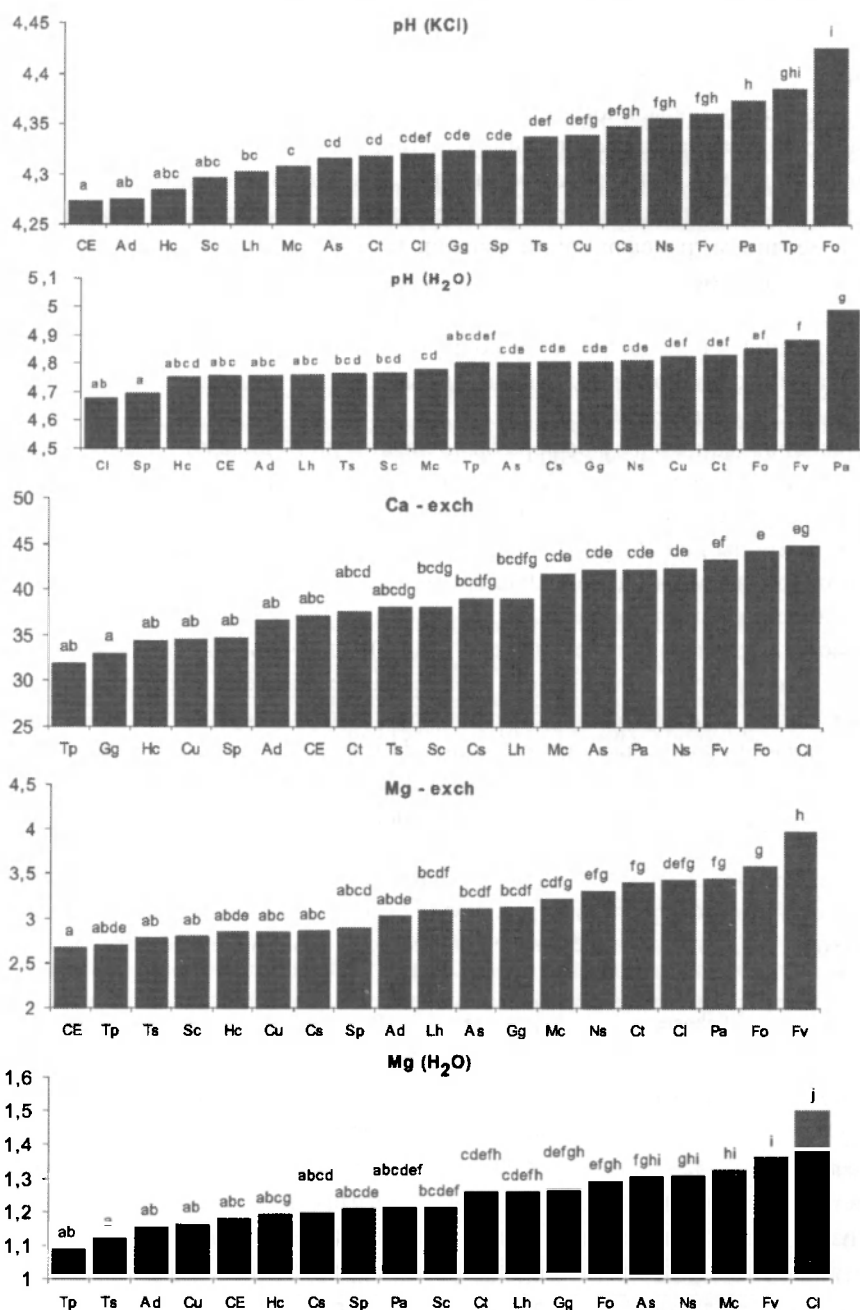


Рис. 19. Концентрация катионов и pH в почве под монокультурами 17 видов альпийских растений (сокращения см. табл. 4), начальном (CI) и конечном (CE) контроле. Виды расположены в порядке возрастания концентрации или величины pH. Значимые различия ($p < 0,05$) показаны разными буквами. Все величины, кроме pH, в мг/100 г почвы (по: Onipchenko et al., 2001).

Trifolium polyphyllum и *Festuca ovina*) уменьшили ее значимо по сравнению с начальным контролем.

Калий — единственный изученный элемент, содержание подвижных форм которого в почве, возможно, повысилось в ходе эксперимента в сравнении с исходной концентрацией. Во всех вариантах содержание обменного калия не значимо превышает его содержание в контроле, а значимое превышение концентрации водорастворимой формы характерно только для *Scorzonera cana*. Вероятно, на примере калия может проявляться еще один механизм трансформации почвенных свойств, а именно, переход элемента в более подвижное состояние в результате выветривания первичных минералов. Таким источником подвижного калия может быть относительно легковыветривающийся биотит, содержащийся в исследованной почве в большом количестве. Относительно экспериментального контроля отдельные виды оказались также способными снижать содержание К (*Antennaria dioica*).

Содержание подвижного фосфора было низким под 4 видами злаков (*Festuca ovina*, *Nardus stricta*, *Festuca varia*, *Phleum alpinum*) и *Anemone speciosa*, как и в конечном контроле эксперимента. Значимо более высокие величины содержания подвижного фосфора отмечены под *Hedysarum caucasicum* и *Leontodon hispidus* (см. рис. 18).

С использованием гнездового дисперсионного анализа мы оценили вклад разных таксономических рангов (образец, вид, род, семейство, класс) в варьирование отдельных почвенных свойств (Onipchenko et al., 2001). Для большинства свойств, кроме обменной кислотности, наибольшее варьирование найдено на уровне отдельных образцов. Вклад в варьирование кислотности и водорастворимого Са был значителен на уровне класса (более высокие значения рН и кальция под однодольными). Варьирование обменных катионов и подвижного Р было значительным на уровне семейств цветковых растений. В целом влияние таксономического ранга на варьирование поч-

Таблица 5. Среднее содержание ЭМП и рН почвы под растениями разных семейств в монокультуре. Значимость различий (p) приведена по результатам однофакторного дисперсионного анализа, отличающиеся значения помечены разными буквами (по Onipchenko et al., 2001).

Показатель	Fabaceae	Asteraceae	Poaceae	Cyperaceae	p-value
NO ₂ + NO ₃	56	28	44	29	0,1568
NH ₄ (обм.)	1,68 a	1,12 b	1,16 b	1,06 b	0,0804
NH ₄ (H ₂ O)	1,48 a	0,86 b	0,82 b	0,74 b	0,0828
Р – мало подв.	4,54	4,90	4,45	4,84	0,3477
Р – подв.	0,089 a	0,077 ab	0,070 b	0,074 ab	0,0675
рН (КСl)	4,33 ab	4,30 a	4,38 b	4,34 ab	0,0555
рН (H ₂ O)	4,78 a	4,77 a	4,88 b	4,82 ab	0,0213
Са (обм.)	33,0 c	38,6 b	42,9 a	36,7 bc	0,0008
Са (H ₂ O)	8,6	8,7	9,1	9,0	0,3369
Mg (обм.)	2,77 a	2,98 a	3,58 b	2,85 a	0,0034
Mg (H ₂ O)	1,14	1,21	1,29	1,18	0,1166
К (обм.)	7,4	7,9	8,5	7,6	0,1877
К (H ₂ O)	3,76	3,72	3,79	3,49	0,8636

венных свойств убывало в ряду: образец > семейство > вид > класс, т.е. принадлежность видов к семейству была весьма важна для определения их влияния на почвенные свойства. Эти результаты показывают значительную степень геохимической специализации растений отдельных семейств (табл. 5). Бобовые уменьшают содержание катионов (Ca, Mg и K) и увеличивают содержание азота в связи с азотфиксацией. Осоковые (Сурегасеае: *Carex* spp.) имели тенденцию снижать содержание аммония, в то время как сложноцветные (Астерасеае) и осоковые существенно снижали концентрацию нитратов. Эти результаты подтверждают предпочтительное потребление нитратов аммоний у представителей семейства сложноцветных (de Graaf et al., 1998). Среди исследованных семейств злаки снижали концентрацию подвижного Р в почве в наибольшей степени. Злак *Festuca ovina* снижал концентрацию почвенного фосфора сильнее, чем сложноцветное *Leontodon hispidus* (Leishman, 1999), что согласуется с приведенными нами данными. Интересно отметить, что среди изученных видов ветреница (*Anemone speciosa*, Ranunculaceae) также существенно снижала содержание Р в почве, что может быть связано с самой высокой среди всех рассматриваемых видов интенсивностью микоризной инфекции (Байкалова, Онопченко, 1988; Onipchenko, Zobel, 2000), способствующей эффективной адсорбции фосфатов.

Почва как хранилище банка диаспор растений

Почва служит важным хранилищем покоящихся диаспор растений — семян, вегетативных зачатков, спор. Устойчивое существование и поддержание разнообразия многих растительных сообществ было бы невозможно без такого хранилища генетической информации. Поэтому в настоящем разделе предпринята попытка дать разностороннюю характеристику почвенным банкам диаспор, прежде всего семян, которые играют наиболее важную роль во многих динамических процессах в растительном покрове и наиболее изучены по сравнению с другими диаспорами.

По источникам поступления почвенные семенные банки отдельных видов растений могут быть отнесены к одному из трех типов (Работнов, 1992).

Автохтонные — семена поступают от растений, плодоносящих в непосредственной близости от мест их погребения, эти растения входят в состав современных растительных сообществ данной территории.

Инвазионные — семена приносятся к месту их погребения различными агентами (ветер, животные и пр.) из других растительных сообществ, растения, их образующие, не встречаются поблизости.

Реликтовые — принадлежат растениям, в настоящее время отсутствующим или не плодоносящим в непосредственной близости от мест погребения, но эти растения обсеменялись на данном месте раньше, в предшествующие сукцессионные стадии развития растительного сообщества. Для этих растений нехарактерен дальний перенос семян, поэтому они практически не могли попасть на данную территорию в результате заноса.

Интересным примером сохранения реликтового семенного банка в почве может служить присутствие в почвах некоторых прибрежных лугов в Великобритании семян практически исчезнувшего здесь вида — фиалки персиколистной (*Viola persicifolia*). Семена этого вида адаптированы к прорастанию в условиях резкопеременного водного режима пойменных сообществ, который, однако, был кардинально изменен че-

ловеком при строительстве плотин, что и привело к исчезновению этого вида. Несмотря на это, *Viola persicifolia* несколько раз была обнаружена в семенном банке луговых сообществ (Thompson, 1992).

Условия покоя и прорастания семян в почве

Возможность сохранения жизнеспособности семян в почве обусловлена различными механизмами их покоя. Предложено выделять 3 основных типа покоя семян (Nager, 1977).

Врожденный покой присущ семенам сразу после их созревания на растении и связан с различными механизмами — недоразвитостью зародыша, газо- и водонепроницаемостью семенных покровов, изначальным содержанием ингибиторов прорастания.

Индукцированный покой возникает при воздействии на семена внешних факторов (газовый состав атмосферы, кислотность, темнота). Например, затенение семян листьями растений может вызвать индукцированный покой вследствие снижения в поступающем к семенам свете физиологически важного соотношения красный: дальний красный свет (Wesson, Wareing, 1969; Silvertown, 1982). Индукцированный покой связан с синтезом в семенах ингибиторов прорастания, он изменяется в зависимости от сезона. Например, у свежесобранных (осенью) семян пустынного однолетника *Eriogonum abertianum* покой отсутствовал, он индуцировался зимой и почти исчезал к следующей осени. Свежесобранные семена *Eriastrum diffusum* не проросли весной, но теряли покой к осени, приобретая его снова зимой. Таким образом, всхожесть семян сильно колебалась в зависимости от сезона (Baskin et al., 1993).

Вынужденный покой связан с непосредственным отсутствием условий, необходимых для прорастания (света, влаги и т.п.), он снимается сразу при наличии таких условий.

Как показали теоретические исследования Rees (1997) покой семян (отложенное прорастание) может быть эволюционно выгоден растениям в следующих случаях:

- 1) изменения среды (например, выпадения осадков) непредсказуемы,
- 2) семена способны определять наступление этих изменений в среде,
- 3) между близкородственными потомками наблюдается конкуренция, действие которой смягчается при одновременном прорастании семян.

Выход семян из покоя и последующее их прорастание может стимулироваться следующими факторами.

Колебание температуры, которое более значительно у поверхности почвы. Наиболее важны колебания температуры для прорастания семян растений влажных, часто околородных местообитаний, например, жерушник исландский (*Rorippa islandica*), горец перечный (*Polygonum persicaria*), которые не прорастают при постоянных температурах. У многих других растений колебания температур увеличивает всхожесть семян (Thompson, Grime, 1983).

Воздействие света. Образование в почве нитратов. Эти факторы образуют так называемую систему, обеспечивающую семенам возможность определить их нахождение на нарушенном участке почвы, в прорыве полого растительности («gap-detection»). Прорастание в таких участках делает более вероятным успешное приживание всходов и развитие взрослого растения. Наличие микроучастков с обнаженной почвой способствует приживанию всходов многих видов растений. Например, на залежах в

Мичигане было показано резкое увеличение приживания всходов травянистых монокарпиков на участках с искусственным удалением подстилки и надземных частей растений по сравнению с контрольными (ненарушенными) участками (Luken, 1990). В других случаях, наоборот, не полностью разложившиеся остатки растений могут быть хорошими субстратами для приживания всходов. В елово-тсуговых лесах на северо-западе Америки 94–98% всходов деревьев отмечается по старым стволам деревьев, покрывающим только 6–11% почвы в этом лесу (Harmon, Franklin, 1989). Таким образом, разлагающиеся бревна играют важную роль для приживания всходов деревьев в этих лесах как свободные от конкуренции субстраты, хорошо сохраняющие влагу.

Воздействие огня и дыма — комплексный фактор, вызывающий прорастание семян многих растений аридных областей, где пожары являются регулярными. Во время интенсивных пожаров почва выступает практически единственным убежищем, где сохраняются жизнеспособные семена. Активное прорастание семян после пожаров может быть связано со следующими факторами: 1) растрескиванием от огня твердых оболочек, 2) тепловой стимуляцией зародыша, 3) высокотемпературным иссушением семенных покровов, делающих их более проницаемыми для воды и газов, 4) воздействием этилена, аммония, двуокси азота и других компонентов дыма или дымовых экстрактов. Так, у 12 из 28 изученных видов растений южноафриканского финбоша обнаружено стимулирование прорастание семян после обработки дымом. Дым сам по себе вызывал усиление прорастание семян растений из семейств Asteraceae, Ericaceae, Restionaceae, а дымовые экстракты — у видов Proteaceae (Brown, 1993). Аналогичные закономерности отмечены для многих растений западной Австралии, где из 94 видов растений с плохо прорастающими семенами 45 видов увеличили всхожесть после обработки холодным дымом. Усиление прорастания отмечено также при проращивании на фильтровальной бумаге, обработанной дымом, или поливе водой, содержащей компоненты дыма (Dixon et al., 1995; Keeley, Fotheringham, 1998).

Промывной водный режим почвы. Прорастание семян ряда пустынных однолетников происходит только после сильных осадков, пропитавших почву на значительную глубину и дающих возможность однолетникам завершить цикл своего развития до полного истощения запасов воды в почве. Механизмом «узнавания» такой ситуации у семян, находящихся в самых верхних почвенных слоях (смачиваемых и небольшими осадками), является вымывание ингибиторов прорастания фильтрующимися водами (Работнов, 1992). При искусственном полоскании семян этих растений в воде, их покой быстро прерывается.

Интересно отметить, что прорастание семян зависит при прочих равных условиях и от их ориентации в почве. Специальные эксперименты показали, что всхожесть семян *Cichorium intybus*, *Daucus carota*, *Potentilla recta* и других видов была ниже при положении зародышевого корешка вертикально вниз. У других видов (*Erysimum cheiranthoides* и *Lycopus uniflorus*) положение семени не влияло на всхожесть (Bosy, Aarsen, 1995).

Пространственная структура семенных банков

По расположению в почве (глубине погребения) семенной банк можно условно разделить на два типа: 1) **активный** — семена находятся в приповерхностном слое почвы, где возможно успешное прорастание семени и приживание всхода и 2) **потенциаль-**

ный — семена располагаются в более глубоких слоях почвы, их успешное прорастание возможно лишь при выносе этих слоев ближе к поверхности при вспашке, нарушениях, в результате роющей деятельности землероев и т.п. (Работнов, 1992).

Жизнеспособные семена в большинстве случаев находятся преимущественно в поверхностных горизонтах почвы до глубины 5–10 см, на лугах отдельные всхожие семена найдены до глубины 40–50 см, существуют единичные находки в нижних горизонтах почвы до глубины 100–150 см. Более глубокому погребению семян в естественных условиях способствуют деятельность землероев, дождевых червей, отложение наилак в поймах, вывалы деревьев в лесах, отложение органических материалов в гидроморфных условиях (Работнов, 1992). Экспериментально показано, что искусственное погребение семян в почву существенно увеличивает длительность сохранения их жизнеспособности (Thompson et al., 1993).

Пример вертикального распределения всхожих семян в высокогорных почвах различных растительных сообществ северо-западного Кавказа (Semenova, Onipchenko, 1994) приведен на рис. 20. Наибольшее число всхожих семян в более глубоких слоях почвы отмечено на высокопродуктивном гераниево-копеечниковом лугу, где наиболее высока численность роющих грызунов — кустарниковых полевок, в рододендроно-

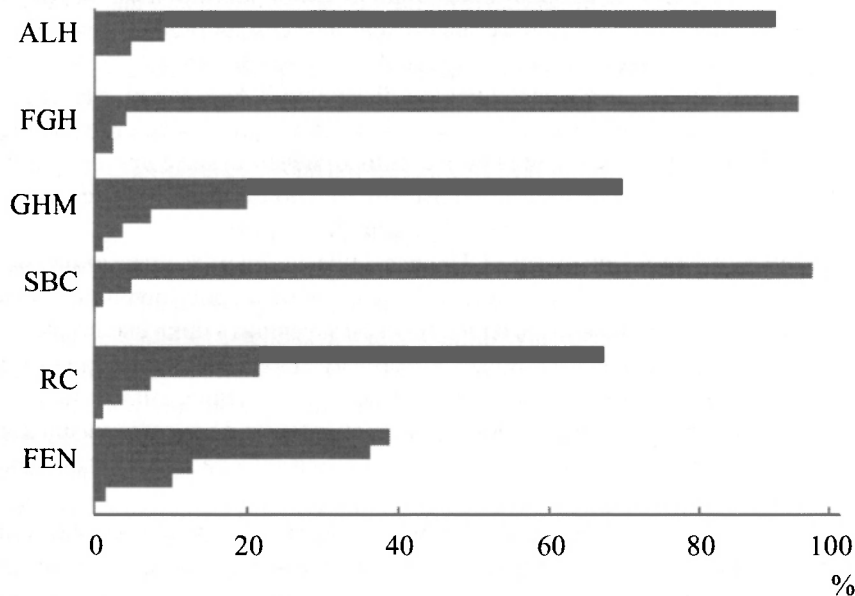


Рис. 20. Вертикальное распространение всхожих семян в почвах альпийских сообществ северо-западного Кавказа, Тебердинский заповедник (по слоям 2 см в процентах от общей численности всхожих семян). Растительные сообщества: ALH — альпийская лишайниковая пустошь, FVG — пестроовсянищевый луг с доминированием плотнoderновинных злаков, GHM — гераниево-копеечниковый луг, SBC — альпийский ковер в условиях значительного снегонакопления, RC — рододендроновый стланик с большой мощностью опадогенного горизонта, FEN — альпийское приручьеовое болото с хорошо выраженной аккумуляцией торфа (по: Semenova, Onipchenko, 1994).

вых стланиках с мощным органометным горизонтом почвы, образовавшимся из опада *Rhododendron caucasicum*, и на альпийских болотах в гидроморфных условиях со значительным торфонакоплением.

Горизонтальное распределение семян в почвах обычно носит агрегированный характер. Наибольшее поступление семян отмечается вблизи материнских растений, хотя здесь и наиболее велико их потребление семеноядными фитофагами. При переносе ветром разные субстраты в зависимости от характера их поверхности в разной степени улавливают семена, сохранность семян также сильно варьирует в разных условиях. В работе (Gartner et al., 1983) приводятся следующий пример неоднородности распределения всхожих семян *Eriophorum vaginatum* под разными пятнами растений в тундре (среднее число семян на квадратный метр): пятна голого грунта — 0, моховой покров — 1200, пятна лишайников — 0, кочки пушицы — 63.

Флористическая насыщенность (число видов растений на единицу площади) для современных растительных сообществ и их семенных банков обычно существенно различаются, прежде всего, в связи с разными размерами взрослых растений и семян. Однако при рассмотрении на небольших по размерам площадках, эти величины могут быть весьма сходны. Например, в сомкнутых альпийских сообществах эти показатели оказались весьма близки для площадок 10×10 см, однако на болоте и осыпях видовое

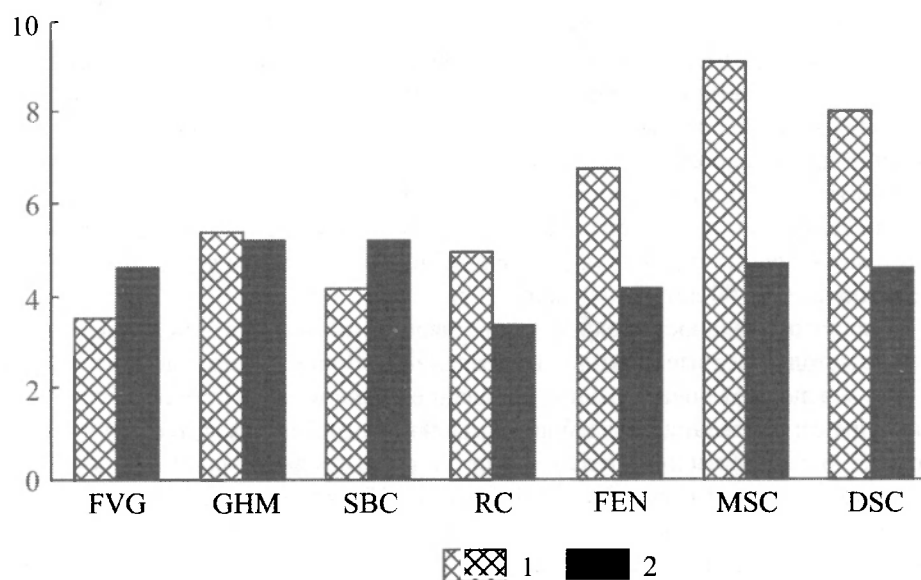


Рис. 21. Среднее число видов цветковых растений (флористическая насыщенность) на площадках 10 x 10 см для почвенного семенного банка (1) и современного растительного сообщества (2); сокращения: FVG — пестроовсяницевый луг, GHM — гераниево-копеечниковый луг, SBC — альпийский ковер, RC — рододендроновый стланик, FEN — альпийское приручьеовое болото, MSC — влажная альпийская осыпь, DSC — сухая альпийская осыпь (по: Semenova, Onipchenko, 1994).

разнообразии семян в почве было примерно вдвое выше, чем в современных сообществах (рис. 21). В целом же численность видов растений, сохраняющих в почве жизнеспособные диаспоры, сопоставима с флористическим богатством современных растительных сообществ, определенном по растениям в активной фазах онтогенеза.

Длительность сохранения жизнеспособных семян

Семена разных видов растений сохраняют свою жизнеспособность в почве различное время. Предложено различать устойчивые и временные семенные банки (Thompson, Grime 1979). В первом случае семена способны сохранять всхожесть более года пребывания в почве, а во втором случае — менее года. Несмотря на условность такого подразделения, оно удобно для анализа поведения многих видов. С большой вероятностью оценить возможность растений Европы образовывать устойчивые семенные банки в почве можно по форме их семян (Thompson et al., 1993). Семена, характерные для устойчивых семенных банков, часто имеют небольшие размеры, плотную и гладкую оболочку. Напротив, для видов, не образующих устойчивые семенные банки более типичны крупные, часто удлинённые или уплощенные семена. На основании изучения 97 видов британской флоры было показано, что хорошее предсказание возможности сохранения семян в устойчивом семенном банке может быть сделано на основании веса семян и их формы, выраженной как дисперсия из 3 размеров (y сферических = 0). В целом тем лучше сохраняются семена в почве, чем они мельче, и чем их форма ближе к сферической, хотя есть и отдельные исключения (рис. 22).

Однако эти закономерности не являются универсальными для всех регионов мира. Детальные исследования семян 101 вида австралийской флоры (Leishman, Westoby, 1998) не подтвердили эту закономерность для растений Австралии.

Обычно длительно сохраняют жизнеспособность семена травянистых растений, хотя значительные постоянные семенные банки отмечены и для многих тропических деревьев. Из кустарников умеренных широт таким свойством обладает североамериканский вид *Prunus pensylvanica*, занесенный в Европу, семена которого могут сохраняться в почве 60–100 лет (Thompson, 1992).

Для оценки длительности сохранения всхожих семян в почве используют непрямые и прямые методы. Первые связаны с нахождением семян в почвах известного возраста, хотя и не исключают более позднее попадание семян в эти субстраты. Вторые основаны на прямом слежении за судьбой специально погребенных семян. Обширная база данных по численности и длительности сохранения семян отдельных видов растений была составлена для Северо-Западной Европы (Thompson et al., 1996), приводимые ниже данные частично взяты из этой базы.

По непрямым данным семена полевых сорняков могут сохраняться в почве под лесом, имеющим возраст не менее 60–70 лет. В тундре, в слоях близким к мерзлотным, найдены живые семена *Luzula parviflora*, *Carex bigelowii*, радиоуглеродный возраст семенной кожуры составил около 200 лет. При археологических раскопках фундаментов зданий обнаружены семена ряда обычных видов растений, предположительно сохранявшихся там более 660 лет для *Lamium album*, *Lamium purpureum*, *Taraxacum officinale* и более 460 лет для *Glechoma hederacea* и *Trifolium repens*.

Среди прямых данных наиболее известны эксперименты американских исследователей (Toole, Brown, 1946; Kivilaan, Bandurski, 1981). Семена 20 видов помещали в

песок в широкогорлых стеклянных бутылках, которые были закопаны в землю горлышком вниз. Опыт был заложен в 1879 г., его результаты прослежены за 100 лет. Через 80 лет 3 вида сохранили всхожие семена (*Oenotera* sp., *Rumex crispus*, *Verbascum blattaria*), а через 100 лет — практически только один вид из 20 — *Verbascum blattaria*, имеющий очень мелкие пылевидные семена (по одному проростку отмечено также у

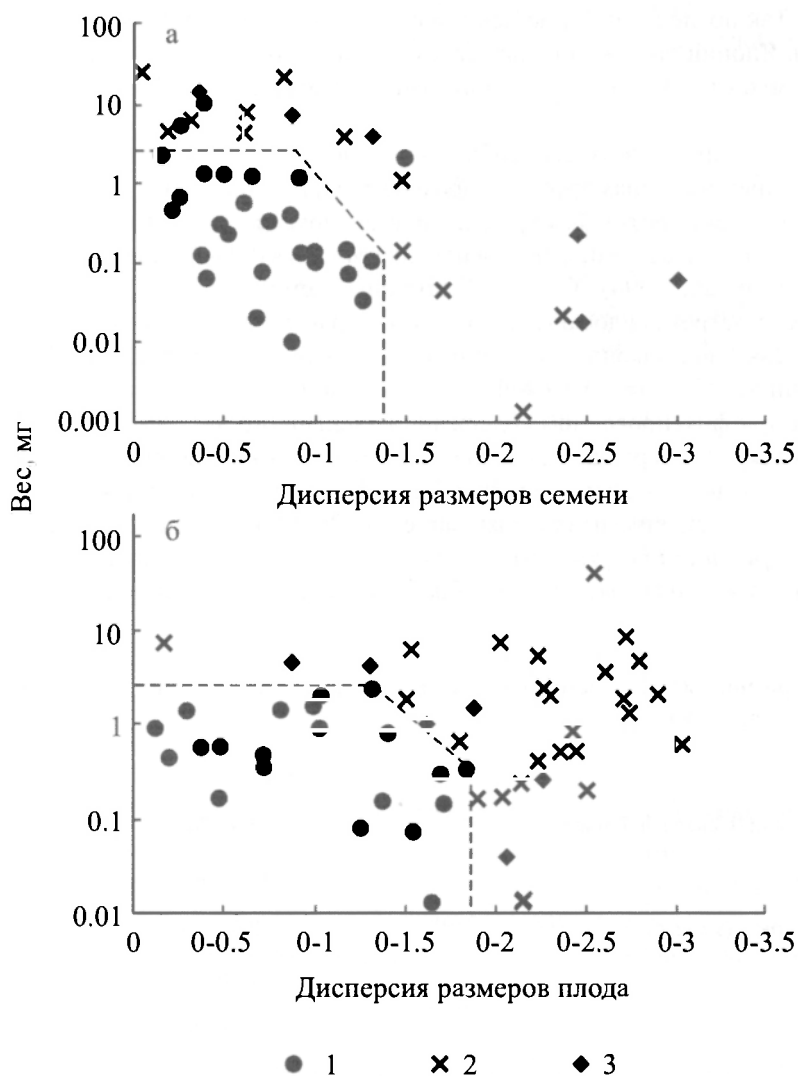


Рис. 22. Связь между массой диаспор и дисперсией их трёх измерений для (а) семян 44 видов и (б) плодов 53 видов растений: 1 — виды с устойчивым семенным банком в почве (длительность сохранения жизнеспособности не менее 5 лет), 2 — виды с устойчивым семенным банком, сохраняющие жизнеспособные диаспоры менее 5 лет, 3 — виды, длительность сохранения семян которых не определена. Пунктирная линия ограничивает область видов с длительно сохраняющимися диаспорами (по: Thompson et al., 1993).

Verbascum thapsus и *Malva rotundifolia*). Методически более корректные опыты Дювеля (Duvel) (семена были помещены в почву в цветочные горшки и закопаны на разную глубину), к сожалению, продолжались лишь 39 лет (1902–1941 гг.). Из 107 исследуемых видов через 20 лет всхожие семена имел 51 вид, а через 39 лет — 39 видов.

Иногда оценить длительность сохранения всхожести семян можно после природных катастроф. Так после погребение пеплом слоем около метра в результате извержения вулкана в Японии пахотной почвы через 10 лет в этой почве оставалось около 17% всхожих семян от исходного семенного банка, относящихся к 25 видам (Tsuuzaki, 1991).

Длительность сохранения жизнеспособных семян в почве положительно скоррелирована с содержанием в семенах орто-дигидроксифенолов, которые могут служить как защитными веществами против фитофагов, так и антиоксидантами. Наиболее высокая концентрация этих веществ отмечена в порядке Myrtales (Onagraceae и близкие семейства) (Hendry et al., 1994). С другой стороны, семена многих анемохорных (распространяемых ветром) видов обычно недолго сохраняют свою жизнеспособность. Это может быть связано с накоплением в них липидов как запасных веществ (Lokeshia et al., 1992). Липиды обладают высокой энергетической ценностью, что минимизируют вес семян при фиксированном содержании энергии, но липиды относительно быстро окисляются, что сокращает длительность жизни семян (Thompson, 2000).

Значительная гибель семян в почве может быть обусловлена воздействием фитопатогенных грибов. В экспериментах (Leishman et al., 2000) жизнеспособность семян двух (*Medicago lupulina*, *Rubus fruticosus*) из четырех исследованных видов через год хранения в почве значительно возрастала при обработке ее фунгицидами по сравнению с контролем.

Таблица 6. Содержание всхожих семян в почвах различных природных зон (по: Работнов, 1982, 1986; Leck et al., 1989).

Природная зона	Число семян / м ²
Арктические пустыни (Северная Земля)	300–700
Тундры (Таймыр)	1500–4000
Леса умеренного пояса (зрелые)	200–3000
Северные степи	до 10000
Южные степи	2000–5000
Прерии США	300–800
Дождевые тропические леса	170–900
Равнинные луга	10000
Высокогорные луга, пустоши и болота	300–10000
Агроценозы	до 100000

Почвенные банки в различных сообществах и природных зонах

Почвенные семенные банки характерны практически для всех наземных растительных сообществ различных природных зон (табл. 6).

Содержание семян в почвах пустынь сильно варьирует в разных регионах, в отдельных случаях оно превышает таковое даже для агроценозов. Так в пустыне Mojave (Калифорния) семенной банк составил около 106 000 семян/м² (в весовом отношении 38 г/м²), что значительно выше, чем в других северо-американских пустынях (Price, Jouner, 1997).

В холодных антарктических пустынях в Антарктиде оба обитающих там вида соудистых растений (*Colobanthus quitensis*, *Deschampsia antarctica*) образуют значительные семенные банки в почве, составляющие 100–1 600 семян/м² (McGraw, Day, 1997).

В пределах геохимических катен наиболее благоприятные условия для сохранения семян (высокая влажность, низкое содержание кислорода) наблюдаются в гидроморфных условиях, поэтому численность всхожих семян в почвах болот и заболоченных лугов обычно существенно выше, чем в автономных сообществах.

Таблица 7. Количество всхожих семян в посадках ситхинской ели (*Picea sitchensis*) разного возраста (по: Hill, Stevens, 1981).

Возраст ели	Число семян на м ²
5–10 лет	2300
17–18 лет	680
29–30 лет	600
41–43 года	380

Стратегии растений, сукцессии и смены семенных банков

Состав и соответствие семенных банков современной растительности существенно меняются в ходе сукцессий. В лесных сообществах, развивающихся после луговой стадии, семенной банк обычно обедняется. Например, в посадках ситхинской ели (*Picea sitchensis*) разного возраста найдено различное количество всхожих семян (табл. 7).

Таблица 8. Изменение численности всхожих семян вереска и полевицы (семян/м²) в почве верещатника и березняка на разных стадиях развития березового древостоя (по: Hester et al., 1991).

Вид	Возраст березы, лет				
	0	17	28	37	63
<i>Calluna vulgaris</i>	52900	43800	34900	17900	9420
<i>Agrostis capillaris</i>	0	+	397	962	4750

В ходе вторичных (восстановительных) сукцессий происходит не только снижение численности семян в почвенном банке, но и изменение его состава. Так, по наблюдениям в Шотландии (Hester et al., 1991), при зарастании вересковых пустошей березой в напочвенном покрове сменяются следующие доминанты: вереск (*Calluna vulgaris*) → черника (*Vaccinium myrtillus*) → луговик извилистый (*Deschampsia flexuosa*) → полевица (*Agrostis capillaris*). При этом в почвенном семенном банке уменьшается численность семян вереска и возрастает — полевицы (табл. 8).

При изучении состава семенных банков фитоценозов, находящихся на разных стадиях сукцессии или при разных режимах нарушений было выявлено, что в зрелых (климаксовых) растительных сообществах доминирующие виды растений не образуют семенного банка (Semenova, 2004). Быстро теряют всхожесть и обычно летом не обнаруживаются в почве соответствующих лесов семена основных лесобразующих пород (сосна, пихта, ель, дуб), в почвах степей не сохраняются семена ковылей, а в почве альпийских лугов — семена основных доминирующих видов (*Festuca varia*, *Geranium gymnocaulon*, *Hedysarum caucasicum*), несмотря на большой ежегодный урожай семян этих видов (рис. 23).

Напротив, наибольшее участие в составе семенных банков имеют растения начальных стадий сукцессий. Поэтому соответствие между семенным банком и составом фитоценоза может быть очень различным. Оно минимально для малонарушенных климаксовых лесов и максимально для часто нарушаемых сообществ, образуемых однолетниками (приморские марши, агроценозы, заросли однолетних солянок и т.п.). Таким образом, возможность образования семенных банков тесно связана с экологическими стратегиями растений (Работнов, 1992; Onipchenko et al., 1998). Растения-виоленты (или конкуренты по классификации Grime, 1979), образующие большую биомассу в благоприятных условиях (низкая интенсивность нарушений и хорошее поступление ресурсов) образуют значительное количество крупных семян, не сохраняющих свою жизнеспособность длительное время. Напротив, эксплеренты (рудералы) характеризуются быстрым ростом и коротким жизненным циклом. Они сохраняют жизнеспособные семена длительное время, ожидая возможные нарушения растительного покрова, которые дают им возможность успешно пройти свой жизненный цикл. Пациенты (стресс-толеранты) обычно имеют небольшой запас семян в почве.

Таблица 9. Содержание жизнеспособных спор папоротников в почвах (данные разных исследователей, см. Milberg, 1991).

Места взятия проб	Число видов	Число заростков на м ²
Посадка ананаса в Малайзии	9	12 000
Лес в Швейцарии	>2	530 000
Листопадный лес, северо-восток США	5	5 000 000
Луг в Швеции	3	56 000–170 000

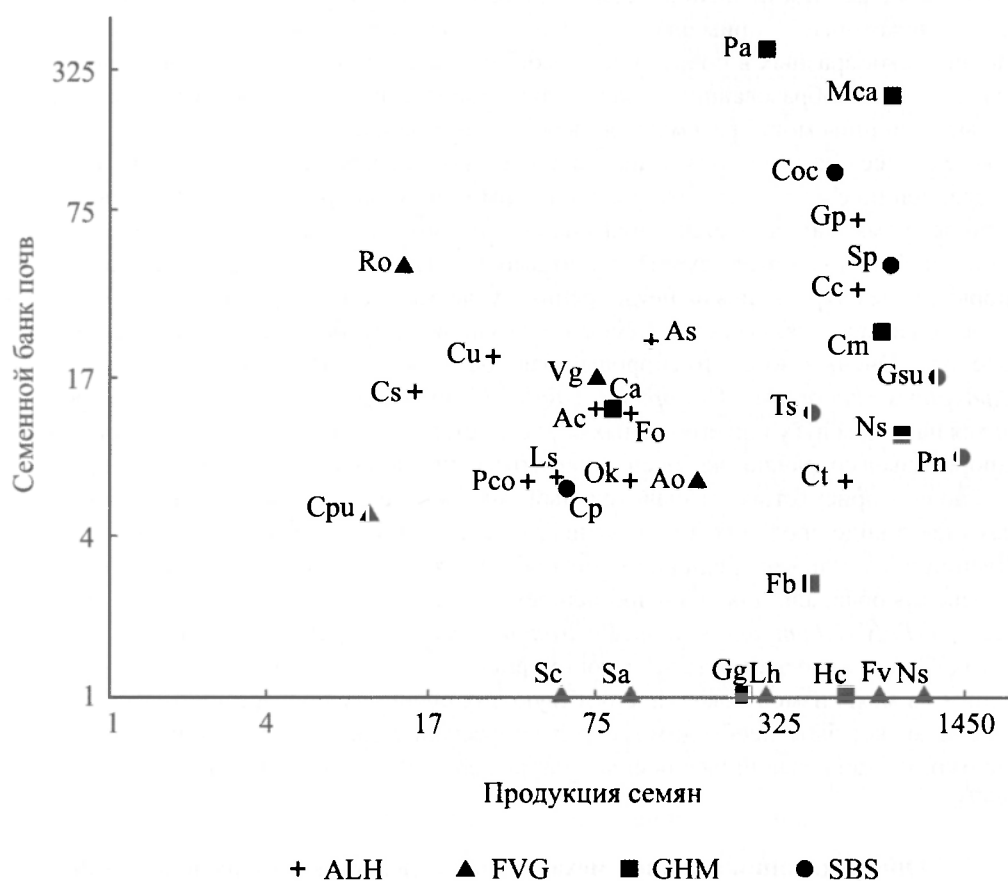


Рис. 23. Соответствие между запасом жизнеспособных семян в почве (семенной банк, семян/м², ордината) и среднегодовым урожаем семян (продукция семян, семян/м², абсцисса) в различных растительных сообществах альпийского пояса Тебердинского заповедника (по: Semenova, 2004); сообщества: ALH — альпийская лишайниковая пустошь, FVG — пестроовсяницевый луг, GHM — гераниево-копеечниковый луг, SBS — альпийский ковер. Виды растений: Ac — *Alchemilla caucasica*, As — *Anemone speciosa*, Ao — *Anthoxanthum odoratum*, Ct — *Campanula tridentata*, Ca — *Carex atrata*, Cp — *Carex pyrenaica*, Cs — *Carex sempervirens*, Cc — *Carum caucasicum*, Cm — *Carum meifolium*, Cpu — *Cerastium purpurascens*, Coc — *Corydalis conorrhiza*, Cu — *Carex umbrosa*, Fb — *Festuca brunne-scens*, Fo — *Festuca ovina*, Fv — *Festuca varia*, Gg — *Geranium gymnocaulon*, Gsu — *Gnaphalium supinum*, Hc — *Hedysarum caucasicum*, Lh — *Leontodon hispidus*, Ls — *Luzula spicata*, Mca — *Matricaria caucasica*, Ns — *Nardus stricta*, Ok — *Oxytropis kubanensis*, Pco — *Pedicularis comosa*, Pn — *Pedicularis nordmanniana*, Pa — *Phleum alpinum*, Ro — *Ranunculus oreophilus*, Sc — *Scorzonera cana*, Sa — *Senecio aurantiacus*, Sp — *Sibbaldia procumbens*, Ts — *Taraxacum stevenii*, Vg — *Veronica gentianoides*.

Споры мохообразных и папоротников в почвах

Содержание спор и вегетативных зачатков споровых растений исследовано значительно меньше, чем почвенные семенные банки (Milberg, 1991). В таблице 9 приведены некоторые примеры оценки численности жизнеспособных спор папоротникообразных в почвах нескольких растительных сообществ, основанные на подсчете числа образовавшихся заростков в лабораторных условиях (поэтому приводимые величины могут рассматриваться как минимальные).

Имеющиеся данные показывают значительно большее содержание спор в почвах по сравнению с семенами. Эти споры, видимо, могут сохраняться весьма продолжительное время. Так, по наблюдениям на старом (возраст 35 лет) лугу в Швеции число спор папоротников было существенно выше на глинистой почве, чем на песчаной, споры лучше сохранялись на неудобренных участках, чем удобряемых, а наиболее высокое содержание живых спор отмечено на заповедном (без выпаса и кошения) варианте луга. Очень важно, что споровый банк был представлен 3 видами папоротников (*Thelypteris phegopteris*, *Cystopteris fragilis*, *Gymnocarpium dryopteris*), не встречающихся на самом лугу или его лесных окрестностях. По данным разных авторов, споры папоротников сохраняют жизнеспособность в почве не менее 20–50 лет (Milberg, 1991).

В почвах присутствует и значительный запас жизнеспособных диаспор мохообразных (как в виде спор, так и вегетативных зачатков). Исследования в хвойных лесах Швеции показали, что среди видов мохообразных даже ненарушенных участков леса, в почве преобладали диаспоры пионерных видов, быстро осваивающих нарушенные участки (*Polytrichum juniperinum*, *Bartramia ithyphylla* и др.). Таким образом, для споровых банков отмечаются те же закономерности, что и для семенных (Jonsson, 1993). Одним из механизмов покоя, препятствующих осеннему прорастанию спор мохообразных, может быть необходимость для прорастания довольно узкого интервала температур, не наблюдающихся осенью, например, у *Physcomitrium sphaericum* (During, 1997).

Опосредованные почвой механизмы поддержания биоразнообразия

Почва служит средой, в которой происходят различные процессы взаимодействий между биотическими компонентами экосистем.

Аллелопатические взаимодействия — буферная роль почвы

Отрицательные взаимодействия между растениями посредством выделения специфических метаболитов называется аллелопатией (Работнов, 1992). В данном разделе мы рассмотрим лишь корневые выделения, поскольку в их адсорбции и трансформации очень важная роль принадлежит почве.

Корневые выделения очень разнообразны. Выделяют 3 основные группы корневых выделений (Marschner, 1995; Uten, 2001): 1) низкомолекулярные органические соединения (сахара, органические кислоты, аминокислоты, фенольные соединения и др.), 2) высокомолекулярные гелеобразующие вещества, формирующие затем муцигель, 3) шелушащиеся клетки и продукты их разрушения. Выделяющиеся органические вещества составляют значительную долю годичной продукции.

Во второй половине 20-го века было проведено большое количество исследований, преимущественно лабораторных, показывающих отрицательное влияние вытяжек, смывов, настоев и т.п. одних растений на рост, развитие и прорастание семян других (Райс, 1977). Однако, после классических опытов (Grummet, 1955), показавших, что адсорбция органических выделений почвой или активированным углем резко снижает их негативное воздействие на растения, стало ясно, что результаты лабораторных экспериментов практически не имеют значения для оценки роли аллелопатии в природе.

С аллелопатией связывают так называемую проблему «почвоутомления», или «токсикоза почв», когда при длительном выращивании одной культуры, сильно снижается ее урожай (Работнов, 1992). Это явление имеет различные механизмы и может быть связано с односторонним обеднением почвы монокультурами, накоплением токсичных метаболитов, а также просто увеличением численности патогенных микроорганизмов и фитофагов, имеющее место и в природе при первичных сукцессиях на песчаных дюнах (van der Putten, 1997; van der Putten, Peters, 1997).

Как классические случаи аллелопатического воздействия описаны примеры угнетения травяного покрова под пологом интродуцированных видов деревьев (Bode, 1958; del Moral, Muller, 1970; Работнов, 1992). Леса из эвкалиптов в Средиземноморье и Калифорнии почти лишены травяного покрова, что связывают с выделением фенольных соединений из опада листьев. Но в Австралии эвкалиптовые сообщества — одни из самых флористически богатых сообществ Земного шара. Аналогичная картина наблюдается и с грецким орехом (*Juglans fallax*). В его листьях содержится гидроюглон, разлагающийся в почве до юглона, обладающим мощным аллелопатическим воздействием. Однако, в местах естественного распространения грецкого ореха (например, в орехоплодных лесах Южной Киргизии) хорошо развит травяной покров. Т.А. Работнов (1992) объясняет это тем, что в результате длительной сопряженной эволюции на родине подбираются устойчивые виды растений и комплексы микроорганизмов, способные разлагать аллелопатически активные вещества. Аллелопатия ярко проявляется лишь в случае встреч эволюционно несопряженных видов растений.

Травянистые интродуценты также могут оказывать аллелопатическое воздействие на аборигенные растения. Так, занесенный в Северную Америку из Средиземноморья сорняк — василек пятнистый (*Centaurea maculosa*) оказывал неблагоприятное аллелопатическое воздействие на аборигенный доминирующий вид овсяницы — *Festuca idahoensis*, которое снималось при добавлении активированного угля (Ridenour, Callaway, 2001). Однако, даже при снятии аллелопатического эффекта василек имел конкурентное преимущество при выращивании в парных культурах с овсяницей. Таким образом, аллелопатический эффект может быть сопряжен с конкуренцией за ресурсы.

Другой интересный пример комплексного изменения свойств почв заносными видами растений известен для широколиственного леса в штате Нью Джерси (Kourtev et al., 2002). Здесь было показано резкое изменение структуры ризосферной микрофлоры под двумя заносными в Америке японскими растениями — *Berberis thunbergii* и *Microrostegium vimineum* в сравнении с ризосферой местных видов *Vaccinium* spp. Свойства почвы под заносными видами существенно изменялись — рН, мощность органического горизонта, интенсивность нитрификации. Структура микробных комплексов существенно различалась под местными и экзотическими растениями, последние включали больше бактерий и меньше грибов.

Для экспериментального разделения аллелопатического и конкурентного влияния одного вида растений на другое предложены по аналогии с известной в микробиологии триадой Герли-Коха следующие общие принципы (Fuerst, Putnam, 1983). Для доказательства аллелопатии необходимо: 1) установить факт снижения тех или иных ростовых характеристик одного вида растений в присутствии особей другого, 2) выделить, идентифицировать и (желательно) синтезировать предполагаемый аллелопатический агент — вещество, 3) экспериментально показать действие этого агента в отсутствии других растений в естественных концентрациях и на естественном микробиологическом фоне.

Возможны и другие методические приемы для разделения эффектов конкуренции и аллелопатии. Например, изучено влияние *Empetrum hermaphroditum* на рост сеянцев сосны (*Pinus sylvestris*). Проведено 2 серии экспериментов (Nilsson, 1994): в природе и в лаборатории, каждом случае в 4 вариантах: контроль (отсутствие воздействия), поверхностное внесение активированного угля (500 г/м², удаление аллелопатических веществ из опада и подстилки), корневая обрубка вокруг сеянцев при помощи трубы (снятие корневой конкуренции) и сочетание применения угля с корневой обрубкой. Опыт продолжался в течение 3 лет. Во всех случаях хуже всего развивались сеянцы сосны в контроле, лучше всего — при одновременном снятии конкуренции и аллелопатии (рис. 24). Конкуренция несколько сильнее подавляла развитие сосны, чем аллелопатия, но различия часто были незначимы. Возможный механизм аллелопатического влияния шикши — подавление развития эктомикоризного для сосны гриба *Paxillus involutus*, что было показано в ранней работе (Nilsson et al., 1993).

Большинство исследователей аллелопатии рассматривает непосредственное воздействие органических веществ как механизм отрицательного влияния одних растений на другие. Однако, ряд экспериментов показывает, что этот механизм может быть принципиально другим. Вносимый в почву органический субстрат вызывает развитие микроорганизмов, сопутствующее потребление ими элементов минерального питания из почвы и снижение доступности этих элементов для растений. Так в экспериментах по влиянию вытяжек листьев тундровых кустарничков и березы на рост трех видов однодольных растений (Michelsen et al., 1995) было показано, что внесение этих вытяжек на стерильную почву не оказывает таких неблагоприятных воздействий на растения, как в случае нестерильной почвы. В последнем случае усиливалось микробиологическое дыхание почвы и содержание в ней грибов. Авторы считают, что богатые органикой растворы вызывают усиление развития микроорганизмов, увеличение иммобилизации элементов минерального питания (ЭМП) и ужесточение конкуренции между растениями и почвенной микрофлорой за ЭМП. Видимо, этот механизм широко распространен в природе.

В целом роль аллелопатии в формировании структуры сообществ слабо изучена, а в естественных фитоценозах, видимо, незначительна. Снижение отрицательных взаимодействий между растениями при адсорбции метаболитов и их микробиологической трансформации в почве может способствовать сосуществованию видов и поддержанию флористического богатства растительных сообществ.

Микоризные сети в почве

Конкурентные и другие отрицательные отношения между растениями в большинстве случаев могут вести к снижению видового разнообразия сообществ, в то время как положительные отношения способствуют сосуществованию видов и поддержанию разнообразия. Одним из механизмов положительных отношений может быть обмен ЭМП и органическими соединениями между растениями, связанными мицелиями микоризных грибов. Около 80% растений Земного шара образуют микоризу, при этом большая часть видов растений имеет микоризы везикулярно-арбускулярного типа

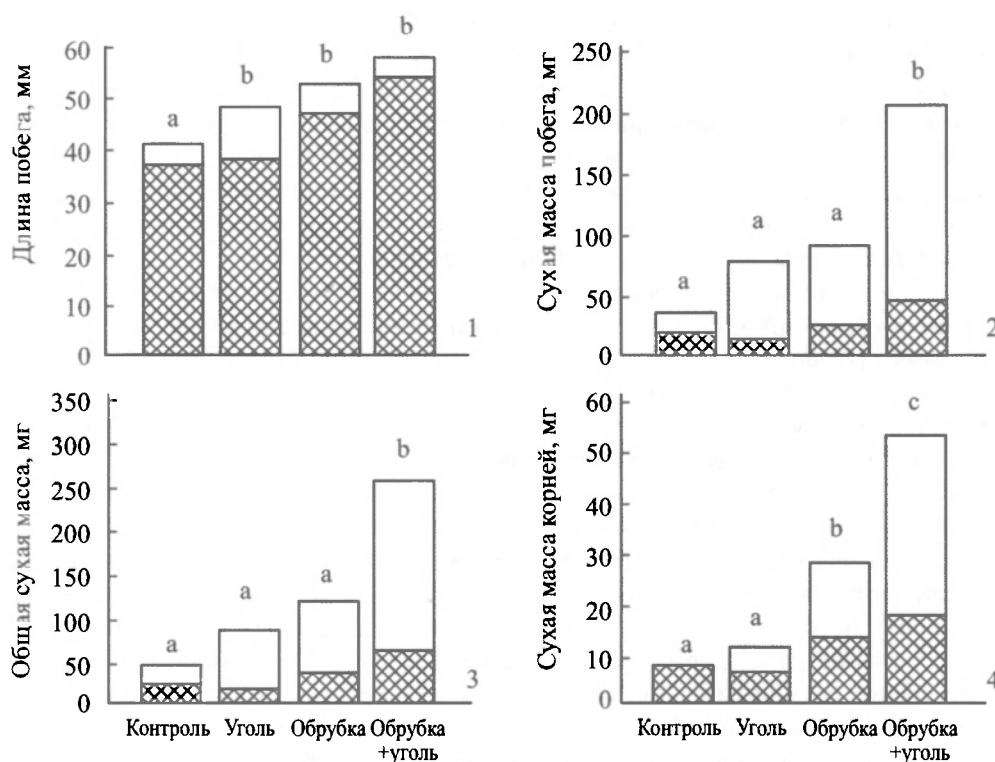


Рис. 24. Аллелопатическое и конкурентное воздействие шикши (*Empetrum hermaphroditum*) на молодые растения сосны (*Pinus sylvestris*). Средние величины и ошибка среднего для длины побегов (а), сухой массы побегов (б), общей сухой массы растения (с) и сухой массы корней (д) сосны в условиях конкуренции и аллелопатического воздействия со стороны шикши (контроль), снятия аллелопатического воздействия с помощью активированного угля (уголь), снятия корневой конкуренции (обрубка) и снятия аллелопатии и конкуренции одновременно (обрубка + уголь). Незаштрихованные столбики в условиях эксперимента в теплице, заштрихованные в полевом эксперименте. Варианты, отличающиеся значимо на уровне $p < 0,05$ отмечены неперекрывающимися буквами над столбиками (по: Nilsson, 1994).

(ВАМ) (Brundrett, 2002). Этот тип микориз образован гломалевыми грибами, число видов которого не превышает нескольких сотен. Поэтому в пределах отдельных сообществ мицелий грибов одного вида может инфицировать корни многих особей и видов растений, особенно травянистых.

В пионерных работах, показывающих важную роль возможного обмена веществами между растениями через микоризные грибы для поддержания флористического разнообразия сообществ (Grime et al., 1987) был произведен посев смеси семян луговых растений в плошки с почвой без и с грибами, образующими ВАМ. Через несколько месяцев выращивания было показано увеличение разнообразия, числа и размеров всходов в варианте с микоризными грибами. Показан также перенос меченых ^{13}C органических веществ от взрослых особей доминирующего вида — овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) к молодым особям других видов, но только образующим микоризу. Таким образом возникло представление о единой микоризной сети в почве, образованной эндогоновыми грибами, мицелий которых, кроме того, образует анастомозы (срастания) чаще, чем мицелий других зигомизетов. Перераспределение продуктов фотосинтеза между особями одного или разных видов может происходить через единую микоризную сеть, существующую в почве большинства природных фитоценозов и являющуюся важным фактором поддержания их флористического богатства.

Вопрос о возможности переноса ассимилятов от одних растений к другим исследовали многие авторы, но он однозначно не решен до сих пор. Так, показано, что перенос органических веществ грибом действительно имеет место, но все эти вещества локализируются внутри мицелия в корнях нового хозяина и не поступают в его надземные органы (Fitter et al., 1998).

В экспериментах по изучению внутривидовой и межвидовой конкуренции между взрослыми особями и всходами черноголовки (*Prunella vulgaris*), а также взрослыми особями земляники (*Fragaria vesca*) было показано (Moora, Zobel, 1996), что ВАМ усиливает внутривидовую конкуренцию и ослабляет межвидовую, таким способом способствуя поддержанию флористического разнообразия сообществ.

Передача ассимилятов между растениями может происходить по градиенту концентраций от лучше обеспеченных взрослых растений к молодым особям (Read et al., 1985; Finlay, Read, 1986; Grime et al., 1987). Такой транспорт, несомненно, имеет адаптивное значение и должен быть особенно важен для растений, размножающихся преимущественно семенным путем, так как в случае вегетативного размножения такой транспорт может осуществляться через другие органы (столоны, корневища и т.п.). Поэтому важность микоризной связи между взрослыми особями и их всходами должна быть наибольшей для растений, размножающихся семенным, а не вегетативным путем. Эта закономерность была подтверждена для альпийских растений северо-западного Кавказа (Онипченко, 1996). Как в целом для всех исследованных видов, так и для видов в пределах отдельных растительных сообществ показана меньшая степень развития микориз у вегетативно подвижных видов по сравнению с вегетативно неподвижными.

Единая почвенная микоризная сеть важна и для быстрого развития микориз у проростков и молодых растений. Интересно отметить, что интенсивность микоризной инфекции может быть существенно выше у этих групп растений по сравнению со взрослыми растениями (Байкалова, Онипченко, 1988). Механические нарушения

почвы (порои, вспашка и пр.) ведут к разрушению микризной сети, поэтому интенсивность инфекции обычно уменьшается на нарушаемых почвах в связи. Показано, что просто обрыв мицелия от микоризных растений не приводил к существенному уменьшению инфекции у тестовых особей клевера подземного (*Trifolium subterraneum*), но если почва до посадки тестового растения перемешивалась, микоризная инфекция резко снижалась с 40–50% в контроле до 1% (Jasper et al., 1989).

Почвенная микоризная сеть сильно зависит от деятельности почвенных беспозвоночных, активно потребляющих мицелий эндогонных грибов. К ним относятся амебы, нематоды, клещи и коллемболы. В экспериментах с применением селективных инсектицидов или нематоцидов, подавляющих соответствующие группы животных, показано усиление микоризной инфекции у растений (Smith, Read, 1997).

Применение в сельском хозяйстве различных фунгицидов, к которым микоризные грибы часто более чувствительны, чем фитопаразитарные, может приводить к существенному снижению разнообразия растений в сообществах. Применение избирательного фунгицида ипродион в сообществах ранних стадий сукцессий в Великобритании вызвало уменьшение интенсивности инфекции у 7 видов из 11 изученных, при этом 4 вида показали явное снижение проективного покрытия после применения фунгицида (Gange et al., 1990). Наряду со снижением общего проективного покрытия происходило и снижение флористической насыщенности на экспериментальных площадках (опыт с ипродионом $11,6 \pm 0,8$, контроль $14,2 \pm 0,9$ видов сосудистых растений на площадку $2,5 \times 2,5$ м).

Воздействие грибов, образующих более специализированные к растениям хозяевам чехолчатые эктомикоризы, может существенно отличаться от действия эндогонных грибов. Эктомикоризы чаще образуют доминанты древесного яруса лесов умеренного и тропического регионов, что усиливает их конкурентные позиции по отношению к недоминирующим видам. Этим объясняется, например, то, что в тропических лесах с очень высоким флористическим разнообразием преобладают ВАР — виды растений, а в тропических лесах, где доминанты образуют эктомикоризу, флористическое разнообразие существенно снижено (Ozinga et al., 1997).

Гломалевые грибы могут также оказывать отрицательное воздействие на немикоризные виды растений, формируя состав сообществ в ходе сукцессий. Такие закономерности были установлены экспериментально (Francis, Read, 1994). Рядом с потенциально микоризным растением подорожника ланцетолистного (*Plantago lanceolata*), отгороженным непроницаемой для корней, но проницаемой для мицелия, сеткой, выращивался потенциально микоризный золототысячник (*Centaurea erythraea*) или безмикоризная песчанка (*Arenaria serpyllifolia*). В отсутствие микоризных грибов песчанка развивалась лучше, чем золототысячник, а в присутствии таких грибов картина менялась на противоположную — лучше развивался золототысячник. Авторы говорят о возможном подавлении развития безмикоризных видов нарушенных местообитаний (начальных стадий сукцессий) гломалевыми грибами за счет выделения токсичных для этих растений метаболитов. Таким образом, гломалевые грибы как бы отбирают виды на ранних стадиях онтогенеза, способные образовывать ВАР. Присутствие же в сомкнутых сообществах поздних стадий сукцессий безмикоризных видов (например, осок *Carex* spp.) связано с их вегетативным, а не семенным размножением (Francis, Read, 1994).

Транспорт органических веществ от грибов к высшим растениям обеспечивает существование на ранних стадиях онтогенеза растений семейства орхидных, одного из самых больших среди цветковых растений. От этого же транспорта полностью зависит существование целой группы цветковых растений, получившей название «микогетеротрофные растения» (Leake, 1994). Эти растения лишены зеленой окраски, но в отличие от паразитных растений не имеют прямой связи с растениями-хозяевами. Раньше их рассматривали как «сапротрофов», питающихся органическими веществами почвы. В настоящее время показано, что все они облигатные микосимбиотрофы, имеющие различные типы микориз, но полностью получающие органическое и минеральное питание от грибов. Как было показано, эти грибы во многих (если не во всех?) случаях одновременно паразитируют на других видах сосудистых растений (Harley, 1984; Hibbett, 2002). Таким образом, эти растения паразитируют на грибах или при помощи грибов — на других растениях.

Всего известно около 400 видов из 87 родов, большинство из них (88%) — однодольные растения (рис. 25). Большая их часть встречается в тенистых и влажных тропических лесах, но отдельные представители (*Monotropa*, *Neottia*, *Corallorhiza*, *Epipogium*) обитают в умеренной зоне. Среди этих растений многие виды являются редкими и требуют специальной охраны.

Почвенные фитофаги и динамика фитоценозов

Животные-фитофаги являются важными факторами поддержания видового разнообразия многих растительных сообществ (Proulx, Mazumder, 1998; Olf, Ritchie, 1998). Теоретически показано, что устойчиво сосуществовать может неограниченное число видов продуцентов, каждый из которых имеет специализированного фитофага, играющего роль плотностнозависимого фактора регуляции численности потребляемого растения (Tilman, 1982, 1986; Боголюбов, 1989). Кроме того, высокое видовое разнообразие растений может поддерживаться неспециализированным фитофагом, предпочитающим наиболее обильные (доминирующие) виды растений (Shmida, Ellner, 1984). Однако, большинство экспериментов и наблюдений над влиянием фитофагов проведено в наземной сфере, роль почвенных фитофагов исследована весьма фрагментарно. Поэтому в настоящем разделе мы рассмотрим некоторые исследования, показывающие значительное влияние подземных животных на состав, структуру и динамику растительных сообществ.

Потребители корней оказывают наибольшее влияние на жизненность растений в условиях лимитирования роста растений почвенными ресурсами и имеют меньшее значение на богатых почвах (Crawley, 1998, 1999). Длительность жизни корней во многом зависит от воздействия фитофагов и патогенных грибов, по наблюдениям в миниризотронах корни чаще исчезают, чем отмирают и разлагаются. Применение инсектицидов и фунгицидов увеличивало длительность жизни корней на 46–125 дней у персика и более, чем на 500 дней у сахарного клена (Yanai, Eissenstat, 2002).

Роль подземных беспозвоночных-фитофагов в изъятии первичной продукции часто недооценивается. В экспериментах на залежах они потребляли 30–40% продукции. Снижение веса надземных побегов при потреблении корней происходит скачкообразно: оно практически не проявляется при потреблении до 50–60% корней и резко проявляется при более высоких потерях. Подземные фитофаги особенно усиливают

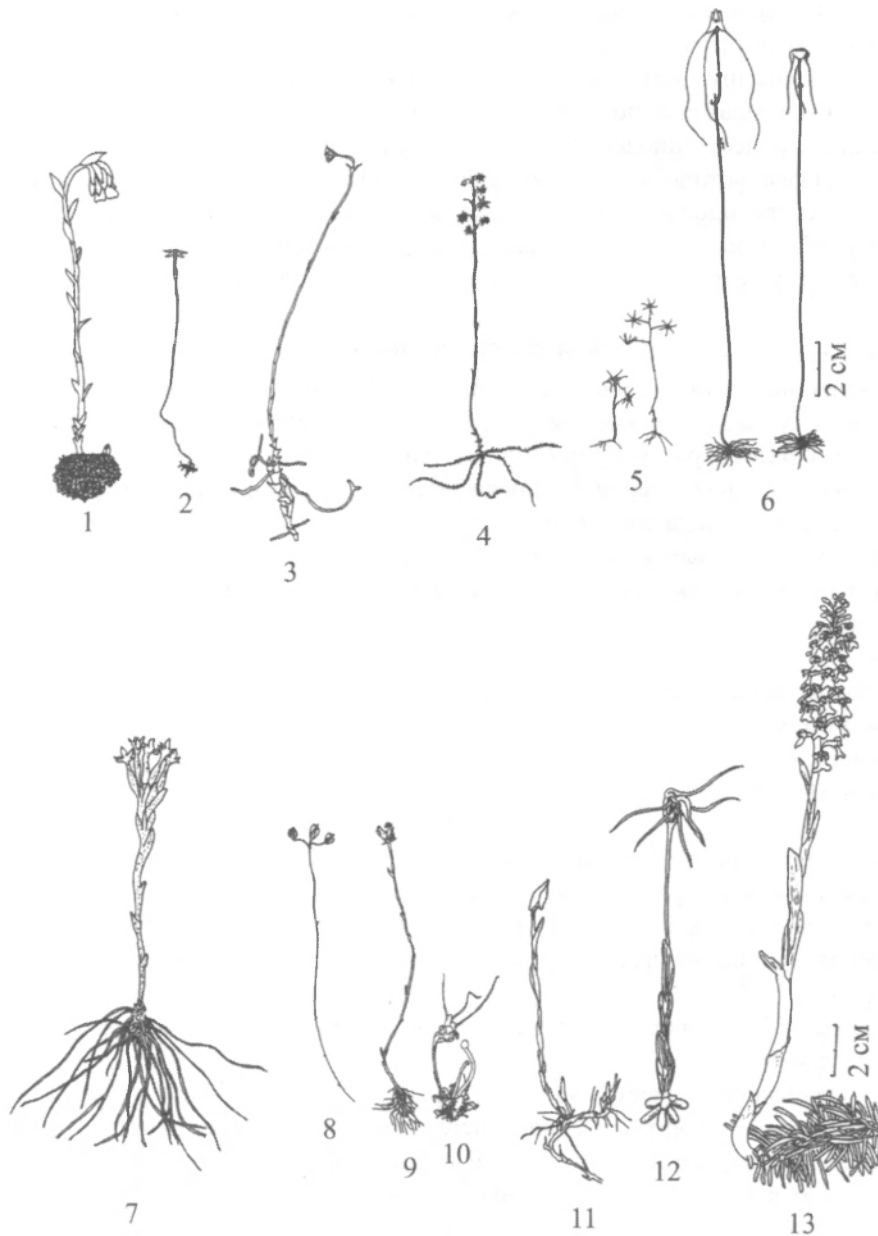


Рис. 25. Примеры основных групп мико-гетеротрофных растений (по: Leake, 1994): 1 — Monotropaceae (*Monotropa uniflora*), 2 — Gentianaceae (*Voyria chionea*), 3 — Petrosaviaceae (*Petrosavia* sp.), 4 — Triuridaceae (*Sciaphila albescens*), 5 — *Peltophyllum luteum*, мужское и женское растение, 6 — *Triuris alata*, мужское и женское растение, 7 — Burmanniaceae (*Campylosiphon purpurascens*), 8 — *Burmannia tenella*, 9 — *Gymnosiphon brachycephalus*, 10 — *Trismia saulensis*, 11 — Corsiaceae (*Corsia ornate*), 12 — *Arachnites uniflora*, 13 — Orchidaceae (*Neottia nidus-avis*).

смертность всходов, в том числе проросших семян, ростки которых еще не вышли на поверхность почвы (Brown, Gange, 1991).

Для формирования растительных сообществ начальных стадий вторичных сукцессий показано большая роль почвенных насекомых-фитофагов. Применение почвенных инсектицидов существенно изменяло структуру сообществ растений, более чем вдвое увеличивало флористическую насыщенность сообществ. В то же время применение листовых инсектицидов не вызывало таких эффектов (Gurevitch, Collins, 1994). Таким образом, необходимы дальнейшие исследования роли почвенных животных в формировании структуры различных типов растительных сообществ.

Роющая деятельность животных

Изменение почвы при естественных нарушениях, вызванных роющей деятельностью животных имеет большое значение для формирования растительных сообществ и их видового разнообразия. Среди роющих животных наибольшую роль играют млекопитающие и дождевые черви. Роющая деятельность млекопитающих особенно значимо проявляется в нелесных сообществах, где отсутствуют другие естественные убежища. Так по данным В.В. Кучерука (1960) число входных отверстий нор на гектар в разных природных зонах Евразии составило следующие порядковые величины:

Тундра	1000
Тайга	500
Широколиственные леса	1000
Луговая степь	7500
Настоящие степи	5000
Пустынные степи	2000
Пустыни	1500

Роющая деятельность животных оказывает как прямое (погребение растений, повреждение подземных органов), так и косвенное (через изменение почвенных свойств) воздействие на растительность. Б.Д. Абатуров (1984) выделяет следующие основные направления воздействия на почву роющей деятельности млекопитающих на ардных территориях:

- 1) разрыхление, улучшение аэрации, увеличение водопроницаемости и более глубокое увлажнение;
- 2) рассоление почвы в местах поселений грызунов за счет лучшего промывания или, напротив, вынос на поверхность более засоленные нижние слои почвы;
- 3) вынос материалов из нижних горизонтов и погребение верхних, погребение семян — важная роль в создании семенных банков;
- 4) формирование микрорельефа с холмиками и западинами;
- 5) усиление подверженности ветровой и водной эрозии;
- 6) обогащение почвы ЭМП за счет поступления экскрементов животных;
- 7) формирование на разрыхленных участках залежного режима с поселением рудеральных растений.

Нарушения, образующиеся в результате роющей деятельности (норы, выбросы почвы) создают неравномерность в пространственном распределении биомассы растений. Она обычно резко снижена на нарушенном участке, но увеличена на границе нарушения и исходного сообщества. Таким образом, изменение биомассы на пороях

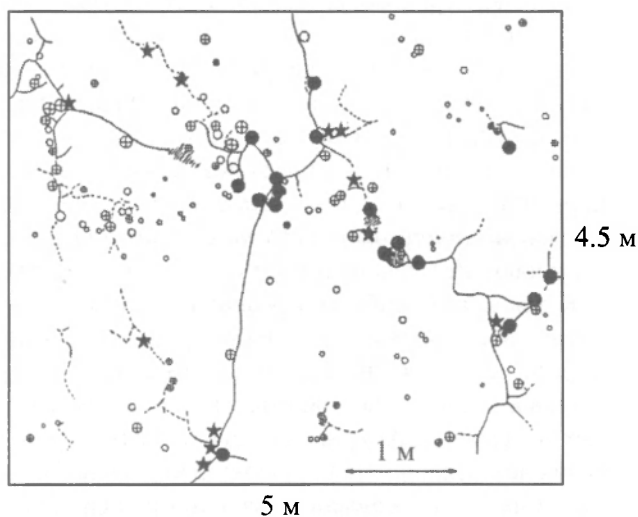
носит «волнообразный» характер, что было показано, например, для пороев карманного гофера (*Geomys bursarius*) в высокотравной прерии США. Увеличение биомассы вблизи нор и выбросов связано с лучшими условиями освещенности и поступления ЭМП на эти участки (Reichman et al., 1993).

Видовой состав растений в местах зоогенных нарушений может значительно отличаться от такового в ненарушенном сообществе. Группировки сорных растений, широко распространенные в настоящее время на обрабатываемых человеком землях, существовали задолго до появления человеческой культуры и обязаны своим происхождением роющим животным. Но в то же время многие доминанты степей возобновляются из семян только на нарушенных (в том числе и землероями) участках. На некоторых типах лугов произрастание отдельных видов может четко индицировать следы роющей деятельности животных, как, например, строгая приуроченность взрослых особей примулы весенней (*Primula veris*) к ходам и норам обыкновенной полевки на сухих лугах северо-западной Швейцарии (рис. 26).

Роющие травоядные млекопитающие представлены на разных континентах — в Северной Америке это гоферы (Geomyidae), в Африке — землекоповые (Bathyergidae), в Европе — слепышовые (Spalacidae), в Южной Америке — гребнемышинные (Stenomyidae). Они питаются подземными органами растений, потеря которых может иметь более негативный эффект, чем потеря надземных органов. Показано, что потеря 25%



Primula veris



★ 1 ||| 2 — 3 --- 4 ● 5 ○ 6 ⊕ 7

Рис. 26. Приуроченность особей *Primula veris* к участкам ходов и нор обыкновенной полевки на сухих лугах Швейцарии (по: Gigon, Leutert, 1996). Обозначения: 1 — входные отверстия нор, 2 — участки пороев, 3 — действующие тропки полевок, 4 — старые тропки, 5 — генеративные особи примулы с 2 и более соцветиями, 6 — генеративные особи примулы с одним соцветием, 7 — вегетативные розетки примулы.

подземной биомассы для козлобородника сомнительного (*Tragopogon dubius*) имеет больший эффект, чем потеря 75% листьев (Reichman, Smith, 1991). Роющая активность гоферов *Thomomys bottae* ведет к доминированию однолетних растений, в свою очередь являющихся излюбленной пищей гоферов (Huntly et al., 1988). Карманный гофер *Thomomys talpoides* потребляет около 30% первичной подземной продукции альпийского луга (Anderson, MacMahon, 1981). Объем выбросов гоферов варьирует от 3,4 до 57,7 м³ на гектар в год (Smallwood, Morrison, 1999). Порои покрывают 7,5% площади, выбросы могут занимать до 30–50% за год на отдельных участках (Reichman, Seabloom, 2002).

Роющая деятельность дождевых червей широко распространена во всех природных зонах. Выбросы почвы (копролиты) дождевых червей обогащены ЭМП по сравнению с окружающей почвой (табл. 10).

Роющая деятельность дождевых червей имеет большое значение не только для изменения структуры почвы, но для переноса семян растений между отдельными горизонтами. Особенно часто переносятся мелкие семена, например орхидных и грушанковых. Изучение переноса семян червем *Lumbricus terrestris* на меловых лугах в Голландии показало, что весной черви активны в более верхних слоях почвы, а летом — на большей глубине (Willems, Huijsmans, 1994). Масса копролитов составила не менее 750 г/м² в год, на поверхность выносилось 60–100 семян ежегодно. В копролитах с лугов найдены семена 26 видов растений, избирательность в поглощении семян была связана, главным образом, с их вкусом и запахом, а не размерами.

Дождевые черви могут выступать и промежуточными агентами распространения семян растений, например при поедании их дроздами (van der Pijl, 1982).

Прорастание семян и спор растений из копролитов дождевых червей может быть более успешным, чем в ненарушенной почве. Экспериментально было показано (Hamilton, Lloyd, 1991), что деятельность дождевого червя *Lumbricus terrestris* резко увеличивает численность, скорость появления и выживаемость гаметофитов (заростков) папоротника *Deparia acrostichoides* в почве леса в штате Огайо.

Связь разнообразия растений с разнообразием бактерий, грибов и животных

Разнообразие различных групп организмов, обитающих в почве, связаны друг с другом. К сожалению, работы, изучающие взаимосвязь между разнообразием различных функциональных групп почвенных организмов, весьма немногочисленны. В настоящем разделе мы рассмотрим некоторые из них.

Видовое разнообразие растительных сообществ на карбонатных лугах в Европе и залежах в Северной Америке сильно зависит от разнообразия таксонов грибов, образующих везикулярно-арбускулярную микоризу (ВАМ). В экспериментальных посевах смеси семян при добавлении различного числа таксонов ВАМ-грибов, индекс разно-

Таблица 10. Содержание доступных форм элементов минерального питания (в частях на миллион на сухую почву) (по данным Russel, 1973, см.: Trudgill, 1988).

Элемент	Ca	Mg	K	P	N(NO ₃)
Верхний слой почвы	1990	162	32	9	4,7
Копролиты червей	2790	492	358	67	21,9

образия и общая биомасса растений строго увеличивались с увеличением разнообразия микоризных грибов. Это увеличение шло параллельно увеличению длины гиф грибов в почве и уменьшению содержания в почве фосфатов (van der Heijden et al., 1998).

Для травянистых растений на Гавайских островах было исследовано влияние различных видов микоризных грибов на формирование искусственного растительного сообщества. Смесь семян семи видов сосудистых растений выращивали с одним из трех видов ВАМ грибов или со смешанным инокулюмом из трёх видов (Stampe, Daehler, 2003). В середине эксперимента в посев был введен интродуцированный вид *Bidens pilosa*. Несмотря на доминирование злака *Melinis repens* во всех случаях, к концу периода вегетации структура доминирования, продуктивность, видовое разнообразие, и инвазионный успех значимо зависели от конкретных видов микоризных грибов. Увеличение разнообразия и инвазионного успеха было связано с уменьшением участия основного доминанта *Melinis repens* в присутствии отдельных видов грибов.

Разнообразие растений влияет на разнообразие других компонентов экосистемы. В экспериментах (Stephan et al., 2000) было показано, что активность и разнообразие почвенных бактерий линейно возрастали с логарифмом видового богатства сосудистых растений. Но отдельные виды растений оказывали неодинаковое влияние на разнообразие бактерий, оцененное по разнообразию их биохимических свойств. Азотфиксирующие бобовые оказывают обычно непропорционально большое влияние на разнообразие бактерий. Так, среди исследованных в этом эксперименте видов растений наибольший эффект на видовое разнообразие растений оказал клевер ползучий (*Trifolium repens*), который может рассматриваться как ключевой вид (Bond, 1993) в изученной модельной системе.

Разнообразие почвенных организмов огромно — несколько тысяч разных геномов на грамм почвы (Reinolds et al., 2003). В настоящее время обсуждаются две гипотезы роли почвенной микрофлоры в поддержании структуры сообществ наземных растений. Первая гипотеза (дифференциации ниш) базируется на представлении о том, что ЭМП встречаются в почве в разных химических формах, поэтому различные ферменты требуются растениям, что бы получить эти ЭМП и почвенные микроорганизмы являются основными источниками этих ферментов. Reinolds et al. (2003) предсказывают, что разделение видов растений по ресурсам возникает из разных ассоциаций растений с микроорганизмами, дающими возможность использования разных ресурсов. Схема, иллюстрирующая гипотезу разделения растений по ресурсам, представлена на рис. 27.

Вторая гипотеза — динамической обратной связи, которая возникает из изменения в составе почвенной микрофлоры, генерируемых отношениями растений и микроорганизмов. Растения могут влиять на микробные сообщества количеством и составом корневых выделений. В свою очередь микроорганизмы могут увеличивать (положительная связь) или уменьшать (отрицательная связь) конкурентоспособность растений-хозяев. Считается, что положительная обратная связь играет важную роль особенно в раннесукцессионных сообществах (Reinolds et al., 2003). В то же время отрицательная обратная связь наблюдается в позднесукцессионных сообществах и служит причиной смен видов растений. Разнообразие видов в тропических лесах согласно гипотезе Janzen-Connell объясняется обратной зависимостью между плотностью популяции и смертностью особей, возникающей при воздействии специализированных

фитофагов или фитопаразитов. Данные ряда исследований показывают, что накопление почвенных патогенов может являться возможным механизмом такого эффекта (Rei-

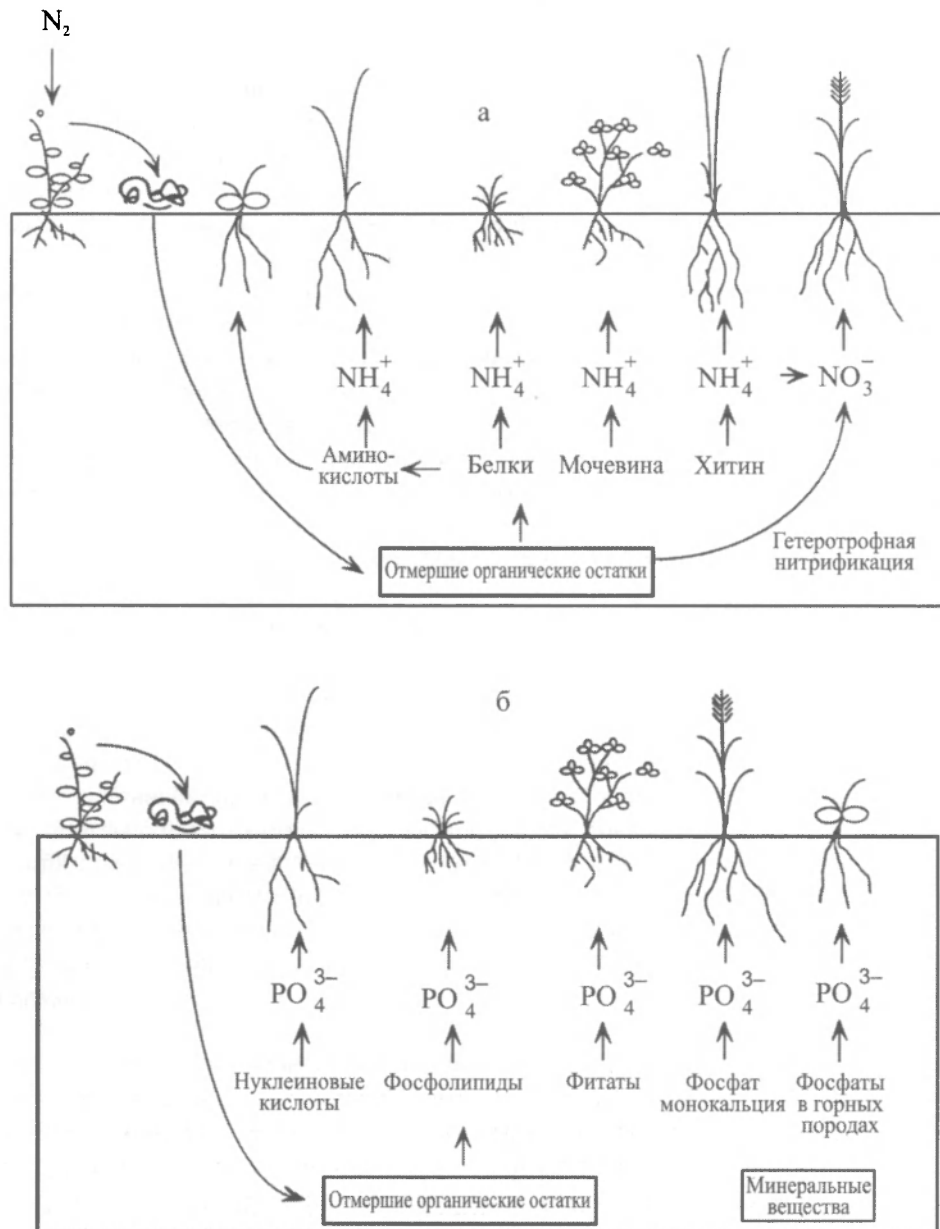


Рис. 27. Дифференциация растений по источникам азота (а) и фосфора (б). Разные виды растений получают разные формы азота (нитраты, аммоний, аминокислоты) и из разных источников (например, аммоний из белков, мочевины или хитина). Сходная модель применима для источников фосфора (по: Reynolds et al., 2003).

polds et al., 2003). В целом механизмы положительной обратной связи приводят к формированию моно- или олигодоминантных сообществ, в то время как механизмы отрицательной обратной связи — к формированию флористически богатых сообществ.

Почвенная неоднородность — механизм сосуществования разных видов

Одно из важнейших свойств почвы, с которым связано поддержание условий для сосуществования многих видов растений, грибов и животных — это почвенная неоднородность, проявляющаяся как в пространстве (горизонтальная и вертикальная), так и во времени. В настоящем разделе мы рассмотрим роль горизонтальной неоднородности как механизма поддержания биологического разнообразия.

Модель Тильмана

Среди теоретических моделей, объясняющих роль пространственной почвенной неоднородности поступления ресурсов для сосуществования многих видов растений, наиболее распространенной является модель Д. Тильмана (Tilman, 1982). Поэтому, мы решили подробнее остановиться на анализе основных положений этой модели.

Ресурс определяется Тильманом как любое вещество или фактор, потребляемый организмами, увеличение доступности которого ведет к увеличению скорости роста организма или популяции. Большинство почвенных ресурсов, прежде всего элементов минерального питания, для растений являются незаменимыми, т.е. увеличение доступности одного из ресурсов не увеличивает рост растений при недостатке других, согласно классическому закону Либиха (Von Liebig, 1840).

Ключевым понятием теории Тильмана выступает представление о пороговой концентрации ресурса (R^*), которое определяется как минимальная доступность ресурса, при которой еще возможно существование популяции данного вида (скорость прироста равна скорости отмирания). При конкуренции за один ресурс в стационарной среде побеждает один вид, имеющий самую низкую пороговую концентрацию. Он снижает доступность ресурса в среде до этой концентрации, когда другие виды уже не могут длительно существовать. Измерения пороговых концентрации трудноосуществимы в почве. В водных культурах исследовали конкуренцию между подорожником ланцетным (*Plantago lanceolata*) и нивяником (*Leucanthemum vulgare*) за ионы кальция (Brakhekke, 1980). Подорожник мог снижать концентрацию Са в растворе до 0,4 мг-экв./л, а нивяник только до 0,8 мг-экв./л. Эти эксперименты подтвердили, что подорожник является более сильным конкурентом за Са, чем нивяник.

Значительно более сложная картина возникает при конкуренции за 2 незаменимых ресурса. Здесь Тильман делает предположение, скорость потребления ресурса у растений положительно связана с его пороговой концентрацией, т.е. вид потребляет больше того ресурса, по которому у него выше пороговая концентрация. В этом случае возможно стабильное сосуществование двух видов в стационарной среде. При этом один из видов должен иметь более низкое R^* по одному ресурсу, а другой вид — по другому ресурсу (рис. 28).

Картина конкуренции за два незаменимых ресурса принципиально меняется, если мы рассмотрим не стационарную, а пространственно гетерогенную среду (рис. 29). Если в большой (теоретически неограниченной) группе видов, отдельные виды различаются в пропорциях потребления двух ресурсов, т.е. имеют разные отношения

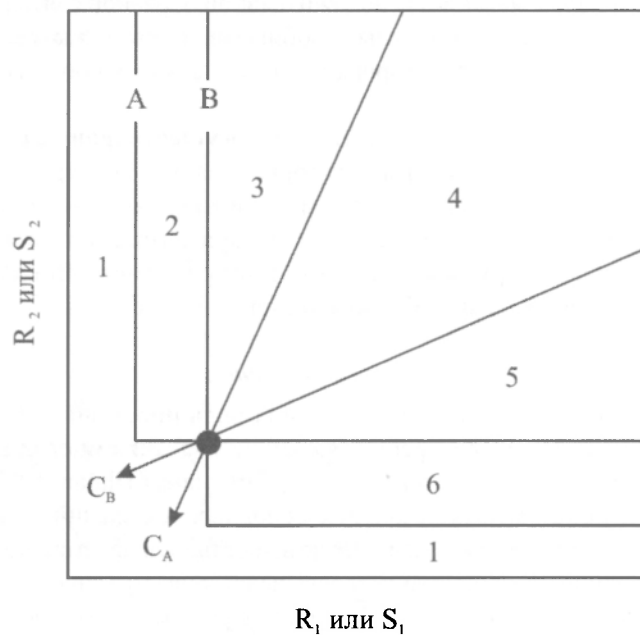


Рис. 28. Графическое представление конкуренции двух видов за два незаменимых ресурса (R_1 , R_2) в стационарной среде. A , B — изоклины пороговых концентраций ресурсов этих видов. C — векторы потребления ресурсов. Области диаграммы: 1 — уровень поступления (концентрации) ресурсов не достаточен для существования ни одного вида, 2, 3 — области конкурентного преимущества вида A , 5, 6 — области конкурентного преимущества вида B , 4 — область устойчивого сосуществования видов. Устойчивое сосуществование возможно лишь в случае пересечения изоклин пороговых концентраций видов и потребления ими ресурсов со скоростями, пропорциональными пороговым концентрациям (т.е. ресурс с большей пороговой концентрацией потребляется с большей скоростью) (по: Tilman, 1982).

$R_1^* : R_2^*$, то в области лимитирования обоими ресурсами они могут устойчиво сосуществовать. В этой области каждый вид как бы находит те микрзоны, где он наиболее конкурентоспособен, т.е. в них пропорции в поступлении ресурсов наиболее соответствуют его физиологическим потребностям.

Анализ рассматриваемой модели привел автора к широко известной одновершинной зависимости видового богатства растительных сообществ от богатства почв (рис. 30). Из рассматриваемой зависимости вытекают несколько следствий, объясняющих организацию растительных сообществ на почвах разного богатства:

- 1) кривая «число видов — богатство ресурсов» имеет максимум в области относительно бедных местообитаний;
- 2) восходящая часть кривой должна быть круче нисходящей, т.е. увеличение видового богатства на бедных почвах происходит быстрее, чем его снижение на очень богатых;
- 3) сообщества, находящиеся вблизи пика видового разнообразия, должны иметь много содоминантов, в то время как в более богатых ресурсами местообитаниях с низ-

ким видовым богатством доминировать могут лишь немногие виды, большинство остальных должно быть редкими;

4) для любого уровня богатства ресурсов возрастание пространственной гетерогенности должно приводить к возрастанию видового богатства, что особенно ярко проявляется в бедных местообитаниях.

5) уровень поступления конкретных ресурсов должен определять, какие именно виды будут доминировать в сообществе.

Рассматриваемая зависимость флористического богатства от богатства почв ЭМП известна для разных типов местообитаний и может иметь различное объяснение (Stevens, Carson, 1999; Grime, 2001). Трудности определения богатства почвы в естественных сообществах связаны с необходимостью оценки не концентраций ЭМП

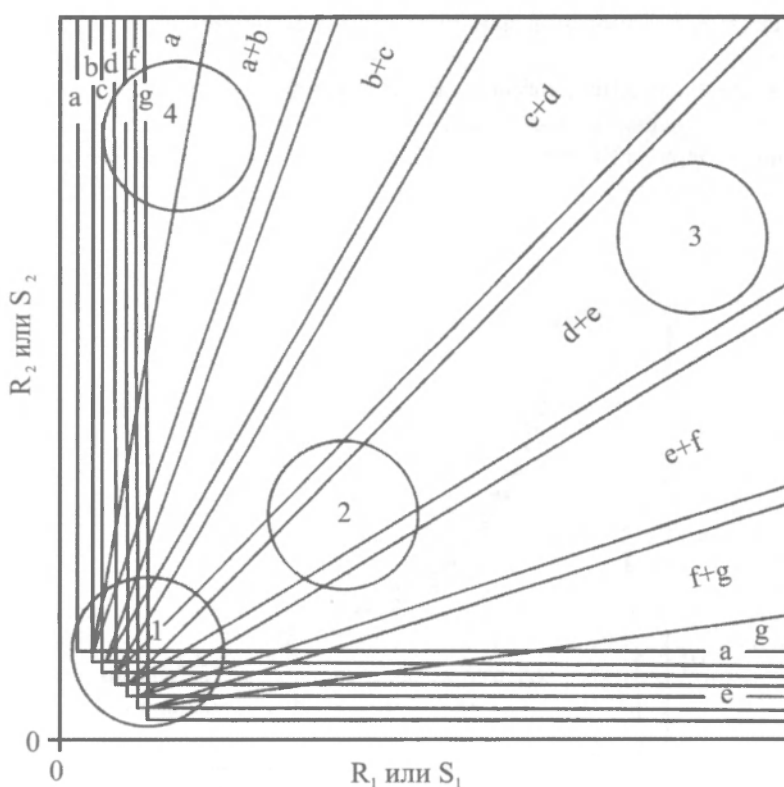


Рис. 29. Графическое представление конкуренции 7 видов растений за два незаменимых ресурса в гетерогенной среде. Виды различаются в пропорциях потребления ресурсов. Области диаграммы, отмеченные разными буквами, показывают возможность сосуществования соответствующих видов (т.е. $a+b$ область сосуществования видов a и b). Внутри круга 1 могут сосуществовать все 7 видов, а внутри круга 3 в условиях более богатых почв только два вида. Видовой состав местообитания зависит от относительной скорости поступления двух ресурсов. В условиях их примерно равного поступления доминируют виды d и e , при обилии первого ресурса и недостатке второго виды f и g , а при обилии второго ресурса и недостатке первого виды a и b (по: Tilman, 1982).

питания, а скорости их поступления в результате минерализации органики и других процессов. Богатство почвы можно оценивать по продукции ненарушенных растительных сообществ (Tilman, 1982). Используя эти оценки характер связи между числом видов и продукцией сообществ можно хорошо продемонстрировать на примере переувлажненных и околородных сообществ таежной зоны. Здесь наименее продуктивны и флористически бедны, хотя и полидоминантны, олиготрофные болота (восходящая часть кривой рис. 30), наиболее флористически богат ряд низинных болот, обладающих средней продукцией (максимум на этой кривой), а наиболее продуктивны монодоминантные тростниковые (*Phragmites australis*), очень бедные по видовому составу сосудистых растений (нисходящая часть кривой рис. 30).

Самые флористически насыщенные сообщества Земного шара приурочены к бедным почвам, таким как финбош в Южной Африке, кустарниковые пустоши Австралии (Tilman, 1982). Снижение флористической насыщенности при равномерном внесении удобрений также показано рядом исследователей. Один из прямых экспериментов был проведен в Великобритании (Willis, Yemm, 1961; Willis, 1963). Образцы дерна были взяты на сырых пастбищах и перенесены в вегетационный домик. Первоначально они содержали в среднем по 22 вида растений на квадратный метр. Затем эти образцы в течение 39 недель поливали либо водой, либо раствором с комплекс-

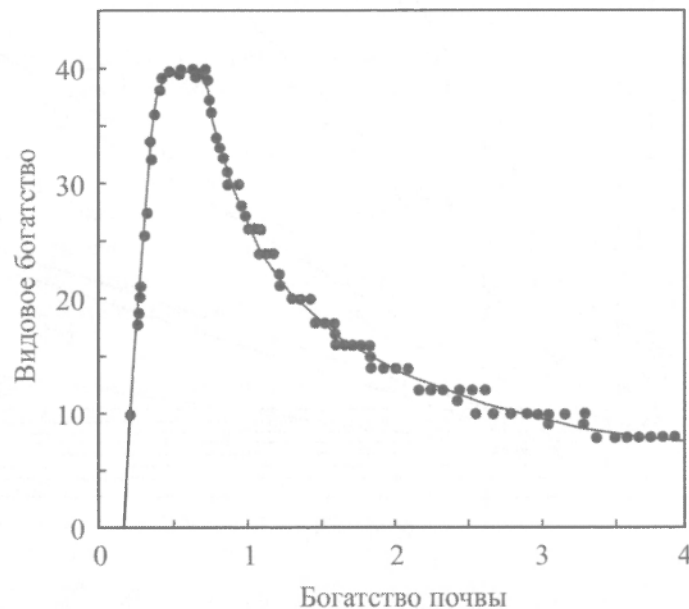


Рис. 30. Зависимость видового богатства растительных сообществ от богатства почвы ЭМП: обобщение результаты имитационного моделирования для 40 видов растений; ресурсная диаграмма построена аналогично рис. 29, виды различаются пропорцией потребления ресурсов, богатство почвы в условных единицах увеличивается при движении из нижнего левого в верхний правый угол диаграммы, пространственная дисперсия уровня поступления ресурсов принята постоянной для разных областей диаграммы (по: Tilman, 1982).

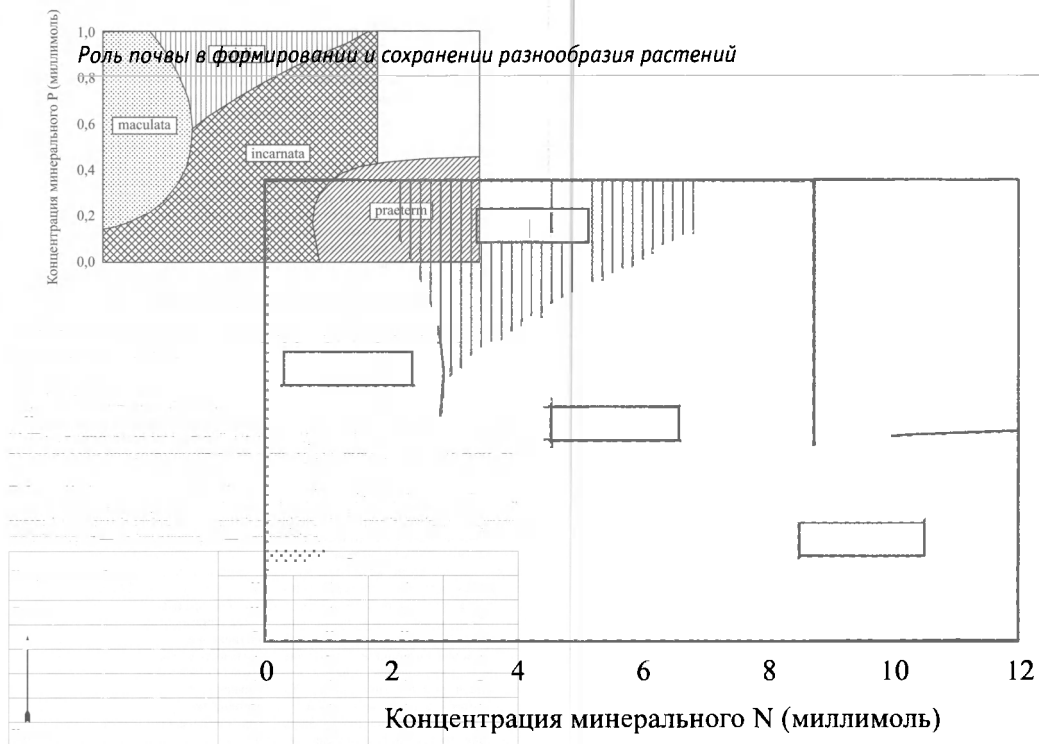


Рис. 31. Оптимальные соотношения азота и фосфора в среде для роста всходов различных видов *Dactylorhiza* (Dijk et al., 1997).

иными удобрениями. В конце эксперимента в первом варианте осталось в среднем 21 вид, а во втором — только 5 видов.

К сожалению, мы практически не знаем реального соотношения при потреблении ЭМП различными видами растений в природе. Судить об этом можно предположительно на основании экспериментов с внесением различных доз ЭМП. Отдельные ла-

Таблица 11. Сравнительная конкурентоспособность 6 видов луговых злаков при лимитировании различными ресурсами (по Bradshaw et al., 1960а,б, 1964). Сокращения названий видов: Ac — *Agrostis canina*, As — *Agrostis stolonifera*, At — *Agrostis tenuis*, Cc — *Cynosurus cristatus*, Lp — *Lolium perenne*, Ns — *Nardus stricta*.

Конкурентоспособность	Ресурсы			
	N	Ca	P	Свет
Лучшая	Ns	At	Cc	Lp
↑	Cc	Ns	Ns	As
	At	Lp	Ac	At
	Ac	As	As	Cc
	Lp	Ac	At	Ac
Худшая	As	Cc	Lp	Ns

бораторные исследования также показывают различия между оптимальными для роста соотношениями ЭМП даже для близких видов растений. Например, при выращивании всходов нескольких видов пальчатокоренников (*Dactylorhiza* spp.) было найдено различное оптимальное соотношение N:P в среде без микоризного гриба (рис. 31).

По экспериментальным данным (Bradshaw et al., 1960а,б, 1964), 6 обычных видов луговых злаков резко различаются по конкурентоспособности за различные ресурсы (табл. 11). Так, белоус *Nardus stricta* может расти при самых низких концентрациях доступных соединений азота в почве (т.е. согласно Тильману является лучшим конкурентом за азот), а гребенник *Cynosurus cristatus* лучший конкурент за почвенные фосфаты и т.п.

Для наземных растений наиболее важными ЭМП являются N и P. По результатам многолетних опытов с внесением различных удобрений на Ротамстедской станции в Англии, Тильман построил несколько ресурсных изоклин для луговых растений (рис. 32). При низком отношении N:P доминирует чина луговая *Lathyrus pratensis*, симбиотически фиксирующая азот, при среднем — различные злаки, а при высоком — кульбаба щетинистая — *Leontodon hispidus*, полевица обыкновенная — *Agrostis vulgaris* и щавель кислый *Rumex acetosa*. Доминирование отдельных видов злаков при полном минеральном удобрении (среднее отношение N:P) зависело от кислотности почвы: на самых кислых почвах (рН менее 4,0) доминировал бухарник *Holcus lanatus*, на менее кислых (рН 4,0–4,5) — лисохвост *Alopecurus pratensis*, при более высоких значениях рН — райграс *Arrhenatherum elatius*.

Модель Тильмана базируется на конкуренции в условиях стабильной среды при постоянном уровне поступления ресурсов. Однако, характер поступления ресурсов в сообщества обычно не носит стационарный характер, а подвержен существенным погодным, сезонным, многолетним и прочим изменениям. Поэтому эта модель имеет ограниченное применение для природных систем, но, безусловно, весьма важна методологически, поскольку показывает важную роль почвенной гетерогенности в существовании видов и дает направления для дальнейших исследований геохимической специализации растений в природе.

Взгляды Ф. Грайма на видовое богатство, типы стратегий растений и горизонтальную структуру почв и растительных сообществ

С иных позиций рассматривает конкуренцию и сосуществование видов Ф. Грайм (Grime, 1979, 2001). Он выделяет два важнейших фактора организации растительного покрова и дифференциации видов растений, которые непосредственно связаны с почвенными условиями — это нарушения и стресс. Под стрессом Грайм понимал «набор явлений, которые ограничивают фотосинтетическую продукцию, таких как недостаток света, воды и элементов минерального питания или субоптимальные температуры» (Grime, 2001). Нарушения же «связаны с частичным или полным разрушением биомассы растений и возникают в результате деятельности фитофагов, патогенов, человека (вытаптывание, кошение, вспашка) или в результате действия ветра, мороза, засухи, почвенной эрозии и огня» (Grime, 2001). В зависимости от сочетания этих факторов выделяется 4 типа местообитаний и 3 типа растений (конкуренты, стресс-толеранты и рудералы), поскольку, по мнению автора, существование в условиях одновременного действия стресса и нарушений едва ли возможно.

По мнению Дж. Грайма в условиях высокой конкуренции виды конкурентной стратегии должны иметь хорошо развитый аппарат поглощения как подземных ресурсов, так и света. Автор считает конкурентную иерархию видов (их относительную конкурентоспособность) независимой от продуктивности (т.е. богатства почв) величиной, в то время как Д. Тильман (Tilman, 1982) постулирует обратное. Хотя оба автора признают очевидную смену доминирования при переходе от низкопродуктивных к высокопродуктивным сообществам, у них остаются расхождения относительно механизма этой смены. Тильман считает таким механизмом смену ресурсов, за которые происходит конкуренция (почвенные ресурсы в бедных местообитаниях, свет — в богатых). Грайм же рассматривает эту смену как результат ослабления конкуренции на бедных почвах и усиления здесь вклада других селективных механизмов, таких как засуха или воздействие фитофагов. На основании ряда наблюдений он заключает, что доминирование медленно растущих видов на бедных почвах связано не с высокой способностью их корней поглощать элементы минерального питания, а с их лучшим удержанием и

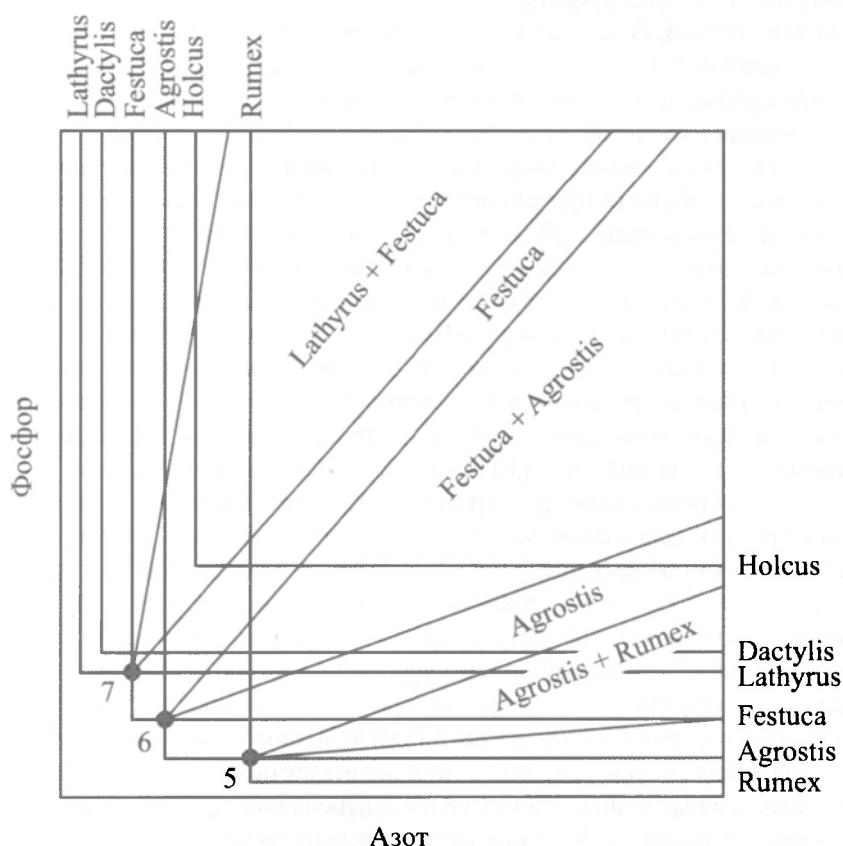


Рис. 32. Гипотетические относительные позиции 6 видов растений лугов Ротамстедской опытной станции в осях доступности азота и фосфора при высоком уровне поступления света и калия (по: Tilman, 1982).

защитой от потерь, которые не характерны для видов конкурентной стратегии в отличие от стресс-толерантов.

Проверка рассматриваемой модели Грайма осуществлена многими исследованиями автора и его коллег. Особенное значение имеет программа изучения различных характеристик (экологических, физиологических и биохимических) значительного количества тестируемых видов растений британской флоры в стандартных условиях. Многие исследованные параметры оказались тесно скоррелированы друг с другом. Многомерная ординация 43 видов показала, что ось наибольшего варьирования связана с признаками, характеризующими минеральное питание растений. Это подтверждает мнение автора, что дифференциация по минеральному питанию является одной из важнейших для исследованных видов, относящихся к разным стратегиям (Grime et al., 1997).

В другом эксперименте (Campbell, Grime, 1992) авторы создали искусственный посев 7 видов растений, представляющих различные стратегии, на площадки, в которых искусственно создавалась пространственная неоднородность почвы — в одном направлении изменялся уровень богатства почвы, а в другом (перпендикулярном) — уровень нарушений. В чистых посевах большинство видов лучше произрастало на участках богатых почв при невысоком уровне нарушений, а в смешанных происходила дифференциация видов, они чаще встречались на участках, отражающих их «стратегические» свойства.

Разбирая вопросы доминирования отдельных видов, Грайм подчеркивает, что в различных типах сообществ при разных условиях доминировать могут растения, представляющие разные типы стратегий. Одним из важных механизмов доминирования видов конкурентной стратегии является накопление большого слоя опада (ветоши), через который трудно пробиться всходам мелкосемянных и медленно растущих видов. Поэтому предложенный автором ранее (Grime, 1973) индекс доминирования включает также мощность аккумулируемой ветоши. Листовой опад деревьев оказывает большое влияние на развитие травянистых растений под пологом леса. Эксперименты с выращиванием лесных травянистых растений в присутствии или отсутствии искусственного опада (Sydes, Grime, 1981a,b) показали разную реакцию видов на его наличие и приводили к различной структуре травяного покрова. Наиболее устойчивыми к опадку видами оказались *Lamium galeobdolon* и *Hyacinthoides non-scripta*.

Рассматривая проблему внедрения новых видов в состав сообществ, автор делает вывод из многочисленных экспериментов, посвященных этой проблеме, «растительное сообщество становится более подверженным внедрению новых видов, когда в нем возрастает количество неиспользуемых ресурсов» (Grime, 2001). Особенно интересен эксперимент, в котором на участках лугов в Бакстоне создавался градиент двух факторов (богатство почв и уровень нарушений, аналогично описанному выше эксперименту) и подсеивали семена 54 видов растений, исходно отсутствовавших в составе сообщества. Наибольшее покрытие подсеянных видов наблюдалось при сочетании самого высокого уровня богатства и самого высокого уровня нарушений, т.е. в условиях наибольшего количества ресурсов, не(до)использованных исходным сообществом (рис. 33). Внедрение заносных видов в аридные сообщества усиливается во влажные годы. Автор делает вывод, что именно динамика ресурсов, а не видовое разнообразие или продукция, определяют чувствительность сообществ к внедрению новых видов.

Рассматривая проблему сосуществования видов, Грайм отмечает, что в травяных сообществах при увеличении богатства почвы видовое разнообразие обычно снижается за счет разрастания немногих видов конкурентной стратегии. Напротив, искусственное подавление роста доминирующих растений некоторыми химикатами вызывало увеличение видового разнообразия (Yemm, Willis, 1962), как и воздействие фитофагов или нарушения. Одновершинная зависимость флористической насыщенности от уровня нарушений или стресса, предложенная автором ранее (Grime, 1973) и аналогичная рассмотренной выше в модели Тильмана, находит подтверждение во многих исследованиях. Наибольшее видовое разнообразие наблюдается при уровне надземной фитомассы (биомасса + ветошь) 350–750 г/м², при более высоких значениях доминанты конкурентно исключают многие виды. Пространственная гетерогенность

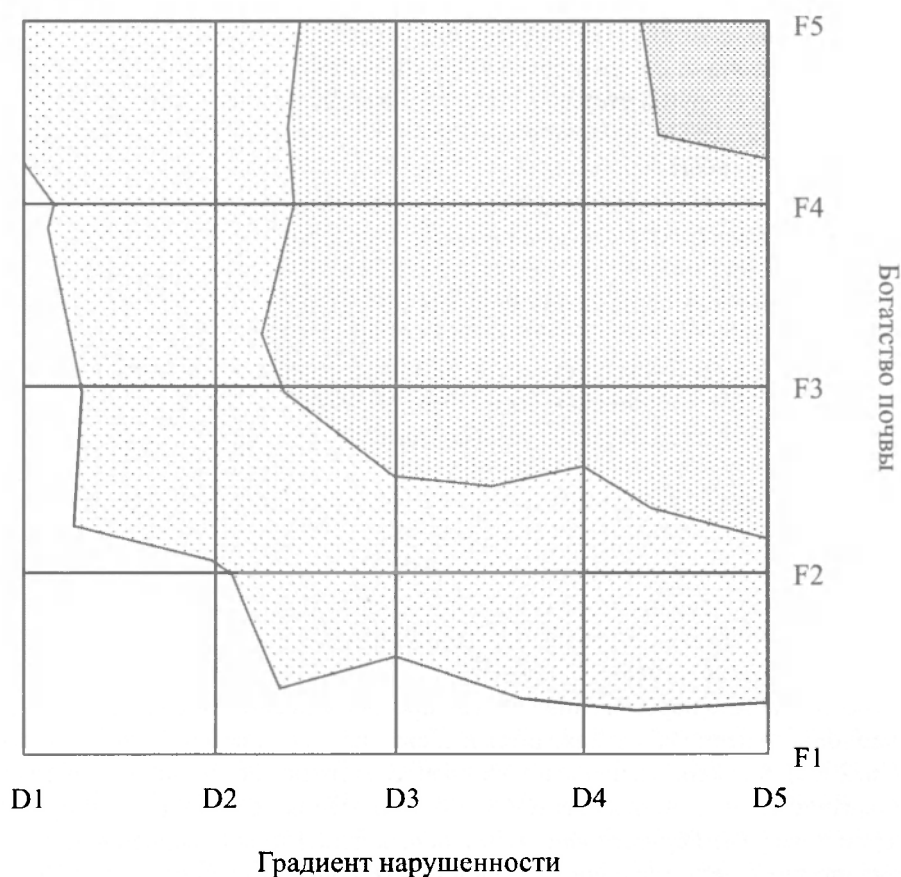


Рис. 33. Изменение покрытия внедряющихся в сообщество видов в эксперименте с градиентами богатства и нарушенности почв. В эксперименте использовано 5 уровней богатства почвы (с F1 по F5) и 5 уровней интенсивности нарушений (с D1 по D5). Покрытие внедрившихся после подсева видов наибольшее (около 30%) в правом верхнем углу, т.е. при сочетании высокого почвенного плодородия с высокой интенсивностью нарушений (по: Grime, 2001).

среды также способствует сосуществованию видов разной экологии, что иллюстрируется многовидовыми сообществами, развивающимися на выходах известняков в Северном Дербишире, где виды травянистых растений специализированы по глубине почвы. Самые мелкие почвы занимают зимние однолетники (*Arenaria serpyllifolia*, *Saxifraga tridactylites*), несколько более глубокие — дерновинные злаки типа *Festuca ovina*, *Koeleria macrantha*, узкие глубокие трещины в породе — *Sanguisorba minor*, *Lotus corniculatus*, широкие участки с глубокой почвой — *Festuca rubra*, *Dactylis glomerata*. Основу такой специализации составляет разная устойчивость растений к иссушению верхних слоев почвы в периоды сильных засух.

Влияние растений на горизонтальную неоднородность почв

Растения могут оказывать различное влияние на горизонтальную структуру почвенного покрова, повышая или понижая его неоднородность. Повышение неоднородности обычно связано с индивидуальным воздействием особей и групп растений на свойства почвы. С другой стороны, конкуренция за почвенные ресурсы может приводить к снижению гетерогенности почв за счет более эффективного поглощения ЭМП из участков почв, обогащенных ими.

Гетерогенность среды обитания в сообществе с позиций «самого растения» можно изучать экспериментально с использованием двух подходов: 1) подсадка тестовых растений в сообщество и наблюдение за их развитием; 2) взятие почвенных образцов из разных мест и выращивание на них тестовых растений в лабораторных условиях (Bell, Lechowicz, 1991).

Пространственная пятнистость свойств почвы характеризуется двумя основными параметрами — контрастностью пятен и их размерами. Под каждым типом растительности формируются почвы со своими показателями пространственного варьирования.

Гетерогенность лесных почв проявляется преимущественно на расстояниях менее 1 м, в пределах 0,3–0,8 м (Дмитриев, Самсонова, 1975, 1978, 1979). Аналогичные закономерности отмечены и в лесах Великобритании (Farley, Fitter, 1999). Гетерогенность на лугах и прериях выражена в меньшей степени (Wilson, Kleb, 1996; Kleb, Wilson, 1997), поэтому при внедрении древесных растений на участки прерии пространственная гетерогенность почвенных ресурсов обычно повышается. Гетерогенность почв, взаимно пересаженных между прерией и лесом, изменяется уже в течение вегетационного периода, т.е. находится под сильным влиянием растительности (Partel, Wilson, 2002). Большое значение в этих процессах имеют особенности структуры корней травянистых и древесных растений. По наблюдениям с помощью миниризонотронов в прерии и лесу (из *Populus tremuloides*), общая длина тонких корней в лесу была существенно ниже, чем в прерии (0,7 и 1,4 см/см² соответственно), а коэффициент вариации длины корней в лесу был существенно выше, чем в прерии (92 и 65% соответственно). Размер характерных скоплений корней был выше в лесу (8–12 см), чем в прерии (3–4 см). Скорость оборота тонких корней была выше в лесу (49%), чем в прерии (20%) (Partel, Wilson, 2002), что хорошо согласуется с данными других исследователей.

В пустынных сообществах США характерные размеры почвенных неоднородностей составляли 1–3 м, что было связано с размерами одиночных кустарников (Schle-

singer et al., 1996). В то же время для полынной степи основная вариабельность почвенных свойств была отмечена на расстоянии до 1 м, а при увеличении расстояния до 7 м дисперсия свойств оставалась практически постоянной (Jackson, Caldwell, 1993).

Горизонтальная структура растительного покрова не всегда отражается в изменении почвенных свойств. Явление «масс-эффекта», или «висинизма» (Shmida, Ellner, 1984; van der Maarel, 1995), проявляющееся в большем сходстве по видовому составу растений ближе расположенных площадок, по сравнению с удаленными, отмечается во многих типах растительных сообществ (Онипченко, Pokarzhevskaya, 1994). Однако, в исследованных альпийских сообществах северо-западного Кавказа почвенные свойства не изменялись таким же образом (Онипченко и др., 1998). Это позволяет заключить, что пространственная гетерогенность внутри альпийских фитоценозов (в масштабе 1–5 м) обусловлена не почвенной неоднородностью, а другими причинами, среди которых важную роль играют, видимо, особенности распространения диаспор растений и их вегетативное размножение.

Сравнительные исследования варьирования почвенных свойств на участках различных сообществ, отличающихся по богатству почв (Онипченко и др., 1998), показали, что более высокое содержание того или иного ЭМП не связано однозначно с его большей пространственной вариабельностью. Таким образом, обсуждаемое в экологии правило Тейлора (Soberon, Loevinsohn, 1987), постулирующее увеличение вариабельности экологических параметров при увеличении их средних значений, не находит очевидных подтверждений для почв малонарушенных сообществ. В нашем случае, пестроовсяницевого луга, образованные плотнодерновинными злаками (*Festuca varia*, *Nardus stricta* и др.), отличались как наибольшим содержанием большинства ЭМП в почве, так и наименьшей их вариабельностью в пространстве среди 4 изученных сообществ. Эти луга могут служить хорошим примером «гомогенизирующего» влияния растений на свойства почвы, обусловленного сплошной пронизанностью верхних горизонтов тонкими корнями злаков, бысто потребляющими ЭМП из любых обогащенных участков. Преимущественный рост корней на участках, богатых ЭМП, был показан в специальных экспериментах в степных сообществах (Jackson, Caldwell, 1996).

Показано, что для таких характеристик, как пространственная неоднородность поступления света (интервал измерений 1 см) и почвенных ресурсов (содержание воды и азота, интервал измерений 10 см) в сообществах залежей коэффициент вариации уменьшается с увеличением их средних значений, т.е. на богатых участках ресурсы распределяются более равномерно (Kelly, Sanham, 1992). Ряд других исследований (Gross et al., 1995, Cain et al., 1999) также показали наименьшую вариабельность содержания азота в почве при больших величинах его содержания. Все эти данные свидетельствуют о том, что правило Тейлора не работает в наземных экосистемах, где избирательная активность корней растений способствует более равномерному распределению почвенных ресурсов в условиях их большей доступности.

Использование растениями горизонтальной неоднородности почв

Вегетативно-подвижные (клональные) растения часто имеют преимущества при использовании пятнистой (по ресурсам) среды. Пятна разных ресурсов (например, влаги в почве и солнечные окна) могут не совпадать и даже чередоваться на подобии шах-

матной доски. В этом случае адаптивность клональных растений зависит от возможности транспорта продуктов фотосинтеза и ЭМП между раметами (особями вегетативного происхождения). Этот транспорт зависит от строения проводящей системы растений и не всегда носит реципрокный характер. Возможность реципрокного (взаимного) транспорта воды и ассимилятов между раметами показана для *Trifolium repens* и *Potentilla anserina* (Stuefer, 1996; Stuefer et al., 1996). Вегетативно-подвижные растения

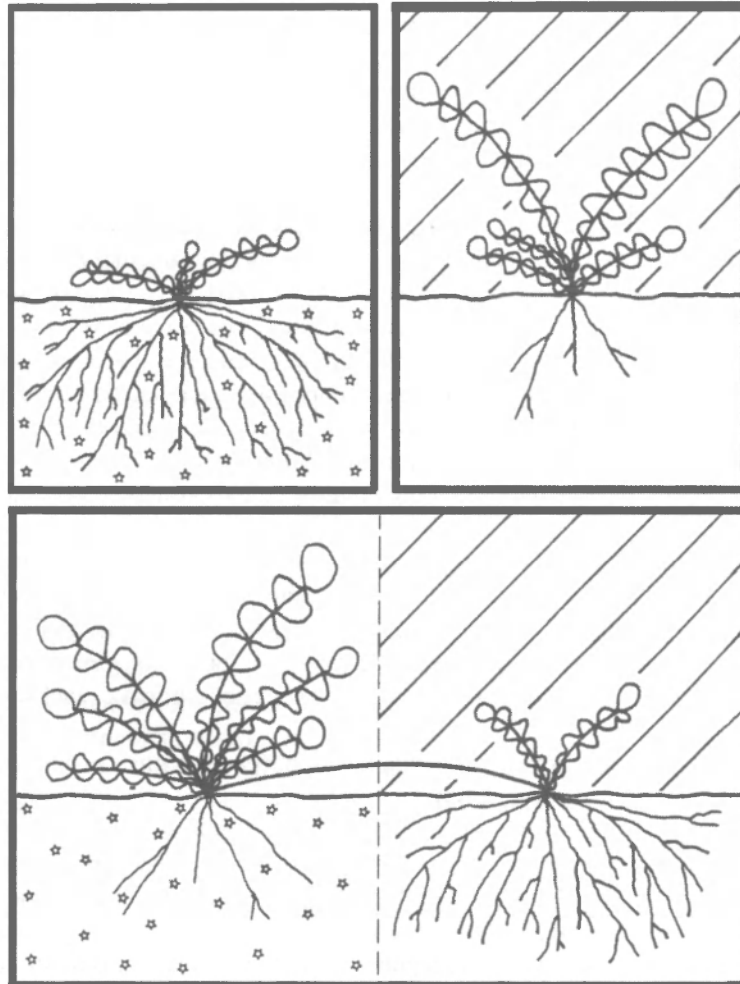


Рис. 34. Схема «разделения труда» между раметами. Изолированные раметы или неклональные растения (верхний ряд) развивают относительно большую биомассу корней при недостатке почвенных ресурсов и большую биомассу листьев при недостатке света. Напротив, связанные столонами раметы (нижний ряд) развивают большую массу листьев на лучше освещенных участках и большую биомассу корней на участках, обогащенных почвенными ресурсами, поскольку между этими раметами происходит передача продуктов фотосинтеза, воды и элементов минерального питания (по: Stuefer, 1997).

могут эффективно использовать гетерогенную среду за счет разделения труда между ризомами для получения ресурсов (рис. 34). Неклональные (неподвижные) растения в случае недостатка почвенных ресурсов вынуждены развивать большую биомассу подземных органов для получения этих ресурсов, а в случае недостатка света — большую листовую поверхность. Напротив, в условиях соединения побегов растений корневищами или столонами, специализация ризом, например у *Trifolium repens*, вызывает лучшее развитие поглощающих органов в условиях обилия ресурсов (листьев при освещении, корней на богатых участках почвы). Побеги, находящиеся при недостаточном освещении, получают продукты фотосинтеза от хорошо освещенных побегов, снабжая их, в свою очередь, водой и ЭМП (Stuefer et al., 1996).

Но такое «разделение труда» наблюдается лишь в условиях пространственной гетерогенности почв. В экспериментах с рядом видов корневищных осок (de Kroon et al., 1996) с использованием дейтерия было показано, что при равномерном поступлении воды к ризомам, транспорт воды между ними практически отсутствовал. При пятнистом поступлении воды наблюдался интенсивный перенос воды от лучше обеспеченных ризом к хуже обеспеченным, причем как в акропетальном от основания к верхушке), так и в базипетальном (от верхушки к основанию) направлениях.

Зависимость различных групп организмов от почвенной неоднородности

Известен ряд примеров зависимости распределения различных групп организмов от гетерогенности почвенных свойств (Ettema, Wardle, 2002). Почвенные организмы обычно распределены агрегировано в масштабах от гектаров до квадратных километров. Особенности распределения на большом масштабе (сотни метров) часто связаны с ландшафтными градиентами условий. Например, в агроэкосистеме почвенная микробная биомасса и биомасса коллембол показали пространственную зависимость в масштабе >200 м, отражающую зависимость от положения в ландшафте содержания органического вещества в почве (Fromm et al., 1993). Аналогично для низкотравной степи показано, что пространственная мозаика термитов в масштабе 330 м связана с топографическим градиентом и мозаикой растительности (Crist, 1998). Но в ряде случаев пространственные агрегации наблюдаются вопреки гомогенизирующему влиянию культивирования полей и выращивания монокультур, как например было показано для агрегаций почвенных нематод размером 6–80 м в агроэкосистеме (Robertson, Freckman, 1995). Пространственная агрегированность в масштабах см и метров часто структурируется отдельными растениями и варьирует в зависимости от их жизненной формы, размеров и структуры. Показано, что на участке сфагнового покрова 40х60 см раковинные амебы были агрегированы в пятна 1–10 см (Mitchell et al., 2000). С использованием иглы-бура с диаметром 1 мм было показано, что бактерии *Nitrobacter* пространственно агрегированы в пятна 2–4 мм в диаметре, что авторы связывают с размерами почвенных агрегатов и распределением тонких корней растений (Grundmann, Debouzie, 2000).

Влияние богатства почвы на горизонтальную и вертикальную структуру растительных сообществ

Общее богатство почв ЭМП, особенно доступными формами азота, оказывает большое влияние как на свойства и видовой состав обитающих растений, так и на пространственную (вертикальную и горизонтальную) структуру растительного покрова.

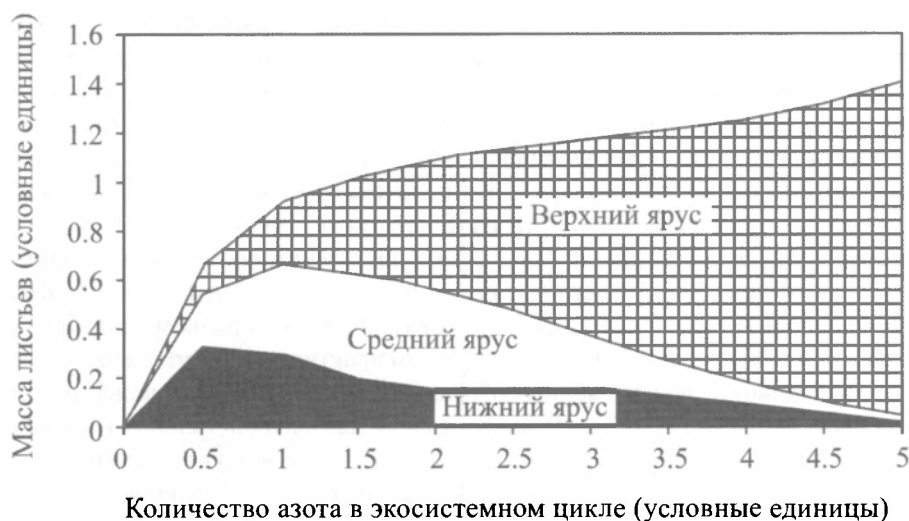


Рис. 35. Теоретическая зависимость развития ярусов (масса листьев) лесных фитоценозов от богатства почвы азотом (условные единицы). Растения нижних ярусов более эффективно используют азот, но обитают в условиях перехвата света верхними ярусами (по: Kull et al., 1995).

Влияние почвенного богатства на вертикальную структуру (ярусность) лучше всего прослеживается в лесах умеренного пояса. Анализ ярусной структуры лесов Эстонии (Kull et al., 1995) показал, что степень развития основных ярусов (древесный, травяной, моховой) зависела от богатства почв азотом (рис. 35). Рассмотрено два пути увеличения эффективности фотосинтеза: 1) увеличение интенсивности фотосинтеза за счет обогащения листьев белками и другими азотсодержащими компонентами, 2) улучшение эффективности использования азота, т.е. увеличивая отношение фотосинтез/содержание азота за счет увеличения длительности жизни листьев и т.п. Первый путь более адаптивен в условиях высокой доступности азота, а второй — на бедных почвах. Исходя из этих посылок построена модель, предсказывающая изменение биомассы листьев в разных ярусах в зависимости от богатства почвы азотом для лесных сообществ. Она показывает, что наибольшее участие в листовой поверхности для мохового яруса должно наблюдаться на бедных почвах, среднего яруса — на умеренно богатых почвах, а на богатых почвах древесный ярус будет абсолютно преобладать по массе листьев, что и подтвердилось при анализе лесов в Эстонии.

Богатство почвы может формировать и особую горизонтальную структуру сообществ. Наиболее яркий пример такого влияния можно наблюдать на альпийских лишайниковых пустошах, широко распространенных сообществах наветренных склонов гумидных высокогорий (Onipchenko, 1994a,b; Onipchenko et al., 2004).

Альпийские лишайниковые пустоши имеют весьма своеобразную горизонтальную структуру: мелкие пятна до 10 см в диаметре и отдельные куртинки лишайников чередуются с дерновинами и отдельными побегами сосудистых растений (рис. 36). Нами (Онипченко, 1985; Павлов и др., 1998) было предложено следующее объяснение механизмов формирования такой структуры. В условиях малой мощности почв и их бедности элементами минерального питания растения развивают мощную корневую систему в горизонтальном направлении, занимающую большую площадь, чем могут занять их надземные побеги. Таким образом, в надземной сфере образуются как бы «пустоты», которые заселяются лишайниками, получающими элементы минерального питания из атмосферы.

Лишайники доминируют по биомассе, но практически не конкурируют с сосудистыми растениями за почвенные ресурсы. Бедность условий среды лимитирует надземную биомассу сосудистых растений, и они «оставляют свободное место», занимаемое кустистыми лишайниками. Сосудистые растения формируют надземный «каркас» сообщества, без которого эпигейные (напочвенные) лишайники не могут существовать, т.к. легко сдуваются с наветренных склонов сильными ветрами. Из этих предположений вытекает несколько экспериментально проверяемых следствий (рис. 37): 1) удаление лишайников не должно вызвать существенных изменений в структуре покрова сосудистых растений; 2) увеличение богатства почв должно приводить к увеличению надземной биомассы сосудистых растений, смыканию их полога и уменьшению участия лишайников в составе фитоценоза; 3) при изоляции участков



Рис. 36. Вертикальный профиль альпийской лишайниковой пустоши. Показано значительное развитие корней растений под пятнами лишайников. Растения (слева направо): *Helictotrichon versicolor*, *Cetraria islandica*, *Carex umbrosa*, *Cetraria islandica*, *Festuca ovina*, *Plantago atrata* (по: Онипченко, 1985).

дернины под пятнами лишайников путем обрубки корней эти участки должны быстрее заселяться сосудистыми растениями по сравнению с участками лишайников, не изолированными обрубкой (контролем). Для проверки этих положений и были проведены 3 цикла экспериментов (Onipchenko, 1994b; Павлов и др., 1998; Onipchenko et al., 2004).

В эксперименте с удалением лишайников кустистые эпигейные лишайники были аккуратно удалены вручную, а наблюдения за численностью побегов сосудистых растений произведены в течение 10 лет. Проективное покрытие сосудистых растений оставалось около 40% в течение всего времени наблюдений. Голые участки земли, бывшие под пятнами лишайников, практически не уменьшились в размерах и не зарастали сосудистыми растениями, а местами поверхность почвы разрыхлялась под действием «морозного рыхления». Результаты этого эксперимента позволили сделать вывод, что лишайники оказывают некоторое влияние на растения альпийских пустошей, изменяя их конкурентоспособность и соотношение в составе сообщества, хотя в целом это влияние не очень значительно и конкуренция между лишайниками и сосудистыми растениями незначительна, что согласуется с рассмотренной выше гипотезой.

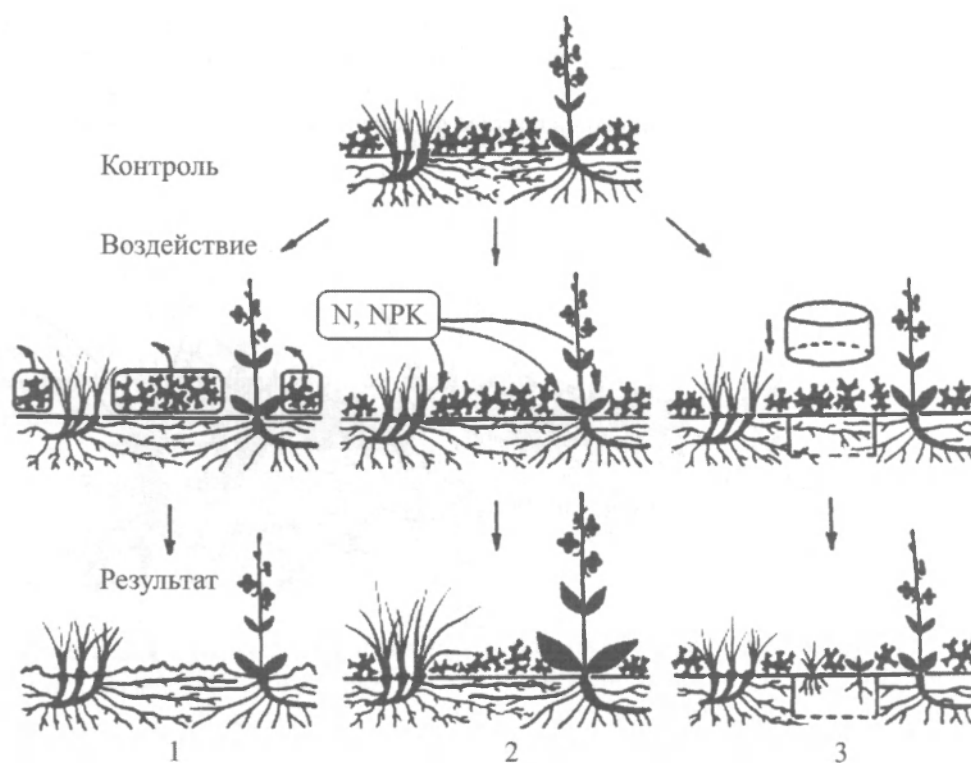


Рис. 37. Схема эксперимента по изучению механизмов формирования горизонтальной структуры альпийских пустошей: 1 — удаление лишайников, 2 — внесение в почву элементов минерального питания, 3 — корневая обрубка под пятнами лишайников (по: Onipchenko, 1994).

При внесении элементов минерального питания существенные изменения биомассы растений и структуры сообщества произошли лишь в вариантах с внесением N. Влияние P на продукцию было заметно лишь в присутствии соединений азота, т.е. в варианте NP. Флористический состав сообщества не изменился в течение 5 лет эксперимента, но увеличение надземной биомассы было весьма существенным (трехкратным), особенно для злаков и осок. Биомасса лишайников уменьшилась на вариантах NP и N.

При обрубке участков дернины под пятнами лишайников эти участки дернины были изолированы от корней соседних растений. Численность побегов и всходов на экспериментальных площадках медленно возрастала с небольшими флуктуациями в течение 17 лет наблюдений. Значимое увеличение суммарной численности побегов сосудистых растений по сравнению с контролем отмечались с 10-го года наблюдений.

В целом результаты проведенных экспериментов свидетельствуют в пользу обсуждаемой гипотезы о ведущей роли бедности почв и корневой конкуренции в формировании мелко мозаичной горизонтальной структуры альпийских пустошей.

Стратегии растений бедных и богатых почв

Исследование эколого-физиологических признаков широкого круга растений показало, что минеральное питание является важнейшим фактором дифференциации видов растений (Grime et al., 1997). Поэтому было предложено различать следующие разные комплексы адаптаций растений бедных и богатых почв (Grime, 1979). Для растений бедных почв характерны:

1. Низкая скорость поглощения ЭМП корнями и низкая пороговая концентрация ресурсов R^* (см. 2.1.1)
2. Малая относительная скорость роста
3. Относительно большая биомасса корней
4. Высокая степень микоризной инфекции
5. Большая длительность жизни корней и листьев
6. Избыточное потребление («luxury consumption», потребление ЭМП из почвы в зависимости от их доступности, а не текущей потребности в них для роста и развития), часто более высокая концентрация ЭМП в тканях.
7. Низкая съедобность тканей для фитофагов в связи с высоким содержанием защитных веществ и соответственно низкая скорость разложения опада

С другой стороны, для растений богатых почв характерны следующие свойства:

1. Высокая поглощающая способность корней, их быстрый рост на обогащенных участках почвы
2. Значительная скорость роста
3. Высокая эффективность фотосинтеза
4. Низкие запасы углеводов в тканях
5. Высокая дыхательная активность корней
6. Меньшая продолжительность жизни и быстрое обновление корней и листьев
7. Быстрая скорость разложения опада

Ряд экспериментов был проведен для выявления роли этих адаптаций в конкурентоспособности и доминировании отдельных видов растений в различных условиях. Так, на вершинах холмов в Онтарио (Канада) — бедных местообитаниях — была изу-

чена связь степени развития отмеченных выше признаков растений бедных почв и участия видов в сложении сообществ (Reader, 1998). Было показано, что более обильные виды имели: 1) более высокое отношение корни:побеги, 2) более высокую степень микоризной инфекции, 3) меньшую биомассу отдельных побегов, 4) более низкую относительную скорость роста (relative growth rate, RGR), 5) более низкую поедаемость листьев фитофагами. Три независимых параметра (масса побегов, микоризная инфекция и поедаемость листьев) объясняли 99% варьирования участия изученных видов в составе фитоценоза (рис. 38).

Адаптации растений к произрастанию на бедных или богатых почвах могут быть связаны с их происхождением. Уровень нитратредукции, отражающий способность использовать нитраты как источник связанного азота, у растений, относящихся к семействам Proteaceae, Ericaceae, Myrtaceae, оказался существенно более низким, чем у растений из семейств Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Moraceae, Polygonaceae, Urticaceae, происхождение которых было связано с более богатыми местобитаниями (Stewart, Schmidt, 1999).

Интересные наблюдения проведены для высокогорных растений в горах Колорадо (Theodose et al., 1996). Авторы исследовали корреляцию между участием вида в сообществе

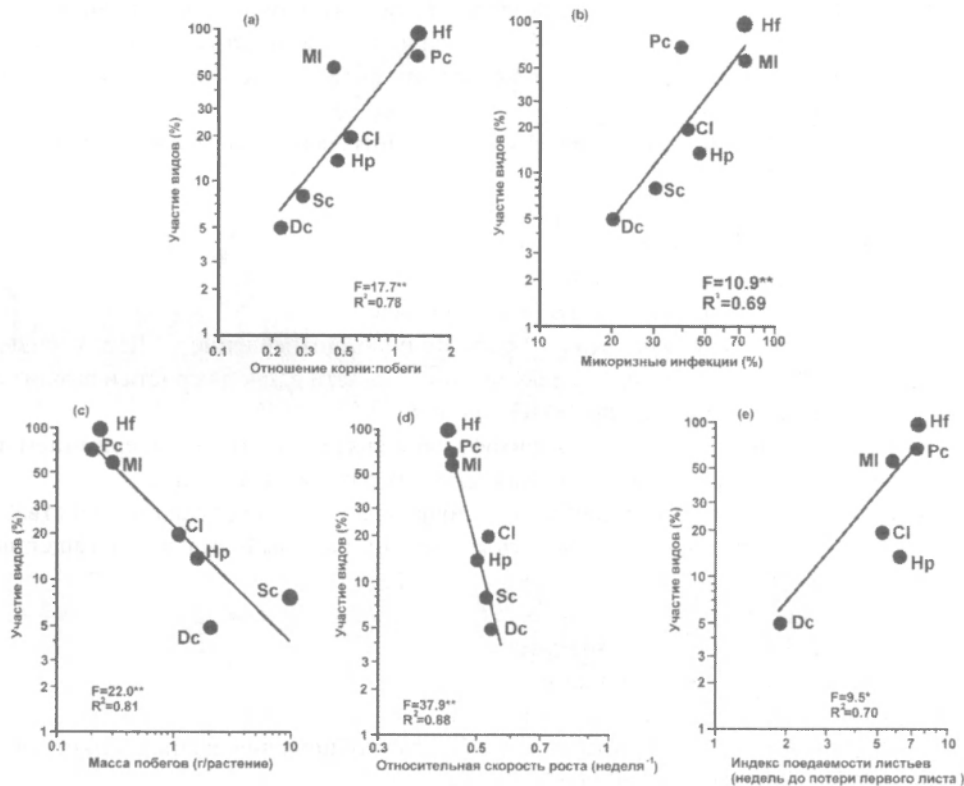


Рис. 38. Связь между относительным участием видов и их свойствами для 7 видов растений бедных почв на вершинах холмов в провинции Онтарио (Канада) (по: Reader, 1998).

шестве (как показатель его конкурентоспособности в данных условиях) со следующими показателями: 1) скоростью поглощения минер. азота (по метке ^{15}N), 2) биомассой целого растения 3) отношением биомассы корня:побеги, 4) содержанием азота в тканях. Было показано, что скорость поглощения азота выше у малочисленных видов (т.е. отрицательно скоррелирована с участием видов в сообществе), а признаки 2 и 3 положительно коррелировали с участием вида. Содержание азота в тканях было ниже у доминантов, а самым высоким — у двух редких видов, т.е. доминанты более экономно используют поглощенный азот на построение тканей.

При анализе минерального режима растений почв разного богатства необходимо учитывать не только скорость поглощения ЭМП, но и уровень их потерь. Так, при сравнении уровня совокупных потерь азота (отмирание, вымывание, выделение) у 6 видов злаков было показано, что типичные злаки бедных почв теряют меньше азота по сравнению со злаками богатых почв (Vazquez de Aldana et al., 1996), что и обеспечивает конкурентоспособность первой группы в условиях дефицита ЭМП.

При лимитировании продукции ЭМП конкурентоспособность видов может зависеть от запаса этих элементов в тканях растений в начале вегетационного периода. Так, в луговом фитоценозе виды с большим участием в составе ценоза имеют в начале вегетации более высокое содержание N и P (стартовые позиции), но в степном сообществе такая связь отсутствовала, что, по мнению автора свидетельствует о невыраженности конкуренции за эти ресурсы при недостатке влаги в степях (Журавлева, 1994).

В целом, богатство почвы выступает важным фактором формирования сообществ разной продуктивности и определяет распространение многих видов растений. Многочисленные эксперименты с пересадками растений, проведенные в различных природных зонах и высотных поясах на разных почвообразующих (силикаты, карбонаты) породах позволили сделать вывод, что «...наибольшая часть видов, приуроченная к менее экстремальным местообитаниям (более продуктивным) не встречается в более экстремальных из-за (неблагоприятного действия) абиотических факторов. С другой стороны, наибольшая часть видов, ограниченная в распространении более экстремальными местообитаниями, не встречается на менее экстремальных (более богатых) из-за конкуренции» (Gigon, 1987).

Горизонтальная неоднородность почв в ландшафте по их богатству ЭМП может быть связана с особенностями перераспределения снега. Такая картина наиболее ярко проявляется в высокогорьях умеренного пояса. В этих условиях почвы под снегом, мощностью более 50–60 см, имеют температуру не ниже $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$, при этом в них наблюдается зимняя микробиологическая активность — дыхание, минерализация азота и т.п. Обычно такие почвы сильно промерзают поздней осенью (до выпадения глубокого снега), а затем зимой оттаивают под снегом. Поэтому продукция сообществ, приуроченных к участкам со значительным снежным покровом, существенно выше, чем малоснежных участков, где глубокое зимнее промерзание препятствует протеканию микробиологических процессов в течение большей части года (Brooks et al., 1997).

Дифференциация растений по источникам воды и ЭМП

Сосуществование различных организмов и поддержание биологического разнообразия согласно классическому принципу Гаузе могут быть обусловлены расхождением

видов по потребляемым ресурсам. В связи с тем, что большинство растений нуждается в сходном наборе почвенных ресурсов для своей жизнедеятельности, возможности для дифференциации видов по формам, источникам, месту и времени поглощения этих ресурсов не очень велики. Однако, почва, как гетерогенная среда, во многих случаях представляет такие возможности. Рассмотрим основные направления дифференциации растений по почвенным ресурсам.

Очевидно разделение растений по источникам потребляемого азота на две группы: растения, имеющие симбиотические связи с азотфиксирующими прокариотами и не имеющие такого симбиоза. Несомненно, эти группы растений занимают в ценозах различные ниши, в пользу чего свидетельствует успешное внедрение бобовых при их искусственном подсеве на луга (Работнов, 1992). Виды растений также существенно различаются также по способности поддерживать ассоциативную азотфиксацию в ризосфере (Умаров, 1984).

Основным источником почвенного азота для растений являются минеральные соединения (аммоний и нитраты) и низкомолекулярные органические соединения (аминокислоты), образующиеся при минерализации органического вещества. Как было показано недавними исследованиями с применением изотопного анализа, аминокислоты (особенно глицин) могут быть основными источниками азота для многих растений высокогорий, тундр и бореальных лесов (Kielland, 1994; Nasholm et al., 1998).

Например, изучение содержания ^{15}N , нитрат редуктазной активности и микоризной инфекции у альпийских растений в горах Колорадо и в лабораторных экспериментах с внесением меченых форм азота в разных соединениях (Miller, Bowman, 2002) показало, что все исследованные виды способны усваивать глицин, но только *Festuca brachyphylla* поглощала его больше, чем неорганических соединений азота. Виды, показавшие наиболее сильное обеднение ^{15}N и большую величину нитрат редуктазной активности в природе, в эксперименте также эффективнее поглощали нитраты. Напротив, виды с высоким содержанием ^{15}N активнее поглощали аммоний. *Carex rupestris* и *Kobresia myosuroides* приблизительно одинаково потребляли аммонийные и нитратные формы азота. Виды разнотравья (*Mertensia* — Campanulaceae, *Bistorta*) имели наиболее высокую, а осоковые — наиболее низкую нитрат редуктазную активность. При этом все виды могли использовать все изученные источники азота, хотя и с разной интенсивностью поглощения.

На основании многих экспериментов было подтверждено, что специализация растений по потреблению нитратов или аммония в большинстве случаев не является полной, но часто наблюдается предпочтительное использование той или иной формы азота. Например, эксперименты с разными источниками азота показали, что *Arnica montana* и *Cirsium dissectum* лучше используют нитратный азот, а *Calluna vulgaris* — аммонийный (de Graaf et al., 1998).

Исследования дифференциации растений по источникам азота проведены и в лесах. Так, для северной тайги на Аляске с использованием изотопного анализа показано разное содержание ^{15}N в елях (*Picea glauca*, *P. mariana*), бруснике (*Vaccinium vitis-idaea*) и вейнике (*Calamagrostis canadensis*). Ели (^{15}N — 0,77%) используют, видимо, главным образом минеральный (аммонийный) азот и азот из свежего опада, брусника (^{15}N — 0,43%) — с помощью эрикоидной микоризы — азот более стабильных органических

соединений, а вейник (^{15}N — 0,09%) — азот из более глубоких почвенных горизонтов (Schulze et al., 1994).

Частичную дифференциацию растений можно наблюдать и по источникам фосфора — лишь некоторые виды могут поглощать фосфор из фосфоритов (Работнов, 1985). Лишь микоризным растениям доступны фосфаты, содержащиеся внутри почвенных агрегатов с микропорами, куда не могут проникнуть корни растений, но свободно проникают гифы микоризных грибов (Simard et al., 2003). Кроме того, грибы, образующие микоризы разных типов имеют разные источники фосфора в почве.

Соотношение между поступлением различных ресурсов определяет видовой состав и флористическое богатство растительных сообществ. Была выдвинута интересная гипотеза, что наибольшее видовое разнообразие на лугах наблюдается в случае оптимального для всего сообщества соотношения между поступающими ЭМП (Braakhekke, Hoofman, 1999). Гипотеза была проверена на 74 площадках, где определяли параметры разнообразия и концентрации N, P и K в надземной биомассе. Высокое разнообразие не было свойственно площадкам с экстремальными значениями отношений N/P, P/K, K/N, что поддерживает обсуждаемую гипотезу. Сенокошение может приближать баланс ЭМП к оптимальному, т.к. нелимитирующий ресурс удаляется с биомассой быстрее, чем лимитирующий.

Пространственное разделение ниш растений по источникам почвенных ресурсов — воды и элементов минерального питания — наиболее очевидно в случае разной глубины укоренения. Более ярко такое разделение проявляется в аридных областях, где могут сосуществовать виды разных экологических групп — фреатофиты (их корни достигают уровня почвенно-грунтовых вод), трихогигрофиты (поглощают воду капиллярного подъема от зеркала грунтовых вод) и омброфиты (используют воду атмосферных осадков из верхних горизонтов почвы) (Горышина, 1976). Однако растения могут активно изменять водный режим почв за счет гидравлического лифта. Изучение структуры подземных органов в большинстве фитоценозов показывает значительные различия по глубине укоренения и расположению основной массы всасывающих корней разных видов растений в различных горизонтах почвы. Роль таких различий для устойчивого сосуществования видов растений показана как экспериментально (опыты O'Brien с соавторами, см. Newman, 1982), так и на математических моделях (Berendse, 1979). Мохообразные и лишайники занимают в сообществах особые ниши, так как получают воду и элементы минерального питания преимущественно с атмосферными осадками, а не из почвы. Особые ниши в фитоценозах занимают также паразитные и полупаразитные растения, получающие воду и элементы минерального питания от растений-хозяев.

Большую роль в сосуществовании видов играет изменчивость экологических факторов во времени, при которой каждый вид имеет периоды «конкурентного оптимума условий», в то время как другие периоды не достаточны для его конкурентного исключения. Для сосуществования видов важны разные по масштабу времени формы динамики экологических, в том числе почвенных, факторов — как кратковременная сезонная и флуктуационная динамика, так и постепенные климатические изменения.

Существует много примеров сезонного (фенологического) дополнения видов: сосуществование видов контрастной экологии (околоводного сусака — *Butomus umbel-*

latus и лугово-степного подмаренника настоящего — *Galium verum*) на лугах Волго-Ахтубинской поймы с резко-переменным водным режимом (Раменский и др., 1956); фенологическое дополнение видов растений с С3 и С4 типом фотосинтеза на лугах Северной Каролины (Fowler, Antonovics, 1981); синузии эфемероидов и растений летней вегетации в широколиственных лесах (Кожевников, 1931; Смирнова, 1987) и др. Развитие растений в разные периоды сопряжено с различиями в потреблении почвенных ресурсов. Наиболее ярко это проявляется в высокогорьях. Например, альпийские растения долгоснежных местообитаний (*Ranunculus adoneus* в горах Колорадо) могут поглощать основное количество аммонийного азота из почвы в процессе снеготаяния при температурах почвы от 0 до +8 °С. Напротив, наибольшее поглощение фосфатов у этого вида происходило в конце периода вегетации и было связано с максимумом развития везикулярно-арбускулярных микориз в этот период (Mullen et al., 1998).

Развивающиеся вскоре после схода снега эфемероиды активно поглощают ЭМП, прежде всего нитраты, из насыщенной водой почвы, что имеет очень важное значение в удержании ЭМП от вымывания их из почвы талыми водами в весенний период, когда корни других растений еще не очень активны. Эта роль показана для эфемероидов широколиственных лесов (Peterson, Rolfe, 1982; Anderson, Eickmeier, 1998), причем возможности «депонирования» ЭМП снижались при уменьшении доступности света.

Совсем уникальные возможности поглощения соединений азота приобрели некоторые высокогорные эфемероиды на Кавказе, такие как хохлатка коническискорневая — *Corydalis conorhiza*, гусиный лук фестончатый — *Gagea fistulosa*. В период снеготаяния, находясь под снегом, они развивают значительное количество снежных корней, которые проникают в толщу тающего снежника или развиваются по нижней поверхности снежника (Наринян, 1959), поглощая значительное количество нитратов, содержащихся в талой воде (Tranter, Jones, 2001). После схода снега эти корни отмирают и образуют плотную сухую корочку, заметно обрамляющую вышедшие из-под снега побеги этих растений (рис. 39).

Расхождение видов по периодам вегетации возможно и у однолетних растений. Так, на серпентиновых лугах в Калифорнии в условиях средиземноморского климата выделяются группы раннесезонных и позднеосенних однолетников (Hooper, Vitousek, 1998). В экспериментах по изменению свойств почв видами этих функциональных групп было показано, что первая группа видов сильнее всего снижала концентрацию минеральных форм азота в почве в феврале, а вторая — в мае, что может служить примером фенологического расхождения видов по использованию почвенных ресурсов.

Разногодичные флуктуации условий среды также могут способствовать сосуществованию видов растений с различной экологией, как, например степной вид типчак — *Festuca valesiaca* и болотный ситняг *Heleocharis palustris*, чередующие своё доминирование на некоторых типах лугов в сухие и влажные годы соответственно (Работнов, 1992). При редких неблагоприятных условиях (например, засуха в гумидных районах) наиболее чувствительные виды сильнее уменьшают свое участие, чем более устойчивые. Показано, что устойчивость к засухе луговых растений Великобритании, оцениваемая по содержанию воды в листьях в период сильной засухи 1995 года, была положительно скоррелирована с глубиной укоренения растений (Buckland et al., 1997).



Рис. 39. Корочки отмерших снежных корней вокруг развертывающихся побегов *Corydalis conorrhiza* на альпийских коврах в Тебердинском заповеднике.

Кислотность почв и флористическое богатство растительных сообществ

Многие исследования, проведенные в умеренном и полярном поясах Северного полушария показывают, что сообщества, приуроченные к нейтральным почвам и выходам карбонатов, имеют более высокое флористическое богатство по сравнению с сообществами, развивающихся на кислых почвах на силикатных породах (Копчик и др., 2001; Ewald, 2003; Wohlgemuth, Gigon, 2003). Была выдвинута гипотеза, что это связано с историческими причинами — более широким распространением карбонатных почв в плейстоцене и, соответственно, большим числом видов растений, к ним приуроченных. На основании анализа 85 публикаций по всему миру была проверена гипотеза, что связь регионального флористического богатства и pH почвы обусловлена историческими причинами (Partel, 2002). Положительная связь между флористическим богатством и pH была установлена для регионов, где эволюционные центры были приурочены к почвам с высокой pH (более высокие широты). Отрицательная связь, напротив, установлена для низких широт, где эволюционные центры были приурочены к кислым почвам. В Европе карбонатные породы были широко распространены 1) в семиаридных районах, где карбонаты не выщелачивались (Grime, 1979) и 2) после оледенений, приносивших большое количество карбонатного обломочного ма-

териала (Watts, 1988). Таким образом, почвы с высоким рН были широко представлены в четвертичном периоде в пространстве и времени. Рис. 40 показывает связь флористического богатства и рН в разных регионах, рис. 41 — зависимость рН почвы от широты в северном и южном полушариях. По шкалам Элленберга (Ellenberg et al., 1991) 64% видов средневропейской флоры требуют высокого рН почвы, что связано с эволюционными центрами происхождения на Кавказе и в Южной Европе. Напротив, в тропических регионах в связи с интенсивным выщелачиванием карбонатов кислые почвы имели более широкое распространение, поэтому здесь сообщества на кислых почвах имеют обычно более высокое флористическое богатство (Partel, 2002).

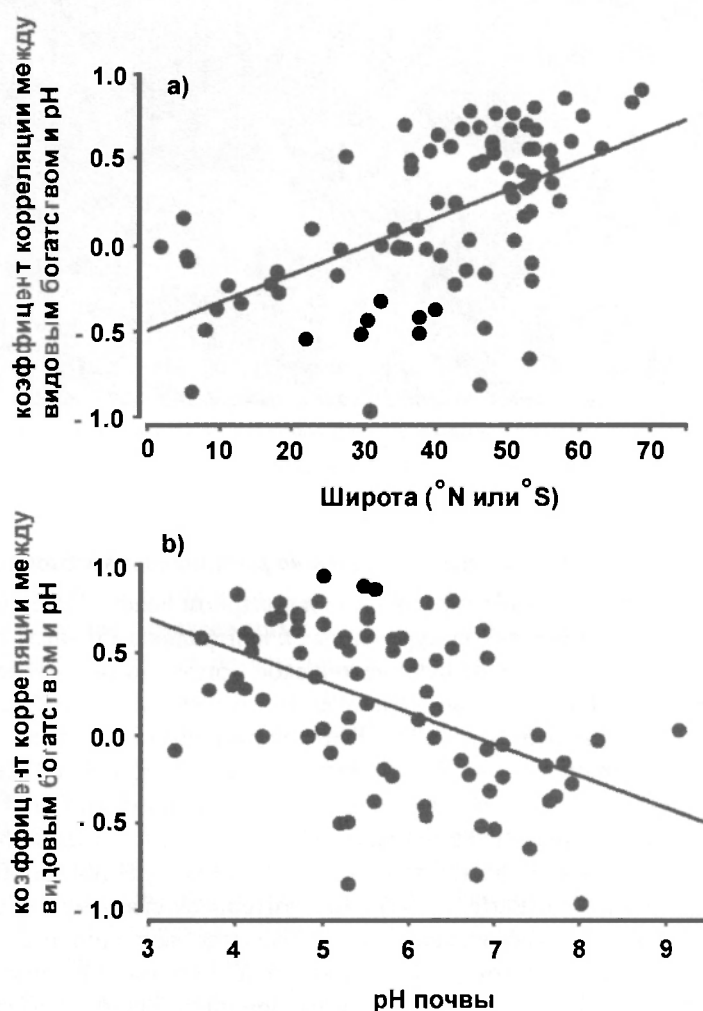


Рис. 40. Коэффициент корреляции между видовым богатством сосудистых растений и рН почвы значимо увеличивается с увеличением широты местности (а) и значимо уменьшается с увеличением рН почвы (по: Partel, 2002).

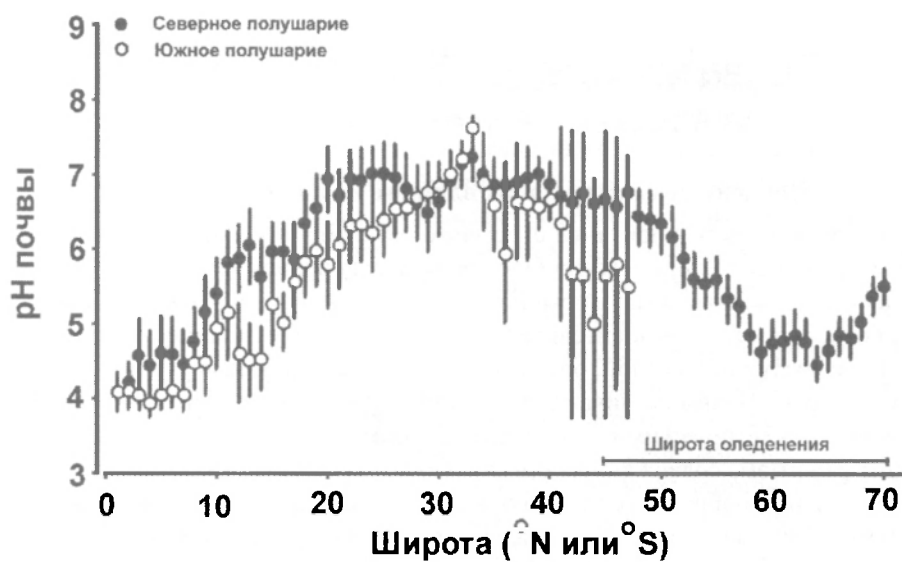


Рис. 41. Возрастание рН почвы с увеличением широты местности для неподвергшихся плейстоценовому оледенению территорий. Для покрывавшихся ледником территорий северного полушария такая закономерность отсутствует (по: Partel, 2002).

Почва как среда обитания животных

А.А. Бобров, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев

Почвенные факторы и их влияние на почвенную фауну

Почва является местом обитания огромного разнообразия животных, для которых она представляет собой промежуточную среду между водной и воздушной (Гиляров, 1949), так как почвенный воздух обычно насыщен парами воды. Ее важнейшая экологическая особенность — относительная стабильность гидротермических режимов по сравнению с воздушной средой, обеспечивающая благоприятные условия для жизни почвенной биоты. Почвы различаются гранулометрическим и минералогическим составами, физико-химическими свойствами, морфологическим строением, гидротермическим режимом, содержанием органического вещества. Таким образом, почву характеризует разнообразие одних факторов при стабильности других. Почва смягчает суровость климата, резкие перепады температуры и влажности и создает благоприятные условия для выживания многих видов животных, как беспозвоночных, так и позвоночных.

Влияние химических свойств на разнообразие почвенных животных сказывается в первую очередь через кислотность почв, которая может оказывать прямое воздействие через процесс осморегуляции, работу ферментов или газообмен через дыхательные поверхности, косвенное влияние через изменение концентрации токсичных тяжелых металлов или снижение качества и разнообразия источников питания (Одум, 1986). Из почвы растения потребляют макроэлементы — азот, фосфор, калий, кальций, магний, железо и многочисленные микроэлементы (марганец, цинк, медь, бор, кобальт и т.д.), в свою очередь становясь необходимым источником для почвообитающих животных.

Особенно наглядно прослеживается непосредственное влияние почвы на биоразнообразие на примерах интразональных и экстразональных сообществ, где почвы остаются малоизменными при значительных климатических различиях — пойменные сообщества, болота, сосновые леса на песчаных почвах. Состав фауны в таких почвах нередко бывает близким.

Важнейшим фактором, влияющим на разнообразие почвенных беспозвоночных, является гидрологический режим почв, который в значительной мере определяет и характер органического вещества. Так, в органогенных болотных почвах обнаружено свыше 325 видов почвенных беспозвоночных, среди которых доминируют орибатидные клещи, численность которых в среднем составляет 80 тыс. экз./м² (Эйтминавичюте, 1982). В гидроморфных минеральных почвах разнообразие почвенного населения снижается в несколько раз — около 60 видов почвенных беспозвоночных, и в них преобладают дождевые черви (примерно 150 экз./м²). По ее же данным при окультуривании почв формируется экологически специфический характерный только для окультуренных почв комплекс почвенных беспозвоночных при обедненности видового состава, преобладании эврибионтных форм и доминировании массовых видов.

Подобные данные широко распространены в почвенно-зоологической литературе, а отмеченные закономерности характерны практически для всех групп почвенных организмов.

Фактор времени обусловлен меняющейся средой в суточных, сезонных и многолетних временных циклах. Значение времени как фактора биологического разнообразия – микроэволюционных изменений, по-видимому, преимущественно адаптивного характера, разнообразных сукцессионных смен, также велико в формировании разнообразия животного населения почвы. Среди сукцессионных изменений важное место занимает процесс минерализации органических остатков в почве, когда после стадий активного размножения на субстрате почвенных микроорганизмов и простейших наступает этап интенсивной сукцессии различных групп почвенных беспозвоночных (Чернова, 1977; Эйтминавичюте, 1982). При этом речь идет не просто об увеличении числа видов, но и об участии различных морфо-экологических и функциональных групп беспозвоночных. Так, например, на начальных этапах доминируют подстилочные виды, а впоследствии основную роль начинают играть подстилочно-почвенные и почвенные виды. Временной ряд, сопровождающийся сменой различных доминантных групп при деструкции органического опада в какой-то мере повторяет вертикальную стратификацию различных групп беспозвоночных в почвенном профиле.

Проблема выявления связи биоразнообразия почвенной биоты с почвенными свойствами тесно связана с ее мониторингом. Перечень показателей, то есть свойств и режимов, важных для почвенной биоты включает в себя показатели температуры и влажности почв, содержания органического вещества, основных элементов питания (азот, фосфор, калий), степени кислотности-щелочности и окислительно-восстановительного потенциала, содержания легкорастворимых солей, обменных катионов и тяжелых металлов, органических поллютантов, показателей микробиологической и биохимической активности почв, уплотнения почв, эрозии и дефляции, содержания важнейших микроэлементов (Добровольский и др., 1997).

Размерные и функциональные группы почвообитающих животных и их роль в почве

Наличие в почве микро- и макрополостей и агрегатов разного размера обеспечивает высокое разнообразие пространственных ниш, заселяемых разными группами животных. Структурная сложность почвенного яруса формируется и за счет органического материала, поступающего в виде наземного опада и массы отмерших корней. Поэтому почва представляет среду, где могут обитать организмы, кардинально различающиеся по экофизиологическим требованиям.

Видовое разнообразие почвенных животных необычайно широко и различно у разных систематических групп и связано оно в первую очередь с разнообразием почвенных условий.

Оценочное число видов нематод — от 500 до 1 000 тыс., олигохет почвы — 1 200 видов, ракообразных — несколько сотен видов, скорпионов — 1 000, лжескорпионов — 3 000, сенокосцев — 3 500, панцирных клещей — 13 000, губоногих многоножек — 3 000, диплопод — 7 000 видов, коллембол — 10–20 тыс. видов, почвообитающих клопов — 1200, эмбий — 100, гриллопальпид — 50, таракановых — 3 500, муравьев — 10 тыс., жу-желиц — 40 тыс., стафилинид — 27 тыс. видов (Криволуцкий, 1994; Subias, 2004).

Размеры почвообитающих беспозвоночных варьируют от 10 мкм до 20–30 см. Традиционно животное население почвы разделяется на четыре размерных класса (Гиляров, 1949): нанофауна (размеры от микрон до долей мм), микрофауна (доли мм – доли см); мезофауна (доли см и крупнее) и макрофауна — почвенные позвоночные (слепыши, кроты, сурки, суслики и т.д.).

Нанофауна — почвенные простейшие, которые обитают в почвенных растворах, находящихся в состоянии гравитационной воды, капиллярной и гигроскопической влаги; участвуют в трофических сетях и деструкции органического вещества почвы, а также в выветривании минералов (например, раковинные амебы в переведении монокремниевой кислоты из почвенных растворов в аморфный диоксид кремния пластинок покрывающих раковинку). Их разнообразие всецело зависит от условий микроместообитаний, от физико-химических свойств почвенных горизонтов и их отдельных структурных элементов.

Микрофауна — почвенные микроартроподы (нематоды, клещи, аптериготы, мелкие личинки многоножек, мокриц, насекомых), обитают в полостях почвы, заполненных воздухом, размерами 0,2–2 мм в длину; образуют копрогенные микроагрегаты; увеличивают поверхность активных биохимических взаимодействий в почве; участвуют в трофических сетях и деструкции органического вещества почвы. Способность активно передвигаться в пределах почвенных горизонтов делает их в меньшей степени зависимыми от экологических условий местообитаний. Их разнообразие обусловлено пространственной неоднородностью почвенных горизонтов.

Мезофауна — крупные почвенные беспозвоночные (дождевые черви, мокрицы, многоножки-геофилиды, личинки насекомых), активно прокладывают в почве ходы, размельчая почву, влияя на скважность, водопроницаемость и аэрацию почвы (в частности, дрилосфера дождевых червей); гомогенизируют и стратифицируют почвенные горизонты; образуют копрогенные структуры; увеличивают поверхность активных биохимических взаимодействий в почве; участвуют в трофических сетях и деструкции органического вещества почвы; активно участвуют в биологическом цикле кальция (дождевые черви, моллюски). Представители этой группы животных наиболее подвижны по сравнению с нано- и микрофауной и способны находить благоприятные жизненные условия, перемещаясь уже более значительные расстояния, как внутри почвенного профиля, так и по поверхности почвы. Кроме того, локомоторная активность дождевых червей, как и некоторых других групп почвенных животных, имеет чрезвычайно важное значение для формирования почвы и ее функционирования. Она приводит к формированию дрилосферы (сети галерейных ходов в почве); копрогенному гумусообразованию через отложение гумусированных копролитов во всех почвенных горизонтах; перераспределению органического и почвенного материала по почвенному профилю; изменению физических и химических свойств почв (Пономаренко, 1986; Тиунов, 1993; Пахомов, 1999). За это дождевых червей в лесных почвах называют «экосистемными инженерами», подчеркивая их место в формировании структуры и функционирования почв. Велика роль почвенных животных и в формировании почвенной структуры. В частности, они обеспечивают формирование системы воздушных трансмиссивных пор, создают основной пул органо-минеральных агрегатов в почве, повышают микробную активность в зоогенных агрегатах — копролитах и экскрементах (Стриганова, 2000). Разнообразие мезофауны обеспечивается комплексом

абиотических факторов, характерных как для почвенных горизонтов, так и в целом почвенного профиля.

Макрофауна — почвенные позвоночные, создают пространственную неоднородность на поверхности почвы и в ее профиле (выбросы, перемещение почвенного материала и т.д.); регулируют гидрологический режим (сброс избыточной влаги и т.д.). Их жизненное пространство измеряется метрами, десятками, реже сотнями метров. Роящая деятельность макрофауны приводит к изменению нанорельефа, созданию мозаичных и динамичных экологических условий. Например, нарушение почвенного покрова в степной зоне достигает от 3 до 13% территории с ежегодным выносом на поверхность 1,5–22,4 м³/га почвы. При этом происходит зоогенная перестройка физического режима почв — снижение плотности почвы, увеличение степени порозности почв и аэрации, а норная сеть способствует увеличению влажности почв и приводит к формированию зоонаноклимата в степных почвах. Среди биогенных форм рельефа выделяются две основные группы — зоогенные (термитники, муравейники, кротовины, сурчины, сусликовины, байбаковины, копролитовый нанорельеф) и фитогенные (грядово-мочажинный микрорельеф болот, фитогенно-ветровальные формы). Средообразующая деятельность млекопитающих является важнейшим фактором в формировании химических свойств почв. Она обуславливает вертикальную миграцию элементов и соединений, постоянно вовлекая их в биотические циклы, перераспределяет гумус в почвенных горизонтах. Создание мозаичных условий на уровне нано- и микрорельефа приводит к увеличению числа экологических ниш, которые активно заполняются представителями нано-, микро и мезофауны.

Как видно, размерная классификация почвенных животных отражает не только формальные различия размеров, но и вытекающие из этого эколого-физиологические различия.

Группы, относящиеся к микрофауне, представлены по существу физиологически водными животными, дышащими кислородом, растворенным в воде. Они обитают в капиллярных водных полостях и при недостатке капельной влаги адгезируются к поверхности твердых частиц почвы, окруженных водной пленкой. Представители микрофауны могут переживать длительные неблагоприятные условия в неактивном состоянии. При насыщении почвы влагой они способны свободно мигрировать по системе микроводоемов. Для микрофауны почва представляет разветвленную систему сообщающихся водных каналов. Простейшие и нематоды концентрируются в очагах разложения органического материала, где образуются обводненные продукты распада. Там они дают вспышки размножения, которые заканчиваются при истощении пищевых резервов (микробная масса), либо при пересыхании этих очагов.

Более крупные размерные группировки беспозвоночных являются настоящими сухопутными формами. Мелкие черви и микроартроподы живут в почвенных полостях, заполненных воздухом, и свободно передвигаются по системе внутрипочвенных ходов. Для этой группы почва представляет некую систему полостей, поверхность которых они используют для передвижения и сбора пищи. Суммарная поверхность стенок полостей определяет величину пространства для активной жизнедеятельности животных.

Лишь наиболее крупные беспозвоночные, относящиеся к мезофауне, встречаются с фактором плотности почвенной среды и должны решать ряд проблем, связанных с пе-

редвижением в плотном субстрате, дыханием, нахождением пищи, полового партнера, реализацией размножения.

Таким образом, для мелких водных форм переход из водоемов в почвенную влажную среду не представлял никаких проблем, и они сохранили все физиологические черты водных обитателей. Объем водных микрополостей в почве лимитирует размеры таких физиологически-водных животных, их величина измеряется десятками микрон.

Фаунистический состав простейших в водоемах и в почве сходен на уровне надвидовых таксонов. Но население простейших в почве как правило представлено более мелкими видами, размеры которых в 5–10 раз меньше, чем у систематически близких представителей водных форм (Лепинис и др., 1973). Аридные почвы могут быть заселены почвенными простейшими по всей глубине профиля (Бродский, 1935).

Помимо резких периодических колебаний общего запаса капельной влаги, водные формы в почве встречают ряд других факторов, отсутствующих в водоемах: особенности солевого и газового состава почвенной воды, сила поверхностного натяжения водных пленок, более резкие температурные колебания. В процессе эволюции почвенные формы приспособились успешно переживать экстремальные воздействия этих факторов в неактивном состоянии. Для некоторых форм отмечено сокращение длительности жизненного цикла в сравнении с близкими водными видами (Stout, Heal, 1967).

Более крупные размерные группировки аэробий почвенных беспозвоночных включают таксономические группы, имеющие водных предков и близкородственные водные формы в современной фауне (олигохеты, мокрицы, амфиподы, моллюски), а также группы, сформировавшиеся в наземной среде (представители паукообразных, онихофоры, многоножки, энтогнаты, насекомые).

Мелкие беспозвоночные (микрофауна), обитатели воздушных полостей, заселяют в основном подстилку и гумусовый слой почвы. Энхитреиды концентрируются в верхних 10 см почвы и лишь в полевых почвах более равномерно распределяются по всему пахотному горизонту. Наличие доступного органического материала и влажность — основные факторы, определяющие характер пространственного распределения энхитреид (Тишлер, 1971). Но на фоне этого имеет значение и аэрированность почвы, т.е. количество воздушных полостей. Как правило, в песчаных почвах численность энхитреид выше, чем в почвах тяжелого механического состава (Jegen, 1920).

Микроартроподы (клещи и коллемболы) также заселяют в основном самый верхний горизонт почвы, где концентрируется до 90% их биомассы. Среди клещей и коллембол выделен ряд жизненных форм, различающихся по ярусному преферендуму в почвенном профиле и по ряду морфологических особенностей, определяющих их адаптации, с одной стороны, к обитанию в почве, а с другой — к выходу в подстилочный и напочвенный ярусы (Криволицкий, 1965; Стебаева, 1970). В характере вертикального распределения этих беспозвоночных нет четко выраженной зависимости от суммарного объема воздушных пор (Тишлер, 1971). Более важную роль для их пространственного распределения играет концентрация доступного органического материала, обогащенного микрофлорой, служащей основным пищевым ресурсом микроартропод, а также фактор влажности.

Формы, обитающие в глубоких слоях почвы, отличаются мелкими размерами и обтекаемой формой тела: глубокопочвенные виды *Lohmanniidae* (*Oribatei*), *Mesaphorura*,

Folsomia, Anurida (Collembola) имеют размеры менее 1 мм. У внутрипочвенных жизненных форм коллембол имеются признаки редукции прыгательной вилки, особенно хорошо развитой у поверхностно живущих групп, а также частичная или полная утрата органов зрения (Стебаева, 1970). В то же время у них отмечено усложнение антеннального и постантеннального органов, свидетельствующее об усилении развития тактильных и хеморецепторов. Таким образом, морфологические изменения у внутрипочвенных форм микроартропод носят явно вторичный характер. Освоение этими мелкими обитателями воздушных полостей минеральных горизонтов почвы, очевидно, связано с более постоянным режимом влажности почвенного воздуха.

Крупные роющие беспозвоночные встречаются до глубины 1,5–2 м. Было отмечено совпадение границ гумусового горизонта, распространения корней и зоотической активности в почвенном профиле разных типов почв (Гиляров, 1947). Как и для микрофауны, основным фактором, определяющим вертикальную локализацию крупных беспозвоночных в почве, является обеспеченность пищевыми ресурсами и влажность.

Для животного населения почвы характерно четкое разделение пространственных ниш в почвенном профиле. Среди них выделяются обитатели подстилки, обитатели поверхностного горизонта, обитатели минерального слоя и формы, совершающие регулярные вертикальные миграции. Животные локализуются в водных или воздушных порах, что обеспечивает их пространственную сегрегацию в пределах одного горизонта. Прокладывая систему ходов, роющие формы почвенных животных создают специфические ниши, годные для обитания более мелких нероющих форм. Они усиливают пространственную дифференциацию почвенной среды и способствуют повышению разнообразия и обилия животного населения.

Движение почвенной фауны ведет к перемещению органического вещества и микроорганизмов в почве. Это, вероятно, одна из наиболее важных ролей почвенных артропод. Артроподы могут перемещаться между почвенными горизонтами, в ризосфере и горизонтальном направлении, связывая своими ходами различные пространственные структуры экосистем. В более мелком масштабе, артроподы перемещаются между порами и почвенными агрегатами и в ризосфере. Это передвижение приводит к перераспределению органического вещества. Подобная функция особенно важна для перераспределения малоподвижных питательных веществ, таких как фосфор. Почвенные экосистемы включают в себя нескольких типов естественных сред, в каждой из которых вероятно имеются уникальные сообщества артропод.

Наиболее широко распространенные естественные среды — минеральная почва и лесная подстилка. Лесные подстилки умеренных и северных лесов — уникальные природные образования, которые являются накопителями органического вещества, медленно разлагаемого микроорганизмами, то есть, по существу, это депо питательных веществ. Это огромное накопление питательных веществ, определяемое сложной системой биологического контроля приводит к образованию одной из самых больших и наиболее комплексных естественных сред в мире.

Почва представляет собой сложное пространственно неоднородное природное образование. Вертикальная стратификация почвенного профиля и горизонтальная неоднородность почвенного покрова есть результат фронтального и латерального воздействия внешних факторов. Поверхность почвы, как правило, представлена различными типами органогенных горизонтов, например, торфяной горизонт и под-

стилка. Ниже лежит минеральный гумусово-аккумулятивный горизонт и в разных почвах целая серия эллювиальных, иллювиальных, метаморфических, аккумулятивных и других горизонтов (Розанов, 1983). Все эти горизонты населены различными группами почвенной фауны. Это обусловлено несколькими причинами – различными экологическими условиями, складывающимися в почвенных горизонтах, трофическими взаимоотношениями, обусловленными различной пищевой базой, которая в свою очередь зависит от состояния органического вещества в горизонтах и гидротермических условий. Так даже лесные подстилки являются неоднородными образованиями и организованы более сложно, чем это можно представить исходя из схемы — листовой слой (L), ферментативный слой (F), гумусовый слой (H). Эти подгоризонты отражают стадии переработки органического вещества, во многом зависят от вида растительного опада (листовой, хвойный или травянистый) и гидротермических условий.

Изменчивость с глубиной эдафических факторов, таких как pH и содержание питательных элементов, их зависимость от типа почвенного горизонта и возраста почвы — факторы играющие решающую роль в разнообразии почвенной фауны в профиле почв.

Различные систематические группы почвенных животных обуславливают многообразные процессы трансформации и синтеза органического вещества и минеральной части почвы (Тишлер, 1971; Стриганова, 1980):

- простейшие — участие в циклах углерода и азота, в процессах трансформации детрита (раковинные амебы, а по некоторым данным и жгутиконосцы), синтезе биогенного диоксида кремния, в меньшей степени фосфата Са, регулировании численности бактерий, водорослей, более мелких форм простейших, колероваток, нематод;
- нематоды — ускорение микробальной сукцессии регуляция группового состава микрофлоры;
- энхитреиды — детритофагия с тенденцией к избирательной микофагии;
- клещи — неизбирательная микрофитофагия, микофагия, альго и лишенофагия, микосапрофагия, фитосапрофагия, фитофагия, некрофагия;
- мокрицы — сапрофагия с разложением значительной части клетчатки и высвобождением лигнина;
- диплоподы — потребление растительных остатков на поверхности почвы (первичные разрушители листового опада и древесины);
- насекомые (у около 95% развитие отдельных стадий протекает в почве) — переработка растительного опада, фитосапрофагия и фитофагия, детритофагия, микофагия, копрофагия, усиление целлюлозоразрушающей активности за счет собственных энзимов и симбионтов;
- моллюски — разложение клетчатки и минерализация растительных остатков;
- дождевые черви — механическое разрушение листовой подстилки и гниющей древесины; мацерация растительных тканей, механическое и химическое разрушение клеточной структуры; минерализация и гумификация органического материала; нейтрализация кислых продуктов распада растительных тканей с помощью выделяющихся соединений Са в пищеварительном тракте; избирательная стимуляция некоторых групп бактерий и грибов, участвующих в разложении структурных компонентов растительных тканей и трансформация азотных соединений; минерализация органики с высвобождением ряда зольных элементов в подвижной форме (Стриганова, 1980; Тиунов, 1993).

Нематоды, возможно, самая большая группа животных в почве, которая представлена наиболее разнообразными трофическими группами — детритофагами, бактериофагами, хищниками, микрогеобиофагами, фитофагами. В настоящее время отмечено более 1 000 видов почвенных нематод. По численности они составляют до 90% от всей почвенной фауны (Соловьева и др., 1989) и распространены от арктических тундр до пустынь.

Дождевые черви во многих местообитаниях представляют самую большую фаунистическую биомассу в почве. Она может быть очень высокой до 12 000 кг/га в лесных почвах Карибу, но чаще она составляет около 3 000 кг/га. Дождевые черви важны для ускорения разложения органического вещества и улучшения структура минеральной почвы. В пространственном факторе разнообразия нужно отметить и вертикальную анизотропию почв, при которой каждый почвенный горизонт характеризуется особыми экологическими условиями. Примером влияния стратификации почвенного профиля, оказывающего влияние на разнообразие почвенной мезофауны, может служить морфо-экологическая классификация, например, дождевых червей (Перель, 1979). Она отмечает, что выход на поверхность почвы и уход в глубь почвы обусловлены разными факторами, среди которых следует выделить особенности питания разных групп червей и их различную реакцию на неблагоприятные гидротермические условия. При этом нет явной корреляции между таксономическим составом люмбрицид и их разделением на морфо-экологические группы. Она выделяет два морфоэкологических типа — питающиеся на поверхности почвы и питающиеся почвенным перегноем или собственно-почвенные. В них входят несколько групп — это черви-норники, имеющие постоянные глубокие ходы, поверхностнообитающие (подстилочные) виды и собственно-почвенные формы. Есть также подгруппа амфибиотических форм, которые могут длительное время находиться в сильнопереувлажненной и даже затопленной почве. Среди собственно-почвенных форм есть несколько групп: 1) верхнеярусные — постоянно обитающие в гумусовом горизонте; 2) среднеярусные — проникающие на глубину до 60 см; 3) нижнеярусные — до глубины 1,5 м и глубже.

В ту или иную морфоэкологическую группу входят представители разных родов. У червей отмечаются различия в строении тифлозоля и других частей кишечника, строении головной лопасти, окраске, толщине кутикулы, строении хлорагенной ткани и других морфологических признаков. Феномен биоразнообразия, находящий свое отражение в деталях морфологии, поведения, характере питания и т.д. очевиден, но до конца не проанализирован. У видов, принадлежащих к одному роду, адаптации к жизни в почве могут быть разными (Перель, 1979).

Увеличение разнообразия связано с эволюцией организмов. У дождевых червей основное направление эволюции обусловлено выходом их из почвы на ее поверхность (Гиляров, 1949). В разных климатических условиях эта тенденция у разных групп реализуется по-разному. Очень близкие по таксономическим признакам виды могут быть приспособлены к разным условиям обитания (Перель, 1979), например, *Dendrobaena attemsi* предпочитает поверхность почвы и подстилку, а *D. alpina* также и саму почву. Известно явление цветового диморфизма у червей одного вида. Пигментированные формы питаются в основном вблизи поверхности почвы и менее влаголюбивы, чем непигментированные. Таким образом, адаптации к разнообразию почвенных условий способствуют увеличению разнообразия дождевых червей.

Это относится, как представляется, и к большинству других групп почвенного населения. Например, у раковинных амёб, одноклеточных почвенных организмов, есть закономерность, очевидно, присущая значительному числу почвенных организмов. В монотипичных родах виды, как правило, ведут себя облигатно по отношению к комплексу экологических условий и, следовательно, в большей степени стенобионты и стенотопы. В родах, состоящих из большого числа видов, то есть сходных морфологически, фенотипическая реакция по отношению к факторам среды может быть очень разнообразна. Например, в роде *Centropyxis*, есть стенобионты по отношению к влажности местообитаний (вставка), наличию кальция. То есть в пределах одной таксономической группы, объединённой сходными морфологическими признаками, происходит дивергенция в экологической стратегии, направленной на заселение наибольшего разнообразия местообитаний. В пределах относительно жестко детерминированного морфологического типа строения организма (в данном случае строения раковинки) реализуется попытка освоения всех типов среды. В данном случае почвы, включающей в себя автоморфные и гидроморфные местообитания. Таким образом, разнообразие почвенных условий инициирует (заставляет) один вполне определённый морфологический тип организма находить различные пути адаптации, тем самым увеличивая биоразнообразие.

Но такая ситуация характерна далеко не для всех таксонов. Например, есть роды, довольно многочисленные, как род *Dufflugia*, в котором несмотря на многочисленный видовой состав, преобладающее число видов — облигатные гидробионты. Почва освоена всего лишь несколькими видами, причем большая часть из них населяет подстилки. У другого не менее многочисленного рода *Nebela* более узкая специализация — органо-генные местообитания (болота, влажные грубогумусные подстилки). То есть фенотипическая реализация в адаптивном контексте генома у разных групп организмов проявляется, безусловно, по-разному. При этом фенотип на морфологическом уровне, лежащий в большинстве случаев в систематике организмов, за исключением бактерий, далеко не всегда может объяснить разнообразие тех или иных групп организмов, поскольку нередко, значимыми становятся другие проявления фенотипа, например, трофические предпочтения или иные признаки, не связанные напрямую с их морфологией.

Почвенные нематоды также как и простейшие — первичноводные организмы, для которых обязательным условием существования является наличие воды. Нематоды являются пойкилотермными животными, их активность зависит от температуры окружающей среды, хотя некоторое регулирование температуры тела и возможно за счет метаболизма. Влажность и температура почвы зависят от ее физико-химических свойств, в первую очередь от гранулометрического состава и порозности. Популяции небольших по объёму нематод достигают максимальной плотности в почвах глинистых, а в песчаных почвах доминируют более крупные нематоды (Cohn, 1969). Другими важными свойствами почв являются pH, характер органического вещества и минералогический состав почв. Последний рассматривается как фактор, оказывающий влияние на солевой баланс почвенных организмов и питание растений.

Таким образом, почва предоставляет спектр экологических условий, которые организмы осваивают различным образом, причем физико-химические характеристики среды далеко не всегда действуют напрямую. По-видимому, чем меньше размерная

группа организмов, тем большее значение имеют для них условия, формирующиеся в водных пленках. С увеличением размеров организмов это влияние проявляется в большей степени опосредованно.

Упрощение строения почвы, связанное с ее сельскохозяйственным использованием, в частности с распашкой, в абсолютном большинстве случаев приводит к снижению разнообразия, населяющих почву организмов или существенному изменению экологических групп. Пищевые сети, а, следовательно, и состав нематод, меняются в зависимости от почв, типа экосистемы, географии и климата. Например, нематоды, питающиеся микроорганизмами в ризосфере растений, наиболее обильны в сельскохозяйственных почвах. А разнообразие раковинных амёб снижается в два и более раз в пахотных почвах в сравнении с лесными почвами.

Большое значение для биоразнообразия почвенной фауны имеют сложные взаимоотношения с другими группами организмов — микроорганизмами и растениями. Простейшие могут стимулировать рост растения, изменяя концентрации растительных гормонов, например ауксина или триптофана в ризосфере и/или подавляя патогенные бактерии. Энхитреиды и дождевые черви способны изменять газовый и водный режимы почв, предположительно, что энхитреиды имеют большее значение при формировании почвенной структуры на сельскохозяйственных полях, чем в лесных почвах.

Разнообразие типов питания у почвенных животных

Широко известны наземные пищевые цепи (например, растения-насекомые-млекопитающие). Но точно такие же цепи и, даже более сложные, существуют в подземном, почвенном ярусе экосистем. Так, в Британской Колумбии (Канада) в результате исследований начатых в 1992 г. были выявлены 75 разновидностей клещей на одном квадратном метре почвы. Плотность их изменялась в пределах от 350 000 до почти 700 000 экземпляров на квадратный метр (табл. 12). В почвенную фауну входят клещи (Acari), коллемболы (Collembola), личинки двукрылых (Diptera), черви (Lumbricidae), наземные моллюски (Gastropoda). По приблизительным оценкам почвенная фауна Северной Америки включает от 48 000 до 60 000 разновидностей артропод, из которых было идентифицировано только 53%. Приблизительно 80% коллембол было определено до вида, но точные цифры их плотности и видового разнообразия по существу неизвестны. Только приблизительно 17% клещей было идентифицировано до видового уровня. Например, из выборки тридцати четырех клещей в двух почвах Британской Колумбии было до видового уровня определено только восемь. Для сравнения можно привести цифры по видовому разнообразию в этих местообитаниях других групп организмов — 2 500 видов сосудистых растений, 450 видов птиц, 100 видов млекопитающих, 20 видов рептилий и 20 видов амфибий. Неидентифицированных видов в этих группах ничтожно мало. Следует добавить еще тот факт, что функциональное разнообразие артропод в лесных экосистемах Британской Колумбии также до конца не изучено.

Вещество отмерших организмов (животные и растительные остатки) поступает в пищевые цепи в результате пищевой активности почвенных сапрофагов. Сапрофагия — питание остатками отмерших организмов, которые являются частью органического вещества почвы. Их разнообразие, представленное веществами различной химической природы и различных структурных свойств, определяет разнообразие группировок

Таблица 12. Среднее число почвенных артропод и червей в почвах, экз/м² (данные Лесного Министерства Британской Колумбии).

Систематическая группа	Williams Lake	Smithers	Prince George
Acari	302673	539838	329758
Collembola	65245	136470	53604
Araneae	161	494	31
Opiliones	2	1	1
Pseudoscorpionida	75	3	262
Chilopoda	8	270	303
Diplopoda	12	5	138
Coleoptera (adult)	84	179	17
Coleoptera (larvae)	389	235	251
Diptera (adult)	0	142	44
Diptera (larvae)	7	2009	931
Lepidoptera (larvae)	3	2	5
Hemiptera	1002	2758	1151
Homoptera	1	0	0
Homoptera (aphid)	2	10	6
Homoptera (Cicadid)	3	0	0
Hymenoptera	53	9	45
Thysanoptera	24	44	1
Gastropoda	27	12	20
Lumbricidae	538	1363	1151
Megascolecidae	0	0	0
Enchytraeidae	9	0	0
Bcero	37391	698663	400628

почвенных сапрофагов. Так в почвах хвойных лесов сапрофильный комплекс беднее, чем в почвах лиственных (Стриганова, 1980). Это объясняется высоким содержанием танинов в хвойном опаде, основным потребителем, которого являются грибы.

Этот архаичный способ питания, характерный для низших групп почвообитающих животных (Гиляров, 1949), широко распространен в почвах из-за высокого содержания органического вещества. В зависимости от объектов питания выделяют зоосапрофагов или некрофагов (потребители отмерших животных остатков) и фитосапрофагов (потребители растительных остатков). В современных работах термин «сапрофагия» служит синонимом фитосапрофагии (Стриганова, 1980). Среди них выделяют первичных разрушителей, питающихся отмершими органами растений с сохранившейся тканевой структурой, и вторичных, потребляющих уже размельченные растительные остатки. В зависимости от избирательности в пищевом режиме сапрофаги подразделяются на несколько групп (табл. 13).

В зависимости от места пищевой активности в почвенном профиле выделяют подстилочных и почвенных сапрофагов, существенно различающихся друг от друга. Под-

Таблица 13. Пищевые режимы у беспозвоночных сапрофильного комплекса (Стриганова, 1980).

Микрофитофаги	Фитосапрофаги	
	Первичные разрушители	Вторичные разрушители
Бактериофагия Микофагия Альгофагия	Сапроксилофагия Сапрофиллофагия Сапоризофагия	Копрофагия Детритофагия Потребление жидких продуктов разложения

стилочные и почвенные сапрофильные комплексы существенно различаются по плотности населения и видовому составу.

У почвенной биоты выделяется также экологический аспект разнообразия. Экологическое разнообразие связано, в первую очередь, с адаптацией животных к почвенным условиям (Гиляров, 1987). Выделяют три основные группы по их степени связи с почвой. Геобионты — в почве проводят всю свою жизнь. Геофилы — часть жизненного цикла обязательно проводят в почве. Геоксены — используют почву в качестве убежища или попадают в нее случайно. Экологическое разнообразие в значительной мере обусловлено также и характером питания почвенных животных (Криволуцкий, 1994), среди которых выделяются — хищники, паразиты, некрофаги, питающиеся трупами животных, сапрофаги (потребители отмерших, разлагающихся растительных остатков) и фитофаги (потребители живых тканей растений). Функционирование детритных пищевых цепей, обеспечивающее биогеохимические циклы химических элементов, поддерживается разнообразными функциональными группами почвенных микроорганизмов и животных (Покаржевский, Криволуцкий, 2003). Если рассматривать почву как зону контакта, взаимодействия с косной средой, то функциональное разнообразие биоты представляется существенной частью общего биологического разнообразия.

Существует два важнейших аспекта биологического разнообразия – почва как фактор биологической эволюции и почва как фактор поддержания современного биологического разнообразия.

Адаптации к почвенным условиям как фактор биологического разнообразия

Адаптации к почвенным условиям связаны с эволюционным процессом. Своеобразие почвы как среды обитания привело в эволюционном плане к ряду важнейших адаптивных изменений у живых организмов. Формирование почвы, в свою очередь, было невозможно без эволюции живых организмов и развития наземных экосистем.

Основные пути адаптаций членистоногих к жизни на суше (рис. 42) были направлены на эволюцию особенностей строения покровов наземных членистоногих, приспособление дыхательной системы членистоногих к дефициту влаги, эволюцию выделительной системы наземных членистоногих, типов продуктов азотного обмена, приспособлению яиц и яйцекладок, к защите от высыхания, развитию различных способов осеменения наземных членистоногих, пути пополнения влаги в организме наземных членистоногих и адаптацию к жизни в пустынях (Гиляров, 1970).

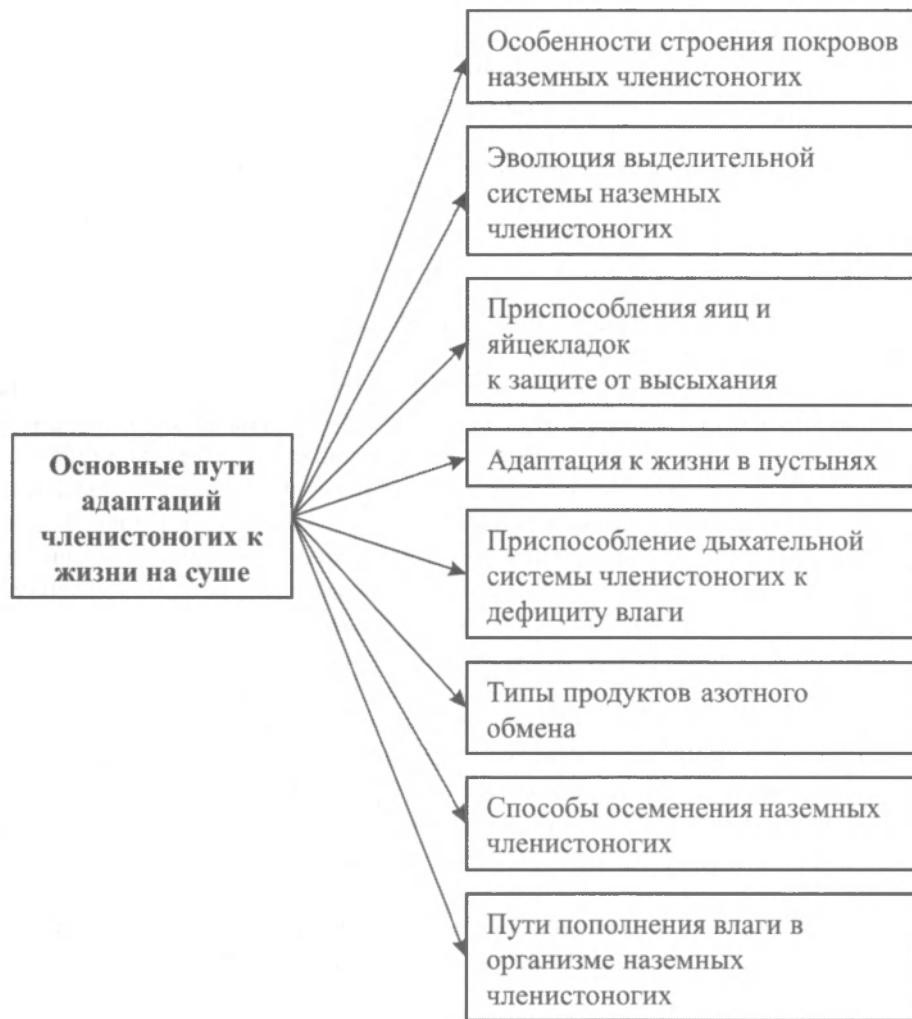


Рис. 42. Адаптации наземных членистоногих к жизни на суше (по: Гиляров, 1970).

Одним из механизмов адаптации были эволюционные изменения кутикулы членистоногих — приспособления с относительной проницаемостью для защиты выделяющих ее клеток гиподермы и внутренних органов от механических повреждений и от неблагоприятных химических воздействий. При переходе к жизни на суше кутикула у членистоногих приняла на себя функцию защиты организма от потери воды, происходящей путем испарения через покровы. Переходили к жизни в почве формы с преимущественно с кожным дыханием (полупроницаемой кутикулой).

Другим направлением адаптивной эволюции было приспособление дыхательной системы членистоногих к дефициту влаги — образование и эволюция трахейной системы.

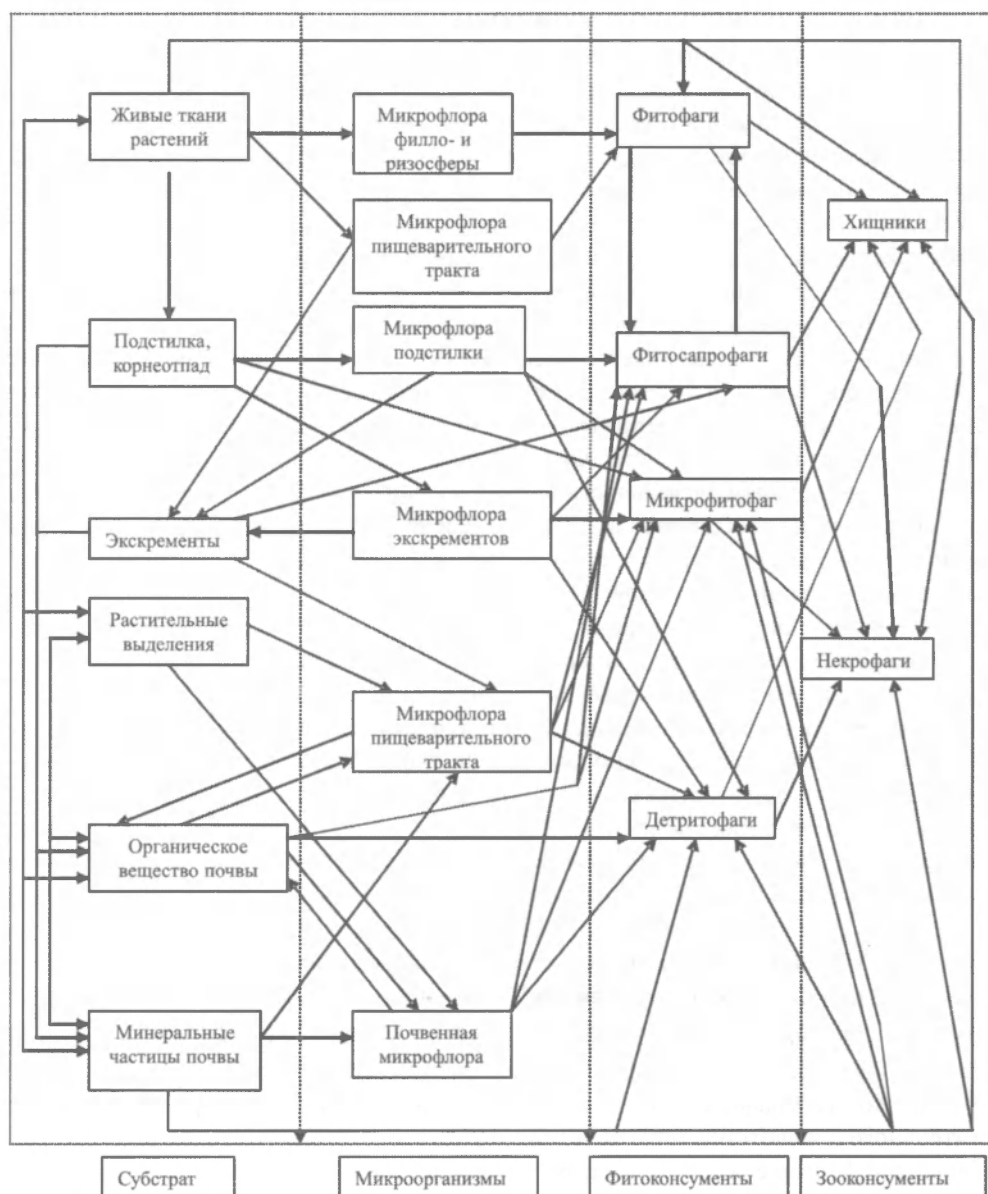


Рис. 43. Концептуальная схема пищевой цепи в экосистеме (по: Методы исследования..., 2003).

Наземный образ жизни потребовал также приспособления яиц и яйцекладок к защите от высыхания (Гиляров, 1970). Выделяются три типа яиц: 1) клейдоичный (яйца снабжены всеми необходимыми для развития зародыша веществами, включая воду, из внешней среды зародыш получает только кислород); 2) неклеидоичный (все то же самое, но нуждаются в поступлении воды из окружающей среды); 3) близкие к клейдоичному, но легко теряющие воду в сухой атмосфере.

Различаются также и типы продуктов азотного обмена у водных и наземных членистоногих и других животных (Гиляров, 1970). В противоположность водным животным наземные формы характеризуются приспособлениями к возможно более полному сохранению воды в организме, и их выделительные органы специализируются в направлении максимального сокращения объема воды, выводимой с растворимыми продуктами азотного обмена и избытком солей.

Пути пополнения влаги в организме у наземных членистоногих разнообразны. Это всасывание воды через покровы; питье воды наземными членистоногими; пища как источник воды; жировое тело как источник метаболической воды. Развитие способностей к перенесению потери воды и приспособлений для контакта с капельной водой. Эволюция выделительной системы наземных членистоногих была направлена на сохранение влаги в организме при ее дефиците в среде обитания. Экономия расхода влаги при процессах выделения достигается не только благодаря изменению характера экскретов, типа катаболических процессов, но тесно связана с морфо-функциональными изменениями выделительных органов. У малоактивных водных беспозвоночных выделение продуктов обмена осуществляется путем диффузии через поверхность всех покровов, соприкасающихся с водой.

Еще одной важной проблемой, с которой пришлось столкнуться при освоении суши — способы осеменения наземных членистоногих. Для открытоживущих наземных животных физиологически внутреннее осеменение является необходимой предпосылкой к жизни на поверхности суши.

Необходимым и эффективным подходом при оценке биологического разнообразия может быть трофическая деятельность почвенной биоты, которая является необходимым механизмом поддержания гомеостаза и экологической устойчивости почвенной системы. Основу пищевых цепей в экосистеме составляют микроорганизмы, фито- и зооконсументы (рис. 43). Но реализоваться они могут только при наличии субстратов, среди которых почве принадлежит определяющая роль.

Пространственная неоднородность размещения почвенных животных, как фактор, определяющий почвенное биоразнообразие

Пространственная неоднородность почвенного покрова является одним из важнейших факторов, определяющих биологическое разнообразие в разных масштабах от локального до географического. Эколого-географический фактор разнообразия растительного и животного мира обусловлен разнообразием почвенных условий. Географический фактор связан с климатом, историей географических районов, почвообразующими породами и проявляется на уровне крупных почвенных таксонов, например, широтно-зональных типов почв. Экологический фактор связан с разнообразием почв, зависящим от рельефа, почвообразующих пород, гидрологического режима и т.д., то есть условий, характерных для конкретного географического региона.

Эколого-географические закономерности разнообразия почвенных бактерий на территории Русской равнины были установлены Е.Н. Мишустинным (1975). Выявлены они были и у населения почвенных микромицетов (Полянская, 1996) и почвенных дрожжей (Чернов, 2005). Эти закономерности, обусловленные своеобразием почвенных условий, характерны и для почвенных простейших (Гельцер, 1989; Корганова, 1997;

Бобров, 1999). Эколого-географическим закономерностям подчинено видовое разнообразие и почвенных животных (Чернов, 1975).

В биоразнообразии отдельное место занимают виды с ограниченным географическим распространением, реликтовые и эндемики. Нередко роль почвы в сохранении этой части разнообразия растений и животных определяющая. Широко известны примеры с эрозией почвы после уничтожения растительности травоядными животными, когда исчезали целые экосистемы.

Пространственная структура почвенного покрова часто служит определяющим фактором видового разнообразия и разнообразия сообществ. Особое место в увеличении разнообразия занимают пограничные зоны между контрастными по условиям (гидрологическому режиму, минералогическому составу почвообразующих пород и т.д.) пятнами или выделами почв с экотонными сообществами как растений, животных, так и почвенного населения (краевой эффект). Не менее важны выходы уникальных горных пород с аномально высоким содержанием химических элементов.

Тесная взаимосвязь отдельных формаций лесов с определенными типами и подтипами почв, сформировавшихся в сходных климатических условиях, была показана еще В.Н. Сукачевым (1957). В то же время, как отмечает В.И. Василевич (1983), было бы неверным рассматривать почву как причину существования в конкретном местобитании определенного типа растительности. Почва и растительность связана тесными обратными связями и находятся в постоянных динамичных отношениях. Это же можно в значительной степени отнести и к почвенным животным.

Почвенные сообщества представляют собой сложные иерархические системы, когда различные формы организмов заселяют принципиально различные объемы почвы: от единичной почвенной скважины или поверхности частицы для простейших до значительных объемов в случае макрофауны (Гиляров, Кривошукский, 1985; Pokarzhevskii et al., 1999). При этом, все эти экосистемы могут обитать в одном и том же объеме и быть связанными функционально через потоки вещества и энергии. Экосистемы более мелкого размерного уровня крайне важны в плане подготовки пищевого субстрата к потреблению его представителями экосистем более высокого размерного уровня, а также насыщения его белком. Более того, А.Д. Покаржевским даже было описано явление экосистемовории, когда объектом питания организмов из более крупных по размерам почвенных экосистем становятся целые почвенные экосистемы более мелкого размерного класса (Pokarzhevsky et al., 1999). Таким образом, вложенность экосистем имеет одновременно несколько аспектов: пространственный, трофический и общефункциональный.

Экологическая неоднородность почвенных условий

Разнообразие почвенных животных тесно связано с их различным отношением к многочисленным факторам среды (рН, тип органического вещества, гранулометрический состав, гидрологический режим и т.д.). Например, по отношению к кислотности почвы выделяются группы ацидофилов, нейтрофилов и базифилов. По отношению к типу дыхания – геогидробионты, дышащие кислородом в условиях водных пленок и капель (простейшие, коловратки, тихоходки, большая часть нематод) и геоатмобионты (обитатели воздушной среды почвы).

Известна приспособленность многих животных к перенесению сильных физических воздействий. Например, такие мелкие обитатели почв, как тихоходки, обладают необыкновенной способностью быстро впадать в анабиоз и переносить облучение высокими дозами рентгеновских и ультрафиолетовых лучей, высокие концентрации кислот и т.д.

Разнообразие почвенных организмов наиболее полно выявляется с учетом особенностей их пространственного распределения. В основе пространственного фактора разнообразия лежит дифференциация пространственных ниш почвенных беспозвоночных (Стриганова, 1996).

Степень гетерогенности среды обитания имеет важное значение для поддержания видового разнообразия. Но гетерогенность среды во многом обеспечивается неоднородностью почвенного покрова. При этом существует несколько типов формирования и поддержания неоднородности почвенного покрова.

Один тип зависит от литогенной неоднородности почвообразующих пород и контрастности их гранулометрического и минералогического состава, обуславливающих их комплекс физико-химических свойств.

Другой тип определяется характером рельефа. Известно, что животное население геохимического связанного ряда почв, представленного катеной, богаче по видовому составу, функциональным и морфо-экологическим группам почвенных животных. В ряду почв катены меняются гидрологические условия, трофность местообитаний, состав фитоценоза и ряд других факторов, оказывающих влияние на биоту.

В случае фито- и зоотурбации пространственная неоднородность обеспечивается жизнью фитоценоза и почвенной биоты. Деревья образуют сложную ячеистую структуру — околостоловое-подкрановое-межстволовое пространства. При отмирании деревьев или их вывалах образуется также сложная пространственная структура. Основными следствиями этого процесса являются обновление материала, включающегося в процесс почвообразования за счет обнажения и выхода на поверхность почвообразующей породы, и депонирования органического вещества на поверхности почвы в виде длительно минерализующейся древесной массы. Длительный процесс минерализации препятствует выносу элементов питания за пределы почвенного профиля и стабилизирует продуктивность экосистемы.

Почвенные животные, в свою очередь также активно участвуют своей локомоторной деятельностью в динамичных процессах изменения степени гетерогенности/гомогенности почвенного покрова.

Пространственная неоднородность почв связана с парцеллярной структурой леса, литогенной неоднородностью, рельефом. Она обеспечивает, особенно в лесных экосистемах, уникальную и экологически важную естественную среду для почвенной фауны. Пространственная неоднородность создает мозаику различных местообитаний порой с резко различающимися экологическими условиями (например, автоморфные и гидроморфные почвы в пределах одного типа леса в южной тайге) и обуславливает разнообразие почвенной фауны.

Ризосфера — микроместообитание, которое представляет собой почву, окружающую корни растений. Это чрезвычайно микробиологически активная зона, с большими количествами корневых выделений и высокой плотностью микроорганизмов, представляющая собой еще одну уникальную жизненную зону, которая наполнена разно-

образной микрофауной. Деревья с их фитогенными полями так же оказывают влияние на почвенные условия и, вследствие этого, на почвенную фауну. Любое растение выполняет сходную эдификаторную роль.

Под пространственным распределением в экологии понимают характер распределения организмов в пространстве по отношению к друг другу, выделяя при этом три основных типа: случайное, регулярное, агрегированное. Одна из основных целей изучения этого явления — правильное планирование полевого эксперимента (Одум, 1986). Характер пространственного распределения зависит от масштаба, использованного в конкретном исследовании (Бигон и др., 1989). Но это только одна из причин необходимости его изучения, основное же — попытка понять факторы определяющие распространение организмов. Среди причин, обуславливающих характер распространения следует выделить: 1) абиотические, связанные с неоднородностью, анизотропностью среды и определенной толерантностью почвенных организмов к градиентам среды (влажности, изменению pH, гранулометрическому составу, органическому веществу, плотности, трофности и т.д.); 2) биотические (способность к пассивному или активному расселению и передвижению, обусловленному в любом случае генотипом организма и его эволюцией, конкурентные отношения и наличие хищников). Таким образом, особенности пространственного распространения организмов являются характеристикой как самого организма и населения в целом, так и характеристикой неоднородности или структурированности самой среды.

В протозоологических исследованиях почвенных раковинных амёб было выделено несколько уровней пространственного распределения — минимальный ареал сообщества, парцеллярный, биогеоценологический и катенарный.

Минимальный ареал нанофауны ограничивается, по-видимому, объемами в несколько долей или единиц кубических миллиметров (миллилитров). Жизнь нанофауны проходит в почвенных растворах и индикационное значение ее определяется их физико-химическими характеристиками (pH, состав водорастворимых солей, окислительно-восстановительные условия, особенности органического вещества и порового пространства и т.д.). Равновесное состояние в системе твердые фазы почвы — почвенный раствор достигается очень редко и в природных условиях оно непрерывно смещается из-за изменений температуры, испарения, взаимодействий почвы с корневыми системами, почвенной биотой, перемещением воды и т.д. Реальные активности солей в пленках почвенной влаги в настоящее время изучены мало. Условия местообитания для микроорганизмов и нанофауны, зависящей во многом от водных условий и газового режима, отличаются большей нестабильностью, чем для почвенной микро- и мезофауны.

Кроме хронологического фактора, обуславливающего неоднородность распределения организмов, важное значение имеет и временной фактор. У раковинных амёб тип распределения очевидно будет меняться в зависимости от этапа сукцессии. В начале сукцессионных стадий — случайный, так как он будет зависеть в основном от динамики заноса организмов. В зрелых почвах регулярный и агрегированный. Регулярный — как следствие постепенного заселения всей почвы и ее регулярных, повторяющихся структурных элементов. Агрегированный — как следствие ограниченной подвижности этих организмов и преимущественно агамного типа размножения, обуславливающего существование локальных популяций. Таким образом, размер

минимум-ареала в значительной степени будет зависеть от типа пространственного распределения почвенных организмов и будет подчинен как характеру пространственной неоднородности почвы, различным биотическим факторам, так и временным закономерностям, т.е. речь идет о четырехмерном пространстве.

То же самое происходит при анализе населения почвенного профиля и, в первую очередь, подстилок, которые в большинстве случаев дифференцированы на подгоризонты — в самом общем случае L, F, H. Эти слои представляют собой разные сукцессионные стадии деструкции органического вещества и состав сообщества нанофауны отражает специфику их условий — состояние органического вещества, pH, содержание биофильных элементов и т.д. Например, для микроорганизмов был показан специфичный состав функциональных трофических групп в различных ярусах биогеоценозов, в том числе и в различных горизонтах подстилки и почвенного профиля (Звягинцев и др., 1993). Игнорирование детальных особенностей стратификации почвенного профиля и работа со средними образцами из почвенных горизонтов, с подстилкой в целом или с шагом в 10–15 см также приводит к искаженным представлениям об организации сообществ почвенной фауны.

Подобная ситуация, если говорить об абиотических причинах пространственного распределения почвенных организмов, есть следствие особенностей соотношения изотропности-анизотропности почвы, которое зависит от масштаба анализа. У анизотропности почвы, как непрерывного природного образования есть свои пределы, иначе было бы невозможно характеризовать свойства (содержание гумуса, pH, содержание биогенных элементов, физических свойств и т.д.) какой-либо таксономической единицы почвы, как невозможна была бы и классификация почв. Горизонтальная, парцеллярная структура биогеоценоза и почвы состоит из конечного набора повторяющихся структурных элементов более или менее изотропных (или константных) по своим свойствам. Проблема пространственной неоднородности и обзор дискуссии о тесно связанном с этим вопросом понятии почвенного индивидуума, подробно обсуждалась Б.Г. Розановым (1983). В зависимости от масштаба рассмотрения почва может рассматриваться как однородное и как неоднородное тело, оставаясь при этом неоднородным телом. Под однородностью почвы по какому-либо признаку понимается независимость этого признака от пространственных координат.

Каждый структурный элемент почвы, набор которых составляет мозаику пространственной неоднородности, характерную для почвенного покрова конкретного типа биогеоценоза, имеет свои конкретные физико-химические, физические и морфологические характеристики. Эти характеристики наряду с биотическими факторами определяют размер реализованной экологической ниши для конкретного организма или вида.

Неоднородность почвенного покрова в микромасштабе была показана в последние годы многими западными исследователями. Так, Дж. Амадор с соавт. (Amador et al., 2000) изучали микрораспределение физических и биологических параметров почвы. Содержание органического вещества и минерализация углерода варьировали в сантиметровом масштабе сильнее, чем физические свойства почв. Авторы не подтверждают предположение об идентичности соседних почвенных проб по почвенным характеристикам. Гетерогенность компонентов гумуса в нетронутым буковым лесу в окрестностях Парижа была изучена Н. Патзелем и Ж.-Ф. Понжем (Patzel, Ponge, 2001). Пробы

охватывали основные видимые биотопы и позволили выявить два главных компонента гетерогенности почвенного гумуса. Горизонтальная гетерогенность связана с изменениями растительности, в основном, с влиянием отдельных деревьев бука, при прохождении профиля проб вблизи от его комля. Использование методов мультивариантной статистики является наиболее удобным для понимания процессов, лежащих в основе наблюдаемой гетерогенности, поскольку не требует априорных данных.

В смешанных лесах подстилка различается по качеству в зависимости от вида дерева и может приводить к пространственной структуризации почвообитающих сообществ (Saetre, 1999). Сообщества почвенных животных отличаются у комля дерева и на некотором удалении от него, в большой степени из-за потока органических веществ, поступающего с дерева (Руссель, 1977; Scheu, Poser, 1996). В связи с этим различия в видах деревьев могут явиться ключевыми факторами в пространственной организации почвенных сообществ и процессов, протекающих в них. С изменяющимся проективным покрытием растений меняются и размеры пятен обитания почвенных организмов. В частности, пятна микробиальной активности, которые в елово-березовом лесу достигали размеров 1–3 м (Saetre, Baath, 2000), имели значительно меньшие размеры (около 5 см) на сельскохозяйственных полях (Cavigelli et al., 1995), вероятно отражая различный масштаб воздействия отдельных растений.

Геохимическая неоднородность почвенного покрова как фактор, определяющий разнообразие почвенных животных

Пространственная неоднородность почвенного покрова обуславливает неоднородность его химических показателей, как абиотических, так и вызванных деятельностью живых организмов. Участки с высокими содержаниями питательных веществ и благоприятной для беспозвоночных структурой субстрата в значительной мере могут служить ресурсами восстановления сообществ почвенной биоты при нарушениях экосистем.

Пространственное распределение растений, как важного звена в почвенных геохимических циклах, в значительной мере влияет на распределение почвенных животных, но и само подвержено влиянию почвенных организмов, принимающих активное участие в процессах разложения веществ и регулирующих потоки многих элементов. Растения разных видов, разделенные в пространстве, могут оказывать разное влияние на миграцию и накопление элементов в почве. Это, в свою очередь, может повлиять на выживание того или иного вида беспозвоночных в пятне, которое занято конкретным растением (Huston, De Angelis, 1994). Такой механизм, возможно, вовлечен в отбор отдельных видов в сообществе детритофагов, и является показателем их активности с соответствующими обратными связями.

В лесных биогеоценозах размеры пятен одинаковой биологической активности могут достигать метров, а в агроценозах — нескольких сантиметров, возможно, отражая размер сферы влияния индивидуального растения. Дыхание почвы, влажность и содержание углерода в почве надежно указывали на четкую пространственную структуру, связанную с распределением деревьев тополя, но не с рядами пшеницы на полях (Stoyan et al., 2000). После 20 лет восстановления почвы на участках добычи урана, засеянных смесью семян различных растений, наблюдалась четкая пространственная структура

микробных сообществ вокруг отдельных растений доминирующих видов с радиусом автокорреляции от 14 до 42 см, тогда как на ненарушенных участках такой структуры не наблюдалось (Mummey et al., 2002). При этом величина микробных и почвенных показателей на восстанавливаемых участках была 20–44% от величины на ненарушенных участках. С другой стороны, распределение органического вещества почвы на восстанавливаемых участках не выказывало пространственной структуры, в отличие от распределения на ненарушенном участке, а распределение нитратного и аммонийного азота было гетерогенно на обоих типах участков. Авторы связывают такие различия с особенностями восстановления почв, такими как засыпка складированным в течение 10 лет поверхностным слоем почвы пустой породы на участках добычи. Как следствие, происходит изменение почвенной текстуры и отмечается низкий уровень использования восстанавливаемых почв растениями и микроорганизмами. Величины рН, содержания калия и нитратов в почве имеют радиус автокорреляции около 2 м (Lechowicz, Bell, 1991). При оценке распределения нитрификаторов на пастбище было обнаружено, что их пространственная зависимость изотропна и распространяется на 3,3 м, нитратов — на 12 и рН — на 13,8 м, тогда как распределение аммоний-иона пространственно независимо. Влажность почвы показывала четкую анизотропность распределения (Bramley, White, 1991), а потенциал нитрификации при этом не связан с химизмом растений, населяющих экосистему (DeBoer, Kester, 1996). Эти исследования выявили трудности в определении стратегии отбора и оценки результатов геостатистическими методами.

Ресурсы углерода и азота в ландшафте короткотравной прерии во многом определяются почвенной текстурой, но на ландшафтном уровне также и топографией участка (Hook, Burke, 2000). Существенно, что для получения пространственно независимых данных содержания углерода и азота и их изотопов в почве требуется расстояние не менее 13,5 м (Marriott et al., 1997). Поглощение азота органических удобрений растениями из почвы зависит от пространственного распределения в такой же степени, как и от типа почвы (Sorensen, Jensen, 1995). Дождевые черви в местах скопления изменяют физические почвенные показатели, но не влияют, однако на концентрации основных катионов (Rossi et al., 2006).

Размерные уровни пространственной неоднородности

Пространственная неоднородность распределения разнообразия почвенных животных может рассматриваться в разных масштабах: от размеров, сопоставимых с длиной организма до крупных экорегионов и природных зон. Это позволяет изучать их распределение в пространстве на нескольких уровнях разрешения исследований, когда базовой единицей для анализа может стать локальная исследовательская точка (обычно равная индивидуальной почвенной пробе), парцелла, биогеоценоз, ландшафтно-зональный уровень. На каждом уровне закономерности распределения и факторы определяющие неоднородность почвенного биоразнообразия, а также разнообразия отдельных таксонов и функциональных групп почвенных организмов будут свои.

Уровень локальной исследуемой точки

В качестве примера рассмотрим подробнее распределение на уровне исследуемой точки почвенных параметров и параметров сообществ почвенных животных на Бо-

ровской учебно-научной станции географического факультета МГУ (55° 12' с.ш., 36° 23' в.д.) в ельнике субнеморальном с участием берёзы и осины папоротниково-кислично-зеленомошном в июне 2000 г. Для установления variability почвенных параметров и параметров сообществ почвенных животных было отобрано по 144 пробы сплошной лентой, размер ленты — 6 проб в ширину и 24 — в длину. В пределах участка дерново-подзолистые почвы характеризуются хорошо дифференцированным почвенным профилем. Почвы на участке кислые ($4,38 \pm 0,19$ pH), с низким содержанием органического вещества ($7,76 \pm 2,52\%$) при влагоудерживающей способности $83,03 \pm 15,54\%$. Значения массы пробы ($344,2 \pm 132,4$) и массы почвы в пробе ($334,1 \pm 134,2$) достаточно сильно варьируют в пределах исследуемого участка, что говорит о ее неоднородности (в основном, из-за наличия крупных корней). Доля подстилки невелика: около 4,5% массы пробы в среднем по участку (Гонгальский и др., 2003).

Коэффициент вариации распределения почвенных показателей максимален для массы подстилки (53,6%) и минимален (5,7%) для pH. В микромасштабе распределение всех указанных признаков по участку неоднородно (рис. 44).

Среднее число животных на исследованном участке на 1 м^2 286,86 особей. Наиболее многочисленны на участке дождевые черви (65,4% от общего числа животных). Встречены представители 6 видов: *Dendrodrilus rubidus*, *Dendrobaena octaedra*, *Lumbricus castaneus*, *L. rubellus*, *Aporrectodea caliginosa*, *A. rosea*. Дождевые черви составляют 82,4% биомассы почвенной мезофауны участка. Гораздо менее многочисленны косянки (12,3%), среди которых доминировал *Monotarsobius curtipes*. Группа занимает второе место по биомассе (4,0%); косянок чуть больше, чем личинок жуков (3,7%).

Пространственное распределение животных по участку было очень неравномерно. Местами численность мезофауны достигала 7–8 особей на пробу, а в некоторых пробах животные отмечены не были вообще. Микрораспределение отдельных групп животных в ленте также очень неравномерное (рис. 45).

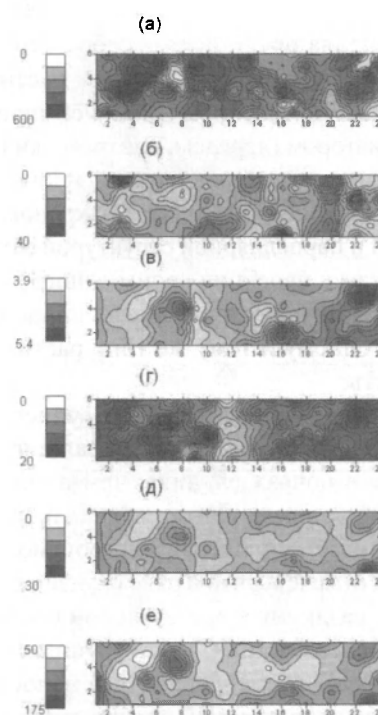


Рис. 44. Пространственное распределение некоторых характеристик дерново-подзолистых почв Боровской станции МГУ в 2000 г.: а — масса почвы, г; б — масса подстилки, г; в — pH, г — сумма обменных оснований, мг.экв/100 г; д — потери при прокаливании, %; е — влагоудерживающая способность, %. Цифры на осях обозначают номера рядов в ленте проб. Размер ленты 210×60 см.

Парцеллярная структура

Парцелла представляет собой структурный элемент биогеоценоза, характеризующийся определенным составом растительного сообщества, почвой, микроклиматом, животным населением и т.д. Формирование парцеллы обусловлено индивидуальным эдификатором (деревом, центром окна) и доминантами растительного покрова. Это означает, что выделение парцелл производится на фитоценоотическом уровне по составу растительности, например, подкروновая парцелла, хвощевая и т.д. Соответствие между почвой и парцеллярной структурой отмечается далеко не всегда, даже в пределах одной парцеллы и проекции кроны одного дерева наблюдается значительная анизотропность почвы. Такой же точки зрения придерживается и В.И. Василевич (1983) — далеко не всегда одному и тому же типу растительности соответствует одна и та же почвенная разность.

Исследования почвенных фаунистических комплексов и высших грибов в парцеллах ельников и сосняков показали, что население мелких членистоногих более однородное в почвах ельника, чем в сосняке. В сосновом лесу группировки клещей и коллембол в различных парцеллах изменяются в пределах, сравнимых с различиями между разными типами биогеоценозов (Дылис и др., 1973). В отношении микроартропод отмечено, что в ряде случаев в их распределении в парцеллах существуют очень четкие различия в соотношении отдельных видов, общем уровне численности и степени их агрегации. Состав крупных беспозвоночных (черви, проволочники, пауки) в исследованных парцеллах был малоспецифичен.

Для количественной оценки степени сходства-различия почвенной фауны был проведен кластерный анализ. Группировка на кластеры сообществ панцирных клещей показала, что ответ о влиянии парцеллярной структуры не может быть однозначным и степень этого влияния, вероятно, зависит от эдифицирующего влияния состава парцеллы (фитогенное поле, свойства почвы). Так, например, в еловой и костяничной парцеллах ельника население панцирных клещей характеризовала высокая степень сходства, а в кисличных парцеллах ельника и сосняка они резко различны. Тип леса для населения кисличной парцеллы сосняка, лютиковой и хвощево-щучковой был малозначим.

Для макромицетов отмечены большие различия в их составе под разными культурами и в возрастном сукцессионном ряду (разновозрастные посадки ели и сосны), но влияние парцеллярной структуры не отмечено. Важным представляется тот факт, что еловой культуре отмечен более разнообразный состав грибного населения.

Парцеллярная структура южнотаежных ельников оказывает существенное влияние на сообщества почвенных раковинных амёб и служит важным фактором их пространственного распределения. По-видимому, непосредственным действующим фактором является совместное влияние влажности и трофности микроместообитаний.

В качестве гипотезы на основании полученных данных можно высказать предположение, что сообщества почвенных раковинных амёб суглинистых почв в олиготрофных местообитаниях (ельники сфагновые и кисличные) по сравнению с богатыми сложными ельниками более гомотонны, то есть более сходны по своему составу.

Что касается проблемы специфичности всех компонентов парцеллы, то ожидание полного их соответствия неоправданно. Действует множество ограничивающих факторов: 1) влияние фитогенного поля растений-эдификаторов древесного яруса, по-ви-

димому, различно, 2) растения травянистого яруса также по разному влияют на свойства почв и почвенную биоту, 3) лабильность и сенсорность почвенных свойств также различна, 4) существует разное характерное время для установления равновесного состояния тех или иных свойств и признаков, 5) в разных случаях обратные связи в экосистеме будут проявляться по разному, 6) литогенные свойства, особенности гидрологического режима в ряде случаев будут лимитирующим фактором, определяющим как состав фитотенноза, так и почвенной микрофлоры и фауны и т.д. В любом случае выделение парцелл проводится на основе синузий и направление исследований будет тесно связано с биоиндикацией, в основе которой находится поиск соответствия сообществ живых организмов (в данном случае растений) и характеристик среды их обитания.

Биогеоценотический уровень

Биогеоценотический уровень пространственного распределения ризопод достаточно хорошо изучен, а результаты исследований широко представлены в мировой научной литературе. Практически вся европейская современная школа протозоологов в той или иной мере исследует видовой состав раковинных амёб, населяющих лесные почвы. Основной вывод, полученный в результате этих исследований – видовое богатство ризопод в почвах хвойных лесов примерно в 2 раза выше, чем лиственных. Например, в почвах ельников Подмосковья найдено 55–58 видов, а почве березняка 24 вида (Корганова, 1997).

Пространственное распределение животного населения почв в фисташковых редколесьях Центральной Азии было исследовано Б.Р. Стригановой (1994). Она показала, что почвенная фауна редколесий отличается специфическими особенностями, связанными со структурой растительного покрова и мозаикой микроклиматических условий под различными типами травянистых растительных ассоциаций и деревьями фисташки. Комплекс подкروновых сапрофагов, в частности, включает и активных минерализаторов растительного опада — диплопод и мокриц, разлагающих клетчатку с

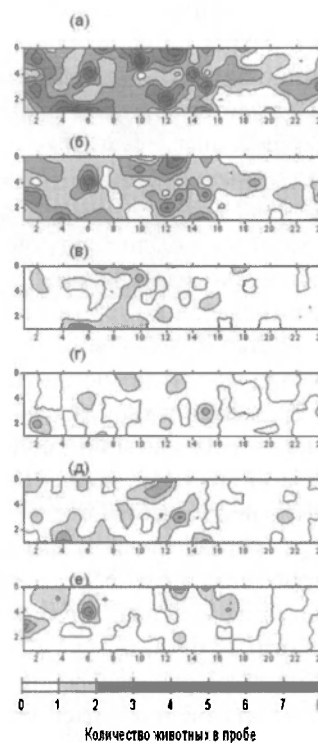


Рис. 45. Пространственное распределение некоторых почвенных обитателей (экз./пробу) в дерново-подзолистых почвах Боровской станции МГУ в 2000 г.: а — почвенная мезофауна в целом, б — детритофаги, в — хищники, г — *Dendrobaena octaedra*, д — взрослые *Aporrectodea*, е — молодые *Aporrectodea*. Цифры на осях обозначают номера рядов в ленте проб. Размер ленты 210×60 см.

помощью симбиотической интестинальной микрофлоры. А неоднородность растительного покрова, как правило, связана и с неоднородностью почвенного покрова.

Влияние биогеоценоза на разнообразие раковинных амёб, которое главным образом определяется составом фитоценоза, рассмотрено на примере почв Сихотэ-Алиньского заповедника. Все почвы были разделены на две группы — почвы хвойных лесов и почвы лиственных лесов. Если общий видовой список простейших в буроземах насчитывал 107 видов, то распределение видов по типам фитоценозов — хвойные леса/лиственные леса было следующим — 81/75. Из них только в почвах хвойных лесов было встречено 26 видов и инфравидовых форм и только в почвах лиственных лесов 18. Распределение по горизонтам было таким — в подстилке всего найдено 93 вида, общих 49, только в хвойной подстилке — 26 видов и только в лиственной — 18 видов. В гумусово-аккумулятивном горизонте общий список состоял из 69 видов, из них общих 22, только в хвойных — 17 и только в лиственных 30. Последняя цифра обусловлена своеобразием биогеоценозов третичных лесов манчжурского типа с преобладанием лиственных пород; население гумусово-аккумулятивных горизонтов почв этих лесов несет на себе следы архаичной фауны с большим количеством своеобразных форм, характерных только для почв Приморья.

Гетерогенность распределения почвенных параметров и животных, в ней обитающих, показана многими авторами. В частности, дождевые черви также предпочитают пятна, богатые органическим веществом, и изменяют распределение этих ресурсов через структуру распределения копролитов (Jiménez, Decaens, 2004). При исследовании пространственного распределения червей в почве саванны найдены пятна двух размерных групп или уровней: радиусом около 7 и 17 м (Rossi, 2003). Было показано также, что чем меньше размер особей конкретного вида дождевых червей, тем более они агрегированы (Rossi, Lavelle, 1998). Распределение мокриц, как показали исследования на территории Израиля, было связано с расположением крупных камней в лесных биоценозах, а также с благоприятностью их расположения друг относительно друга с точки зрения мокриц (Hornung, Warburg, 1996). Распределение в пространстве мокриц определяется не только внешними факторами (нарушение микроместообитаний кроликами), но и популяционными, связанными с распределением и расселением мокриц (Hassall, 1996). Разные уровни пространственного распределения мокриц *Hemilepistus reaumuri* в пустыне Негев зависят от различных факторов. На уровне водосбора — это распределение осадков и росы, на уровне склона — структура поверхности, на уровне поселения — это микрораспределение водотоков (Citron-Pousty, Shachak, 1998). Чернотелки в пустыне Негев образуют две четко разделенные в пространстве гильдии, одна из которых приурочена к щебнистым почвам, а другая — к глинистым (Krasnov, Shenbrot, 1996). В аридных экосистемах пространственное распределение почвенной биоты определяется во многом распределением в пространстве влаги и температуры поверхности почвы (Whitford, 1996).

Распределение ресурса необязательно ведет к сходному распределению его потребителей. Так, распределение опада в средиземноморском дубовом лесу имеет более плотную пространственную структуру, чем распределение процесса разложения (активности детритофагов) (Joffre et al., 1996).

Важность процессов, управляющих вариабельностью популяций напочвенных хищников (жужелиц, пауков и муравьев) в лесах разного возраста на локальном и регио-

нальном уровне была показана в южной тайге Финляндии (Niemela et al., 1996). Анализ изменчивости встречаемости показал, что все изученные группы отмечены практически на всех стадиях сукцессии леса, но в основном в молодых посадках. Большинство жужелиц и пауков выявили четкую пятнистость распределения в масштабе 10–15 м. Авторы полагают, что вариабельность встречаемости на региональном уровне определяет состав локальных сообществ изученных групп членистоногих. Также показано влияние пространственной неоднородности распределения жужелиц от распределения лесной подстилки (Koivola et al., 1999).

Примером распределения почвенных животных на уровне биогеоценоза в сравнении с локальным уровнем может служить наше исследование на Боровской учебно-научной станции МГУ. Показатели почвы (мощность подстилки) и численности животных для уровней биогеоценоза и исследуемой точки значительно различались. В частности, распределение подстилки в пределах биоценоза более разнородно (рис. 46).

Численность животных в первом случае была равна $379,3 \pm 23,3$ экз./м², во втором случае — $483,2 \pm 57,9$ экз./м². Основу численности в обоих случаях составляли взрослые особи дождевых червей (сем. Lumbricidae) — 49 и 62% соответственно. При отборе проб на уровне биогеоценоза встречено достаточно много ювенильных особей дождевых червей ($70,1 \pm 13,4$ экз./м²). На уровне исследуемой точки численность хищных многоножек (Lithobiidae), которые здесь представлены в основном видом *Monotarsobius curtipes*, составила $77,9 \pm 21,2$ экз./м². Численность этой группы на уровне биогеоценоза была в 2,5 раза ниже и составила $33,8 \pm 7,3$ экз./м². При отборе проб на уровне исследуемой точки обращает на себя внимание высокий показатель численности клопов (Hemiptera), который составил $52,0 \pm 22,5$ экз./м²; примерно того же порядка здесь была численность пауков (Aranei) — $27,3 \pm 5,3$ экз./м². Численность остальных таксономических групп незначительна и варьирует от 2–3 (Oniscidea, Opilionidae, Coleoptera, Elateridae) до 10–15 (Staphylinidae, Rhagionidae) особей на 1 м².

Таксономическое разнообразие почвенной мезофауны для разных уровней исследования различается. Общее число таксонов для уровня растительной ассоциации (биогеоценоза) выше, чем для уровня исследуемой точки, — 19 и 9 соответственно.

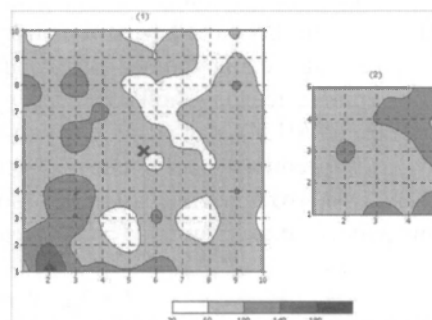


Рис. 46. Пространственное распределение подстилки (грамм) подзолистых оторфованных почв Беломорской биологической станции МГУ на разных пространственных уровнях в 2003 г.: 1 — уровень биогеоценоза, цифры на осях обозначают ряды проб, расстояние между рядами проб — 5 м, размер участка 50×50 м, в центре крестом обозначено положение площадки, отражающей уровень точки; 2 — уровень исследуемой точки; цифры на осях обозначают ряды проб, пробы отобраны вплотную друг к другу, размер участка 40×40 см.

Оценивая распределение почвенной мезофауны по коэффициенту вариации, можно отметить, что для мезофауны в целом и для отдельных таксономических групп этот показатель выше для уровня растительной ассоциации (рис. 47).

Для уровня исследуемой точки как в дерново-подзолистых (Боровская учебно-научная станция МГУ): для разных групп она варьирует от 0,2 до 0,9 м. При переходе на уровень биогеоценоза выявляются пятна более крупного размера, от 9 до 28 м. Это говорит о том, что практически при любом масштабе исследований выявляется сложная пространственная структура экосистем.

Ландшафтно-зональный уровень

Закономерности ландшафтно-зонального уровня пространственной организации почвенной биоты давно находятся под пристальным вниманием почвенных зоологов. Выявлены некоторые закономерности зональных изменений общих количественных характеристик животного населения (Чернов, 1975).

Феномен широтной зональности, определяющей закономерную смену почвенного и растительного покрова и животного населения, особенно четко выражен на равнинных территориях, где отсутствует высотный градиент. Влияние зональных факторов на изменение структуры и разнообразия сообществ почвенных беспозвоночных было изучено на примере почв Русской равнины и Западно-Сибирской низменности (Стриганова, 1997). Эти две обширные равнины могут служить хорошей природной моделью для исследования пространственной динамики биотических сообществ в градиенте широтных и долготных факторов.

Задачи изучения биоразнообразия и его пространственной динамики требуют рассмотрения всей гаммы топического разнообразия внутри ландшафта, включая интра- и азональные группировки. Это особенно важно при изучении поведения популяций и сообществ в градиентах экологических факторов. Изменения климатических параметров среды прежде всего ведут к сдвигам стациального и даже ярусного предпочтения животных.

Сравнительные исследования состава животного населения почвы (на примере мезофауны) были проведены в ландшафтных рядах, охватывающих всю лесную зону от лесотундры до лесостепи. При этом в каждой зоне рассматривались серии местообитаний, включающие группировки, формирующиеся на водораздельных и аллювиальных позициях катен, в коренных и вторичных лесах, возникших на месте рубок и пожаров.

На примере пауков и личинок жуков-щелкунов рассмотрен характер распределения видового богатства в зональном ряду. Они представлены практически во всех зональных группировках и потому служат хорошими модельными объектами для анализа закономерностей зонального распределения их видового богатства. Видовое богатство щелкунов наименьшее в тундре, несколько повышается в северной и средней тайге и достигает максимума в южной тайге и лесостепи, пауки дают два пика видового разнообразия — в северной и южной тайге. Резкое снижение числа видов в лесостепи очевидно также — результат дефицита влаги.

Из 52 видов пауков, отмеченных во всех зональных ландшафтах, лишь 2 вида встречаются во всех зональных ландшафтах. остальные виды имеют четко выраженную северную границу распространения. В каждой подзоне можно отметить виды,

распространение которых ограничено лишь одним типом ландшафта, и виды с трансзональным распространением, встречающиеся в 2–3 подзонах. Такие же особенности характерны и для зонального распределения видового богатства жуков-щелкунов, представленных на Западно-Сибирском трансекте 23 видами.

Для этого трансекта была рассчитана величина бета-разнообразия фаунистических комплексов обеих групп. Она составляет 3,71 для пауков и 3,00 для щелкунов. Таким образом, замещение видового состава вдоль всей серии исследованных ландшафтов составляет в среднем 71% для пауков и 50% — для щелкунов. Следует отметить, что на Русской равнине нет такой жесткости и в характере распределения отдельных видов данных групп.

Можно наметить лишь группу видов, тяготеющих к северу или к югу лесной зоны, но при этом они имеют широкую территорию совместной встречаемости, включающую несколько подзон.

На Русской равнине экотонной зоной является лесостепь, где под пологом широколиственных лесов и в участках луговых степей почвенная фауна формируется за счет южно-таежных, лесных и степных элементов. Кроме того, она включает и многочисленную группу лесостепных видов. Эти виды характеризуются тем, что в лесостепи встречаются и под пологом леса, и в степных группировках, но за пределами этой зоны населяют лишь интразональные местообитания: в степи — пойменные и овражные леса и в смешанных лесах — открытые травяные сообщества.

Структура животного населения почв, в частности такие ее показатели, как общая численность беспозвоночных, их трофические группировки, видовой состав и, особенно, количественные сочетания видов в пределах отдельных групп почвенных животных находятся в тесной связи с ландшафтными и почвенными характеристиками регионов (Гиляров, 1987). Районирование Среднего Поволжья по почвенной фауне показало, что оно в общих чертах соответствует ландшафтно-географическому его районированию.

Т.М. Брагиной (2005) проведены исследования почвенной мезофауны пустынно-степного экотона в ландшафтах Северного Тургая. Было выявлено около 1 000 видов почвообитающих беспозвоночных, относящихся к 3 типам, 6 классам, 16 отрядам и 94 семействам. Для каждого типа биотопов, состоящего из различных местообитаний, показаны изменения видового богатства (индекс Менхиника) и степени равномерности распределения видов по обилию (индекс Бергера-Паркера), предприняты убедительные попытки объяснения этих изменений, как адаптивные реакции на изменение экологических условий, в частности, на аридизацию. Пустынные сообщества характеризовались сравнительно невысоким видовым богатством, еще ниже этот показа-

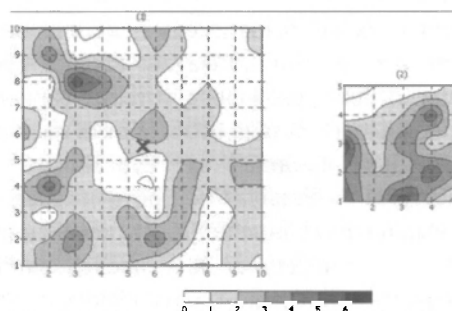


Рис. 47. Пространственное распределение почвенной мезофауны (экз. на 1 пробу) подзолистых оторфованных почв Беломорской биологической станции МГУ на разных пространственных уровнях в 2003 г.; усл. обозначения — см. рис. 46.

тель был в лесных сообществах пустынно-степного экотона. Степные и пустынно-степные экосистемы имели наиболее высокие показатели видового богатства. Большую роль в составе фауны играют степные виды из южной, среднеазиатской и средиземноморской форм, а также европейско-сибирские и транспалеарктические неморальные. Показана особенность населения почвенных животных в экстра- и интразональных ландшафтах Тургайской ложбины по сравнению с плакорными участками — большая пестрота состава и мозаичность распределения сообществ животных и нарастание пестроты населения от уровня плато к днищу ложбины. Эта особенность определяет для исследованного пустынно-степного экотона высокую контрастность фауно-генетических и экологических характеристик животного населения почв.

На основе сравнительного анализа почвенной фауны и структуры животного населения почв в разных зонах и типах ландшафтов Монголии установлено, что распространение многих крупных таксонов ограничено пределами отдельных зон, и в первую очередь это относится к фаунистическим комплексам пустынно-степной и пустынной зон (Улыкпан, 1994). В комплексе почвенных беспозвоночных северных гумидных районов доминируют сапрофаги, к югу их численность снижается, но обилие фитофагов возрастает.

Ландшафтное разнообразие территории в первую очередь определяется разнообразием геологического строения и макроформ рельефа. Под ландшафтом понимается конкретная территория, однородная по своему происхождению и истории развития и неделимая по зональным и а зональным признакам, обладающая единым геологическим фундаментом, однотипным рельефом и общим климатом, единообразным сочетанием гидротермических условий, почв, биоценозов, которая, следовательно, сохраняет типологическую значимость (Исаченко, 1991). Таким образом, границами между ландшафтами становятся стыки крупных геологических тел, естественные преграды рельефа и границы природных и почвенных зон. Ландшафт является центральной единицей в физико-географической классификации геосистем и имеет глубокий экологический смысл при изучении разнообразия и структуры сообществ почвенных беспозвоночных (Солнцев, 1981). Соседние ландшафты могут обладать совершенно разными гидрогеохимическими условиями, что будет определять и состав почвенной фауны. Например, территория прибрежных дюн Нидерландов делится на северную, бедную, и южную, богатую биогенными элементами часть. Граница определяется распространением последнего оледенения (van der Werf, 1991). Аналогично коренным образом отличаются лесные ландшафты Приуралья и Зауралья за счет резкого сокращения количества выпадаемых осадков (Мильков, Гвоздецкий, 1986). В пределах широколиственных лесов за Урал проникает лишь один вид широколиственных пород деревьев — липа мелколистная. Это в свою очередь определяет качественные характеристики органического слоя почвы и непосредственно влияет на состав почвенной биоты.

Размерность выделов и разнообразие самих ландшафтов в пределах какого либо региона также будет определяться сложностью геологического строения, макрорельефа и климата. Ландшафты равнинных областей, как правило, занимают на порядок большую площадь, чем ландшафты горных систем. Хотя ландшафт по своей сути является

типологической единицей, часто ландшафты получают имена собственные, что свидетельствует об уникальности сочетаний природных условий в них.

На ландшафтном уровне охвата, когда пространственной единицей исследования становится ландшафт в понимании отечественной школы ландшафтоведения (Солнцев, 1981), может исследоваться распределение нумерического разнообразия отдельных таксонов почвенных организмов, а также структура их сообществ как единого целого. Именно с ландшафтным уровнем связано такое понятие как «конкретная фауна» — аналог толмачевской «конкретной флоры» (Толмачев, 1931; Penev, 1996), определенное как исторически и экологически обусловленная совокупность взаимосвязанных видов животных, населяющих все возможные местообитания в пределах территории. Стоит также отметить, что в зарубежной литературе при исследовании почвенной фауны под ландшафтным уровнем понимается размерность природных выделов порядка сотен гектаров (Chust et al., 2003; Dauber et al., 2003). Это расходится с нашим пониманием ландшафта и обусловлено значительной фрагментацией местообитаний в результате длительной истории освоения территорий в развитых странах. В Европе работы чаще всего ведутся с использованием регулярной сети ячеек, по которым обобщаются полевые данные, тогда как в нашей стране, в силу ее значительных размеров, опорные точки или районы исследований выбираются с учетом конфигурации границ физико-географических выделов. Иногда линейные размеры ячеек сети совпадают с геометрическими размерами ландшафтов (Niemi et al., 1997), а иногда оказываются значительно меньше их (Berg, 1996).

Исходя из принятого нами определения ландшафта, можно сделать вывод о тех факторах среды, изменения которых будут лучше всего видны на этом уровне пространственного разрешения и с наибольшей вероятностью будут обуславливать состав, структуру и функционирование почвенной биоты. В первую очередь, необходимо обратить внимание на общее увлажнение территории, определенные геологией геохимические характеристики ландшафта и степень изолированности от соседних ландшафтов, причем как сейчас, так и в прошлом. Именно на этом уровне пространственного разрешения геологическое время становится важной детерминантой структуры и разнообразия экосистем (Попадюк и др., 1994). Более традиционные характеристики почв, которые обычно принимаются во внимание в почвенно-экологических исследованиях (рН, влагоудерживающая способность, влажность, температура почвы, толщина слоя подстилки, форма гумуса в некоторых случаях и т.п.) на ландшафтном уровне пространственного разрешения слишком разнятся в пределах одного выдела, который может включать самые разнообразные урочища, от верховых болот до суходольных лугов. Пространственная вариабельность этих показателей в соседних ландшафтах часто оказывается ниже, чем внутри них (Zaitsev et al., 2006). Именно поэтому М. Мараун и Ш. Шой (Maraun, Scheu, 2000), пытаясь обобщить сведения о влиянии эдафических факторов на сообщества почвенных клещей, не смогли выявить четких закономерностей, работая на уровне исследовательской точки. Для объяснения закономерностей, основываясь на географически разбросанном материале, необходимо выбирать адекватный уровень пространственного разрешения исследования (Rahbek, 2005; Wolters et al., 2006).

Ф. Вольтерсом с соавт. (Wolters et al., 2006) было показано, что именно на ландшафтном уровне (при территориальном охвате порядка 100–10 000 км²) наблюдается

самая высокая корреляция между разнообразием различных таксонов позвоночных животных и насекомых, однако не обнаружено подобной закономерности для силы связи между разнообразием таксонов и абиотическими факторами среды. Замеченные для наземных групп организмов закономерности не всегда в достаточной мере работают для групп почвенной биоты. Например, Дж. Част с соавт. (Chust et al., 2003) на примере сообществ ногохвосток Пиренеев показали, что наибольшая сила «ответа» нумерического разнообразия этой группы, также как и числа эндемичных видов наблюдается при использовании сетки с размером ячеек в 150 м. С другой стороны, П. Эгглетон с соавт. (Eggleton et al., 1994) установили, что при глобальных исследованиях фауны и разнообразия термитов лучше всего использовать опорную сеть с ячейкой, сопоставимой с размером ландшафтов. Распределение орибатид вдоль высотного градиента на «региональном» и локальном уровнях показало, что высота влияет только косвенно на это распределение, и в большей степени роль играют местные микроклиматические особенности (Kallimanis et al., 2002).

Первичный анализ распределения некоторых групп почвенной макрофауны по ландшафтам был произведен в Голландии (Berg, 1996). Для многоножек и мокриц выявлены некоторые общие закономерности размещения на территории Нидерландов, в частности, отмечено повышенное разнообразие упомянутых групп в ландшафтах Лимбурга, а также связь фаунистической структуры сообществ почвенных организмов с конфигурацией границ ландшафтов. М. Юдас с соавт. (Judas et al., 2002) выявили значимую автокорреляцию распределения практически всех видов жуужелиц в Центральной Германии, хотя пространственный рисунок размещения максимумов и минимумов численности и видового разнообразия изменялся от года к году. Ранее было показано (Judas, Hauser, 1998) наличие автокорреляции распределения мокриц на уровне ландшафта. На примере населения дождевых червей вдоль 150-километровой трансекты в Северо-Восточной Германии, М. Йошко с соавт. установили, что именно на ландшафтном уровне наблюдается наиболее четкая реакция почвенного разнообразия на пространственную неоднородность среды их обитания (Joschko et al., 2006). Вслед за А. Биби (Veeyu, 1993) им удалось показать, что в стабильных ландшафтах почвенное население будет сохранять свою внутреннюю инварианту несмотря на подчас очень сильную внутрисезонную или локальную изменчивость.

На ландшафтном уровне разнообразие почвенных организмов значительно сильнее зависит от мозаичности и разнообразия почв, чем при более узком территориальном охвате (Zaitsev et al., 2006). Так, различия в разнообразии почвенных микроартропод гораздо более выражены в горных местностях, чем на равнинах в силу более ярко выраженных градиентов факторов среды и искажения реальных расстояний по поверхности субстрата при проецировании на плоскость (Andrew et al., 2003). М. Мильорини и Ф. Бернини (Migliorini, Bernini, 1999) указали на значительную разницу структуры и разнообразия сообществ орибатид в различных высотных поясах на Сицилии. С ростом высоты росло видовое разнообразие клещей, но одновременно снижалась их численность. Данные о распределении биомассы почвенных животных и общей структуре детритных пищевых сетей встречаются существенно реже.

Уровень и структура биоразнообразия во многом определяются сложностью пространственной организации среды. О биоразнообразии ландшафта, его почвенном населении можно судить лишь по суммарной характеристике сообществ катены в целом.

Почвенная катена — совокупность генетически связанных геохимическими и эрозийными процессами почв, последовательно объединенных в условиях склона. На примере катен можно проследить основные закономерности топографии почв и их систематизация в Нечерноземной зоне показала, что разнообразие катен обусловлено литолого-геоморфологическими факторами, определяющими соотношение автоморфных и гидроморфных почв. Эти факторы приводят к перераспределению почвенного покрова, растительности и почвенной биоты.

В структуре сапрофильного комплекса явно высвечиваются зональные особенности тайги, отмеченные ранее (Стриганова, 1997). Здесь очень мало первичных разрушителей подстилки, характерных для широколиственных лесов, деятельность которых определяет темпы деструкции и ускоряет минерализацию растительных остатков. Более 33% состава сапрофильного комплекса составляют микрофитофаги, потребляющие почвенные водоросли, микромицеты, бактериальные пленки, что характерно для экосистем высоких широт (тундра, тайга). Но, в отличие от типичных таежных паттернов животного населения почвы, здесь большую роль играют крупные детритофаги (дождевые черви, личинки жесткокрылых, двукрылых). Их распределение отличается четкой локализацией на катене. Они предпочитают сложные леса с примесью листового и травяного опада в подстилке и избегают леса сфагновой группы. Относительный вес комплекса хищников довольно небольшой — около 20–25%. Эта особенность также определяет сходство изученных ельников с хвойно-широколиственными лесами. В северной и средней тайге хищники составляют более 50% биомассы животного населения и представлены преимущественно формами, питающимися представителями микрофауны.

Таким образом, рассмотренная серия ельников представляет таежный вариант размерной и функциональной организации животного населения, который имеет ясно выраженные черты, свойственные структуре зоотических сообществ смешанных и широколиственных лесов Русской равнины. На катене можно отметить определенный тренд структурных изменений животного населения от сфагновой группы ельников к неморальному и травяно-болотному, коррелирующий с внутризональными изменениями животного населения почв таежной зоны с севера на юг.

Внутренние ресурсы почвы при восстановлении сообществ почвенных животных при нарушениях

Почва имеет значительный буферный потенциал сохранения почвенного разнообразия животных при катастрофических изменениях наземных экосистем человеком. Зайцев с соавторами (Zaitsev et al., 2002) показали, что даже при сплошных рубках леса почвенные микроартроподы сохраняют свое разнообразие, а также некоторую структурную инварианту почвенной экосистемы при сплошных рубках лесах. При этом, структура и разнообразие почвенных сообществ остается «лесной», т.е. с относительно более высоким биоразнообразием по сравнению с травянистыми сообществами даже через столетие после сведения леса, если лесовозобновление по тем или иным причинам не идет (Zaitsev, 1997). Восстановление разнообразия идет в несколько этапов, когда сперва восстанавливается численное видовое разнообразие, а потом и структура детритных пищевых сетей (Hogwood, Butt, 2000). Также характерно фун-

кциональное замещение во времени различных таксонов почвенной микрофауны в процессе лесовосстановления (Chauvat et al., 2003).

Роль почвы в поддержании разнообразия почвенной биоты можно выявлять в естественных экспериментах. При изменении структуры почв и напочвенного покрова, возникающих при разнообразных нарушениях среды: ветровалах, пожарах, наводнениях и т.д. возникает необходимость восстановления всех компонентов экосистем, в том числе и почвенной биоты. Сходным образом можно наблюдать восстановление экосистем и их компонентов при антропогенных нарушениях, которые зачастую более губительны и масштабны. На примере одного из наиболее разрушительных типов естественных нарушений экосистем, пожаров, рассмотрим роль почвы в восстановлении сообществ почвенных животных при нарушениях.

Потенциальными источниками восстановления почвенной фауны после пожаров являются три компонента. Основной — это окружающие ненарушенные биотопы, которые зачастую рассматриваются и единственными источниками. Помимо них существуют внутренние источники в пределах нарушенных экосистем: это рефугиумы, возникающие за счет естественной гетерогенности: пятна слабо нарушенных участков почвы, богатой органикой и лесной подстилкой, которые позволяют пережить нарушения, в данном случае, пожар, почвенным животным. Третий компонент восстановления почвенной фауны после пожаров — яйца, отложенные животными до пожара. Существует мнение, что яйца некоторых почвенных животных более устойчивы к высоким температурам, чем сами животные. Таким образом, животные, вылупившиеся из яиц после пожара, должны потенциально иметь преимущество в заселении пожарищ. Для проверки гипотезы о влиянии рефугиумов и отложенных до пожара яиц на восстановление почвенной фауны был проведен лабораторный эксперимент (Gongalsky et al., in prep).

Для эксперимента были отобраны почвенные пробы в лесу на оторфованных почвах в 10 км южнее Упсалы (59° 40' с.ш., 17°40' в.д.), в Центральной Швеции. Растительность состояла из елово (*Picea abies* (L.) Karst.) — соснового (*Pinus sylvestris* L.) леса с черникой и брусникой (*Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L.) и мхами *Pleurozium schreberi* (Brid.). Для выявления различий в роли ландшафта в восстановлении сообществ почвенных животных после пожара были отобраны три участка в катене длиной около 30 м. Хорошо дренируемый участок расположен на повышении и представлен лишайниковыми сосняками; промежуточный участок — типичный сосняк с перистыми мхами, и наиболее слабо дренированный участок — сфагновые сообщества в понижениях. Было заложено две трансекты на расстоянии около 120 м друг от друга. На каждом участке было отобрано случайным образом по 10 проб с помощью пробника размером 10x10 см. Пробы отбирали до минерального слоя, или до глубины 10 см. Для проведения эксперимента каждую пробу почвы помещали в отдельный контейнер размером 10x10x10 см, сделанный из плотной алюминиевой фольги. Для выжигания почвы использовали газовую горелку с пламенем длиной около 3 см. Воздействовали огнем в течение 1 мин по всей поверхности пробы с расстояния около 5 см. Каждая проба была сожжена отдельно. Пробы экстрагировали в экстракторах Тулленгена в течение 2–3 дней до воздушно-сухого веса.

В связи с тем, что мы предполагали учесть роль яиц насекомых в восстановлении сообществ после пожаров, было необходимо дать им вылупиться. Для этой цели после

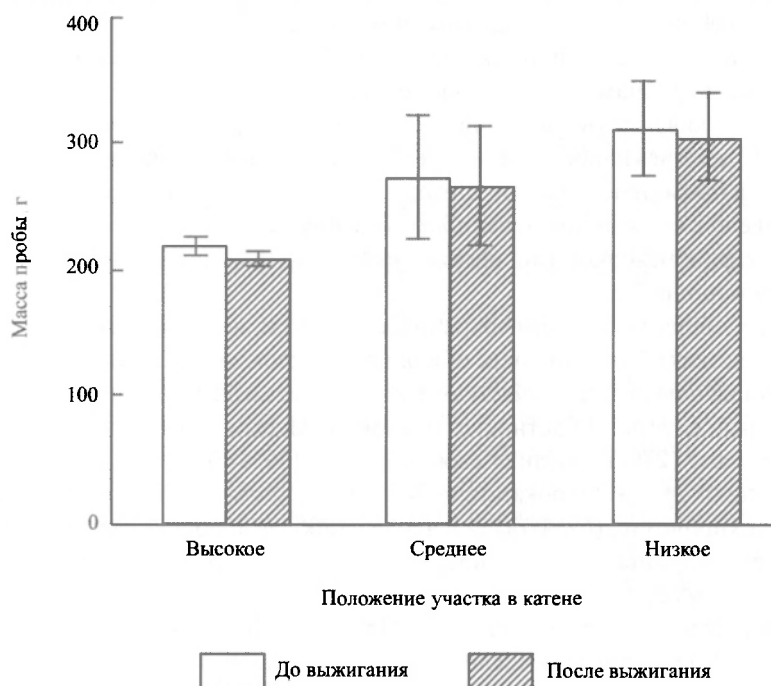


Рис. 48. Масса пробы (г) на горелых и негорелых участках в трех положениях катены.

выгонки пробы складывали в полиэтиленовые пакеты и доводили влажность почвы до 200%. Это обычный уровень влажности почвы в месте отбора проб весной и осенью (Gongalsky et al., 2008). Пакеты с пробами завязывали и оставляли инкубироваться в течение 3 недель при температуре 15 °С. Затем пробы помещали на 1 неделю в камеру с 0 °С для симуляции зимних условий, и затем — на 1 неделю для симуляции мороза в камеру при -21 °С. Известно, что зимнее промораживание стимулирует вылупление яиц многих беспозвоночных (Carrick, 1942; Ross et al., 1982). После этого пробы выдерживали в течение 8 недель при температуре 15 °С. По окончании этих процедур пробы экстрагировали во второй раз.

В результате проведенного эксперимента выявлено, что положение участка в катене влияло на массу пробы: на участках, расположенных выше, почвы были менее глубокими. Исходный вес (236 г) был ниже, чем на промежуточных и нижних участках, но разницы в массе пробы между последними не было. Испарение излишков влаги привело к пропорциональному уменьшению массы пробы. Однако пробы с нижних участков стали относительно легче, чем промежуточные, в основном из-за высокой влагоудерживающей способности сфагновых мхов. Выжигание не уменьшило массу пробы, однако оно привело к снижению уровня подстилки в среднем на 16 мм. Большая глубина выгорания, 24 мм, была на повышенных участках. Две другие группы участков не отличались между собой по глубине прогорания. Исходная численность мезофауны значительно варьировала между участками (2 900–6 520 экз./м²). Минимальная численность была отмечена на высоких участках (рис. 48). Несмотря на мень-

шее количество обнаруженных здесь таксономических групп (21) по сравнению с другими участками (24–28), различий в составе сообщества практически не было. Наиболее обильными группами на всех участках катены были трипсы, личинки галлиц и пауки. Напротив, кивсяки увеличивали численность от верхних участков (50 экз./м²) до нижних (1 710), являясь наиболее многочисленной группой на нижних участках. Среди субдоминантов были отмечены тли, щитовки и личинки шелкунов и мягкотелок. Выжигание привело к снижению численности мезофауны на 46%. Отношение численности после пожара к исходной варьировало от 0,38 до 0,83, но достоверных трендов в катене обнаружено не было.

Структура сообщества в целом сохранилась: трипсы, личинки галлиц и диплоподы (на нижних участках) были наиболее обильными таксономическими группами. Пауки доминировали на повышенных участках. Наибольшее воздействие выжигание оказало на подстилочные формы. В частности, минимальная выживаемость была отмечена у жуков-стафилинид (27%). Средняя выживаемость (49%) была отмечена у пауков. У глубокопочвенных групп эти показатели были выше: личинки мягкотелок (58%), шелкунов (65%) и хирономид (62%) были в числе наиболее хорошо переживших выжигание. Некоторые группы были полностью уничтожены огнем: цикадки, гусеницы (*Noctuidae* и *Pupalidae*) и моллюски.

Не было обнаружено практически никакой почвенной фауны после стимуляции вылупления яиц. На всех участках численность составила 30–40 экз./м² вне зависимости от положения участка в катене. На выжженных участках численность варьировала от 10 до 30. Таким образом, достоверных различий ни по положению в катене, ни по воздействию огня выявлено не было. Потенциальный вклад животных, вылупившихся из яиц, в послепожарное сообщество составил от силы 1–3%. Этот вклад несколько варьировал в зависимости от расположения участка в катене: на высоких участках он был выше из-за более низкой исходной численности. Одним из наиболее неожиданных наблюдений стало присутствие практически во всех пробах неполовозрелых сеноедов. При экстракции исходных проб эта группа не была обнаружена вовсе, что может говорить о запуске высокими температурами механизмов вылупления у этой группы.

Необходимо отметить, что относительный вклад рефугиумов, возникающих за счет почвенной гетерогенности, в восстановление послепожарных сообществ почвенных животных, значительно выше, чем вклад животных, вылупившихся из яиц. Вероятно, роль рефугиумов даже больше, чем иммиграция на пожарища животных из окружающих нетронутых биотопов.

Биодиагностика качества почв, состояния почвенных экосистем и их антропогенных изменений

В.А. Терехова

Концепция определяющей роли почвенных условий в формировании биоразнообразия составляет методологическую основу развития биоиндикационного направления в экологии наземных экосистем и экологическом почвоведении.

Биоиндикация как область научных исследований издавна привлекает внимание естествоиспытателей, стремящихся объяснить сопряженность изменений в биоте и окружающей среде, понять «теснейшую взаимозависимость и взаимосвязь всех элементов географической среды..., всех явлений природы...» (Викторов и др., 1962). Но, несмотря на то, что об индикаторных свойствах живых организмов было известно уже в средние века, до сих пор отсутствует стройная теория и адекватные методы биоиндикации объектов окружающей среды.

В настоящее время после определенного спада в конце 70-х годов прошлого столетия работы в области биологического контроля переживают период активного развития. О расширении исследований в этом направлении свидетельствует, в частности, динамика публикаций, отражаемых в реферативно-библиографической базе данных Института научной информации США (ISI) Web of Science (<http://isiknowledge.com/>). По данным этой информационной системы в период с 1977 по 2009 г. опубликовано более 4 500 работ, посвященных методам биодиагностики, биоиндикации и биотестирования (biodiagnostic, bioindication and bioassay). При этом работ, посвященных биологическому контролю почв (в заголовке слова: biodiagnostic, bioindication, bioassay, soil) немного – за указанный период лишь 120, т.е. в среднем 4 работы в год. Однако если бы для библиографического анализа при составлении БД Web of Science были доступны все работы российских авторов, эти показатели существенно возросли.

Цель современных исследований данного направления не только в желании создать стройную теорию взаимосвязей развития биоты и условий среды, теоретическом обосновании возможности судить об изменениях в среде «по наличию, состоянию и поведению группы особей одного вида или сообществ» (Реймерс, 1990). Заметно возросший интерес к биоиндикационным исследованиям в значительной мере обусловлен потребностями практики, и, прежде всего, необходимостью совершенствовать систему экологического контроля. Выявление надежных и адекватных методов оценки экологического качества окружающей среды стало особенно актуальным в связи с масштабными биоэкологическими и социально-техническими изменениями на Земле (климатические колебания, инвазии видов, транспортные потоки, электромагнитные излучения и пр.).

Именно биотические показатели могут дать информацию о трансформировании экосистемы, о состоянии организмов и степени приемлемости воздействий для сохранения разнообразия форм жизни и их сбалансированного развития. Аналитический контроль загрязнения, проводимый химическими методами, показывает наличие лишь «маркеров» – определенных концентраций загрязнителей, которые могут иметь неодинаковые последствия в разных регионах с разнообразными условиями среды обитания и разным составом обитающих видов живых организмов. Такая информация имеет ограниченное значение для прогноза структурно-функциональных изменений и оценки состояния биоты, а, следовательно, экосистем в целом.

В совершенствовании контроля природных объектов по биотическим показателям наиболее заметны достижения гидробиологов и фитоценологов. Почва как многоуровневая система и гетерогенная среда представляет большую сложность для организации оценки экологического качества и экосистемного нормирования вредных воздействий. Важной ее особенностью является большая пространственная неоднородность (Дмитриев, 2001). Пространственная изменчивость вместе с временной (сезонной, годовой) вариабельностью активности биотических комплексов значительно усложняет экологическую оценку почв. Для решения проблемы надежности измерения экологической токсичности почв, как по химическим, так и биологическим показателям, требуется большое число повторностей (Мотузова, 1994).

Вместе с тем, глобальная деградация природы в большой степени обусловлена запредельным загрязнением почвы. Разные формы воздействия человека на природные комплексы (расширение площадей под сельскохозяйственные угодья, урбанизация, развитие промышленности и транспортных сетей) сокращают разнообразие естественных местообитаний. Биотопы в условиях такого интенсивного преобразования насыщаются ксенобиотиками. В однородной техногенной среде неизбежны потери биологического разнообразия видов живых организмов.

Для решения задачи сбережения биоразнообразия предстоит выполнить ряд условий, «среди которых в числе первых стоит оценка различных почв как сред обитания с целью выявления и сохранения населяющих их видов живых организмов» (Добровольский, Никитин, 2000).

Теоретической основой организации системы экологического контроля и мониторинга природной среды в почвоведении служат представления о структурно-функциональной роли почвы в биогеоценозах и биосфере. Первостепенное значение среди основных функций почв придается генерированию, поддержанию и сохранению биологического разнообразия на Земле (Добровольский, Никитин, 1990). Необходимость диагностики качества почвы по биотическим показателям обоснована тесной взаимозависимостью «косного» и «биологического» начал. Это положение не раз высказывалось в трудах известных ученых.

В.И. Вернадский (1992), характеризуя почвы как «закономерные структуры, состоящие из косных и живых тел одновременно», особо подчеркивал большое влияние организмов на свойства почвы: «...все процессы в почве связаны с участием живого вещества или продуктов его изменения».

Ю.Г. Гельцер (1986) обосновывая необходимость биологической диагностики почв, отмечал: «Данные биологических исследований представляют объективные показатели режима жизни почв и имеют важные преимущества перед данными по морфоло-

гии, химии и минералогии почв, так как последние характеризуют консервативные накопившиеся ранее признаки и свойства почв».

В работах Г.В. Добровольского и Е.Д. Никитина (1990, 2000) констатируется, что «в ряду экологических функций, выполняемых почвой для обеспечения существования биогеоценозов и биосферы в целом, важнейшее место занимают функции поддержания биоразнообразия и сохранения сред обитания для сообществ разных видов педобионтов и всех обитателей наземных экосистем». «Устойчивое функционирование почвенных экосистем в значительной мере обусловлено состоянием ее биотического компонента».

За период земледелия (около 10 тыс. лет) произошло коренное преобразование почв как среды обитания на 25% суши. При смене эпох почвообразования «почвы гибли как определенные системы — физические тела, но всегда сохранялись результаты почвообразования, и происходило их прогрессивное накопление» (Апарин, 2000). Исторически шло усложнение почвенного покрова, сопровождающееся естественным ростом биоразнообразия. Считается, что относительно слабая изменчивость естественных почв как среды обитания по сравнению со скоростью сукцессий почвенной биоты обеспечивает высокую устойчивость педобиоценозов и сохранения биоразнообразия».

В последние десятилетия лавинообразно выросли масштабы техногенного воздействия на почвы. Как важную особенность антропогенного периода почвообразования специалисты отмечают создание новых почвенных форм (агроземов, стратоземов, хемотехноземов, урбаноземов и др.) Этот процесс сопровождается изменением биотической структуры на значительной части почвенного покрова планеты в сторону сокращения естественного видового разнообразия (Апарин, 2000; Добровольский, Никитин, 2000; Герасимова и др., 2003).

В создавшихся условиях все большее значение для обеспечения стабильного функционирования почв приобретает проблема управления антропогенным фактором. На первый план в эколого-прикладном почвоведении выдвигаются задачи эффективного контроля почв и почвенного покрова с целью сохранения биоразнообразия. Предлагаются различные схемы и формы нормирования вредных воздействий на наземные экосистемы. Приоритетную роль в них отводят характеристике ксенобиотического профиля (экоотоксичности) экосистем, который оценивается преимущественно по биотическим показателям.

Современная трактовка некоторых понятий в сфере биотического контроля

Проблема точного использования терминов в сфере биотического контроля качества окружающей среды имеет особое значение. Отсутствие устоявшихся определений приводит к тому, что в одни и те же понятия вкладывается разный смысл, происходит приспособление одних и тех же терминов к тому или иному узкому кругу задач, обеднение их содержания. Существует мнение, что наиболее часто цитируемой и, в то же время, наиболее идеологически расплывчатой областью экологии является некоторая совокупность методов, называемая «биоиндикацией» (Шитиков и др., 2003). Определим смысл некоторых понятий, важных для данного раздела нашей монографии.

Биологические методы регистрируют биодоступность ксенобиотиков — веществ, чужеродных для организмов (естественно не входящих в биотический круговорот и

прямо или косвенно порожденные хозяйственной деятельностью человека). Совокупность чужеродных веществ, содержащихся в окружающей среде (воде, почве, воздухе и живых организмах) в форме (агрегатном состоянии), позволяющей им вступать в химические и физико-химические взаимодействия с биологическими объектами экосистемы составляют ксенобиотический профиль биогеоценоза.

По определению, экотоксичность — это способность данного ксенобиотического профиля среды вызывать неблагоприятные эффекты в соответствующем биоценозе. Тогда как в общем (медицинском) смысле токсичность (от греч. *toxikon* — яд), представляет способность вещества вызывать нарушения физиологических функций живого организма, в результате чего возникают симптомы интоксикаций (заболевания), а при тяжелых поражениях — его гибель отдельных клеток, органов, а затем и целого организма, если существо многоклеточное.

В соответствии с представлением об уровнях организации биологических систем в экологии неблагоприятные экотоксические эффекты предлагается рассматривать:

– на уровне организма (аутэкоксические) — проявляются снижением резистентности к факторам среды, понижением активности, заболеваниями, гибелью организма, канцерогенезом, нарушениями репродуктивных функций и т.д.;

– на уровне популяции (демэкоксические) — проявляются гибелью популяции, ростом заболеваемости, смертности, уменьшением рождаемости, увеличением числа врожденных дефектов развития.

– на уровне биогеоценоза (синэкоксические) — проявляются изменением популяционного спектра ценоза, вплоть до исчезновения отдельных видов и появления новых, не свойственных данному биоценозу, нарушением межвидовых взаимоотношений.

В зависимости от продолжительности действия экотоксикантов на экосистему говорят об острой и хронической экотоксичности.

В зависимости от типа ответной реакции биоиндикаторы подразделяют на чувствительные и кумулятивные. Чувствительные биоиндикаторы реагируют на стресс значительным отклонением от жизненных норм, а кумулятивные накапливают антропогенное воздействие, значительно превышающее нормальный уровень в природе, без видимых изменений

Выделяют две формы отклика живых организмов, используемых при биотической оценке условий среды, — специфическую и неспецифическую. В первом случае происходящие изменения в живой системе связаны с действием одного какого-либо фактора. При неспецифической форме отклика различные антропогенные факторы вызывают одинаковые реакции.

В разделах экотоксикологии, посвященных практическим схемам биотического контроля, также наблюдается некоторая терминологическая неопределенность, различное толкование касается, в том числе, и основных понятий (биоиндикация, биотестирование, биодиагностика и др.).

На наш взгляд, в системе биологической оценки (биодиагностике) целесообразно условно выделять два способа сбора информации о реакции живых организмов на воздействие — биоиндикацию и биотестирование. При этом не без основания считается, что результаты биоиндикационных (описательных) наблюдений и результаты биоте-

стирования по строго регламентированным методикам в совокупности позволяют поставить более точный «диагноз» экосистеме (Воробейчик и др., 1994; Terekhova, 2007).

Другими словами, биодиагностика (от гр. *bios* — жизнь и *diagnosticos* — способный распознавать) — выявление причин или факторов изменения состояния среды на основе биотических показателей, как более широкое понятие включает биоиндикацию и биотестирование.

Биоиндикация (от гр. *bios* — жизнь и лат. *indico* — указываю, определяю) — оценка качества среды обитания и ее отдельных характеристик по состоянию ее биоты в природных условиях. Биоиндикация заключается в анализе видимых (индицируемых) изменений биологических характеристик компонентов экосистем.

Биоиндикаторы — организмы (сообщества, или биоценозы) присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания организмов.

Популярный словарь Н.Ф. Реймерса (1990) дословно дает такие формулировки: «Биоиндикатор: группа особей одного вида или сообщество, по наличию, состоянию и поведению которых судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязнителей. Сообщество индикаторное — сообщество, по скорости развития, структуре и благополучию отдельных популяций микроорганизмов, грибов, растений и животных которого можно судить об общем состоянии среды, включая ее естественные и искусственные изменения».

Мониторинговые наблюдения за растениями, животными, микробными сообществами и популяциями в природных условиях позволяют обнаружить места скопления в экологических системах различного рода загрязнений, дать оценку экологическим последствиям от воздействия повреждающих факторов, спрогнозировать развитие ситуации. «Биоиндикация — это определение биологически значимых нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ. В полной мере это относится ко всем видам антропогенных загрязнений» (Кривоуцкий и др., 1986).

Биотестирование (от англ. *test* — проба, испытание, исследование, стандартизированные задания) — представляет собой лабораторный метод оценки качества объектов окружающей среды по определенным поддающимся учету характеристикам живых организмов в стандартных условиях (Филенко, 1996). Процедура биотестирования позволяет установить токсичность образцов на основании стандартизованных биологических тест-реакций, сигнализирующих об опасности независимо от того, какие вещества и в каком сочетании вызывают изменения жизненно важных функций.

В случае оценки экотоксичности лишь одного вещества в отношении представителей только одного вида живых существ, используются качественные и количественные характеристики, принятые в классической токсикологии (величины острой, подострой, хронической токсичности, дозы и концентрации, вызывающие мутагенное, канцерогенное и иные виды эффектов и т.д.).

Основные подходы к биологической оценке почв соответственно разнообразию их экологических функций

Функциональная роль почвы в экосистеме определяется многообразием требований и воздействия на почву со стороны живых организмов (рис. 49). Существующие подходы к экологической оценке почв обусловлены многообразием их функций на

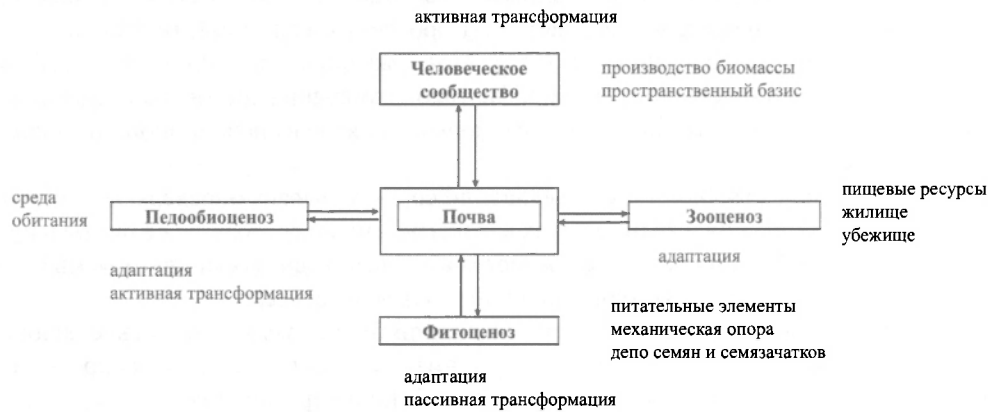


Рис. 49. Многообразие требований и воздействий на почву со стороны живых организмов (по: Апарин, 2000).

Земле. Соответственно этому многообразию функций, выполняемых почвой, в разных сферах деятельности человека — сельскохозяйственной, санитарно-эпидемиологической и природоохранной сложились свои принципы и требования к схемам биотического контроля свойств почв.

Почвы агроценозов. По отношению к человеку почва издавна выполняет специфическую функцию жизнеобеспечения, являясь главным средством сельскохозяйственного производства и местом поселения людей.

Для сельскохозяйственных угодий важна, прежде всего, оценка почвенного плодородия, т.е. способности почвы удовлетворять потребности растений в питательных веществах, влаге, воздухе, биотической и физико-химической среде. Плодородие почвы обеспечивает урожай сельскохозяйственных культур, а также биологическую продуктивность дикой растительности. Различают естественное и искусственное плодородие почвы. Для ведения мониторинга плодородия в Российской Федерации по примеру многих других стран, в частности США, Канады и Германии, внедряется классификация почв по пригодности для сельскохозяйственного производства на основе зернового эквивалента (Распоряжение Правительства РФ от 1 октября 2005 г. № 1564-р Сохранение и восстановление плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения). Оценка пахотных земель по степени пригодности и потенциальной урожайности распределяется по нескольким классам, где 1 класс, например, соответствует зерновому эквиваленту 55–61 ц/га. Средняя потенциальная урожайность в России в 2002 г. составила 23 ц/га, что соответствует V классу.

Качество почвы, ее геохимические показатели, избыточное количество токсических веществ, пестицидов, удобрений и т.п. влияют на всхожесть, созревание растений, развитие биомассы и качество продукции. Выбор определяемых химических и биотических показателей зависит от характера близ лежащих предприятий (источников выбросов токсичных компонентов), состава средств химизации, применяемых в конкретной сельскохозяйственной местности, специфики природных географических и геологических условий, и других факторов. При обосновании контрольных видов

работ ориентируются на соответствующие нормативные документы (СанПиН 2.1.7.1287-03, ГОСТ 17.4.2.01-81, ГОСТ 17.4.3.06-86 и ГОСТ 17.4.2.03-86).

Распоряжение СанПиН 2.1.7.1287-03 устанавливает общие гигиенические требования к качеству почвы сельскохозяйственных угодий с учетом их специфики, почвенно-климатических особенностей населенных мест, фонового содержания химических соединений и элементов. В других стандартах приводятся показатели санитарного состояния почв, обязательные для отдельных видов землепользования, характеризующие санитарно-химические, санитарно-бактериологические, санитарно-гельминтологические и санитарно-энтомологические свойства.

Почвы поселений. Из способности почв накапливать и преобразовывать природные органические материалы и вещества техногенного происхождения, вытекает их санитарная функция. С целью охраны здоровья человека и эпидемиологического благополучия в населенных пунктах проводится оценка качества почвы в соответствии с санитарно-эпидемиологическими требованиями. В Российской Федерации требования СанПиН 2.1.7.1287-03, утвержденные Главным государственным санитарным врачом, предъявляются к качеству почвы в жилых кварталах, на территории строительства, в рекреационных зонах, и других, где возможно влияние загрязненных почв на здоровье человека и условия проживания.

Нормативным документом регламентируются целый ряд биотических показателей — санитарно-токсикологические, наличие возбудителей каких-либо кишечных инфекций, паразитарных заболеваний, патогенных бактерий, энтеро-вирусов. Устанавливаются допустимые для чистых почв пределы индексов санитарно-показательных организмов — бактериологических, паразитологических, энтомологических.

Природные почвы. Генерирование, поддержание и сохранение биологического разнообразия в природных экосистемах — одна из наиболее важных интегральных экологических функций почв в биосфере. Почва, являясь средой обитания для огромного числа организмов, ограничивает жизнедеятельность одних видов и стимулирует активность других. В мире выявлены десятки тысяч почвенных форм, различающиеся структурной организацией и параметрами среды обитания. Большое разнообразие почвенных свойств по пищевым ресурсам, влагоемкости, порозности, кислотности, солености, окислительным и восстановительным условиям и т.д. создает огромные возможности для адаптации и размножения различных организмов.

Однако система требований и нормативов, регламентирующих применение биотических методов в целях сохранности почв в природных комплексах, в настоящее время окончательно не сформирована. Это объясняется в первую очередь незавершенностью разработки концепции экологического нормирования (ЭН) в области охраны окружающей среды и рационального природопользования в целом. В современной структуре нормативно-правового обеспечения ЭН наблюдается крайняя неравномерность в обеспечении разных направлений ЭН нормативно-методическими документами: из 500 существующих 104 по воде и лишь 2 по почвам (Опекунов, 2006).

В основном природоохранном законе нашей страны — «Законе об охране окружающей среды» выделяются нормативы качества окружающей среды и нормативы допустимого воздействия на окружающую среду. Закон дает лишь самые общие представления о нормативах и необходимых требованиях к параметрам природных

экосистем. Нормативы качества окружающей среды устанавливаются для оценки состояния окружающей среды в целях сохранения естественных экологических систем, генетического фонда растений, животных и других организмов. Закон предусматривает применение нормативов, установленных в соответствии с химическими (ПДК и др.), физическими (уровни радиоактивности, тепла и др.) и биологическими показателями состояния окружающей среды. В группе нормативов биологических показателей в общем виде особо выделены показатели биоразнообразия — «число видов и групп растений, животных и других организмов, используемых как индикаторы качества окружающей среды, а также нормативы предельно допустимых концентраций микроорганизмов».

Вопросы нормативно-правового обеспечения экологической оценки и охраны почв естественных биогеоценозов остаются открытыми. Тогда как основные методические подходы и методологические аспекты реализации биотического контроля почв и других элементов окружающей среды, в научной литературе биологами освещены достаточно полно.

Индикационная значимость биоты на разных уровнях организации

Концепция разных уровней охраны природы предполагает изучение биоиндикационной значимости живых организмов разной таксономической принадлежности на разных уровнях их организации — сообществ, популяции и организмов (Яблоков, Остроумов, 1985).

Для оценки почвенных условий, состояния экосистем и их антропогенных изменений могут использоваться практически любые представители почвенной биоты. В качестве примера рассмотрим представления о биоиндикационном потенциале грибов на разных уровнях организации.

Сообщества грибов являются одной из главных структурных и функциональных составляющих биологических систем Земли. Грибы создают основу блока микроструктуров органического вещества, являются жизненно необходимым компонентом для функционирования почв и саморегулирования наземных экосистем. По сравнению с другими организмами грибы считаются довольно устойчивыми к действию токсических веществ. Объяснением этому может быть высокий адаптационный потенциал и хорошая регенерирующая способность грибов: за 24 ч прирост длины мицелия может достигать 1 км (Рейвн и др., 1990), кроме того, грибы способны нейтрализовать разнообразные токсические элементы, выделяя большое количество органических кислот, которые образуют с ними менее токсичные комплексы (Евдокимова, 1984).

Тем не менее, наличие токсикантов в окружающей среде сказывается на различных характеристиках и всех уровнях организации грибов. Весьма характерной ответной реакцией на внешние условия является трансформация различных структур и особенности стадий жизненного цикла микромицетов. Такие явления регистрировались в ряде работ, посвященных анализу развития микроскопических грибов (*Fusarium oxysporum*, *Mortierella rammaniana*, *Aspergillus flavus*) при антропогенном воздействии на почвы (Марфенина, 1999; Шахназарова и др., 2002; Григорьев, 2003; Струнникова и др., 2004).

По изменению в популяциях отдельных видов грибов и сообществах фиксируются эффекты природно-климатических факторов. Известно, что частота встречаемости

почвенных грибов *Penicillium* spp. из секции *Biverticillata* увеличивается и, наоборот, снижается у представителей *Asymmetrica* при продвижении с севера на юг. Установлено, что увеличение численности грибов рода *Penicillium* из секций *Asymmetrica* и *Monoverticillata* сопряжено с процессом подзолообразования в почвах (Сизова, 1953). Специфическими различиями в широтных географических трендах характеризуется соотношение аскомицетовых и базидиомицетовых дрожжевых грибов (Чернов, 2000, 2005). Воздействие природно-климатических условий на многие виды почвенных микромицетов арктических территорий проявляется в элиминации конидиального спороношения (Hayes, Rheinberg, 1975; Widden, 1977; Кирцидели и др., 1996, Кирцидели, Томилин, 1997).

При изучении антропогенного воздействия на уровне грибных сообществ чаще всего фиксируют изменения биомассы, численности, видовой структуры (Nordgren et al., 1983; Евдокимова, 1984, 1995; Лебедева, Лугаускас, 1985; Turnau, 1988; Лебедева, 1988; Лебедева, Канивец, 1991; Марфенина, 1999). Так, существенное снижение биомассы в окрестностях металлургического комбината (до 75%) и сокращение видового состава микромицетов отмечались при накоплении Cu и Zn в почве в количествах, превышающих фоновое на 2–3 порядка. При содержании меди в почве до 10 000 ppm средняя длина мицелия была более чем в два раза меньше, чем в фоновых условиях при 15 ppm Cu (Nordgren et al., 1983). Уменьшение длины грибного мицелия было зафиксировано при искусственном внесении кадмия с пылью в почву смешанного леса (Turnau, 1988). При этом на состояние грибного мицелия сильно влияла влажность почвы.

В условиях загрязнения меняется частота встречаемости и обилие чувствительных видов. Так, в импактной зоне металлургического предприятия под воздействием тяжелых металлов встречаемость характерных для хвойных лесов видов *Penicillium spinulosum*, *P. brevicompactum*, *Oidiodendrom tenuissimum*, *O. echinulatum*, *O. majus* уменьшалась до 20%. При этом количество менее распространенных и даже редких видов увеличивалось по градиенту загрязнения: *Geomyces pannorum* (от 1 до 10%), *Paecilomyces farinosus* (от 0 до 10%). Частота встречаемости нечувствительных к загрязнению видов (*Mortierella* spp.) не изменялась. При этом концентрация тяжелых металлов в большей степени, чем почвенные характеристики (содержание органического вещества, влажность почвы), определяли состояние сообщества грибов (Nordgren et al., 1983).

Результаты наших многолетних исследований подтвердили значимость биоиндикационного потенциала микобиоты (Терехова, 2007). Это особенно важно в свете дискуссии о проблематичности использования микромицетов для решения практических задач ввиду их пластичности и большой вариабельности.

Проявление биоиндикационных признаков микромицетов фиксируется на разных уровнях организации микобиоты — уровне сообществ, популяционном и организменном. Ранжирование надежности микобиотических параметров в экологической оценке экосистем по вариабельности признаков сообществ показало, что общая численность микромицетов эффективна лишь при высоком уровне техногенных нагрузок и в контрастных условиях ненарушенных биотопов (разные типы донных отложений, низинные и верховые торфяники, верховые торфяники разных географических зон). Большую ценность имеют индексы разнообразия грибов (увеличиваются в ряду ненарушенных почв от менее кислых к более кислым, снижаются при воздействии тяжелых

металлов, нефтяного загрязнения, отходов фосфогипса). При разных типах вредных воздействий большое биоиндикационное значение имеют структурные изменения грибных сообществ: соотношение темно- и светлоокрашенных видов, быстро- и медленнорастущих грибов, споровой и мицелиальной биомассы. Малой экологической информативностью характеризуются индексы видового богатства. На основании относительного обилия выделены виды-индикаторы для почвенных и водных биотопов биотопов. Так, олигосапробность воды индицируется по *Achlya* spp., а полисапробность по *Leptomitus lacteus*, *Pythium* spp., *Phoma* (*Ph. glomerata*, *Ph. exigua*, *Ph. herbarum*).

Несомненную биоиндикационную значимость имеют ряд популяционных признаков грибов. По качественным (вид зимограмм) и количественным (полиморфность и стабильность) характеристикам электрофоретических спектров мицелиальных изоферментов дифференцируется принадлежность грибных популяций к разным местообитаниям. Показано, что биоиндикационная эффективность молекулярно-генетических и морфофизиологических показателей зависит от трофического статуса микромицетов: у грибов с ярко выраженной биотрофией (*Pyricularia oryzae*, *Phytophthora infestans*) она выше, чем у почвообитающих сапротрофных видов, паразитирующих на растениях факультативно (*Thielaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum*, *F. lini* и др.). При этом у первых менее информативны для разделения географически удаленных популяций морфологические и физиологические признаки, которые имеют больший вес при экологическом анализе популяций факультативных патогенов.

Высокий биоиндикационный потенциал грибов выявлен и на организменном уровне. На основании реакции культур микромицетов (*Fusarium oxysporum*, *Phoma herbarum*, *Ph. glomerata*) маркерами на воздействие загрязнителей могут быть морфолого-культуральные признаки (скорость роста и пигментация колоний, индекс споруляции, прораствание спор и развитие проростков) и видоспецифические биохимические изменения в изоферментных спектрах.

Уровень чувствительности спор (микроконидий) *Fusarium oxysporum* к поллютантам, в том числе, стандартному токсиканту — калию бихромату, по которому оценивается пригодность большинства тест-культур гидробионтов, позволяет рекомендовать этот вид гриба для проведения экологического контроля водных и почвенных экосистем. Можно говорить о применимости микромицетов и в биотестировании для оценки экотоксичности природных сред и техногенных объектов. Таким образом, результаты микоиндикации с использованием как высших грибов — макромицетов (Мухин, 2000; Мухин и др., 1994), так и микромицетов, с одной стороны, могут быть хорошим дополнением к показателям изменения других биообъектов в экосистемах, а с другой — методы лабораторного микотестирования можно рекомендовать для экотоксикологического контроля. И то, и другое представляет ценность для прогнозирования экологической ситуации в почвах.

Биоиндикация почв

Индексам, характеризующим развитие биоты, придается большое значение при наблюдении за состоянием природных и антропогенно нарушенных экосистем. Результативность биоиндикации почв определяется соответствием ее целей особенностям выбранного индикатора.

Фитоиндикация. Наиболее разработанными считаются ботанические методы индикации почв. Виды растений, фитоценозы, или экологические ряды сообществ, которые используются как показатели определенных экологических условий, называются фитоиндикаторами. Компоненты среды, для определения которых применяются индикаторы, называются объектами индикации, или индикатами (термин введен С.В. Викторовым).

Среди растений обнаружены индикаторы на тот или иной механический и химический состав почв, степень обогащенности питательными элементами. По реакции растительности можно судить о кислотности или щелочности, плотности, засоленности, солонцеватости почв. Фитоиндикация привлекает своей наглядностью, простотой и легкодоступностью. Широко применяется, в частности, при диагностике процессов гидроморфизма. Рост тростника и другой влаголюбивой растительности легко маркируют участки длительного подтопления почв в условиях агроценозов. В каштаново-солонцевой сухостепной зоне пятна солонцов также диагностируются по характеру растительности и видам-индикаторам (Казеев и др., 2003).

В целом анализ состава и структуры растительных сообществ, распространения растений-индикаторов или определенных индикационных признаков у отдельных видов растений позволяет установить широкий спектр естественных свойств почвы — тип почвы, степень ее гидроморфизма, развитие процессов заболачивания, соленакопления и т.д.

При описании группировок сообществ растительности, рекогносцировочной характеристике флористического состава, отражающего экологические условия и стадии сукцессии, широко используется метод Браун-Бланке.

Большой вклад в классификацию местообитаний внес Л.Г. Раменский. На основе реакции растений на изменения среды при совместном обитании в фитоценозах им разработаны экологические шкалы, соответствующие определенным условиям произрастания. По ним для каждого вида может быть составлена экологическая формула его приуроченности к определенным местообитаниям. Этот способ оценки находит также широкое применение в экологическом анализе почв.

Фитоиндикация, проводимая с целью определения почвенных участков, нуждающихся в мелиоративных мероприятиях, называется предваряющей. По распространности в лесах сфагнума, обилию осоковых кочкарников, широкому распространению различных гидро- и гигрофитов можно прогнозировать угрозу заболачивания лесного массива и выявить участки, которые нуждаются в немедленной мелиорации. Другой формой оценки состояния среды является сопутствующая фитоиндикация. Такой тип индикации проводится на территориях уже подвергшихся мелиорации или рекультивации. Индикационные исследования в этом случае не опережают, а происходят одновременно с восстановительными работами и позволяют оценить насколько успешно идет формирование нового фитоценоза на улучшаемых почвах.

Альгоиндикация. Альгоиндикация с использованием почвенных водорослей возможна на разных уровнях их организации — организменном, популяционном и ценоотическом (Кабилов, 1991, 1995). В основе почвенно-альгологической индикации лежит положение о том, что зональности почв и растительности соответствует зональность водорослевых группировок. Она проявляется в общем видовом составе и комплексе до-

минантных видов водорослей, наличии специфических видов, характере распространения по почвенному профилю, преобладании определенных жизненных форм (Алексашина, Штина, 1984; Хазиев, Кабиров, 1986; Кабиров, 1991, 1995).

Альгофлора почв включает две экологические группировки: наземные водоросли, образующие макроскопически заметные талломы на поверхности почвы, и собственно почвенные водоросли — микроскопические формы, обитающие в аккумулятивной части почвенного профиля. Особенностью почвенных водорослей является их фототрофность, которая обуславливает характеристику альгосинузий по тем же критериям, что и для высших растений, т.е. оценивается видовой состав, наличие видов-доминантов, встречаемость отдельных видов или групп водорослей, распределение водорослей в профиле почвы, количественные характеристики сообщества. Особое внимание обращается на выделение видов-эдификаторов, хотя на формирование почвенных альгосинузий оказывает влияние весь комплекс экологических факторов.

Первые работы по почвенной альгологии в нашей стране были начаты в 1920-е гг. К.И. Мейером, А.А. Рихтером, М.М. Голлербахом, который стал основателем школы специалистов-альгологов почв. Большой вклад в альгоиндикацию почв России внесен широко известными в мировой литературе работами Э.А. Штины и её последователей (Штина, Голлербах, 1976; Штина, 1990; Зенова, Штина, 1991). Установлено, что основными реакциями почвенных водорослей на разные виды воздействий служат угнетение и выпадение некоторых групп водорослей; полная замена одних группировок водорослей другими; частичная стерилизация почвы, т.е. полное исчезновение альгосинузий.

Так, при исследовании нефтезагрязненных почв Башкирии в альгоценозах техногенно-нарушенных участков при содержании нефти в относительно невысоких пределах (~ 1–6%), выявлено резкое снижение видов водорослей (на 43%), по сравнению с незагрязненными (фоновыми), из них синезеленых — на 23%, зеленых — на 15%, диатомовых — на 57% и желто-зеленых — на 77% (Киреева и др., 2007). Нефтегаз-загрязненные почвы отличаются от незагрязненных не только сниженным видовым разнообразием, но и подавлением общей численности клеток, биомассы.

В настоящее время продолжают разрабатываться несколько направлений использования водорослей для биодиагностики почв:

- выявление особенностей группировок водорослей, свойственных тем или иным почвам;
- поиск видов-индикаторов определенных почвенных свойств;
- использование отдельных видов водорослей в качестве тест-культур при анализе текущего состояния почвы в природных условиях или модельных системах (Штина и др., 1998).

Зооиндикация по беспозвоночным. Исследованиями многих авторов показана эффективность почвенно-зоологического подхода в диагностике почв (Гиляров, 1949; 1965; Гельцер, 1986; Криволуцкий, 1994; Стриганова, 1999 и др.). Теоретической предпосылкой применения зоологических методов считается сформулированное М.С. Гиляровым в 1949 г. положение об «экологическом стандарте» вида — потребности вида в определенном комплексе условий среды. Оно стало общим теоретическим принципом в биологической диагностике. Каждый вид в пределах своего ареала встречается только в тех местообитаниях, которые обеспечивают полный комплекс необходимых для проявления жизнедеятельности условий. Амплитуда варьирования отдельных фак-

торов среды характеризует экологическую пластичность вида. Эврибионты мало пригодны для индикационных целей, тогда как стенобионты служат хорошими индикаторами определенных условий среды и свойств субстрата.

Численность и видовой состав почвообитающих животных может служить диагностическим признаком степени окультуренности почв. Под влиянием антропогенных факторов, в частности, распашки земель, применения пестицидов, разных форм химического загрязнения, видовое разнообразие и численность почвенной фауны снижается (Криволицкий, 1994; Миноранский, 1998; Казеев и др., 2003). На сельскохозяйственных угодьях количество дождевых червей, мокриц, кивсяков и многих других сапрофитов в несколько раз меньше, чем в естественных биотопах (Миноранский, 1998).

Особенно ценными и удобными для индикационных работ считают сообщества крупных беспозвоночных (дождевые черви, многоножки, личинки насекомых). Так, стафилиниды рода *Bledius* и чернотелки рода *Velopus* показательны для солончаково-солонцовых почв, многоножки-кивсяки, некоторые мокрецы и легочные моллюски служат индикаторами содержания в почве извести. Дождевые черви *Octolasion lacteum* и некоторые виды проволочников являются показателями высокого содержания кальция в грунтовых водах (Мелихова и др., 2008).

В качестве индикаторов степени загрязнения наземных экосистем такими приоритетными загрязнителями как нефтепродукты среди представителей обильной мезофауны почв таежных лесов Среднего Приобья выбраны виды почвенных моллюсков, дождевых червей и один из самых массовых видов — *Newsteadia floccosa* (Insecta, Homoptera). Обладая повышенной чувствительностью к нефтяному загрязнению, они позволяют учитывать слабые и локальные воздействия, что важно при нормировании техногенного загрязнения почв (Соромотин, 1995). Дождевые черви, являющиеся обязательным компонентом почвенного биоценоза, в условиях полевого эксперимента покидают почву, если концентрация нефти в ней достигает 6% и более (Артемьева и др., 1988).

Резко отрицательное влияние нефтяного загрязнения на численность и биомассу мезофауны почв подтверждено во многих исследованиях. При сравнении чувствительности к нефти педобионтов и других элементов таежных биоценозов, таких как живой напочвенный покров, подрост хвойных пород, а из консументов — мелкие млекопитающие (мышевидные грызуны и насекомоядные), показана наибольшая чувствительность мезофауны таежных экосистем к такому виду антропогенного воздействия. Снижение численности педобионтов наполовину вызывается 10%-ным уровнем содержания нефти в лесной подстилке, тогда как соответствующее уменьшение общего проективного покрытия живым растительным покровом — 15%, сохранности мелких млекопитающих — 25%, количества жизнеспособного подростка кедра — 35% (Соромотин, 1995).

Поскольку многие представители микро- и мезофауны (микроскопические формы — простейшие и микроартроподы являются космополитами, их биоиндикационные свойства не всегда показательны. Они живут в системе пор, капилляров, полостей, которые можно найти в любой почве. Из микроартропод наиболее хорошо изучены индикаторные свойства панцирных клещей. Определенное ограничение на использование микроартропод вносит и их зависимость не только от почвенных условий, но и от характера и флористического состава растительности.

При изучении динамики разнообразия разных групп почвенной биоты по ходу разложения растительного опада на территории Центрального лесного государственного биосферного заповедника показано, что особенности структуры и сукцессионных превращений в сообществах раковинных амеб существенным образом зависят от типа биогеоценоза.

Микробная индикация. Микробиологическая характеристика почв – наиболее сложный раздел почвенной биоиндикации. Согласно традиционным представлениям микроорганизмы — космополиты. Хотя ареалы многих почвенных микроорганизмов огромны, в определенных почвах создаются наиболее благоприятные сочетания абиотических и биотических факторов для преимущественного развития тех или иных видов. Отсюда существенные различия в составе и содержании микроорганизмов в разных типах почв. Методы микробной индикации должны учитывать зональную и природно-климатическую изменчивость сообществ бактерий, актиномицетов, дрожжей и микромицетов.

Микроорганизмы — чуткие индикаторы, быстро реагирующие на различные изменения в среде. Динамичность подавляющего большинства микробиологических показателей необычайно высока. Для микробиоты всех почв характерна сезонная, суточная изменчивость, но она не стирает специфических признаков, определяющих состав микробонаселения отдельных почвенных типов и темпы превращения органического вещества в них. По мере движения с севера на юг возрастает общая численность микроорганизмов в почве, увеличивается ее «биогенность» (насыщенность жизнью), увеличивается доля бацилл актиномицетов, работающих на более поздних этапах трансформации органического вещества, изменяется их видовой состав, снижается доля грибов, доминирующих на начальных этапах деструкционных процессов.

В индикационных исследованиях сложные микробные комплексы почв анализируют по валовым и структурным показателям. Для анализа валовых характеристик (численность, биомасса) биоты почв используют не только прямые методы учета микроорганизмов, но и косвенные — биохимические и физиологические. Для определения объемов биомассы микроорганизмов и продуктивности используют наряду с подсчетами числа клеток методами посева или прямого микроскопирования также косвенные методы — биохимические и физиологические. Биомассу бактерий, например, можно определять по специфической для прокариот мурамовой кислоте, грибную биомассу — по хитину, биомассу микроводорослей — по хлорофиллу. Эффективным для оценки микробной биомассы являются также расчеты по коэффициентам почвенного «дыхания», спектрам жирных кислот и т.д. (Anderson, Domsch, 1978; Умаров, Азиева, 1980; Lin, Brookes, 1999; Степанов, Лысак, 2002; Ананьева и др., 2008; Верховцева, Осипов, 2008).

Разработаны подходы к анализу таксономической, морфо-биологической, экологической и функциональной структуре почвенных микробных сообществ.

Таксономическая структура определяется на основании идентификации видов и более крупных таксонов микроорганизмов. Традиционным способом выделения почвенных микроорганизмов для определения видовой или родовой принадлежности являются посевы на питательные среды. Анализ видовой структуры микробных сообществ для целей индикации условий местообитаний проводится крайне редко, что

обусловлено во многих случаях, сложностью и трудоемкостью видовой идентификации микроорганизмов. Чаще анализируется соотношение крупных групп — бактерий, грибов, актиномицетов в разных почвах. На основании таких соотношений дана микробиологическая характеристика большинству типов зональных почв и выявлен такие закономерности как, например, увеличение доли бацилл и актиномицетов с севера на юг и увеличение бактериального вклада в процесс деструкции целлюлозы в южных почвах по сравнению с грибным в северных. Установлены закономерности распространения в почвах разных природно-климатических зон бактерий, принадлежащих к разным таксонам.

Морфо-биологическая структура характеризуется по набору и соотношению групп микробных клеток разных форм и размеров, наблюдаемых при прямой микроскопии почвенных образцов («микробные пейзажи»). Часто в бактериологических исследованиях такие «пейзажи» разных типов почв однообразны и сложно выявить их особенности для целей диагностики. При микологическом анализе, например, соотношение спор и фрагментов мицелия, оказывается достаточно информативным показателем. Например, по этому параметру резко различаются образцы незагрязненных и химически загрязненных (отходами фосфогипса) почв (Каниськин и др., 2009).

Функциональная структура показывает соотношение разных физиологических или эколого-трофических групп микроорганизмов в почвенном ценозе.

Анализ долей азотфиксаторов, аммонификаторов, нитрификаторов, денитрификаторов и т.д., а также гидролитиков, олиготрофов и т.д. в микробных комплексах — широко распространенный вид исследований. Однако, физиолого-биохимических процессы в почве построены по «принципу дублирования» (Звягинцев, 1987). Ситуация когда одни и те же виды микроорганизмов могут в разных условиях осуществлять противоположные физиологические процессы, например, азотфиксацию и денитрификацию, окисление и восстановление, зачастую не позволяют выявить достоверную корреляцию между соотношением физиологических групп и определенными типами и свойствами почв и степенью их преобразований.

Экологическая структура представляется как набор и соотношение групп микроорганизмов, выделенных по тому или иному экологическому фактору — кислороду, температуре, влажности, кислотности и др. Например, соотношение аэробов и анаэробов является хорошим показателем состояния почвенной микробиоты — анаэробные бактерии доминируют в почвах, где идет активное разложение органического вещества.

Выбор способа микробиологической оценки почвы зависит от целей индикационных исследований. Как правило, в почвенно-экологических исследованиях анализ общей численности и качественного состава комплексов, дополняется различными вариантами количественного анализа структуры микробных сообществ почв.

Биохимическая индикация. Почва характеризуется не только составом и численностью разных групп биоты, но и их суммарной активностью, а также активностью биохимических процессов, обусловленных наличием определенного пула ферментов, выделенных в результате жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов, а также аккумулированных почвой после разрушения клеток.

Показателями биологической активности почв, применяемых в биоиндикации, служит большой набор параметров: количественные характеристики численности и биомассы разных групп почвенной биоты, их общая продуктивность, некоторые

энергетические данные, активность основных процессов, связанных с круговоротом элементов, ферментативная активность почв, а также количество и скорость накопления некоторых продуктов жизнедеятельности почвообитающих организмов.

Распространенными методами определения микробной активности почв являются определение уровня АТФ, полифосфатов, содержания ДНК и РНК, аминокислот. Интегральные подходы позволяют оценить суммарные биологические процессы по исходным или конечным продуктам. К ним относятся определение дыхания почвы по поглощению O_2 или выделению CO_2 , учет активности азотфиксации по восстановлению ацетилена, микрокалориметрические измерения для установления уровня термостойкости, аппликационные методы с применением специальных материалов (целлюлозы, хроматографической бумаги, целлофана) для оценки скорости и степени их разложения и накопления продуктов метаболизма, например, аминокислот.

Важным диагностическим признаком почв является потенциальная активность отдельных ферментов. При этом устанавливается не количественное содержание ферментов в почве, а именно их потенциальная активность. Установлена высокая степень корреляции ферментативной активности с основными агрохимическими характеристиками. Ферменты осуществляют функциональные связи между компонентами экосистемы и, таким образом, ферментативная активность отражает функциональное состояние почвенного населения. Микроорганизмы, растения, животные являются совокупным источником поступления ферментов в почву. Почва является самой богатой системой по ферментативному разнообразию и ферментативному пулу — до 1 000 ферментов. Активность почвенных ферментов затрагивает превращения углерода, азота, фосфора, серы и окислительно-восстановительные процессы и, следовательно, отражает напряженность биохимических процессов в почве.

Почвы по ферментативной активности различаются в соответствии с их экологогенетическими особенностями. Так, в генетическом ряду от дерново-подзолистых почв к серым лесным и черноземам активность гидролитических ферментов возрастает в соответствии с увеличением общей микробиологической активности, содержанием гумуса и органических соединений азота и фосфора. В пределах подтипов и разновидностей значение имеют уже другие факторы. Например, в пределах разновидностей черноземов активность отдельных ферментов определяется не содержанием органических соединений, а значениями рН и содержанием карбонатов, оказывающих ингибирующее влияние на активность гидролитических ферментов.

Почвы естественных ландшафтов имеют повышенную ферментативную активность. Сельскохозяйственное освоение, как правило, снижает ее. Установлено, что дальнейшая эволюция биологической активности почв зависит от характера их использования. Например, окультуривание почв способствует росту активности некоторых ферментов. Развитие эрозийных процессов ухудшает основные почвенно-экологические параметры, контролирующие ферментативный пул и приводит к снижению ферментативной активности почв. В частности, степень эродированности адекватно отражается изменением сахарозной и протеазной активности.

К числу наиболее изученных видов химических воздействий на трансформаций активность почвенных ферментов можно отнести влияние тяжелых металлов (Колесников и др., 2001; Казеев и др., 2003; Даденко, 2004), нефтяное загрязнение почв (Казеев и др., 2003; Киреева и др., 2007). полиароматические соединения (Irha et al., 2003 и

др.).

Биотестирование экологической токсичности почв

Эффективным методом оценки потенциальной опасности химического, физического или биологического воздействий на природные среды, в том числе почву, является биотестирование. Биотестирование осуществляется экспериментально с использованием, как правило, стандартизованных лабораторных тест-систем, путем регистрации изменений биологически важных показателей (тест-реакций) под воздействием исследуемых проб с последующей оценкой их состояния в соответствии с выбранными критериями токсичности. Тест-реакция (или тест-функция) — одна из закономерно возникающих ответных реакций тест-системы на воздействие комплекса внешних факторов (химических, физических и биологических), выбранная для анализа состояния этой тест-системы. Тест-параметр — количественное выражение тест-реакции. Критерием токсичности называют значение тест-параметра, или правило, на основании которого делают вывод о токсичности исследуемой среды. Тест-система — это пространственно ограниченная совокупность чувствительных биологических элементов (сенсоров) и исследуемой среды, в которой они находятся.

Для обозначения основных составляющих тест-систему элементов в русскоязычных источниках широко применяются термины тест-объект и тест-культура (или тест-организм). При этом тест-объект правильно трактовать как пробу или образец, который подвергается исследованию и оказывает воздействие, вызывая тест-реакцию.

Тест-культура — лабораторная популяция особей, как правило, одного вида живых организмов (тест-организмов), искусственно поддерживаемая (культивируемая) на питательной среде в стандартных условиях и используемая при оценке токсичности при биотестировании. Фактически живая система (популяции культуры клеток, организмы или их элементы) выполняет функции чувствительного датчика, получающего сигнал от воздействующего объекта. Поэтому, подобно тому, как это принято в англоязычной литературе, применительно к этому элементу тест-системы логично употреблять термин «сенсор». Чувствительность сенсоров контролируется по модельному токсиканту (аналог «стандартного образца» в аналитических химических измерениях), регламентированному соответствующей стандартизованной методикой

Под термином же «тест-организм» предлагается подразумевать систематическое наименование вида организма, элементы или целые особи которого используются в качестве сенсоров.

Биотесты ставятся на определение общей токсичности, мутагенности и канцерогенности. Токсичность фиксируется по показателям выживаемости и плодовитости организмов, морфологическим и морфо-функциональным отклонениям в двигательной и поведенческой активности. При анализе мутагенности и канцерогенности учитываются хромосомные аномалии, генные мутации и повреждения ДНК.

Методики биотестирования основаны на сравнении эффекта тестируемых образцов с контрольными по истечении определенного времени. При этом можно оценить острое токсическое воздействие, которое определяется кратким периодом экспозиции тест-системе (от нескольких минут до 3–4 суток), хроническое токсическое воздействие (от 7 до 21 сут.). Для прогноза отдаленных последствий экспозиция длится более продолжительный период (от нескольких недель до месяцев).

Период интенсивного развития методов биотестирования и их использования в ми-

ровой практике приходится на 50-е годы прошлого столетия. С 1986 г. они впервые законодательно были внедрены в России для контроля сточных и природных вод. В настоящее время известно несколько десятков стандартов, рекомендованных для биотестирования проб в различных сферах деятельности человека. Сейчас биотестирование широко используют в экологической токсикологии для анализа природных сред, испытывавших вредное воздействие техногенных факторов, при установлении степени опасности отходов производства и потребления и т.п. Но еще раньше биотестирование нашло применение в медицине (гуманитарной и ветеринарной) для исследования свойств внутренних сред высших организмов, в сельском хозяйстве для экспресс-тестирования кормов на общую токсичность, в химии для первичной оценки свойств новых веществ и так далее.

Воздействие в тест-системе измеряется посредством имитации возможных путей поступления вредного вещества в организм, поэтому основными тестируемыми объектами являются водные среды. В качестве биологических чувствительных объектов выступают гидробионты — простейшие, водоросли, ракообразные, моллюски, рыбы и др. Изучение токсичности твердых компонентов окружающей среды (почвы, донные осадки, грунты, отходы и т.п.) считают опосредованным способом воздействия на биосенсор (Опекунов, 2006). В этом случае используют водные вытяжки или поровые воды указанных сред. Возможно, также проведение биотестов в фазе взвешенных частиц.

Параметры и меры экотоксичности. Токсичность — количественная мера. Ориентируясь на величину медианной летальной концентрации (LC_{50}), принятую как основной показатель токсичности химических веществ в общей токсикологии, токсичность определяют как величину обратной медианной летальной концентрации, устанавливаемой в 48 ч (Строганов, 1971): $T = 1/LC_{50}^{48}$.

Основными параметрами токсичности являются:

- минимально переносимая или пороговая концентрация — LC_0 ;
- медианная летальная концентрация — LC_{50} ;
- зона токсического действия — диапазон токсических концентраций от LC_0 до абсолютно летальной концентрации LC_{100} .

Количественными мерами токсичности служат:

- максимально недействующая концентрация — NOEC (no observed effect concentration);
- минимальный порог чувствительности, при котором отмечают специфические тест-реакции — LC_0 ;
- полумлетальная (полуэффективная) концентрация, вызывающая «половинный эффект» (например, гибель 50% тест-организмов за установленное время 24, 48 или 96 ч — LC_{50} и т.д.).

Биологические методы, как правило, обладают высокой чувствительностью, улавливают более низкие концентрации веществ, чем аналитические датчики, к тому же, отмечают, что по информативности для оценки последствий вредного воздействия на окружающую природную среду превосходят физико-химические методы анализа. Принято считать, что биотестирование дает информацию о неблагоприятности в опережающем режиме, до проявления видимых изменений в природных экосистемах.

Практическая востребованность методов биотестирования. В нашей стране в разных

сферах производственной деятельности (сельскохозяйственной, медицинской и природоохранной) используются наборы биотестов, регламентированные к применению для оценки качества почв приказами соответствующих министерств, методическими указаниями и руководствами. Установлены реестры методик экотоксикологического анализа в трех разных сферах: в контроле агроценозов (при оценке безопасности продукции и плодородия почв), санитарно-эпидемиологическом контроле (при определении уровня вредных воздействий относительно безопасности для здоровья человека), в экологическом контроле природных экосистем (с целью характеристики биоразнообразия и сбалансированного развития).

Известны несколько десятков методик биотестирования, но лишь около десяти из них внесены в федеральный реестр (ФР) и реестр природоохранных нормативных документов (ПНД Ф) как рекомендованные для целей практического экологического контроля окружающей среды, включая почву.

Приведем список, стандартизованных методик биотестирования, рекомендованных в настоящее время для целей токсикологического контроля почв и других объектов с указанием кодов регистрации и разработчиков.

ФР.1.39.2007.03222. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодovitости дафний (ООО «Акварос»).

ФР.1.39.2007.03221. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодovitости цериодафний (ООО «Акварос»).

ФР.1.39.2007.03223. Методика определения токсичности вод, водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по изменению уровня флуоресценции хлорофилла и численности клеток водорослей (ООО «Акварос»).

ФР.1.39.2006.02506. ПНД Ф Т 14.1:2:3.13-06 (ПНД Ф Т 16.1:2.3:3.10-06) Методика определения токсичности отходов, почв, осадков сточных, поверхностных и грунтовых вод методом биотестирования с использованием равноресничных инфузорий *Paramecium caudatum* Ehrenberg (ф-т почвоведения МГУ).

ФР 1.39.2006.0250. ПНД Ф Т 14.1:2.14-06 (ПНД Ф Т 16.1:3.11-06) Методика определения токсичности высокоминерализованных поверхностных и сточных вод, почв и отходов по выживаемости солоноватоводных рачков *Artemia salina* L. (ф-т почвоведения МГУ, биологический ф-т МГУ, ЭАЦ «Экотерра»).

ФР.1.39.2007.04104. ПНД Ф Т 16.3.12-07 Методика определения токсичности зошлаковых отходов методом биотестирования на основе выживаемости парамедий и цериодафний (ф-т почвоведения МГУ и ОАО «Всероссийский теплотехнический институт»).

ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.10-04 (ПНД Ф Т 16.1:2.3:3.7-04) Методика определения токсичности проб поверхностных пресных, грунтовых, питьевых, сточных вод, водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по изменению оптической плотности культуры водоросли хлорелла (*Chlorella vulgaris* Beijer). (Красноярский государственный университет).

ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06 (ПНД Ф Т 16.1:2:3:3.9-06) Методика определения токсичности водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов, питьевой, сточной и природной воды по смертности тест-объекта *Daphnia magna* Straus. (Красноярский го-

сударственный университет).

ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.11-04 (ПНД Ф Т 16.1:2.3:3.8-04) Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод и отходов по изменению интенсивности бактериальной биолюминесценции тест-системой «Эколюм» на приборе «Биотокс-10». (ООО НЦ «Экологическая перспектива»).

ПНД Ф Т 16.2:2.2-98 Методика определения токсичности почвы и донных осадков по хемотаксической реакции инфузорий (АОЗТ «Спектр-М»).

ПНД Ф Т 14.1:2:3:4.2-98 Методика определения токсичности воды по хемотаксической реакции инфузорий. (АОЗТ «Спектр-М»).

ФР.1.31.2009.06301 Методика выполнения измерений индекса токсичности почв, почвогрунтов вод и отходов по изменению подвижности половых клеток млекопитающих *in vitro* (ф-та почвоведения МГУ, Институт экологического почвоведения МГУ, ЗАО ФИРМА «БМК-ИНВЕСТ», ООО НПФ «Биогнозис», ЭАЦ ЭКОТЕРРА и Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН).

Как видно, широко используемые в экотоксикологическом контроле методики, главным образом, основаны на реакциях гидробионтов разной таксономической принадлежности: низшие ракообразные, зеленые протококковые водоросли, равноресничные инфузории. Оценка воздействия токсикантов производится на основании подсчета показателей смертности особей, плодовитости, подавления прироста численности популяции клеток водорослей, потере подвижности инфузорий и др. Кроме того, для анализа природных сред и техногенных объектов рекомендованы люминесцентные бактерии (лиофильно высушенный препарат «Эколюм»). Тест-функцией в этом случае служит снижение интенсивности свечения препарата под влиянием токсиканта.

Для анализа почв в агроценозах обычно применяются семена высших растений. Тест-параметрами у них служат показатели прорастания: всхожесть, энергия прорастания, дружность прорастания, скорость прорастания), а также показатели интенсивности начального роста семян (длина корней, длина зеленых проростков, масса корней, масса зеленых проростков). Лучшие результаты дают мелкие семена (кресс-салат, редис, горчица, пшеница и др.) с небольшим запасом питательных веществ, а, следовательно, более подверженные воздействию влиянию внешних факторов.

Спектр тест-организмов широк, однако ни один из видов не может служить универсальным индикатором, в равной степени чувствительным ко всем экологическим факторам, из-за избирательности действия потенциальных токсикантов. С введением каждого дополнительного объекта надежность схемы испытаний повышается, однако бесконечное расширение ассортимента обязательных объектов невозможно. В связи с этим для каждого предлагаемого метода биотестирования должно быть определено строгое целевое назначение, обозначена область применения и очевидные преимущества перед рекомендованными ранее (Филенко, 2007).

Биотестирование, в качестве метода дополняющего биоиндикацию и химико-аналитический комплекс, обладает рядом несомненных достоинств. Биотесты позволяют фиксировать негативные изменения при относительно слабых антропогенных нагрузках в режиме, опережающем видимые их проявления. В тест-реакции суммируется действие всех биологически вредных факторов, включая физическое и химическое воздействие.

Помимо задач экологической оценки природных сред (почвы и воды) биотесты

очень востребованы в других сферах. Например, биотестирование применяется для экспериментального установления класса опасности отходов производства и потребления. В нашей стране этот способ регламентирован Приказом № 511 МПР РФ, которым утверждены 2001 г. «Критерии отнесения опасных отходов к определенному классу опасности». Результаты биотестирования используются при сертификации различных биопрепаратов, сорбентов нефтепродуктов и других токсикантов, контроле качества биоремедиации воды и почвы (Терехова и др., 2006).

Так, в нашей работе методы биотестирования нашли применение при экологической сертификации микробиологических препаратов, рекомендованных для очистки природных объектов от нефтяных загрязнений на территории Салымского нефтяного месторождения в Сибири, в Усинском районе Республики Коми (Экологические основы оптимизированной технологии..., 2007), на акватории Балтийского моря (Сребняк и др., 2008; Terekhova et al., 2008). Результаты биотестов используются и для контроля качества восстановительных работ на нарушенных участках почв.

Особый интерес в последние годы вызывают исследования экологической токсичности наноматериалов, в том числе и потенциальных загрязнителей почв (Lin, 2007; Heinlaan et al., 2008; Lewinski et al., 2008).

Методические и организационные проблемы применения биотестов к анализу почв. Биотестирование как метод исследования используют специалисты различных областей науки: в экологической токсикологии для анализа вод и почв, в гуманитарной и ветеринарной медицине для исследования свойств внутренних сред высших организмов, в сельском хозяйстве для экспресс-тестирования кормов на общую токсичность, в химии для первичной оценки свойств новых веществ и так далее. Однако, набор биотест-систем, использующихся для анализа экологической токсичности почв по сравнению с водными объектами, весьма ограничен.

Почва как чрезвычайно гетерогенная среда с большим количеством питательных элементов представляет собой сложный объект для биотестирования. Результат экспериментального тестирования почв во многом определяется процедурой подготовки проб к биологическому исследованию, условиями биотестирования и выбором тест-организма. Известно, например, что присутствие большого количества биогенных элементов в водной вытяжке из почвенных образцов затрудняет применение зеленых протококковых водорослей для биотестирования экотоксичности почв. Также показано, что изменение солености водных растворов влияет на устойчивость солоноватоводных рачков *Artemia salina* к воздействию загрязнителей.

Важная задача, которую необходимо решать с целью повышения эффективности биотестирования, заключается в совершенствовании процедуры отбора репрезентативных проб и оптимизация условий подготовки проб с учетом особенностей химического и агрегатного почвенных образцов (Бурдина и др., 2007).

В настоящее время активно ведутся работы по сравнению эффективности существующих методик биотестирования (Davoren, Fogarty, 2004). В ходе анализов наиболее распространенных групп загрязнителей — тяжелых металлов, нефти и нефтепродуктов, хлорорганических соединений и т.п. накоплено достаточно данных, свидетельствующих о том, что ответ биотест-систем зависит от качества загрязнителя.

По результатам экспериментального определения токсичности более 500 образцов почв и отходов различного происхождения мы провели сравнение чувствительности

некоторых стандартных биотестов к разным видам загрязнений (Бурдина, Терехова, 2005). Анализ результатов проведен по двум методикам, наиболее часто используемым в оценке экотоксичности образцов отходов и природных сред. Эти тест-системы основаны на выживаемости пресноводных гидробионтов из двух таксономических групп — ветвистоусые низшие ракообразные *Daphnia magna* и простейшие *Paramecium caudatum*. Выявлено, что независимо от характера загрязнения пробы самым чувствительным является тест на дафниях, существенно меньшей чувствительностью характеризуется тест на простейших. Согласно результатам биотестирования, образцы, загрязненные нефтью и нефтепродуктами, обладают наибольшей токсичностью по сравнению с другими видами отходов и загрязнений. Итоговый анализ соотношения токсичных и нетоксичных образцов свидетельствует, что предусмотренный стандартными методиками анализ водной вытяжки из загрязненных почв не в полной мере отражает степень потенциальной опасности загрязненных образцов, поскольку часть токсичных компонентов связывается в почве и не переходит в водный раствор.

Отсюда следует, что для разных видов поллютантов, очевидно, необходимо подбирать методы с учетом диапазона их чувствительности. Кроме того, надо расширять спектр методик биотестирования, предназначенных для экотоксикологической оценки почв. Наиболее адекватная оценка токсичности почв, очевидно, может быть получена в биотест-системах с применением почвообитающих организмов, т.е. педобионтов.

В научных целях применяются некоторые зоологические виды: энхетреиды, дождевые черви. Международные стандарты, регламентирующие, например, применение культуры дождевых червей для анализа почв, используются в нашей стране, но в основном, лишь в контроле качества пестицидов при их сертификации. Однако, эти методы, в соответствии с существующими в нашей стране правилами организации экологического контроля, не могут быть использованы для оценки загрязненности природных почв или в других видах испытаний. Для этих целей методики должны быть стандартизованы и внесены в соответствующие государственные природоохранные реестры методик выполнения измерений (МВИ). Внедрение метрологически аттестованных методик биотестирования почв, основанных на реакции почвообитающих организмов, остается весьма актуальной проблемой.

Определенные ограничения для широкого использования биотестов в целях производственного и государственного контроля почв представляют в нашей стране недостаток инструментальных методов, подобных *toxkits* — биотест-системам, разработанным в Бельгии (<http://www.microbiotests.be/>), дефицит методической информации, коллекций тест-культур, отсутствие подготовленных специалистов.

Частично восполнить некоторые из указанных организационных недостатков, помимо организации производства оборудования, необходимого для биотест-лабораторий (что уже делается и в нашей стране: <http://www.energolab.ru/>, <http://www.bmk-invest.ru/>, <http://www.biotox.ru/>), могут учебно-методические семинары, мастер-классы специалистов, стажировки в лабораториях биотестирования, программы дополнительного образования университетов.

Все эти вопросы тесно связаны с проблемой создания «глобальных индикаторных сетей» («*global indicator networks*»), которая явилась основной темой обсуждения на 17-й Международной конференции по биоиндикации окружающей среды, прошедшей в

2009 г. в Москве. Под эгидой Международного общества биоиндикаторов окружающей среды (the International Society of Environmental Bioindicators — ISEBI) создана рабочая группа специалистов, которая как предполагается, будет анализировать приемлемость методов биоиндикации качества среды одновременно для здоровья человека и природных экосистем, способствовать скоординированной работе существующих сетей биомониторинга, согласованности в требованиях разных государств к использованию биотестов.

Взаимное влияние химических свойств почв и состава и функционирования биоты в связи с проблемой сохранения биологического разнообразия

Т.А. Соколова, В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова

Теоретические основы для понимания и изучения взаимосвязей и взаимных зависимостей между свойствами почвы и составом и функционированием биоты заложены в работах В.В. Докучаева, который рассматривал живое вещество как один из факторов почвообразования.

По словам В.И. Вернадского (1990) «... на земной поверхности нет химической силы, более постоянно действующей, а поэтому и более могущественной по своим конечным последствиям, чем живые организмы...».

Г.В. Добровольский и И.С. Урусевская (2004) отмечают, что в почвах обитает 92–93% всех известных на Земле видов растений и животных; биологическая масса организмов суши составляет 99,8% всей биомассы Земли, хотя суша занимает менее трети ее поверхности. Поэтому именно почва является основным источником генетического разнообразия жизни на нашей планете.

А.А. Роде (1958), анализируя учение В.В. Докучаева о факторах почвообразования, предлагал называть собственно факторами почвообразования тела, с которыми почва обменивается веществом и энергией, в том числе живое вещество, наряду с материнской породой, атмосферой и солнцем. Живое вещество можно подразделить на высшие зеленые растения и высшие позвоночные животные. А.А. Роде считал, что низшие растения (грибы, актиномицеты, бактерии) и мелкие позвоночные животные следует рассматривать скорее как составную часть почвы, чем фактор почвообразования. Он подчеркивал, что участие высших растений в процессе почвообразования осуществляется через взаимодействие почвы с корневыми системами растений и через отдачу на поверхность почвы и в ее толщу отмирающих остатков. Испарение влаги с поверхности листьев под влиянием лучистой энергии солнца приводит к току влаги из почвы в растения и к возникновению градиента сосущей силы, направленной в ризосферу. Корни растений извлекают из почвы питательные вещества, механизм поглощения которых основан на реакциях обмена и сопровождается выделением в окружающую среду ионов H^+ и HCO_3^- .

Вторая важная сторона участия растений в почвообразовании связана с процессом фотосинтеза. Часть лучистой энергии солнца, поступающей на поверхность зеленых органов, улавливается ими и расходуется на расщепление молекул воды и построение органических соединений. Хотя этот процесс происходит вне почвы, при отмирании растительных остатков они становятся составной частью почвы, и в процесс

почвообразования вовлекается углерод в форме неустойчивых химических соединений, ранее находившийся в составе атмосферы. Таким образом, высшие растения играют роль посредников в обмене веществом и энергией между почвой, атмосферой и солнцем, и этот обмен сопровождается преобразованием вещества и энергии.

Растения обеспечивают несколько взаимосвязанных потоков вещества и энергии: поток зольных элементов из глубоких слоев почвы на ее поверхность и в ее верхние слои, поток органических соединений, синтезированных из углерода атмосферы, поток почвенной влаги, направленный в верхние слои почвы, на ее поверхность и в атмосферу, поток лучистой энергии, преобразованный в другие ее формы, направленный в толщу почвы, поток CO_2 , направленный из почвы в атмосферу, поток кислорода, направленный из атмосферы в почву.

Именно эти процессы и потоки имеют своим результатом возникновение важнейшего почвенного свойства — ее плодородия, и с этой точки зрения биологический фактор почвообразования является ведущим. Вместе с тем, разнообразие почв на земном шаре в равной степени формируется всеми факторами и условиями почвообразования.

Деятельность растений, животных и микроорганизмов являются неотъемлемой частью процесса формирования почв, причем многие живые организмы и продукты их жизнедеятельности непосредственно входят в состав почв. Роль зеленых растений в почвообразовании заключается, прежде всего, в том, что они — основные продуценты и поставщики органического вещества. Биологический фактор — единственный из всех факторов почвообразования, который играет ключевую роль во всех трех главных аспектах почвообразования — энергетическом, материальном и функциональном.

Важнейшей отличительной особенностью педосферы, как биокосной системы, является способность накапливать твердофазные продукты функционирования в своем составе, в том числе гумус и органо-минеральные соединения. Длительное функционирование такой системы приводит к постепенному построению собственного устойчивого твердофазного регулятора, существенно влияющего на текущее и будущее функционирование системы и все поверхностные планетарные потоки и циклы, проходящие через нее и с ее участием. Таким образом формируются обратные регуляторные связи, когда новая педоматрица модифицирует, регулирует и переформирует не только функционирование собственно почвенной системы, но и внешние ее связи-потоки в системах более высокого ранга — атмо-, гидро- и биолитосферные. При этом на каждой специфичной литоматрице происходит своего рода «отбор» или «выбор» живых организмов, способных существовать «в» и «на» такой породе, а также отбор-выбор гидрологических, геохимических, минералогических и других процессов, которые могут реализоваться в данной литоматрице при заданных климатических условиях.

Взаимная зависимость и взаимное влияние между свойствами почв и составом и функционированием биоты наиболее очевидно проявляются в сформулированном В.В. Докучаевым (1950) законе широтной и вертикальной зональности почв. Но и в пределах каждой природной зоны эти зависимости и связи проявляются достаточно отчетливо, обуславливая, наряду с другими факторами, разнообразие почв и почвенного покрова.

Уже в процессе формирования почвенно-растительного покрова осуществляется самое тесное взаимодействие почвы с биотическим компонентом, без которого (взаи-

модействия) невозможен сам процесс почвообразования. При этом свойства образующихся почв во многом определяются составом и функционированием биоты. В свою очередь, сформировавшиеся почвы с присущими им характеристиками, в том числе и химическими, в значительной степени определяют состав биоты и являются важным условием ее существования и нормального функционирования в пределах распространения данного почвенного таксона.

Связь между свойствами почв и биотой может быть прямой и непосредственной — когда свойства почвы зависят только от состава и функционирования биоты и только почвенные характеристики влияют на биотический компонент экосистемы при соблюдении равенства других факторов и условий почвообразования. В других случаях, при отсутствии такого равенства, эта взаимная зависимость проявляется не только непосредственно, но и через влияние других факторов почвообразования.

Ниже приводятся взятые из разных природных зон примеры взаимных связей между наиболее важными химическими свойствами почв и составом и функционированием биоты, в связи с проблемой сохранения биоразнообразия.

Взаимное влияние и взаимные связи между кислотно-основными свойствами почв и составом и функционированием биоты в подзолистой зоне

В пределах таежной зоны почвенный покров выровненных водораздельных поверхностей, сложенных бескарбонатными суглинисто-глинистыми породами, представлен преимущественно подзолистыми, болотно-подзолистыми и болотными почвами под различными типами растительных ассоциаций. Коренные леса в пределах северной и средней тайги в Европейской России представлены преимущественно ельниками.

На почвах легкого гранулометрического состава преобладающими почвами являются иллювиально-железистые и иллювиально-гумусово-железистые подзолы и подбуры (Таргульян, 1971; Добровольский, Урусевская, 2004). В пределах Европейской территории России они формируются преимущественно под сосновыми лесами с преобладанием лишайников и мхов в напочвенном покрове.

В классификации почв СССР (Классификация и диагностика ..., 1977) суглинистые подзолистые почвы и песчаные подзолы рассматривались в рамках одного типа. В более поздней классификации почв России (Классификация ..., 2000) они разделяются на самом высоком уровне отдела: суглинистые подзолистые почвы отнесены к отделу текстурно-дифференцированных почв, а песчано-супесчаные подзолы — к отделу альфегумусовых почв.

Сам факт преобладания еловых лесов на подзолистых почвах суглинисто-глинистого состава и сосновых лесов на иллювиально-железистых подзолах можно рассматривать как отмеченный В.О. Таргульяном своего рода «отбор» или «выбор» живых организмов, способных существовать на разных литоматрицах. Поскольку литоматрица наследуется почвенным профилем и является неотъемлемой частью твердой фазы минеральных горизонтов, в той или иной мере сохраняющейся в процессе почвообразования, почва является важнейшим фактором сохранения биоразнообразия.

Сравнительный анализ кислотно-основных характеристик типичной суглинистой подзолистой почвы и песчаного иллювиально-железистого подзола

В данной работе анализируются материалы, относящиеся в основном к двум почвенным профилям — подзолистой типичной (П) почве на суглинке и иллювиально-железистому подзолу (П^ж) на песчано-супесчаных отложениях.

Разрез типичной подзолистой почвы заложен в окрестностях г. Сыктывкара на выровненной водораздельной поверхности на однородных покровных суглинках под ельником-зеленомошником. Лес еловый с примесью осины и березы; в подросте — пихта, ель; в подлеске — рябина, жимолость, ольха; в напочвенном покрове преобладают гипновые мхи, черника, встречаются земляника, костяника, седмичник, единично — хвощ и кислица.

Условия почвообразования и сама почва подробно охарактеризованы в литературе (Забоева, 1975; Путеводитель ..., 1997). Особенностью исследованного профиля является наличие горизонта В_f в пределах элювиального по илу горизонта, что можно рассматривать как результат наложения современного альфегумусового процесса на ранее сформированный текстурно- дифференцированный почвенный профиль (Тонконогов, 1999). Общие свойства и кислотно-основная буферность этой почвы охарактеризована в работах Е.В. Шамриковой (Шамрикова, 2001; Шамрикова и др., 2002, 2003).

Разрез иллювиально-железистого подзола заложен в Кандалакшском заповеднике на острове Великий на плоской вершине моренного холма на плохо сортированных моренных отложениях с большим количеством валунов и хряща; мелкозем имеет супесчаный гранулометрический состав. Растительность представлена разреженным сосновым лесом с примесью березы; в кустарничковом ярусе — багульник, брусника, черника, вороника, в напочвенном покрове — ягель, зеленые мхи и лишайники.

При обсуждении привлекались также материалы, относящиеся еще к одному профилю иллювиально-железистого подзола, заложенного в подзоне средней тайги на террасе р. Вычегды и подробно изученного И.В. Забоевой (1975). Этот профиль развивается в тех же климатических условиях, что и профиль типичной подзолистой почвы на покровных суглинках, но на других почвообразующих породах — древне-аллювиальных кварцевых песках.

В соответствии со схемой почвенно-географического районирования (Добровольский, Урусевская, 2004) разрез из Кандалакшского заповедника находится в подзоне северной тайги в пределах Кольско-Карельской провинции иллювиально-гумусовых и болотных почв. Разрезы, заложенные на территории республики Коми, расположены в подзоне средней тайги в пределах Онего-Вычегодской провинции подзолистых и болотно-подзолистых почв.

В табл. 14 и 15 представлены соответственно общие химические свойства исследованных почв и показатели их кислотно-основной буферности. Из таблиц видны существенные различия между подзолистой почвой на суглинке и П^ж на песках по большинству показателей.

Значения рН в суглинистой подзолистой почве по всему профилю примерно на 0,5 единиц выше, чем в П^ж Кандалакшского заповедника, причем в органогенном горизонте это различие достигает 1,5 единиц рН, т.е. П^ж характеризуется значительно более высокой актуальной кислотностью. Во всех горизонтах, кроме подзолистого, значения рН КС1-вытяжки в П^ж также на 0,3–0,4 единицы ниже, чем в суглинистой подзо-

Таблица 14. Физико-химические свойства почв и содержание илистой фракции в типичной суглинистой подзолистой почве и иллювиально-железистых подзолах.

Горизонт, глубина, (см)	С, г/кг	рН		Ммоль экв/кг							Ил, %	
		H ₂ O	KCl	Обменные (в скобках указано количество катиона, переходящее в водную вытяжку)				Гидр. кисл.	По Тамму			
				Ca	Mg	H	Al		Al	Fe		
Типичная суглинистая подзолистая почва, окрестности г. Сыктывкара												
АО (0-4)	265	5,5	4,8	199 (13)	87(5)	9,8	17,6	224	81	7	Не опр.	
A2 ₁ (4-12)	8	5,1	3,6	7	2	0,5	22,5	31	89	18	7	
B _f (12-17)	12	5,0	4,1	18	2	0,1	23,5	50	471	75	10	
A2 ₂ (17-35)	4	5,1	4,4	19	3	0,1	13,6	28	176	38	9	
A2B (35-45)	3	5,3	4,3	28	9	0,1	16,4	34	180	39	11	
B2 (80-100)	3	5,8	4,4	110	70	0,2	5,8	22	123	39	31	
Подзол иллювиально-железистый, Кандалакшский заповедник												
АО (0-17)	343	3,96	2,90	87(2,8)	49(2,6)	64	16	899	Не опр.	25	Не опр.	
A2 (17-28)	6	4,58	3,64	Не опр.	4	1,4	0,8	28	Не опр.	16	3	
B _f (28-62)	5	4,76	3,85	Не опр.	4	1,0	0,7	37	Не опр.	41	5	
BC (62-80)	3	4,93	4,06	Не опр.	3	0,8	0,5	35	Не опр.	46	5	
Подзол иллювиально-железистый, терраса р. Вычегды*)												
АО (0-2)	502	3,8	3,3	54	33	17	Не опр.	459	185	38	Не опр.	
A2 (2-7)	6	4,1	3,5	3	2	2	Не опр.	Не опр.	15	18	3	
B _f (20-29)	4	5,1	4,6	2	1	2	Не опр.	16	137	48	5	
BC (59-70)	2	5,3	4,6	2	1	1	Не опр.	10	26	13	3	

*) Составлено по данным И.В.Забоевой (1975)

Таблица 15. Значения pH начальной точки титрования (НТТ), общая буферность к кислоте от pH НТТ до pH3 (Σ_a) и к основанию от pH НТТ до pH 10 (Σ_B) и буферность по интервалам значений pH, равным 1, водной суспензии и водной и KCl-вытяжек, ммоль экв/кг, по данным непрерывного потенциометрического титрования. В скобках указан процент буферности в данном интервале pH от Σ_a и Σ_B .

Гори- зонт	Образец	Σ_a	Буферность к кислоте по интервалам значений pH			pH НТТ	Буферность к основанию по интервалам значений pH							Σ_B
			4-3	5-4	6-5		3-4	4-5	5-6	6-7	7-8	8-9	9-10	
Типичная суглинистая подзолистая почва, окрестности г. Сыктывкара														
АО	H ₂ O сусп.	234	117(50)	68(29)	49(21)	5,4	нет	нет	19(5)	57(16)	73(20)	53(15)	158(44)	360
	H ₂ O вытяжка	29	18(62)	9(31)	2(7)	5,7	нет	нет	4(12)	6(18)	8(18)	7(21)	10(30)	38
	KCl вытяжка	51	44(86)	7(14)	нет	4,1	нет	2(5)	5(12)	7(16)	8(19)	8(19)	13(30)	43
A2 ₁	H ₂ O сусп.	26	12(46)	8(31)	6(23)	5,4	нет	нет	3(4)	8(17)	9(19)	11(23)	16(34)	47
	KCl вытяжка	3	3(100)	<1	нет	4,1	нет	8(27)	8(27)	2(7)	2(7)	3(10)	7(23)	30
B _f	H ₂ O сусп.	32	26(81)	6(19)	нет	4,9	нет	2(1)	12(7)	17(10)	29(17)	38(22)	76(44)	174
	KCl вытяжка	3	3(100)	нет	нет	4,0	нет	5(25)	3(15)	1(5)	1(5)	7(35)	3(15)	20
A2 ₂	H ₂ O сусп.	17	12(71)	5(29)	нет	5,1	нет	нет	8(10)	11(13)	11(13)	18(21)	36(43)	84
	KCl вытяжка	3	3(100)	<1	нет	4,4	нет	4(24)	4(24)	2(12)	1(6)	2(12)	4(24)	17
A2B	H ₂ O сусп.	16	9(56)	6(38)	нет	5,4	нет	нет	10(9)	14(13)	16(15)	26(22)	41(38)	107
	KCl вытяжка	3	3(100)	Нет	нет	4,0	нет	7(29)	6(25)	1(4)	1(4)	2(8)	7(29)	24
B2	H ₂ O сусп.	30	18(60)	21(24)	<1	5,8	нет	нет	1(2)	7(12)	14(25)	11(19)	24(42)	57
	KCl вытяжка	4	2(50)	2(50)	нет	4,4	нет	1(20)	<1	<1	<1	1(25)	3(75)	4
Подзол иллювиально-железистый, Кандалакшский заповедник														
АО	H ₂ O сусп.	10	10(100)	нет	нет	3,65	10(2)	68(11)	82(14)	90(15)	106(18)	124(21)	120(20)	600
	H ₂ O вытяжка	15	12(80)	3(20)	нет	4,25	нет	6(19)	4(13)	4(13)	4(13)	5(16)	8(26)	31
	KCl вытяжка	нет	нет	нет	нет	2,80	23(30)	13(17)	5(6)	6(8)	6(8)	9(12)	15(19)	77
A2	H ₂ O сусп.	4	3(75)	1(25)	нет	4,25	нет	1(6)	1(6)	1(13)	2(14)	3(24)	5(39)	13
	KCl вытяжка	1	1(100)	нет	нет	3,60	1(9)	4(40)	1(5)	1(5)	1(10)	1(10)	2(20)	10
B _f	H ₂ O сусп.	8	6(84)	2(16)	нет	4,75	нет	1(2)	2(8)	2(8)	3(13)	7(28)	10(41)	25
	KCl вытяжка	3	3(100)	нет	нет	4,00	нет	3(40)	1(20)	<1	<1	1(20)	1(20)	6
BC	H ₂ O сусп.	6	5(80)	1(20)	нет	5,00	нет	нет	2(12)	1(7)	2(12)	3(22)	7(48)	15
	KCl вытяжка	3	3(100)	нет	нет	4,00	нет	1(25)	1(25)	<1	<1	1(25)	1(25)	4

листой почве, а в органогенном горизонте это различие достигает почти двух единиц рН. Из этих материалов можно заключить, что в $P^{иж}$ содержится значительно больше наиболее сильно-кислотных обменных компонентов. Органогенный горизонт подзола содержит несколько большее количество органического вещества, значительно меньше обменных оснований (Са и Mg) и больше обменных H^+ и Al и характеризуется более высокой гидролитической кислотностью, чем органогенный горизонт типичной суглинистой подзолистой почвы. Такие же различия выявлены и при сравнении типичной подзолистой почвой и иллювиально-железистым подзолом террасы р. Вычегды, но в этом случае они наблюдаются только в самой верхней части профиля, охватывающей органогенный и подзолистый горизонты.

В соответствии с величинами рН и составом обменных катионов между типичной подзолистой почвой на суглинке и песчаным иллювиально-железистым подзолом наблюдаются существенные различия в величинах и структуре кислотно-основной буферности, особенно в органогенном и подзолистом горизонтах, которая определялась методом непрерывного потенциометрического титрования с использованием ранее предложенных критериев (Иванова, Соколова, 1998; Соколова и др., 2001).

Буферность к кислоте водной суспензии в интервале значений рН от начальной точки титрования (НТТ) до 3 в суглинистой подзолистой почве превышают таковые в $P^{иж}$ по всему профилю, причем в органогенном горизонте различия измеряются более, чем порядком величин. Структура буферности в почвах П и $P^{иж}$ также различна: в первом случае на интервал значений рН 4–3 приходится 50% от общей буферности в интервале рН от НТТ до 3, а остальные 50% примерно поровну распределяются между интервалами 6–5 и 5–4. В $P^{иж}$ на интервал значений рН 4–3 приходится 75–100% от общей буферности, а остальные буферные реакции протекают в диапазоне значений рН 5–4: в интервале значений рН 6–5 буферность отсутствует, поскольку рН НТТ водной суспензии лежит ниже этой величины.

Указанные различия связаны, прежде всего, с более высоким содержанием обменных оснований и, возможно, солей сильных оснований с органическими анионами в суглинистой подзолистой почве по сравнению с $P^{иж}$. Именно эти компоненты, как показал специально проведенный эксперимент, определяют буферность к кислоте органогенных горизонтов лесных почв (Шамрикова и др., 2002).

Аналогичные различия в величине и структуре буферности к кислоте выявлены и для водной вытяжки из органогенного горизонта, которая обусловлена преимущественно присутствием анионов слабых органических кислот. Что касается буферности к кислоте KCl-вытяжки из органогенного горизонта, то в $P^{иж}$ она полностью отсутствует, т.к. рН НТТ этой вытяжки ниже 3, в то время как в суглинистой подзолистой почве буферность к кислоте KCl-вытяжки проявляется в интервалах рН 5–4 и 4–3. Это значит, что в органогенном горизонте $P^{иж}$ имеются переходящие в эту вытяжку кислотные компоненты с pK_a в этих интервалах рН.

В нижележащих подзолистом и иллювиальном горизонтах буферность к кислоте водных суспензий в почве П также в несколько раз выше, чем в соответствующих горизонтах $P^{иж}$ за счет более тяжелого гранулометрического состава и, соответственно, более высокого содержания обменных катионов и несиликатных соединений Fe и Al. Ранее для минеральных горизонтов суглинистых подзолистых почв было показано, что и обменные основания, и обменный Al, и несиликатные соединения Fe и Al спо-

собны обеспечить буферность при взаимодействии с кислотой в процессе титрования (Соколова и др., 2001; Шамрикова и др., 2002), что находится в согласии с концепцией буферных зон Б. Ульриха (Ulrich, 1983).

В нативных условиях существенное превышение величин буферности к кислоте водных вытяжек и водных суспензий во всех генетических горизонтах над соответствующими величинами в иллювиально-железистом подзоле имеет большое экологическое значение. Известно, что временное варьирование значений рН по сезонам года и по годам с разными погодными условиями в органогенном и подзолистом горизонтах подзолистых почв может достигать 1,5 и более единиц рН (Абрамова, 1947; Коробова, 1996). Очевидно, что высокие значения буферности к кислоте не позволяют опускаться значению рН почвенных растворов ниже определенной величины. Это обстоятельство, в свою очередь, препятствует появлению в почвенном растворе алюминия в токсичных для биоты концентрациях.

В условиях техногенного загрязнения на основе выявленных различий в величинах и структуре буферности к кислоте между П и П^{иж} можно прогнозировать разную устойчивость исследованных почв к воздействию кислых осадков, – очевидно, для П^{иж} эта устойчивость будет значительно ниже, чем для суглинистых подзолистых почв.

Буферность к основанию водной суспензии и КС1-вытяжки органогенного горизонта в П^{иж} оказалась существенно выше, чем в суглинистой подзолистой почве за счет более высокой обменной кислотности и более низкого значения рН НТТ. Органогенные горизонты этих двух почв различаются также и по структуре буферности – в соответствии с более низкими значениями рН НТТ, в П^{иж} буферность к основанию проявляется уже в интервале рН 3–4 и продолжает фиксироваться при всех более высоких значениях рН, в то время как в суглинистой подзолистой почве в соответствии с более высоким значением рН НТТ она наблюдается только, начиная с интервала рН 5–6. Буферность к основанию водной вытяжки в органогенном горизонте И^{иж} несколько ниже, чем органогенном горизонте суглинистой подзолистой почвы (31 и 38 ммоль экв./100 г соответственно), причем в первом случае в составе водной вытяжки присутствуют более сильнокислотные компоненты, которые титруются в интервале значений рН 4–5.

В минеральных горизонтах буферность к основанию и водных суспензий, и КС1-вытяжек в П^{иж} в несколько раз ниже, чем в суглинистой подзолистой почве за счет меньшего абсолютного содержания обменных кислотных компонентов.

Из представленного материала можно заключить, что органогенные горизонты П^{иж} по сравнению с аналогичными горизонтами суглинистых подзолистых почв характеризуются более высоким содержанием растворимых в воде и обменных кислотных компонентов, и эти компоненты обладают большей кислотной силой, т.е. более низкими значениями рК_а. Этот вывод, сделанный на основании сравнения данных по индивидуальным разрезам, подтверждается большим существующим литературным материалом по суглинистым подзолистым почвам и П^{иж} северной и средней тайги Европейской части России (Скляров, Шарова, 1970; Таргульян, 1971; Почвы Карелии ..., 1971; Забоева, 1975; Почвы сосновых лесов ..., 1978; Тонконогов, 1999).

Выявленные различия в кислотно-основном состоянии между П и П^{иж} нельзя отнести за счет существенной разницы в климатических условиях, тем более, что из сравниваемых профилей оба разреза из республики Коми находятся в одних и тех же

условиях климата. Все рассмотренные профили хорошо дренированы. Очевидно, основным фактором, определяющим различия в химических свойствах почв, являются разный состав биоты и разный характер ее функционирования, которые, в свою очередь, вызваны различиями в свойствах литоматрицы, т.е. в литологическом составе и свойствах почвообразующих пород.

Различия в составе и функционировании биоты — основной фактор формирования различий в кислотно-основных свойствах между суглинистыми подзолистыми почвами и иллювиально-железистыми подзолами в связи с проблемой сохранения биоразнообразия

Кислотно-основное состояние любой почвы определяется соотношением количества поступающих в почву и выщелачиваемых из почвы кислотных компонентов и катионов, которые являются источником основности и которые представлены, прежде всего, Ca, Mg, K, Na. Эти катионы в почвоведении называются «основными катионами» или просто «основаниями». Наибольшее влияние на кислотно-основные свойства в бескарбонатных почвах оказывают основания, присутствующие в обменном состоянии в ППК и в составе почвенного раствора а в карбонатных почвах — также в составе карбонатов щелочных и щелочноземельных металлов (Орлов, 1992).

Термин «основания» не вполне соответствующий понятию «основания» в химии, исторически широко используется в почвоведении и смежным наукам по следующим причинам. В почвах, не подверженных техногенному влиянию, анионная часть почвенного раствора представлена, прежде всего, бикарбонат-ионом HCO_3^- и анионами органических кислот. В таких условиях, чем выше концентрация Ca, Mg, K, Na, тем выше будет величина pH почвенного раствора, т.к. бикарбонаты этих катионов и их соли с органическими анионами имеют щелочную реакцию и поэтому являются носителями основности.

Увеличение относительной доли оснований в обменном состоянии также приводит к повышению pH почвы за счет смещения катионно-обменных равновесий, прежде всего, для пары самых распространенных в кислых почвах катионов — Ca и Al.

Источником Ca, Mg, K, Na в почвах являются содержащиеся в почвообразующей породе минералы (за исключением торфяных почв). При этом основания поступают в почвенный раствор и в ППК или непосредственно при выветривании минералов, или предварительно пройдя через биологический круговорот и освобождаясь при минерализации растительных остатков.

Основное количество кислотных компонентов образуется в почве в процессе функционирования почвенной биоты. Известно, что большая часть высших растений, формирующих лесные биогеоценозы, а также многие сельскохозяйственные культуры, в процессе своего роста и развития поглощают катионы в большем количестве, чем анионы. Для поддержания электронейтральности в системе растения продуцируют протон, который поступает с корневыми выделениями в окружающую среду, способствуя, таким образом, ее подкислению (Abrahamsen, Stuanes, 1983; Барбер, 1988 и др.).

Главным фактором, который контролирует кислотно-основное состояние почв, является деятельность микробиоты. Деятельность микроорганизмов является важнейшим источником CO_2 в почвенном воздухе и, соответственно — источником угольной кислоты в почвенном растворе.

Бактерии играют ключевую роль в циклах азота и серы, к уникальным функциям прокариотов относятся такие процессы, как азотфиксация, метаногенез, сульфат-редукция (Добровольская, 2002). Трансформация соединений С, N, S в зависимости от почвенных условий может происходить с выделением или поглощением протона.

Продукция органических кислот бактериями осуществляется с помощью трех основных механизмов (Звягинцев и др., 2005) — ферментации (образования конечных продуктов метаболизма, преимущественно уксусной, молочной и бутировой кислот), катаболизма (деградации макромолекул протеинов и сложных полисахаридов в окислительных условиях с образованием аминокислот и ароматических органических кислот) и экскреции (выделения органических кислот в условиях недостаточного снабжения элементами питания).

Вместе с тем, известно, что в определенных условиях значения pH в результате деятельности бактерий может повышаться (Maurice et al., 2001). Одним из возможных механизмов влияния бактерий на кислотно-основное состояние окружающей среды может быть изменение конфигурационного состояния ряда соединений, входящих в состав бактериальных клеток. При достижении pH среды изоэлектрической точки происходит «развертывание» молекул этих соединений (например, трансформация рибосом в протеины, флагелл — во флагеллины), в результате чего дополнительные ионизированные группы приобретают способность к протонированию, и pH среды еще более повышается (Uttutia, Beveridge, 1995). Известно также, что в присутствии определенных видов бактерий на несколько порядков возрастает скорость ряда реакций, например — реакции окисления пирита (Ehrlich, 1996).

Важнейшим источником органических кислот в почвах являются эктомикоризные грибы, эксудатами которых являются лимонная, яблочная, уксусная, щавелевая, шикимовая, малоновая, муравьиная, t-аконитовая и другие низкомолекулярные кислоты. Их концентрация особенно велика вблизи окончаний грибных гифов. В результате воздействия этих кислот на минералы из кристаллических решеток минералов освобождается ряд элементов питания, которые используются как самими грибами, так и высшими растениями, в ризосфере которых обитают эктомикоризные грибы (Ehrlich, 1996; Ochs, 1996; van Breemen et al., 2000).

Таким образом, именно деятельность биоты является главным источником продуцируемых в почве органических кислот, хотя при этом возможно образование и некоторых соединений, способствующих повышению pH. Очевидно, что актуальная кислотность почвы и связанные с ней другие виды кислотности будут зависеть от того, в какой степени непрерывно образующиеся органические кислоты нейтрализуются основаниями, освобождающимися при разложении опада и в процессе выветривания минералов.

Выше уже указывалось, что суглинистая подзолистая почва формируется под ельником-зеленомошником, а П^{иж} — под сосновым лесом с преобладанием ягеля и кустарничков в напочвенном покрове. В таблице 16, составленной по данным Л.Е. Родина и Н.И. Базилевич (1965) и И.В. Забоевой (1975) приведены некоторые характеристики биологического круговорота в этих двух типах местообитаний. Как видно из таблицы, ельник-зеленомошник характеризуется значительно более интенсивным биологическим круговоротом: общая биомасса, величина ежегодного прироста, величина опада и общее количество зольных элементов в биомассе в

Таблица 16. Некоторые показатели биологического круговорота в типичной суглинистой подзолистой почве и иллювиально-железистом подзоле (по данным Л.Е.Родина и Н.И.Базилевич, 1965 и И.В.Забоевой, 1975).

Показатели биологического круговорота	Тип растительной ассоциации, географическое положение, природная зона, почва		
	Ельник-зеленомошник, окрестности г. Сыктывкара, средняя тайга, типичная подзолистая суглинистая почва	Сосняк-беломошник, терраса р.Вычегды, средняя тайга, иллювиально-железистый подзол на песке	Сосняк-голубичник, Кольский п-ов, северная тайга, подзол торфянисто-гумусовый
Биомасса, ц/га	2660	1000	810
Прирост, ц/га	65	31	Не опр.
Опад, ц/га	41	17	33
Общее количество зольных элементов и азота в фитомассе, кг/га	2516	662	745
С ежегодным опадом возвращается зольных элементов и азота, кг/га	112	20	87
Запас зольных элементов в подстилке, кг/га	1412	106	Не опр.

ельнике-зеленомошнике превышает таковое в сосняке-беломошнике и в сосняке-брусничнике в несколько раз, а по запасам зольных элементов разница измеряется порядком величин.

По данным Р.М. Морозовой (1978) в опавшей хвое сосны в условиях среднетаежной подзоны содержится (в % на сухое вещество): Са — 0,42, Mg — 0,11, К — 0,13. Для опавшей хвои ели также для условий среднетаежной подзоны содержание этих элементов составляет: Са — 1,26, Mg — 0,41, К — 0,26% (Родин, Базилевич, 1965), т.е. в 2–3 раза больше. Значительно меньшую зольность сосновой хвои по сравнению с еловой отмечают многие авторы (Зонн, 1954; Родин, Базилевич, 1965; Забоева, 1975; Морозова, 1978 и др.). К этому следует добавить, что и зольность, и содержание оснований в лишайнике, преобладающем в напочвенном покрове сосновых лесов на песках, в несколько раз меньше, чем зеленых мхах, составляющих значительную часть напочвенного покрова в ельниках-зеленомошниках (Морозова, 1978).

Учитывая, что само количество опада в сосновых лесах существенно меньше, чем в еловых, можно заключить, что одним из главных факторов, определяющих более низкую обменную и актуальную кислотность и значительно более высокую буферность к кислоте суглинистых подзолистых почв по сравнению с иллювиально-желе-

зистыми подзолами, является более высокое содержание оснований в опаде и большее поступление самого опада, что приводит к более полной нейтрализации образующихся органических кислот основаниями.

Что касается больших величин буферности к кислоте водной вытяжки из органо-генных горизонтов суглинистых подзолистых почв по сравнению с таковыми из органо-генных горизонтов подзолов, то эти различия можно объяснить не только разницей в количестве оснований, поступающих с опадом. Не меньшее значение имеет содержание водорастворимого органического вещества и концентрация неспецифических и специфических органических кислот в его составе. В работе В.К. Куликовой и Р.М. Морозовой (1971) приведены результаты определения водорастворимого органического вещества в двух почвах Карелии — подзолистой под ельником-кисличником на двучлененных породах (супесчаный нанос на глубине 22 см сменяется супесью с прослойками суглинка, которая на глубине 47 см переходит в тяжелый суглинок) и иллювиально-железистого подзола под сосняком-брусничником на песке. Из таблицы 17, составленной по данным этих авторов, следует, что в горизонтах O1 и O2 количество водорастворимого органического вещества в подзолистой почве под ельником соответственно в 3 и 2 раза превышает аналогичные величины в иллювиально-железистом подзоле. Из таблицы 17 также видно, что подзолистая почва имеет достоверно более высокие значения рН водной суспензии, чем $P^{*ж}$, несмотря на существенное сезонное варьирование этой величины.

Последние исследования полностью подтвердили вывод о том, что содержание водорастворимого органического вещества значительно ниже в органо-генных горизонтах почв под сосновыми насаждениями на бедных песчаных породах, чем в органо-генных горизонтах почв под еловыми древостоями на разных породах. Показано, что концентрация С орг. в почвенных растворах из лесных подстилок под еловыми насаждениями достигала 1–2 г/л (Strobel et al., 2001), а под сосновыми насаждениями на песках эта величина в течение года варьировала в пределах от 30 до 100 мг/л (Kaiser et al., 2001).

Таблица 17. Максимальные и минимальные значения в течение вегетационного периода величин рН водной суспензии и содержания водорастворимого органического вещества в органо-генных горизонтах подзолистой почвы и иллювиально-железистого подзола (составлено по Куликовой, Морозовой, 1971).

Почва, растительность	Горизонт	Колебания величин рН водной суспензии	Колебания содержания водорастворимого орган. веш., мг/100г
Подзолистая под ельником-кисличником	O1	5,0-6,3	241-1102
	O2	4,7-6,4	132-1028
Подзол иллювиально-железистый под сосняком брусничником	O1	4,1-5,4	75-371
	O2	3,8-4,7	90-556

По данным ряда авторов (van Hees et al., 2000; Bergelin et al., 2000; Strobel, 2001) в почвенных растворах из органогенных горизонтов различных лесных почв бореального пояса на долю неспецифических органических кислот приходится 0,5–6% от общего С, которые обеспечивают 0,5–15% от общей титруемой кислотности почвенного раствора. Последняя представлена преимущественно карбоксильными группами и фенольными гидроксилами в количествах 51–82 и 20–64 ммоль/моль С соответственно. Остальная часть органического вещества в почвенных растворах состоит главным образом из специфических органических соединений типа фульвокислот.

Установлено, что и содержание растворенного С орг., и состав неспецифических органических кислот в значительной мере зависит от типа растительных ассоциаций. В таблице 18 приведены величины концентрации С орг. и неспецифических органических кислот в почвенных растворах из подстилок в П^{жк} под сосновым лесом и в почве под еловым древостоем. Из таблицы видно, что в почве под еловыми насаждениями концентрация в растворе всех определенных неспецифических кислот, кроме валериановой, превышает соответствующие концентрации в растворах из подстилок подзолов в несколько раз, а иногда на порядок. Из приведенных в таблице значений рК_а кислот следует, что они способны обеспечить буферность в достаточно широком диапазоне значений рН — от 1,37 до 6,39. Кроме указанных в таблице алифатических кис-

Таблица 18. Значения рН, концентрация растворенного органического вещества и низкомолекулярных органических кислот в почвенных растворах из органогенных горизонтов почв под еловыми и сосновыми лесами (составлено по Strobel, 2001, в скобках указаны значения рК_а по Химической энциклопедии, 1988–1998 и по Chen, Adams, 1999).

Преобл. древесная культура	Горизонт	рН	С, ммоль	Концентрация в растворе низкомолекулярных органических кислот, мкмоль/л											
				Щавелевая (1,27, 4,26)	Малоновая (2,87, 5,70)	Яблочная (3,46, 5,10)	Сукциновая (4,21)	Фумаровая (4,38)	Винная (2,89, 4,16)	Аксинговая	Лимонная (3,13, 4,76, 6,39)	Муравьиная (3,45)	Уксусная (4,76)	Пропионовая (4,87)	Валериановая (4,94)
Ель	O1	4,0	124	54	31	165	не опр.	13	144	8	370	117	1829	753	нет
	O2	3,7	41	не опр.	нет	93	нет	8	нет	6	163	Нет	нет	нет	219
Сосна	O1	3,7	51	5	15	20	не опр.	5	не опр.	1	129	95	64	не опр.	16
	O2	3,4	45	6	11	6	не опр.	2	не опр.	1	86	40	54	не опр.	11

лот, в составе почвенных растворов и водных вытяжек из подстилок обычно в меньших количествах присутствуют также различные фенолокислоты — салициловая, галловая, кумаровая, феруловая, гидроксобензойная, протокатехиновая и другие (Nierop, Vuytman, 1998; Strobel, 2001). Это обстоятельство в еще большей степени расширяет диапазон значений pH, в котором проявляются буферные свойства почвенных растворов и водных вытяжек из подстилок по отношению к кислотам.

Как указывалось выше, около 90% органического вещества в почвенных растворах представлено специфическими органическими соединениями типа фульвокислот. По данным Е.Д. Лодыгина (Лодыгин, Шамрикова, 1993; Рязанов и др., 2001), полученным с применением метода рК-спектроскопии, в составе препарата фульвокислоты, выделенной из торфянисто-подзолисто-глеватой почвы под ельником, выделяются три типа функциональных групп с величинами значения pK_a , равные 2,9, 6,2 и 9,7. Установлено, что на спектрах сродства к протону при титровании основанием почвенного раствора из органогенного горизонта подзола имеются 4 максимума, соответствующие значениям pK_a 2,6, 4,1, 5,4 и 6,7 (Bergelin et al., 2000) Эти же авторы показали, что существует прямая линейная зависимость между содержанием растворенного органического вещества и титруемой кислотностью, причем 1 г растворенного С способен обеспечить буферность, равную 8 ммоль.

Из приведенного анализа литературных данных следует вывод о том, что выявленные различия в кислотно-основных характеристиках водных вытяжек из подстилок между типичной подзолистой почвой на суглинке и песчаным иллювиально-железистым подзолом можно частично объяснить разным содержанием и, возможно, составом растворенного органического вещества. Более высокое содержание растворенного органического вещества в почвах под еловыми древостоями, чем под сосновым лесом, с учетом широкого спектра значений pH, в котором специфические и неспецифические органические кислоты обеспечивают реакции протонирования-депротонирования, приводит к большей буферности водных вытяжек из подстилки типичной подзолистой почвы, как к кислоте, так и к основанию. Обращает на себя внимание (см. табл. 18), что в растворе из подстилок почвы под елью по сравнению с раствором из подстилки почвы под сосновым насаждением, в наибольшей степени (почти на порядок) возрастает концентрация наиболее сильных неспецифических органических кислот — щавелевой и яблочной (pK_a по первой ступени 1,27 и 3,46 соответственно).

При этом особенно большие различия проявляются в отношении буферности к кислоте, что можно объяснить более высоким содержанием оснований в хвое ели и в продуктах ее разложения по сравнению с хвоей сосны. Поэтому можно предполагать, что в водных вытяжках из органогенных горизонтов почв под еловыми древостоями концентрация оснований, нейтрализующих органические кислоты, будет выше, чем в водных вытяжках из подстилок иллювиально-железистых подзолов под сосняками. Это предположение полностью подтверждается значительно более высокой концентрацией Са и Mg, переходящих в водную вытяжку из органогенного горизонта типичной подзолистой почвы по сравнению с соответствующими величинами для иллювиально-железистого подзола (см. табл. 14).

В минеральных почвенных горизонтах буферность водной вытяжки измеряется величиной <1 ммоль экв/кг, что соизмеримо с ошибкой определения (неопубликованные данные авторов), и поэтому эти величины не рассматриваются.

Выше уже указывалось, что в органогенном горизонте почвы буферность к кислоте водной суспензии в подзолистой почве под еловым лесом более чем на порядок выше соответствующей величины в органогенном горизонте П^{лк}. Эти различия объясняются, прежде всего, большим богатством основаниями опада, что приводит к большей степени нейтрализации кислотных компонентов в подзолистой почве. Вместе с тем, определенную роль может играть также разный состав продуктов разложения органического вещества в твердой фазе в почвах под разной растительностью. Показано, что в условиях южной Швеции в органогенном горизонте подзолов разложение сосновой хвои происходит несколько быстрее, чем еловой хвои, несмотря на меньшее количество элементов питания (Johansson et al., 1986). Это противоречие авторы объясняют более благоприятными гидротермическими условиями разложения органического вещества в почвах под сосновыми насаждениями. При этом в составе фенольных продуктов окисления лигнина в присутствии CuO в щелочной среде в исходной хвое сосны содержится несколько меньше ванилиновой кислоты и значительно меньше *p*-гидроксibenзойного альдегида при близких количествах ванилина, феруловой и *p*-кумаровой кислот. В горизонте F почвы под сосновыми насаждениями по сравнению с почвой под еловым лесом наблюдается повышенное количество ванилиновой кислоты и меньшее содержание *p*-кумаровой кислоты.

Органическое вещество, образующееся в почвах под сосновыми насаждениями, при прочих равных условиях обогащено C-алкильными соединениями (Quideau et al., 2001). В составе органогенного горизонта почвы под еловым лесом на долю O-алкильного, алкильного, арильного и карбоксильного C приходится соответственно 53–56, 22–24, 16–17 и 6% от их суммы (Hempfling et al., 1987).

Поскольку каждый из найденных компонентов содержит большой набор функциональных групп с различными значениями pK_a , можно ожидать, что различия в составе твердофазных продуктов, образующихся при разложении органического вещества в органогенных горизонтах почв под еловыми и сосновыми лесами будут определять и различия в буферности водных суспензий этих горизонтов, как к кислотам, так и к основаниям.

Почти вдвое большую буферность водной суспензии органогенного горизонта к основанию в П^{лк} под сосновым лесом по сравнению с таковой в подзолистой почве под еловым древостоем можно объяснить совместным влиянием нескольких факторов. Помимо различий в вещественном составе органических соединений, большую роль играет более высокое содержание органического вещества при меньшей степени нейтрализации основаниями кислотных компонентов.

В минеральных почвенных горизонтах несопоставимо более высокая буферность и к кислоте, и к основанию, водных суспензий подзолистой почвы под еловым лесом по сравнению с соответствующими горизонтами П^{лк} объясняется более тяжелым гранулометрическим составом и, как следствие — более высоким абсолютным содержанием и обменных оснований, и обменных кислотных компонентов.

Таким образом, весь представленный материал свидетельствует о существенных различиях между суглинистыми подзолистыми почвами и иллювиально-железистыми подзолами в отношении их кислотно-основных характеристик. Эти различия заключаются, прежде всего, в более кислой реакции среды и в значительно меньших величинах буферности к кислоте водных суспензий и вытяжек по всему профилю в иллювиально-железистых подзолах.

Анализ материала позволяет заключить, что выявленные различия самым тесным образом связаны с разницей в составе и функционировании биоты. Исходной причиной этих различий является несходство литологического состава пород, — суглинки по сравнению с кварцевыми песками представляют собой более богатый субстрат, на котором в климатических условиях северной и средней тайги поселяются еловые леса с кустарничково-моховым напочвенным покровом. На значительно более бедных элементах питания кварцевых песках развиваются менее требовательные к условиям питания сосновые леса с преобладанием лишайников и кустарничков в напочвенном покрове.

Меньшее содержание оснований в опаде в сосновых лесах в сочетании с меньшим количеством самого опада и специфика состава растворимых и нерастворимых продуктов разложения органического вещества приводят к тому, что под сосновыми лесами формируются более кислые почвы с несопоставимо меньшей буферностью к кислотам водных суспензий и водных вытяжек. Эти различия наиболее ярко проявляются в органогенных горизонтах, но сохраняются и в минеральной толще профиля.

Формирование подзолистых почв на суглинках и иллювиально-железистых подзолов на песках, как компонентов почвенного покрова на разных почвообразующих породах, в дальнейшем само поддерживает дифференциацию растительного покрова. Лишайниковые сосновые боры могут нормально расти и развиваться на сильно кислых и бедных элементами питания почвах, в то время как ельники требуют более богатых почв и несколько менее кислую реакцию среды. В этом отношении почвенный покров выступает как фактор, поддерживающий биоразнообразие.

Вывод о различиях между суглинистыми подзолистыми почвами и иллювиально-железистыми подзолами в отношении их кислотно-основных характеристик в связи с составом и функционированием биоты справедлив только при сравнении хорошо дренированных почв, развивающихся в климатических условиях северной и средней тайги и только в отношении P^{*k} , развитых на бедных кварцевых песках. Последний факт сам по себе предопределяет меньшее количество оснований, способных быть вовлеченными в биологический круговорот и соответственно — меньшую интенсивность биологического круговорота. Вероятно, именно это обстоятельство определяет приуроченность сосны как менее требовательной к условиям питания древесной культуры к бедным песчаным почвам и распространение более требовательной к условиям питания ели преимущественно на породах суглинисто-глинистого гранулометрического состава.

Известно, что в сосновых лесах, произрастающих в более южных регионах и (или) на более богатых породах, биологический круговорот характеризуется большей интенсивностью, а развитие под сосняками почвы имеют значительно менее кислую реакцию (Зонн, 1954; Родин, Базилевич, 1965). При изменении условий дренажа также происходят существенные сдвиги в кислотно-основном состоянии почв. Ранее было показано, что на начальных стадиях гидроморфизма суглинистые подзолистые почвы приобретают более кислую реакцию, и буферность их органогенных горизонтов к кислоте снижается, а к основанию — повышается (Шамрикова, 2001; Регуляторная роль почвы ..., 2002).

Взаимное влияние и взаимные связи между составом и функционированием биоты и химическими характеристиками почв полупустынной зоны

На обширной территории глинистой полупустыни Северного Прикаспия в условиях равнинного макрорельефа и отсутствия дренажа почвенно-растительный покров отчетливо дифференцирован по элементам мезо- и микрорельефа, определяющих пространственное перераспределение влаги и растворенных в ней веществ. Наиболее крупные мезопонижения рельефа — лиманы — площадью, измеряемой десятками и сотнями гектаров, заняты лиманными солодами, более мелкие мезопонижения площадью в несколько гектаров (большие падины) — черноземовидными почвами.

На остальной территории межпадинной равнины почвенный покров имеет ярко выраженную комплексность в соответствии с развитым микрорельефом. Микроповышения (бугорки) заняты засоленными почвами — солончаковыми (полугидроморфными) солонцами под пустынными типчаково-чернопыльными ассоциациями, тип водного режима — непромывной с элементами десуктивно-выпотного. Микропонижения (западины) заняты незасоленными лугово-каштановыми почвами под степной ковыльно-разнотравной растительностью, тип водного режима — периодически-промывной. На склонах западин преобладают светлокаштановые почвы, засоленные в меньшей степени, чем солонцы, под сухостепными растительными сообществами, тип водного режима непромывной. Превышение бугорков над западинами измеряется обычно первыми десятками сантиметров, а диаметр и тех, и других — несколькими метрами или первыми десятками метров (Роде, Польский, 1961).

Наблюдается также отчетливая дифференциация состава и степени минерализации грунтовых вод, — под солончаковыми солонцами бугорков минерализация грунтовых вод может достигать 20 г/л более, тип химизма засоления хлоридно-сульфатно-натриевый; под светлокаштановыми почвами микросклонов эта величина обычно меньше 10 г/л, химизм засоления — также хлоридно-сульфатно-натриевый; под лугово-каштановыми почвами западин существует линза пресных грунтовых вод бикарбонатно-кальциевого состава с минерализацией около 1 г/л (Роде, Польский, 1961; Сапанов, 2003).

Такая комплексность почвенно-растительного покрова и минерализации грунтовых вод является результатом перераспределения влаги по элементам микрорельефа. Дополнительное увлажнение почв западин за счет поступления в них снега, талых и дождевых вод с окружающих бугорков приводит к выщелачиванию из почвы легкорастворимых солей и формированию линзы пресных грунтовых вод под западинами.

Комплексность растительного покрова — чередование на расстояниях, измеряемых метрами и десятками метров, степных, полупустынных и пустынных растительных ассоциаций (Гордеева, Ларин, 1965) определяются, прежде всего, почвенно-гидрологическими условиями. Это значит, что именно почвенно-гидрологические условия являются основным фактором, способствующим формированию и сохранению биоразнообразия на территории глинистой полупустыни Северного Прикаспия.

В данном разделе приведены и обсуждаются некоторые взаимные связи и взаимное влияние химических характеристик почв солонцового комплекса и состава и функционирования биоты на примере целинных биогеоценозов территории Джаныбекского стационара Института лесоведения РАН.

В соответствии со схемой почвенно-географического районирования северная часть Прикаспийской низменности, в пределах которой расположен Джаныбекский стационар, относится к Прикаспийской провинции светлокаштановых и бурых полупустынных почв, солонцовых комплексов, песчаных массивов и пятен солончаков (Добровольский, Урусевская, 2004).

**Сравнительный анализ химических свойств почв — компонентов
трехчленного солонцового комплекса**

В данном разделе обсуждены некоторые химические свойства почв солонцового комплекса, наиболее существенные с точки зрения состава и функционирования биоты — солевое состояние почв, содержание и доля обменного Na в ППК и содержание гумуса.

Как видно из таблицы 19, при переходе от солончакового солонца микроповышения к светлокаштановой почве микросклона и далее — к лугово-каштановой почве западины коренным образом изменяются запасы и состав легкорастворимых солей, рассчитанные по результатам анализа водной вытяжки. В почвенно-грунтовой толще солончаковых солонцов на глубине 50–450 см формируется горизонт скопления легкорастворимых солей, в котором их запасы по полуметровым слоям варьируют в пределах 8–18 кг/м², что соответствует 1–2,5% по массе. Общий запас солей в пятиметровой толще составляет более 120 кг, наибольшее скопление солей наблюдается на глубине 15–250 см. В составе солей доминируют сульфаты Na, представленные тенардитом и в меньшей степени двойным сульфатом Na и Mg — астраханитом; в меньших количествах присутствуют хлорид Na (Сиземская, 1989). По существующим градациям суммы токсичных солей (Зайдельман, 2003) степень засоления солончаковых солонцов можно оценить как сильную.

При переходе к светлокаштановой почве микросклона общие запасы солей в пятиметровой почвенно-грунтовой толще сокращаются примерно на 20%, вместе с тем почти вдвое уменьшаются запасы Na и на 1/3 — запасы Cl — наиболее токсичных ионов.

Еще более существенные изменения в запасах и составе солей наблюдаются при переходе к лугово-каштановой почве западины. Запасы Na и Cl по сравнению с солончаковым солонцом сокращаются соответственно в 60 и 5 раз. Горизонт скопления солей перемещается на глубину более 250 см, а в составе солей начинает резко преобладать гипс. Поэтому лугово-каштановую почву можно считать практически незасоленной.

В соответствии с запасами и составом легкорастворимых солей изменяется состав обменных катионов (табл. 20) в пределах почвенных профилей. В солончаковых солонцах, за исключением самого верхнего надсолонцового горизонта, на долю обменных Na, Mg и Ca приходится соответственно 38–47, 35–46% и 14–27% от суммы этих трех катионов. В лугово-каштановых почвах обменный Na в ППК практически отсутствует, среди обменных катионов преобладают Ca и Mg, на долю которых приходится соответственно 65–76% и 16–30% от суммы трех катионов. Солончаковым солонцам свойственны высокие значения pH (до 9,24), что, возможно, связано с присутствием в них небольшого количества соды. В лугово-каштановых почвах по всему профилю

Таблица 19. Запасы солей в пятиметровой почвенно-грунтовой толще по полуметровым интервалам в различных компонентах солонцового комплекса (по: Роде, Польский, 1965).

Глубина, см	Σ солей, кг/м ²	Ммоль экв/м ²						
		CO ₃ ²⁻	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
Солончаковый солонец микроповышения								
0–50	6,8	1,1	5,2	7	79	26	11	55
50–100	11,2	0,1	1,9	18	137	17	17	123
100–150	14,8	0,1	1,5	27	204	47	24	162
150–200	18,3	0,0	1,0	25	252	66	29	183
200–250	18,2	0,1	1,5	22	230	50	24	180
250–300	15,3	0,2	2,0	18	190	28	18	164
300–350	15,9	0,0	1,6	13	201	40	22	154
350–400	10,1	0,2	3,1	11	124	16	10	112
400–450	8,0	0,2	3,6	8	99	15	9	87
450–500	5,2	0,5	4,4	5	62	6	4	62
0–500	123,8	2,5	25,8	154	1578	311	168	1282
Светлокаштановая почва микросклона								
0–50	0,5	0	4,9	0	1	3	1	2
50–100	3,2	0,8	7,9	6	33	4	5	39
100–150	13,7	0	3,6	12	177	60	27	105
150–200	15,8	0	2,9	22	195	64	29	127
200–250	13,2	0	2,3	14	167	59	24	100
250–300	14,8	0	2,8	12	192	89	28	90
300–350	13,4	0	2,9	11	178	87	26	79
350–400	12,4	0	3,3	9	158	90	26	54
400–450	10,1	0	2,7	9	132	75	20	49
450–500	5,2	0	4,1	8	63	30	12	33
0–500	102,3	0,8	37,4	103	1296	561	198	678
Лугово-каштановая почва западины								
0–50	0,3	0	2,3	0	0	2	0	0
50–100	0,3	0	3,4	0	0	3	0	0
100–150	0,6	0	2,9	5	2	7	0	3
150–200	1,7	0	2,3	12	12	18	4	4
200–250	5,1	0	1,9	5	64	58	9	4
250–300	5,8	0	2,2	1	77	65	12	3
300–350	5,9	0	2,2	1	79	66	15	1
350–400	5,2	0	2,0	2	89	74	17	2
400–450	6,7	0	2,0	2	89	72	19	2
450–500	8,3	0	1,9	2	110	90	20	4
0–500	39,9	0	23,1	30	522	455	96	23

значения рН не поднимаются выше 8,48 и контролируются карбонатно-кальциевыми равновесиями (Воробьева и др., 1991).

Содержание гумуса в лугово-каштановых почвах достигает 5% в верхней части гумусового горизонта (см. табл. 20). Это примерно втрое выше, чем в солончаковом солонце, причем значительное содержание гумуса (1,78%) наблюдается до глубины 80 см, и даже в более глубоких горизонтах оно приближается к 1%. В этом отношении лугово-каштановые почвы близки темнокаштановым почвам и даже черноземам. Ранее было показано значительно более высокое по сравнению с солонцами содержание в луговокаштановых почвах по всему профилю подвижных соединений калия — важнейшего элемента питания (Федоровский, 1979; Борзенко и др., 2003).

**Взаимная связь и взаимная зависимость между составом
и функционированием биоты и почвенно-гидрологическими условиями**

Приведенные в предыдущем разделе данные свидетельствуют о том, что лугово-каштановые почвы обладают значительно более благоприятными условиями для развития и функционирования биоты по сравнению и солончаковыми солонцами, и светлокаштановыми почвами. Детальное изучение естественной растительности на участках трехчленного солонцового комплекса выявило самую тесную зависимость состава растительных ассоциаций и их продуктивности от почвенно-гидрологических условий (Каменецкая, 1952; Каменецкая и др., 1955; Гордеева, Ларин, 1965). Из работ этих исследователей и позднее полученных данных можно сделать следующие выводы.

Таблица 20. Некоторые химические свойства почв солонцового комплекса (по: Романенков, 1989; Базыкина, Титова, 1993, Топунова, 2003, Колесников, 2004).

Горизонт	Глубина, см	рН _{H2O}	Гумус, %	Обменные катионы (смоль экв/кг). В скобках указан % от суммы		
				Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺
Солончаковый солонец микроповышения						
A1A2	0–15 см	8,33	1,70	3,9(41)	4,0(41)	1,6(18)
B2t _{Ca}	15–43 см	8,95	0,99	5,9(27)	7,7(35)	8,5(38)
B3 _{Ca Cs² Sa}	43–80 см	9,04	0,51	2,3(14)	7,6(45)	7,0(41)
B3 _{Ca² Cs² Sa}	80–140 см	9,18	Не опр.	2,5(17)	5,2(36)	6,8(47)
BC _{Ca Cs² Sa}	140–180 см	9,24	Не опр.	3,2(15)	8,6(41)	9,4(44)
Лугово-каштановая почва западины						
A1A2	0–12	7,44	5,00	12,9(70)	3,8(21)	0,2(1)
B1 _{ca²}	12–30	7,81	3,09	14,3(76)	3,1(16)	0,2(1)
B3 _{ca²}	30–46	8,31	1,56	15,1(75)	3,5(28)	0,2(1)
B3 _{ca}	46–78	8,34	1,78	14,4(70)	4,9(24)	0,3(1)
BC _{ca}	78–140	8,48	0,94	12,9(65)	6,0(30)	0,2(1)

На микроповышениях, занятых солончаковыми солонцами, развивается пустынный тип растительности, представленный преимущественно чернополынными и прутняковыми ассоциациями в сочетании с острецом, ромашником, житняком, красной солянкой и камфоросмой. Число видов растений в среднем — 41. Площадь проективного покрытия составляет около 55%.

На склонах микроповышений на светлокаштановых почвах преобладают пустынно-степные растительные группировки с преобладанием ромашника тысячелистного и житняка пустынного. Число видов растений — 53, проективное покрытие — 65–70%.

В западинах на лугово-каштановых почвах развивается значительно более богатая растительность степного типа. Зарегистрировано 85 видов цветковых растений, средняя степень покрытия 75–95%. Основную массу растительности составляют многолетние длительно вегетирующие злаки и травы — ковыли, типчак тонконог, житняк гребневидный. Довольно часто встречаются кустики спиреи зверобоелистной.

В соответствии с отмеченным изменением видового состава и богатства растительности по элементам микрорельефа изменяется и биологическая продуктивность растительных ассоциаций. Максимальные величины надземной биомассы свойственны степным ковыльным ассоциациям западин на лугово-каштановых почвах (в среднем 26–27 ц/га); меньшие величины характерны для пустынно-степных житняково-ромашниковых ассоциаций микросклонов на светлокаштановых почвах (в среднем 11–12 ц/га); самой низкой надземной биомассой обладают чернополынные ассоциации повышений микрорельефа на солончаковых солонцах (7–8 ц/га). Подземная биомасса всех растительных сообществ более, чем на порядок превышает надземную и составляет в степных растительных ассоциациях западин примерно 360 ц/га; в пустынно-степных ассоциациях склонов микроповышений масса корневых систем составляет 214 ц/га, в пустынных чернополынных ассоциациях повышений микрорельефа эта величина снижается 103 ц/га. К этому следует добавить, что при продвижении от повышений к понижениям микрорельефа корневые системы растений распространяются на все большие глубины.

Из сказанного следует, что дифференциация почвенно-гидрологических условий по элементам микрорельефа определяет различия в составе, функционировании и продуктивности биоценозов, а сформировавшиеся растительные ассоциации, в свою очередь, поддерживают комплексность почвенного покрова. Большое количество поступающих в почву надземных и подземных растительных остатков в лугово-каштановых почвах западин является основным фактором, определяющим значительно более высокое содержание гумуса в этих почвах по сравнению с другими почвами солонцового комплекса, занимающими склоны и повышения микрорельефа. Кроме того, более развитый растительный покров западин способствует дополнительному накоплению в них снега и, следовательно, лучшей промывке талыми водами почвенного профиля и формированию линзы пресных грунтовых вод под понижениями микрорельефа.

Заключение

Связь между химическими свойствами почв и биотой может быть прямой и непосредственной, — когда свойства почвы зависят исключительно от состава и функционирования биоты, и только почвенные характеристики влияют на биотический

компонент экосистемы при соблюдении равенства других факторов и условий почвообразования. В других случаях, при отсутствии такого равенства, эта взаимная зависимость проявляется не только непосредственно, но и через влияние других факторов почвообразования.

Это общее положение иллюстрируется двумя примерами.

Первый пример относится к почвам таежной зоны. Дан сравнительный анализ кислотно-основного состояния и буферных характеристик суглинистых подзолистых почв и иллювиально-железистых подзолов.

Представленный фактический материал свидетельствует о существенных различиях между суглинистыми подзолистыми почвами и иллювиально-железистыми подзолами в отношении их кислотно-основных характеристик. Эти различия заключаются, прежде всего, в более кислой реакции среды и в значительно меньших величинах буферности к кислоте водных суспензий и вытяжек по всему профилю в иллювиально-железистых подзолах.

Выявленные различия самым тесным образом связаны с разницей в составе и функционировании биоты. Исходной причиной этих различий является несходство литологического состава пород, — суглинки по сравнению с кварцевыми песками представляют собой более богатый субстрат, на котором в климатических условиях северной и средней тайги поселяются еловые леса с кустарничково-моховым напочвенным покровом. На значительно более бедных элементами питания кварцевых песках развиваются менее требовательные к условиям питания сосновые леса с преобладанием лишайников и кустарничков в напочвенном покрове.

Меньшее содержание оснований в опаде в сосновых лесах в сочетании с меньшим количеством самого опада и специфика состава растворимых и нерастворимых продуктов разложения органического вещества приводят к тому, что под сосновыми лесами формируются более кислые почвы с несопоставимо меньшей буферностью к кислотам водных суспензий и водных вытяжек. Эти различия наиболее ярко проявляются в органических горизонтах, но сохраняются и в минеральной толще профиля. Основной причиной более высоких величин буферности к кислоте водных вытяжек из подстилок почв под ельниками по сравнению с водными вытяжками из подстилок почв под сосняками является более высокое содержание растворимых специфических и неспецифических органических кислот с широко варьирующими значениями pK_a .

Формирование подзолистых почв на суглинках и иллювиально-железистых подзолов на песках, как компонентов почвенного покрова на разных почвообразующих породах, в дальнейшем само поддерживает дифференциацию растительного покрова. Лишайниковые сосновые боры нормально растут и развиваются на сильно кислых и бедных элементами питания почвах, в то время как ельники требуют более богатых почв и несколько менее кислой реакции среды. В этом отношении почвенный покров выступает как фактор, поддерживающий биоразнообразие.

Второй пример относится к почвам солонцовых комплексов глинистой полупустыни Северного Прикаспия, представленных солончаковыми солонцами, светлокаштановыми и лугово-каштановыми почвами, занимающими соответственно повышения, склоны и понижения микрорельефа. На основе анализа литературных данных показана тесная взаимная связь почвенно-гидрологических условий и состава и продуктивности биоценозов. На засоленных солончаковых солонцах с преобладанием Na в

ППК и с низким содержанием гумуса формируются пустынные чернополынные ассоциации с участием прутняка и галофитов с минимальной продуктивностью надземной и подземной биомассы. На менее засоленных светлокаштановых почвах с более высоким содержанием гумуса преобладают более продуктивные растительные сообщества с преобладанием ромашника. На незасоленных и несолонцеватых лугово-каштановых почвах с высоким содержанием гумуса развиваются разнотравно-ковыльные ассоциации с максимальной надземной и подземной биомассой. Таким образом, именно почвенно-гидрологические условия определяют пространственную дифференциацию и комплексность растительного покрова и, следовательно, способствуют сохранению биоразнообразия.

Различия в составе и функционировании растительных сообществ, занимающих разные элементы микрорельефа, в свою очередь, способствуют сохранению комплексности почвенно-растительного покрова.

Сохранение почв на охраняемых территориях как необходимое условие поддержания биоразнообразия

О.В. Чернова

Почвенный покров — обязательное звено, связывающее воедино геосферные и биосферные компоненты Земли. Без полноценного почвенного покрова было бы невозможным возникновение и существование современной биосферы (Добровольский, Никитин, 1990). Почва и биота представляют собой единую, тесно взаимосвязанную и взаимообусловленную систему: названия многих почв подсознательно ассоциируются с той или иной растительной формацией; на соответствии индикаторных видов беспозвоночных животных определенным почвенным характеристикам основана биологическая (зоологическая) диагностика почв (Гиляров, 1965). Обычно считается, что на микрофауну изменения свойств почв оказывают меньшее влияние, но в последнее время получены данные, показывающие влияние почвенных характеристик также и на состав микрофауны (Кузнецова, 2005).

Поскольку поддержание видового разнообразия организмов в большой мере определяется сохранением среды их обитания, а абсолютное большинство растений и наземных животных так или иначе связано с почвой, то сохранение биоразнообразия организмов теряет смысл, если не сберегается главная экологическая ниша организмов суши — почва.

Гомогенизация верхних горизонтов почв, связанная с сельскохозяйственным освоением, в частности с распашкой, и упрощение строения экосистем агроценозов в большинстве случаев приводит к снижению разнообразия, населяющих почву организмов. Это делает особенно важным сохранение естественных экосистем с целинными почвами.

В настоящее время уже стала очевидной необходимость сохранения в ненарушенном состоянии территорий с типичными для определенных регионов экосистемами как базы поддержания разнообразия живых организмов. Они объединяются в систему особо охраняемых природных территорий (ООПТ), которая должна репрезентативно представлять разнообразие основных ландшафтов и биогеоценозов страны с соответствующими почвами.

Система особо охраняемых природных территорий (ООПТ) складывалась многие десятилетия, а приоритеты при отборе объектов охраны менялись неоднократно. Этапы активного образования заповедников в СССР сменялись периодами, когда их площадь сокращалась в несколько раз, а границы отдельных охраняемых территорий менялись до неузнаваемости.

На начальных этапах развития природоохранного дела и вплоть до последней трети 20-го века заповедники учреждались для сбережения ценных объектов живой природы

(редких видов растений и животных, мест гнездовий птиц), изредка — для охраны редких геологических образований. Лишь в последние годы для организации заповедников выбираются минимально нарушенные ландшафты, охватывающие различные природные зоны страны.

В настоящее время в России существует 101 государственный природный заповедник общей площадью около 27,7 млн. га (без морских акваторий) и 36 национальных парков. Многие отечественные заповедники (31) получили статус биосферных системы ЮНЕСКО. До 2010 г. намечено к организации еще 12 национальных парков и 8 государственных природных заповедников. В результате, согласно существующей программе, особо охраняемые природные территории должны охватить все природные зоны с наиболее важными с точки зрения сохранения биологического разнообразия ландшафтами. При этом а priori предполагают, что охват заповедниками всех природных зон страны позволит сохранить как разнообразие видов растений и животных, так и разнообразие почв. Но на разнообразие почв, помимо общебиосферных закономерностей распределения живой природы (зональных и провинциальных), значительно влияют геоморфологические и геологические составляющие, такие как рельеф местности, уровень и состав грунтовых вод, химические и физические свойства почвообразующих пород. Это накладывает дополнительные требования, до настоящего времени не учитываемые при планировании заповедников и национальных парков.

В последние годы предпринимались попытки оценить степень репрезентативности системы государственных природных заповедников по различным показателям. Так, в работе А.А. Никольского и В.Ю. Румянцева (2000) оценена зональная репрезентативность системы государственных природных заповедников по площадному показателю (в качестве количественного критерия репрезентативности используется соотношение суммарной площади заповедников каждой из природных зон страны относительно площади соответствующей зоны). Несмотря на всю приблизительность проведенных авторами расчетов, результаты исследования определенно показывают, что на настоящий момент система государственных заповедников зонально нерепрезентативна. В частности, совершенно недостаточны количество и площадь степных заповедников.

Формализованная оценка репрезентативности ООПТ на основе использования ГИС-технологий была проведена коллективом авторов (Яницкая и др., 2003). Анализ мелкомасштабной карты экорегионов Всемирного фонда дикой природы (Global Map of Terrestrial Ecoregions, WWF, 2001) выявил достаточно высокую репрезентативность системы заповедных территорий России (82%). Более подробное исследование представленности типов растительности в пределах охраняемых территорий на основе анализа Карты растительности СССР М: 1 : 4 000 000 (1990) показало, что из 252 картографических выделов в пределах заповедников федерального уровня присутствует 139 (55%), немного повышают репрезентативность системы ООПТ национальные парки и, значительно, — заказники (на 3 и 30 выделов, соответственно). Всего в ООПТ федерального уровня представлено 172 типа растительности (68,3%) из выделенных на карте 252 типов. В результате проведенного анализа было установлено, что на охраняемых территориях наименее представлены травяные сообщества (степей, пустынь, пойм) и некоторые типы лесов (широколиственные) (Яницкая и др., 2003).

Группой исследователей (Мельченко и др., 2004; Снакин и др., 2006) была проведена оценка природно-ландшафтной репрезентативности федеральной системы ООПТ России (для сети заповедников и национальных парков, как территорий с наиболее жестким режимом охраны). Проведенные исследования показали, что для этих охраняемых территорий характерна недостаточная репрезентативность как в зональном отношении, так и в отношении конкретных биорегионов и типов ландшафтов. Отмечается относительно большая площадь тундровых и пустынных заповедников при катастрофической недостаточности площади степных заповедных территорий. Представленность различных видов ландшафтов в системе ООПТ также явно недостаточна. Из 364 выделенных для России видов ландшафтов в заповедниках и национальных парках отмечены лишь 183. При этом среди охраняемых ландшафтов максимальную долю, не соответствующую доле их площади в территории страны, занимают ландшафты альпийского пояса, арктические, а также гольцы, бедные как в видовом, так и в хозяйственном отношении.

Нами предпринята попытка оценить репрезентативность сети охраняемых территорий России с точки зрения природного разнообразия почв на основе анализа картографической информации. Для этого на карту «Почвы» М: 1 : 15 000 000 (2007) были нанесены границы ныне существующих заповедников и национальных парков с карты «Государственные природные заповедники и национальные парки России в 2000 году» М: 1 : 7 000 000 (2000). Анализ почвенной карты с наложенными на нее границами ООПТ позволил составить список основных почв, встречающихся в заповедниках и национальных парках страны. Сравнение списка почв из легенды к карте, с перечнем почв, встречающихся в заповедниках, показало: что из 76 выделов почвенной карты, 25 (т.е. треть) в заповедниках не встречается. Ниже они перечислены:

- Тундровые глеевые
- Почвы тундровых пятен
- Тундровые перегнойно-карбонатные
- Подзолистые и подзолы контактно-элювиальные
- Таежные глее-мерзлотные
- Палевые
- Палевые осолоделые
- Дерново-подзолистые со вторым гумусовым горизонтом
- Дерново-подзолистые глубокоглееватые и глеевые
- Дерново-подзолисто-глеевые
- Дерново-подзолисто-глеевые со вторым гумусовым горизонтом
- Перегнойно-карбонатные
- Боровые пески
- Черноземы выщелоченные и типичные мицелярно-карбонатные
- Черноземы обыкновенные и южные мицелярно-карбонатные
- Лугово-черноземные
- Лугово-черноземные солонцеватые и солончаковатые
- Лугово-черноземовидные
- Каштановые и темно-каштановые мицелярно-карбонатные
- Светло-каштановые солонцеватые и солончаковатые
- Лугово-каштановые

Желтоземы
Лугово-болотные
Луговые солонцеватые и солончаковатые
Аллювиальные и маршевые

Из наиболее значительных по площади и характерных для определенных регионов почвенных выделов можно отметить следующие (рис. 50):

1. Палевые; палевые осолоделые; таежные глее-мерзлотные; перегнойно-карбонатные почвы. Все эти почвы широко распространены в Якутии. Весьма плодородные для таких широт мерзлотно-таежные палевые почвы характерны только для этого региона. Формирование их обусловлено совместным влиянием богатства почвообразующих пород, современных климатических условий и вечномерзлотной толщи. В этом регионе заповедники и национальные парки федерального уровня отсутствуют.

2. Лугово-черноземные и лугово-черноземные солонцеватые и солончаковатые почвы. Основные ареалы распространения этих наиболее плодородных на Земном шаре почв — слабодренированные низменности Русской равнины и юга Западной Сибири. В единственном, находящемся в европейском ареале распространения лугово-черноземных почв, заповеднике (Воронежском) эти почвы не представлены, поскольку охраняемая территория приурочена к интразональным условиям (широколиственным лесам на легких по гранулометрическому составу почвах). Десятки лет планируется создание Барабинского лесостепного заповедника в пределах Южно-Сибирского ареала этих почв, но до настоящего времени этот заповедник так и не создан (Сыроечковский, Рогачева, 1999). Небольшие фрагменты лугово-черноземных почв, приуроченные к местам дополнительного увлажнения, описаны в нескольких лесостепных и степных заповедниках (Жигулевском, Оренбургском, Центральном-черноземном и «Приволжская лесостепь»). Однако по своим характеристикам и условиям формирования эти лугово-черноземные почвы отличаются от лугово-черноземных почв обширных слабодренированных низменностей черноземной зоны.

3. Черноземы выщелоченные и типичные мицеллярно-карбонатные; черноземы обыкновенные и южные мицеллярно-карбонатные; каштановые и темно-каштановые мицеллярно-карбонатные почвы. Все эти почвы характерны для Предкавказья и Северного Кавказа, но в пределах единственного в этом регионе Ростовского заповедника они не представлены, почвенный покров заповедника составляют, главным образом, различные варианты засоленных и солонцеватых каштановых почв и солонцов.

4. Дерново-подзолистые почвы со вторым гумусовым горизонтом и дерново-подзолисто-глеевые со вторым гумусовым горизонтом. Основные массивы таких почв формируются в Южном Предуралье и Зауралье. Пока не установлено, оказывают ли существенное влияние особенности этих почв на формирование специфических экосистем, но их ценность с точки зрения теоретического почвоведения и палеогеографии несомненна.

Необходимо отметить, что этот анализ проведен весьма формально. Мы не учитывали разнообразие комплексов почв (как крио- и гидрогенных, так и галогенных), разнообразие почвообразующих пород, если их особенности не подразумеваются в названии почв (как, например, дерново-карбонатные почвы или подзолы иллювиально-железистые). Также при изучении литературных источников и крупномасштабных поч-

венных карт выявилось, что в некоторых заповедниках небольшими участками представлены некоторые из этих 25 почвенных выделов. Тем не менее, проанализированные материалы показывают, что разнообразие почв страны в пределах охраняемых территорий отражено недостаточно.

Признавая за почвой регуляторную роль в процессах массообмена химических элементов и учитывая, что геоморфологические и геологические факторы влияют на состав и особенности функционирования биоценозов через почву, мы полагаем, что для повышения репрезентативности существующей системы ООПТ при создании новых заповедников, можно ориентироваться на разнообразие естественных почв. С этой позиции был проанализирован ряд картографических материалов, характеризующих распространение типов растительности (Карта растительности СССР, 1990) и степень сохранности естественных растительных ассоциаций в сравнении с выделенными нами ареалами распространения основных почв, не представленных на охраняемых территориях.

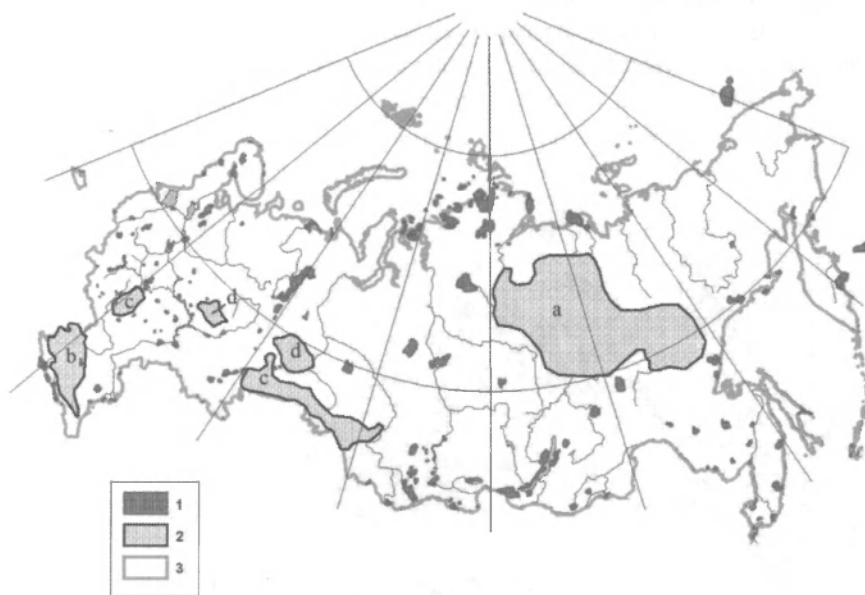


Рис. 50. Границы заповедников и национальных парков и регионы, характерные почвы которых не представлены в ООПТ России: 1 — заповедники и национальные парки, 2 — регионы распространения почв, не представленных в заповедниках и национальных парках России, 3 — граница России; типы почв: а — палевые; палевые осолоделые; таежные глеемерзлотные; перегнойно-карбонатные; б — черноземы выщелоченные и типичные мицеллярно-карбонатные; черноземы обыкновенные и южные мицеллярно-карбонатные, каштановые и темно-каштановые мицеллярно-карбонатные; в — лугово-черноземные и лугово-черноземные солонцеватые и солончаковатые; г — дерново-подзолистые почвы со вторым гумусовым горизонтом и дерново-подзолисто-глеевые со вторым гумусовым горизонтом.

Как известно, почвы, формирующиеся под воздействием определенного набора факторов почвообразования, обладают устойчивыми свойствами, важными для произрастания определенных растительных ассоциаций. Однако четкая корреляция контуров почв и растительности обычно отмечается лишь в микро- и мезоландшафтах с контрастными условиями — болот, ложбин, речных пойм, ксероморфных глубоких песков, ареалов с близким залеганием известняков и т.п.; и наиболее ярко проявляется для зрелых климаксных растительных сообществ, хорошо «подогнанных» к почвенным экотопам.

Мы попытались проанализировать распространение основных типов растительных формаций (Карта растительности СССР (для высших учебных заведений) М: 1 : 4 000 000, 1990) в сравнении с распространением основных почв России (Почвы, М: 1 : 15 000 000, 2007).

Анализ показал, что в азиатской части страны на территории Якутии отмечается почти точное соответствие контуров лиственничных редкостойных кустарничково-моховых и кустарничково-лишайниковых лесов северной тайги таежным глее-мерзлотным почвам и контуров лиственничных кустарничково-зеленомошных и кустарничково-зеленомошных с мелкотравьем лесов средней тайги палевым и палевым осолоделым почвам (рис. 51). Основываясь на полученных результатах мы пола-



Рис. 51. Лиственничные северотаежные и среднетаежные леса и почвы Якутии: 1 — регион распространения таежных глее-мерзлотных почв, 2 — регион распространения палевых и палевых осолоделых почв, 3 — лиственничные редкостойные кустарничково-моховые и кустарничково-лишайниковые леса северной тайги, 4 — лиственничные кустарничково-зеленомошные и кустарничково-зеленомошные с мелкотравьем леса средней тайги, 5 — заповедники и национальные парки; 6 — граница России.

гаем, что в малонарушенных регионах можно ориентироваться на природное классификационное разнообразие почв при выделении эталонных участков для создания охраняемых природных территорий.

На европейской территории России четкого соответствия растительных формаций конкретным почвенным выделам не выявлено. Это может быть обусловлено значительной антропогенной преобразованностью региона за последние века и большей лабильностью растительного покрова по сравнению с почвенным.

Основными факторами, контролирующими формирование климаксных древесных ассоциаций, являются климатические и литологические условия, рельеф и дренированность территории, а также группы типов почв. Как показывают результаты исследований разновозрастных сукцессий лесной растительности в заповедных условиях (Приокско-Террасный заповедник), сообщества реактивных видов (сосны, березы, осины), возникающие после сведения лесов, через 2–3 поколения существования их древостоя постепенно начинают заменяться древостоями основных эдификаторов (ели, сосны, липы, дуба) в соответствии с их экологическими предпочтениями, т.е. контролируются эдафическими условиями. Заключительные демулационные сукцессионные стадии оказываются близкими квазиклимаксным доантропогенным фитоценозам (Иванов и др., 2006). Таким образом, можно предположить, что при выделении новых особо охраняемых территорий в условиях высокой антропогенной преобразованности можно ориентироваться на территории с типичной для региона структурой почвенного покрова, даже если растительность на выбранной территории представлена первичными сукцессионными стадиями. При сохранении неизменными основных факторов почвообразования, растительность заключительных стадий сукцессий должна придти к состоянию близкому к доантропогенным фитоценозам.

В регионах высокой антропогенной преобразованности положительную роль в сохранении естественных или близких к естественным биогеоценозов может сыграть ведущаяся в настоящее время работа над составлением Красной книги почв России. Ареалы почв, предложенных для занесения в Красную книгу, могут служить ориентирами при организации новых охраняемых природных территорий. Так, например,

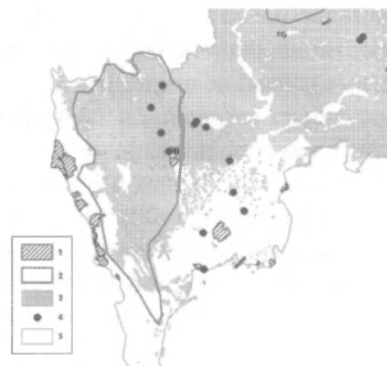


Рис. 52. Предкавказье. Пункты расположения ценных почвенных объектов, предложенных для занесения в Красную книгу почв России: 1 — заповедники и национальные парки, 2 — регион распространения почв (черноземов выщелоченных и типичных мицеллярно-карбонатных; черноземов обыкновенных и южных мицеллярно-карбонатных; каштановых и темно-каштановых мицеллярно-карбонатных), не представленных в заповедниках и национальных парках России, 3 — районы с почвенным покровом, существенно измененным земледелием, 4 — почвы, предложенные к занесению в Красную книгу почв России, 5 — граница России, 6 — граница России.

на территории единственного в предкавказском регионе Ростовского заповедника высокоплодородные почвы (черноземы выщелоченные и типичные, обыкновенные и южные мицеллярно-карбонатные; каштановые и темно-каштановые мицеллярно-карбонатные почвы) не представлены. Значительные по площади новые заповедники здесь не могут быть созданы, т.к. практически вся территория региона изменена сельскохозяйственным использованием. Поэтому присоединение к существующим охраняемым территориям занесенных в Красную книгу почв небольших ареалов ненарушенных черноземов и каштановых почв под естественной или восстановленной растительностью является единственной возможностью сохранения эталонных вариантов экосистем этого региона (рис. 52).

Заключение

Биологическое разнообразие — центральное понятие целого комплекса биологических наук: зоологии, ботаники, микробиологии, эволюционного учения, палеонтологии, экологии, биогеографии, генетики, морфологии и т.д. Это основной итог эволюционного процесса и в то же время его главный его фактор. Сама жизнь на Земле могла развиваться как планетарное явление только на основе разделения функций в экосистемах, т.е. при определенном уровне разнообразия организмов. Круговорот веществ в биосфере может осуществляться только при достаточном разнообразии, и именно на нем базируются механизмы устойчивости и саморегуляции экосистем. На разнообразии базируются механизмы устойчивости жизни на всех уровнях ее организации. Для человека биологическое разнообразие — не только основной ресурс, источник пищи, комфортности среды, но и фактор стабильности жизненных условий. Поэтому в основе стратегии взаимоотношения человека с окружающей средой и биологическими ресурсами должно быть прежде всего — сохранение и поддержание высокого уровня биоразнообразия.

Действительно, в последнее время резко обострился интерес к инвентаризации биологического разнообразия, к оценке уровней таксономического богатства флоры и фауны отдельных районов, стран, природных зон и всего мира. На эту тему публикуется огромное количество работ самого разного профиля вплоть до монографий, обобщающих сведения о всех таксонах органического мира планеты в целом. Эти сведения рассматриваются как необходимая основа разработки принципов и технологий сохранения биологического разнообразия в современных условиях природопользования.

Одно из важнейших достижений последнего времени — осознание уникальности каждого биологического вида и необходимости сохранения всего многообразия жизни для устойчивого развития биосферы и человеческого общества. Это нашло отражение в международной Конвенции по биологическому разнообразию, принятой в Рио-де-Жанейро в 1992.

Вместе с этим, при достаточно полном понимании наиболее общих принципов, лежащих в основе выработки стратегии сохранения биоразнообразия, многие важнейшие аспекты этой проблемы являются недостаточно проработанными. К ним относится проблема, которой посвящена настоящая книга. В последние годы появился ряд монографий, в которых с различных точек зрения освещается роль почвы и почвенной биоты в функционировании и поддержании наземных экосистем, их экологические функции при взаимодействии с природными и антропогенными системами (биосферой, литосферой, гидросферой, атмосферой, антропосферой), анализируется функциональная активность химических, физических, биологических свойств почв в глобальных процессах, включая эрозию, продуктивность, формирование растительного покрова. Однако литературы, посвященной подробному анализу той ключевой

роли, которую играют почвы в поддержании разнообразия наземных экосистем, явно недостаточно. Настоящей монографией мы попытались восполнить этот пробел. Поэтому основная цель, которые преследовали авторы при подготовке этой монографии, — обратить внимание специалистов на ту ключевую роль, которую играют почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия Земли.

Значение почвы для поддержания разнообразия жизни, прежде всего, связано с ее средообразующей ролью. Почва — важнейший фактор формирования условий для существования всего разнообразия жизни. В то же время, сами экосистемные функции почв определяются уровнем разнообразия экосистем. Автохтонные почвенные организмы, проводящие в почве весь жизненный цикл, представлены многими тысячами видов бактерий, грибов, протистов, животных. Существование еще большего разнообразия организмов неразрывно связано с почвой, так как она является необходимой средой для протекания стадий жизненного цикла (личинки насекомых, анаморфы фитопатогенных грибов и др.). Важной характеристикой почвы, определяющей высокое биоразнообразие почвенной и связанной с почвой биоты, является ее гетерогенность, как среды обитания. Пространственная неоднородность свойств, проявляющаяся в разных масштабах от почвенных микроагрегатов до комплексности почвенного покрова, является главным фактором, обеспечивающим сосуществование разных видов. Почва — источник для обнаружения и описания множества неизвестных форм жизни. Так, феномен некультивируемых микроорганизмов позволяет предположить, что истинное разнообразие почвенной биоты значительно превышает существующие в настоящее время оценки. Основную роль в изучении этого «скрытого» почвенного биоразнообразия играет бурное развитие молекулярно-биологических методов исследования. Для сохранения биоразнообразия огромное значение имеет также протекторная функция почвы — консервация в жизнеспособном состоянии различных переживающих стадий организмов (споры микроорганизмов, банк семян и др.).

Таким образом, с проблемой сохранения биоразнообразия на Земле теснейшим образом связана задача сохранения разнообразия почв, структуры почвенного покрова, сохранения естественных, в том числе редких и исчезающих почв. Для этого необходимы разноплановые многолетние исследования роли и значения почв в становлении и эволюции жизни на Земле. Особое внимание должно быть уделено недостаточной репрезентативности сети особо охраняемых природных территорий России, не отражающей разнообразия почв и связанного с ними биологического разнообразия.

Литература

- Абатуров Б.Д. 1984. Млекопитающие как компонент экосистем (на примере растительных млекопитающих в полупустыне). М.: Наука. 286 с.
- Абрамова М.М. 1947. Сезонная изменчивость некоторых химических свойств лесной подзолистой почвы // Тр. Почвенного ин-та им. Докучаева. М.: Изд-во АН СССР. Т.25. С.228–273.
- Алейникова М.М. 1964. Почвенная фауна различных ландшафтов Среднего Поволжья // Почвенная фауна Среднего Поволжья. М.: Наука. С.5–51.
- Алексахина Т.П., Штина Э.А. 1984. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука. 149 с.
- Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Сусьян Е.А., Васенкина И.В., Вирт С., Звягинцев Д.Г. 2008. Сравнительная оценка микробной биомассы почв, определяемая методами прямого микроскопирования и субстрат индуцированного дыхания // Микробиол. Т.77. №3. С.1–9.
- Апарин В.Ф. 2000. Почвы и биоразнообразие // Теоретические основы биоразнообразия, материалы семинара 19–20 мая 2000 г., СПбГУ. СПб. С.23–26.
- Аристовская Т.В. 1962. О принципах экологического анализа в почвенной микробиологии // Почвоведение. №1. С.7–16.
- Аристовская Т.В. 1980. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука. 187 с.
- Артемьева Т.И., Жеребцов А.К., Борисович Т.М. 1988. Влияние загрязнения почвы нефтью и нефтепромысловыми сточными водами на комплекс почвенных животных // Восстановление нефтезагрязненных почвенных экосистем. М.: Наука. С.82–98.
- Асеева И.В., Паников Н.С., Чурсина О.Т. 1977. Содержание и состав нуклеиновых кислот в дерново-подзолистых почвах // Вестн. МГУ. Сер.17. Почвовед. № 1. С.85–91.
- Ахметжанова А.А., Олимпченко В.Г. 2005. Реакция растений альпийского гераниево-копеечника луга на увеличение доступности почвенных ресурсов: оценка изменения биомассы // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.110. № 1. С.52–59
- Бабьева И.П. 1984. Дрожжи в биогеоценозах разных природных зон // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. С.131–141.
- Бабьева И.П., Головлева Л.А. 1963. Дрожжевая флора основных типов почв европейской части СССР // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. М.: Изд-во МГУ. С.231–251.
- Бабьева И.П., Голубев В.П., Каргинцев А.В., Горин С.Е., Заславская П.Л. 1973. Дрожжи в структуре лесных и луговых биогеоценозов // Вестн. МГУ. Сер. Биол. Почвовед. № 6. С.67–73.
- Бабьева И.П., Горин С.Е. 1987. Почвенные дрожжи. М.: Изд-во МГУ. 80 с.
- Бабьева И.П., Горин С.Е., Марченко А.И. 1978. Липомицеты – автохтонные почвенные дрожжи // Науч. докл. высш. шк. Биол. н. № 1. С.108–112.
- Бабьева И.П., Мовад Х. 1967. К вопросу о распространении в почвах дрожжей *Lipomyces* // Вестн. МГУ. Сер. Биол. Почвовед. № 1. С.107–114.
- Байкалова А.С., Олимпченко В.Г. 1988. Микосимбиотрофизм альпийских растений Тебердинского заповедника // Опыт исследования растительных сообществ в заповедниках (Труды ЦНИЛ Главохоты РСФСР). М. С.93–107.
- Барбер С.А. 1988. Биологическая доступность питательных веществ в почве. М.: ВО «Агропромиздат». 375 с.
- Батчаева О.М., Захаров А.А., Олимпченко В.Г. 2003. Зависимость распространения растений от глубины почвы в альпийских фитоценозах Тебердинского заповедника // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.108. № 4. С.53–57.
- Берг Р.Л. 1993. Генетика и эволюция. Новосибирск: Наука. 283 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. 1989. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир. Т.2. 477 с.

- Боголюбов А.Г. 1989. О принципе конкурентного исключения и механизмах поддержания видового разнообразия сообществ // Биол. н. № 11. С.5–18.
- Бобров А.А. 1999. Эколого-географические закономерности распространения и структуры сообществ раковинных амёб (Protozoa:Testacea). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ. 47 с.
- Бобров А.А. 2005. Адаптивная морфологическая изменчивость и микроэволюционные процессы у раковинных амёб (Protozoa:Testacea) // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.210–218.
- Борзенко С.Г., Дронова Т.Я., Колесников А.В., Соколова Т.А., Толпешта И.И., Сиземская М.Л. 2003. Химико-минералогическая характеристика солончакового солонца и лугово-каштановых почв // Вестн. МГУ. Сер.17. Почвовед. № 3. С.3–8.
- Брагина Т.М. 1994. Закономерности изменений животного населения почв при опустынивании (на примере сухостепной зоны Центральной Азии). Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: ИПЭЭ РАН. 47 с.
- Бродский А.Я. 1935. Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. № 20. С.3–19.
- Бурдина В.М., Соболева А.Н., Дик Э.П., Терехова В.А. 2007. Эффект разных способов нейтрализации на определение экотоксичности отходов ТЭС // Экологические системы и приборы. № 10. С.37–41.
- Бурдина В.М., Терехова В.А. 2005. Анализ эффективности методик биотестирования в экологической оценке загрязнённых почв и отходов различного происхождения // Материалы межд. конф. «Проблемы биодеструкции техногенных загрязнителей окружающей среды». Саратов, 14–16 сентября 2005 г. С.125–126.
- Вайнштейн М.Б., Кудряшова Е.Б. 2000. О наннобактериях // Микробиол. Т.69. № 2. С.163–174.
- Вальтер Г. 1968. Растительность Земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Т.1. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс. 552 с.
- Василевич В.И. 1983. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука. 247 с.
- Веклич М.Ф. 1974. Палеопедология – наука о древнем почвообразовании // Палеопедология. Киев: Наукова думка. С.3–14.
- Величко А.А., Морозова Т.Д. 1982. Изменение природной среды в позднем плейстоцене по данным изучения лессов, криогенных явлений, ископаемых почв и фауны // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука. С.115–120.
- Вернадский В.И. 1944. О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры // Почвоведение. №4–5. С.137–143.
- Вернадский В.И. 1990. Биосфера I–II // Избр. соч. М.: Наука. Т.5. С.7–105.
- Вернадский В.И. 1992. Об участии живого вещества в создании почв // Труды по биогеохимии и геохимии почв. М.: Наука. С.282–301.
- Верховцева Н.В., Осипов Г.А. 2008. Метод газовой хроматографии – масс-спектрометрии в изучении микробных сообществ почв агроценоза // Проблемы агрохимии и экологии. № 1. С.51–54.
- Викторов С.В., Востокова Е.А., Вышивкин Д.Д. 1962. Введение в индикационную геоботанику. М.: Изд-во МГУ. 227 с.
- Викторов С.В., Ремезова Г.Л. 1988. Индикационная геоботаника. М.: Изд-во МГУ. 168 с.
- Вильямс В.Р. 1951. Развитие первичного почвообразовательного процесса // Собр. соч. М.: Сельхозгиз. Т.6. 284 с.
- Виноградов А.П. 1957. Геохимия редких и рассеянных элементов в почвах. М.: Изд-во АН СССР. 238 с.
- Виноградский С.Н. 1952. Микробиология почвы. М.: Наука. 350 с.
- Воробейчик Е.Л., Садьков О.Ф., Фарафонов М.Г. 1994. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ «Наука». 280 с.
- Воробьева Л.А., Кречетова Е.В., Гороненкова Е.Е. 1991. Карбонатные равновесия и щелочность почв Джаныбекского стационара // Вестн. МГУ. Сер.17. Почвовед. № 4. С.
- Воронина И.Н., Онопченко В.Г., Игнатьева О.В. 1986. Компоненты биологического круговорота на альпийских лишайниковых пустошах северо-западного Кавказа // Почвоведение. № 1. С.29–37.

- Гельцер Ю.Г. 1986. Биологическая диагностика почв. М.: Изд-во МГУ. 82 с.
- Гельцер Ю.Г. 1989. Почвенные простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ. 47 с.
- Герасимова М.А., Строганова М.Н., Можарова Н.В., Прокофьева Т.В. 2003. Антропогенные почвы. Смоленск: Ойкумена. 268 с.
- Гиляров М.С. 1947. Почвенная фауна буроземов орехово-плодных лесов Ферганского хребта и ее значение для диагностики почв // Вестн. МГУ. № 1. С.97–102.
- Гиляров М.С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее роль в эволюции насекомых. М.: Изд-во АН СССР. 280 с.
- Гиляров М.С. 1965. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука. 269 с.
- Гиляров М.С. 1970. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М.: Наука. 278 с.
- Гиляров М.С. 1987. Введение // Количественные методы в почвенной биологии. М.: Наука. С.3–6.
- Гиляров М.С., Криволуцкий Д.А. 1985. Жизнь в почве. М.: Молодая гвардия. 213 с.
- Глазовская М.А. 1950. Влияние микроорганизмов на процессы выветривания первичных минералов // Изв. АН КазССР. Сер. Почвовед. № 6.
- Головлев Е.Л. 1998. Другое состояние неспорулирующих бактерий // Микробиол. Т.67. № 6. С.725–735.
- Головченко А.В., Полянская Л.М., Добровольская Т.Г., Васильева Л.В., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. 1993. Особенности пространственного распределения и структуры микробных комплексов болотно-лесных экосистем // Почвоведение. № 10. С.78–89.
- Гонгальский К.Б., Покаржевский А.Д., Савин Ф.А., Филимонова Ж.В. 2003. Пространственное распределение животных и изменчивость трофической активности, измеренной при помощи bait-lamina test, в дерново-подзолистой почве под ельником // Экология. № 6. С.434–444.
- Гордеева Т.К., Ларин И.В. 1965. Естественная растительность полупустыни Прикаспия как кормовая база животноводства. М.-Л.: Наука. 160 с.
- Горленко М.В., Кожевин П.А. 2005. Мультисубстратное тестирование почвенных микробных сообществ. М.: МАКС Пресс. 115 с.
- Горышина Т.К. 1979. Экология растений. М.: Высш. шк. 368 с.
- Григорьев А.М. 2003. Особенности развития микроскопических грибов под клевером при загрязнении почв. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 22 с.
- Гричук В.П. 1982. Растительность Европы в позднем плейстоцене // Палеогеография Европы за последние сто тысяч лет. М.: Наука. С.92–109.
- Гузев В.С., Звягинцев Д.Г. 2003. Биометрический анализ клеток бактерий в почве // Микробиол. Т.72. № 2. С.221–227.
- Даденко Е.В. 2004. Методические аспекты применения показателей ферментативной активности в биодиагностике и биомониторинге почв. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Ростов-на-Дону. 22 с.
- Дедыш С.Н., Зенова Г.М., Добровольская Т.Г., Грачева Т.Н. 1992. Структура альгоценозов, формирующихся в периоды цветения почвы // Альгология. № 2. С.63–69.
- Динесман Л.Г. 1976. Голоценовая история биогеоценозов Русской равнины в позднем антропогене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С.122–132.
- Дмитриев В.В., Сузина Н.Е., Баринаева Е.С., Дуда В.И., Воронин А.М. 2004. Электронно-микроскопическое изучение ультраструктуры микробных клеток in situ в экстремальных биотопах // Микробиол. Т.73. № 5. С.832–840.
- Дмитриев В.В., Сузина Н.Е., Русакова Т.Г., Петров П.Ю., Олейников Р.Р., Есикова Т.З., Холоденко В.Л., Дуда В.И., Боронин А.М. 2008. Электронно-микроскопическое обнаружение и характеристика наночастиц бактерий in situ в экстремальных биотопах // Микробиол. Т.77. № 1. С.46–54.
- Дмитриев Е.А. 2001. Теоретические и методологические проблемы почвоведения. М.: ГЕОС. 374 с.
- Дмитриев Е.А., Самсонова В.П. 1975. О пространственном варьировании содержания обменного

- кальция в дерново-подзолистой почве под ельником // Биол. н. № 11. С.112–118.
- Дмитриев Е.А., Самсонова В.П. 1978. Пространственная изменчивость некоторых свойств в профиле дерново-подзолистой почвы под лесом // В.М. Фридланд (ред.). Структура почвенного покрова и использование почвенных ресурсов. М.: Наука. С.61–65.
- Дмитриев Е.А., Самсонова В.П. 1979. Квазипериодичность в изменении некоторых свойств дерново-подзолистой почвы под ельником // Биол. н. № 4. С.92–97.
- Добрецов Н.Л. 2005. О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни // Вестн. ВОГиС. № 1. С.43–54.
- Добровольская Т.Г. 2002. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига». 282 с.
- Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. 1986. Коринеподобные бактерии в бактериальных ценозах ряда почв сухих субтропиков // Почвоведение. № 2. С.81–85.
- Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Звягинцев Д.Г. 1996. Почвы и микробное разнообразие // Почвоведение. № 6. С.699–704.
- Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 2001. Бактериальное разнообразие почв: оценка методов, возможностей, перспектив // Микробиол. Т.70. № 2. С.149–167.
- Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю., Евтушенко Л.И., Звягинцев Д.Г. 1999. Разнообразие сапротрофных бактерий в пустынных биогеоценозах // Усп. соврем. биол. Т.119. № 2. С.151–164.
- Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю., Звягинцев Д.Г. 1997. О показателях структуры бактериальных сообществ // Микробиол. Т.66. № 3. С.408–414.
- Добровольский В.В. 1969. География и палеогеография коры выветривания СССР. М.: Мысль. 146 с.
- Добровольский Г.В. 1996. Значение почв в сохранении биологического разнообразия // Почвоведение. № 6. С.694–699.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. 1990. Функции почв в биосфере и экосистемах (экологическое значение почв). М.: Наука. 260 с.
- Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. 2000. Сохранение почв как незаменимого компонента биосферы. М.: Наука. 185 с.
- Добровольский Г.В., Орлов Д.С., Стриганова Б.Р. 1997. Почвенно-экологический мониторинг и биоразнообразие // Мониторинг биологического биоразнообразия. М.: Наука. С.43–49.
- Добровольский Г.В., Урусевская И.С. 2004. География почв. М.: Изд-во МГУ. 458 с.
- Докучаев В.В. 1950. Естественноисторическая классификация русских почв // Сочинения. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т.4. С.255–286.
- Дуда В.И., Сузина Н.Е., Акимов В.И., Вайнштейн М.Б., Дмитриев В.В., Барина Е.С., Абашина Т.Н., Олейников Р.Р., Есикова Т.З., Боронин А.М. 2007. Особенности ультраструктурной организации и цикла развития почвенных ультрамикробактерий, относящихся к классу Alphaproteobacteria // Микробиол. Т.76. № 5. С.652–661.
- Дылис Н.В., Бурова Л.Г., Выгодская Н.Н., Золокрылин А.Н., Каландадзе Н.И., Носова Л.М., Солнцева О.Н., Холопова Л.Б., Чернова Н.М. 1973. О влиянии эдификаторных синузидов на структурно-функциональную организацию лесных биогеоценозов // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука. С.79–104.
- Евдокимова Г.А. 1984. Влияние меди и никеля на биологические процессы в почве // Микробиологические и фитопатологические исследования на Кольском Севере. Апатиты: Кольск. филиал АН СССР. С.5–23.
- Журавлева Н.А. 1994. Физиология травянистого сообщества: принципы конкуренции. Новосибирск: Наука. 168 с.
- Забоева И.В. 1975. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар: Коми кн. изд-во. 344 с.
- Заварзин Г.А. 1990. Заповедники для микробов // Природа. № 2. С.39–45.
- Заварзин Г.А. 1994. Микробная биогеография // Журн. общ. биол. Т.55. № 1. С.5–12.
- Заварзин Г.А. 1997. Становление биосферы // Микробиол. Т.66. № 6. С.725–734.
- Заварзин Г.А., Крылов И.Н. 1983. Цианобактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа. № 3. С.59–69.

- Зайдельман Ф.Р. 2003. Мелиорация почв. М.: Изд-во МГУ. 448 с.
- Звягинцев Д.Г. 1978. Некоторые концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов // Вестн. МГУ. Сер. Почвовед. № 4. С.48–56.
- Звягинцев Д.Г. 1987. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ. 256 с.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Добровольская Т.Г., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Мирчинк Т.Г. 1993. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов // Микробиол. Т.62. № 1. С.5–36.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. 2005. Биология почв. М.: Изд-во МГУ. 445 с.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. 1999. Структурно-функциональная организация микробных сообществ // Экология в России на рубеже XXI века (наземные экосистемы). М.: Научный мир. С.147–180.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. 1991. Вертикальный континуум бактериальных сообществ в наземных биогеоценозах // Журн. общ. биол. Т.52. № 2. С.162–171.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. 1994. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение. № 4. С.65–73.
- Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Чернов И.Ю. 1997. Принципы мониторинга микробного разнообразия экосистем // В.Е. Соколов (ред.). Мониторинг биоразнообразия. М. С.203–207.
- Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. 2001. Экология актиномицетов. М.: Геос. 258 с.
- Зенова Г.М. 1984. Актиномицеты в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. С.162–170.
- Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 1994. Актиномицеты в наземных экосистемах // Журн. общ. биол. Т.55. № 2. С.198–209.
- Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. 2002. Разнообразие актиномицетов в наземных экосистемах. М.: Изд-во МГУ. 131 с.
- Зенова Г.М., Орлеанский В.К., Омарова Е.О. 2005. Почвенные стрептомицеты – компоненты альго-бактериальных ценозов // Почвоведение. № 10. С.1251–1255.
- Зенова Г.М., Чернов И.Ю., Грачева Т.А., Звягинцев Д.Г. 1996. Структура актиномицетных комплексов в пустынях // Микробиол. Т.65. № 5. С.704–709.
- Зенова Г.Н., Штина Э.А. 1991. Почвенные водоросли. М.: Изд-во МГУ. 96 с.
- Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н., Глаголева О.Б., Лихачева А.А., Грачева Т.А. 1995. Экологические связи водорослей в биогеоценозах // Микробиол. Т.64. № 2. С.149–164.
- Зонн С.В. 1954. Влияние леса на почвы. М.: Изд-во АН СССР. 157 с.
- Иванов И.В., Шадриков И.Г., Асаинова Ж.С., Дмитраков Л.М. 2006. Пространственно-временные соотношения почвенного и растительного покровов на границе южной тайги и смешанных лесов в условиях антропогенного воздействия // Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв. М.: Наука. С.78–97.
- Иванова С.Е., Соколова Т.А. 1998. О способах представления данных, воспроизводимости и информативности результатов непрерывного потенциометрического титрования // Вестн. МГУ. Сер. 17. Почвовед. № 4. С.16–22.
- Исаченко А.Г. 1991. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М.: Высш. шк. 366 с.
- Кабиров Р.Р. 1991. Роль почвенных водорослей в поддержании устойчивости наземных экосистем // Альгология. Т.1. № 1. С.60–68.
- Кабиров Р.Р. 1995. Альготестирование и альгоиндекция. Уфа. 125 с.
- Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. 2003. Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: РГУ. 204 с.
- Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. 1977. Развитие актиномицетов. М.: Наука. 286 с.
- Калакуцкий Л.В., Зенова Г.М. 1984. Экология актиномицетов // Усп. микробиол. Т.19. С.203–221.
- Калакуцкий Л.В., Шарая Л.С. 1990. Актиномицеты и высшие растения // Усп. микробиол. Т.24. С.26–65.
- Каменецкая И.В. 1953. Естественная растительность Джаныбекского стационара // Тр. Комплекс. научн. Экспед. по вопр. полезащитн. лесоразвед. М.: Изд-во АН СССР Т.2. № 3. С.130–151.

- Камшилов М.М. 1974. Эволюция биосферы. М.: Наука. 255 с.
- Канисский М.А., Семенова Т.А., Терехова В.А. 2009. Изменения микобиоты почв под влиянием фосфогипса // Микол. и фитопатол. Т.43. № 4. С.37–43.
- Каратыгин И.В. 1993. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоиздат. 115 с.
- Карпачевский Л.О. 1993. Экологическое почвоведение. М.: Изд-во Моск. ун-та, 184 с.
- Кашкаров Д.Н. 1945. Основы экологии животных. Л.: Учпедгиз. 382 с.
- Киреева Н.А., Дубовик И.Е., Закирова З.Р. 2007. Консортивные связи цианобактерий типичного чернозема при загрязнении нефтью // Почвоведение. № 6. С.749–755.
- Кирцидели И.Ю., Воробьев Н.И., Терещенков О.М. 1996. Сообщества микромицетов из почв подзоны типичных тундр в районе северного побережья Таймырского озера // Микол. и фитопатол. Т.30. № 2. С.9–13.
- Кирцидели И.Ю., Томилин Б.А. 1997. Почвенные микромицеты архипелага Северная Земля // Микол. и фитопатол. Т.34. № 6. С.1–6.
- Классификация и диагностика почв СССР. М.: Наука. 1977. 223 с.
- Классификация почв России. 1997. / Л.Л. Шишов, В.Д. Тонконогов, И.И. Лебедева (ред.). М.: Почвенный ин-т им. В.В. Докучаева РАСХН. 236 с.
- Ковда В.А. 1973. Основы учения о почвах. М.: Наука. Т.1. 112 с.
- Кожевин П.А. 1989. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ. 175 с.
- Кожевников А.В. 1931. О перезимовке и ритме развития травянистых растений широколиственных лесов // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.40. № 1–2. С.73–108.
- Колесников С.И., Казеев К.Ш., Вальков В.Ф. 2001. Биоэкологические принципы мониторинга и нормирования загрязнения почв. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР. 65 с.
- Колчинский Э.И. 1990. Эволюция биосферы. Л.: Наука. 235 с.
- Копчик Г.Н., Багдасарова Т.В., Горленко О.В. 2001. Взаимосвязь видового разнообразия растений и свойств почв в экосистемах южной тайги // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.106. №2. С.31–38.
- Корганова Г.А. 1997. Почвенные раковинные амебы (Protozoa: Testacea): фауна, экология, принципы организации сообществ. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. 46 с.
- Корганова Г.А. 2005. Эколого-морфологические аспекты эволюции раковинных амеб (Protista, Rhizopoda) // Экологические факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С.171–196.
- Коробова Н.Л. 1996. Характеристика кислотно-основного состояния подзолистых почв Центрального лесного государственного биосферного заповедника. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 33 с.
- Красильников Н.А. 1958. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР. 464 с.
- Кривоуцкий Д.А. 1965. Морфо-экологические типы панцирных клещей (Acari-formes, Oribatei) // Зоол. журн. Т.44. С.1176–1189.
- Кривоуцкий Д.А. 1985. Индикационная зоология // Природа. № 7. С.86–91.
- Кривоуцкий Д.А. 1994. Почвенная фауна в экологическом мониторинге. М.: Наука. 269 с.
- Кривоуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А., Смирнов Е.Г. 1986. Биоиндикация и экологическое нормирование на примере радиоэкологии // Журн. общ. биол. Т.47. № 4. С.468–478.
- Крисс А.Е., Бирюзова В.И., Золковер А. 1948. Точечный диализ – метод подготовки биологических препаратов для электронной микроскопии // Микробиол. Т.63. № 3. С.484–489.
- Криштофович А.Н. 1950. Эволюция растений по данным палеоботаники // Проблемы ботаники. Т.1. М.-Л.: Изд-во АН СССР.
- Кузнецова Н.А. 2005. Организация сообществ почвообитающих коллембол. М.: Прометей. 244 с.
- Куликова В.К., Морозова Р.М. 1971. Профильное изменение кислотности подзолистых почв в зависимости от сезонных изменений влажности и содержания воднорастворимого органического вещества // Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». С.130–142.
- Куличевская И.С., Белова С.Э., Кевбрин В.В., Дедыш С.Н., Заварзин Г.А. 2007. Анализ

- бактериального сообщества, развивающегося при разложении сфагнома // Микробиол. Т.76. № 5. С.702–710.
- Куличевская И.С., Панкратов Т.А., Дедыш С.Н. 2006. Выявление представителей *Planctomycetes* в сфагновых болотах с использованием молекулярных и культуральных подходов // Микробиол. Т.75. № 3. С.389–396.
- Кучерук В.В. 1960. Типы убежищ млекопитающих и их распространение по природным зонам восточной Евразии // Вопр. геогр. Т.48. С.121–134.
- Лархер В. 1978. Экология растений. М.: Мир. 384 с.
- Лебедева Е.В. 2000. Микромитцы – индикаторы техногенного загрязнения почв // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. Тр. Межд. конф. СПб. С.173–176.
- Лебедева Е.В., Каневец Т.В. 1991. Микромитцы почв, подверженных влиянию горно-металлургического комбината // Микол. и фитопатол. Т.25. № 2. С.111–116.
- Лебедева Е.В., Лугаскас А.Ю. 1985. Влияние промышленного загрязнения на почвенные микромитцы // Микол. и фитопатол. Т.19. № 1. С.16–19.
- Лепинис А.К., Гельцер Ю.Г., Чибисова О.И., Гептнер В.А. 1973. Определитель Protozoa почв Европейской части СССР. Вильнюс: Минтис. 171 с.
- Литвин В.Ю., Гинцбург А.Л., Пушкарёва В.И., Романова Ю.М. 2000. Обратимый переход патогенных бактерий в покоящееся (некультивируемое) состояние: экологические и генетические механизмы // ВРАМН. № 1. С.7–13.
- Лодыгин Е.Д., Шамрикова Е.В. 1999. Оценка кислотно-основных свойств торфянисто-подзолисто-глееватой почвы методом рК-спектроскопии // Почва, экология, общество: Тез. докл. Докучаевских молодежн. чтений. СПб. С.33.
- Лозе Ж., Матье К. 1998. Толковый словарь по почвоведению. М.: Мир. 398 с.
- Лозина-Лозинский Л.К. 1984. К вопросу об анабиозе микроорганизмов при высушивании и промораживании. // Экспериментальный анабиоз. Тез. докл. 2-й Всесоюзн. конференции по анабиозу. Рига. С.22.
- Лысак Л.В., Добровольская Т.Г. 1982. Бактерии в почвах тундры Западного Таймыра. Почвоведение. № 9. С.74–77.
- Лысак Л.В., Лапыгина Е.В. 2007. Индикация состояния клеток бактерий в почве // Всероссийская научно-практическая конференция. Сб. статей. Ч.2. Пенза: МНИЦ ПГСХА. С.86–89.
- Лысак Л.В., Трошин Д.В., Чернов И.Ю. 1994. Бактериальные сообщества солончаков // Микробиол. Т.63. № 4. С.721–729.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Макаров М.И., Онищенко В.Г., Малышева Т.И., Булатникова И.В., Вертелина О.С. 1999. Биологический круговорот и роль растений в формировании свойств почв альпийских экосистем Северо-Западного Кавказа // Вестн. Моск. ун-та. Сер.17. Почвовед. № 3. С.29–37.
- Маракушев А.А. 2000. Астробиология – иллюзорная наука // Вестн. РАН. № 3. С.223–226.
- Марков К.К. 1960. Палеогеография. М.: Изд-во МГУ. С.222–228.
- Марфенина О.Е. 1999. Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ. 48 с.
- Мелехова О.П., Евсеева Т.И., Сарапульцева Е.И., Егорова Е.И. 2008. Биологический контроль окружающей среды. Биоиндикация и биотестирование. М.: «Академия». 288 с.
- Мельченко В.Е., Хрисанов В.Р., Митенко Г.В., Юрин В.О., Снакин В.В. 2004. Ландшафтный анализ системы ООПТ России // Использование и охрана природных ресурсов в России. № 6. С.101–104.
- Милюков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1986. Физическая география СССР. М.: Высш. шк. 376 с.
- Миноранский В.А. 1998. Видовое разнообразие фауны понтийских степей и проблемы его сохранения. Ростов-на-Дону: УПЛ РГУ. 42 с.
- Миньковский Г.М., Шоба С.А. 1994. Морфология и классификация органофильных почв южной тайги // Почвоведение. № 9. С.90–101.
- Мина В.Н. 1965. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его значение в биологическом круговороте // Почвоведение. № 6. С.7–17.

- Мирчинк Т.Г. 1984. Почвенные грибы как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. С.114–130.
- Мишустин Е.Н. 1954. Закон зональности и учение о микробных ассоциациях почвы // Усп. соврем. биол. Т.37. № 1. С.1–27.
- Мишустин Е.Н. 1955. Микробные ассоциации почв и подходы к их изучению // Микробиол. Т.24. № 4. С.474–485.
- Мишустин Е.Н. 1975. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука. 107 с.
- Мишустин Е.Н. 1982. Развитие учения о ценозах почвенных микроорганизмов // Усп. микробиол. № 17. С.117–136.
- Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. 1974. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М.: Наука. 251 с.
- Мишустин Е.Н., Пушкинская О.И. 1960. Эколого-географические закономерности в рас-пространении почвенных микроскопических грибов // Изв. АН СССР, сер. биол. № 5. С.641–660.
- Мишустина И.Е. 2004. Нанобиология океана // Изв. РАН, сер. биол. № 5. С.597–600.
- Морозова Р.М. 1978. Биологический круговорот веществ в сосняках брусничных и лишайниковых // Почвы сосновых лесов Карелии. Петрозаводск. С.85–112.
- Мотузова Г.В. 1994. Содержание, задачи и методы почвенно-экологического мониторинга // Почвенно-экологический мониторинг и охрана почв. М.: Изд-во МГУ. С.80–104.
- Мухин В.А. 1994. Индикация антропогенных трансформаций лесной микобиоты // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. всерос. конф., Москва, 27–29 сентября 1994 г. М. С.50–52.
- Мухин В.А., Веселкин Д.В., Брындина Е.В., Храмова О.А., Ушакова Н.В. 2000. Основные закономерности современного этапа эволюции микобиоты лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. С.26–36.
- Наринян С.Г. 1959. Предварительные результаты экологического изучения альпийских ковров Арагаца // Изв. АН АрмССР (биол. н.). Т.12. С.3–15.
- Никитин Д.И. 1964. Применение электронной микроскопии для изучения почвенных суспензий // Почвоведение. № 6. С.612–618.
- Никольский А.А., Румянцев В.Ю. 2000. Зональная репрезентативность системы природных заповедников Российской Федерации // Актуальные проблемы экологии и природопользования. М.: Изд-во Российского университета дружбы народов. Вып.2. С.73–81.
- Новгородский Д.М. 1956. Почвенная микробиология. Алма-Ата.
- Одум Ю. 1986. Экология. М.: Мир. Т.2. 376 с.
- Озерская С.М., Мирчинк Т.Г. 1981. Смена видов грибов – микромицетов по мере разложения березового опада // Микол. и фитопатол. Т.15. № 2. С.97–101.
- Онипченко В.Г. 1985. Структура, фитомасса и продуктивность альпийских лишайниковых пустошей // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.90. № 1. С.59–66.
- Онипченко В.Г. 1996. Микосимбиотрофизм и вегетативная подвижность растений альпийских сообществ северо-западного Кавказа // Вестн. МГУ, сер. 16 Биол. № 1. С.43–46.
- Онипченко В.Г., Вертелина О.С., Макаров М.И. 1998. Пространственная гетерогенность высокогорных фитоценозов и свойств почвы // Почвоведение. № 6. С.689–695.
- Опарин А.И. 1957. Возникновение жизни на Земле. М.: Изд-во АН СССР.
- Опекунов А.Ю. 2006. Экологическое нормирование и оценка воздействия на окружающую среду. СПб.: Изд-во СПбГУ. 260 с.
- Орлов Д.С. 1992. Химия почв. М.: Изд-во МГУ. 400 с.
- Павлов В.Н., Онипченко В.Г., Аксенова А.А., Волкова Е.В., Зуева О.И., Макаров М.И. 1998. Экспериментальное изучение организации альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа // Журн. общ. биол. Т.59. № 5. С.453–476.
- Паников Н.С., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. 1989. Экология коринеподобных бактерий // Усп. микробиол. Т.23. С.51–65.
- Панкратов Т.А. 2007. Бактериальные сообщества сфагновых болот и их участие в деструкции природных полимеров. Дис. к.б.н. М. 137 с.
- Паринкина О.М. 1989. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука. 159 с.

- Пахомов А.Е. 1999. Биогеоэценологическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. Днепропетровск: ДГУ. 39 с.
- Перель Т.С. 1979. Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука. 272 с.
- Покаржевский А.Д. 1985. Геохимическая экология наземных животных. М.: Наука. 300 с.
- Покаржевский А.Д., Кривошук Д.А. 2003. Пищевая сеть и ее структура // Методы исследования структуры, функционирования и разнообразия детритных пищевых сетей. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. С.8–18.
- Полынов Б.Б. 1945. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах // Почвоведение. № 7. С.327–339.
- Полынов Б.Б. 1948. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов // Почвоведение. № 10. С.601.
- Полянская Л.М. 1996. Микробная сукцессия в почве. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ. 50 с.
- Пономаренко А.Г. 1989. Наземные беспозвоночные // Природа. № 5. С.14.
- Пономаренко С.В. 1986. Развитие профиля на начальных стадиях почвообразования. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. М.: МГУ. 18 с.
- Попадюк Р.В., Чистякова А.А., Чумаченко С.И., Евстигнеев О.И., Заугольнова Л.Б., Истомина И.И., Киселева Л.Л., Костяев С.А., Смирнова О.В., Торопова Н.А., Французов А.В. 1994. Восточноевропейские широколиственные леса. М.: Наука. 363 с.
- Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. 1971. Петрозаводск: Изд-во «Карелия». 280 с.
- Почвы основных лесов Карелии. 1978. Петрозаводск. 142 с.
- Путеводитель научной почвенной экскурсии. Лесная зона (сезонно-промерзающие почвы). 1997. Сыктывкар. 68 с.
- Работнов Т.А. 1985. Экология луговых трав. М.: Изд-во Моск. ун-та. 176 с.
- Работнов Т.А. 1992. Фитоценология. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во Моск. ун-та. 51 с.
- Реймерс Н.Ф. 1990. Природопользование (словарь-справочник). М.: Мысль. 637 с.
- Райс Э.Л. 1978. Аллелопатия. М.: Мир. 392 с.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижигов О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с/х лит-ры. 472 с.
- Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. 2002. М.: Наука. 65 с.
- Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. 1990. Современная ботаника. М.: Мир. Т.1. 348 с.
- Роде А.А. 1958. Факторы почвообразования и почвообразовательный процесс // Почвоведение. № 9. С.29–38.
- Роде А.А., Польский М.Н. 1961. Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Тр. Почвенного ин-та им. Докучаева. М. Т.56. 214 с.
- Родин Л.Е., Базилевич Н.И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности. М.-Л.: Наука. 253 с.
- Розанов А.Ю. 2000. Бактериально-палеонтологический подход к изучению метеоритов // Вестн. РАН. № 3. С.214–226.
- Розанов А.Ю., Заварзин Г.А. 1997. Бактериальная палеонтология // Вестн. РАН. № 3. С.241–245.
- Розанов А.Ю., Хувер Р., Жегалло В.И. 2002. Исследование внеземного вещества // Бактериальная палеонтология. М.: ПИН. С.136–155.
- Розанов Б.Г. 1983. Морфология почв. М.: Изд-во МГУ. 320 с.
- Руссель С. 1977. Микроорганизмы и жизнь почвы. М.: Колос. 224 с.
- Рыбалкина А.В. 1954. Дискуссионные вопросы в работах эколого-географического направления в почвенной микробиологии // Микробиол. Т.23. № 6. С.706–718.
- Рысин Л.П., Рысина Г.П. 1987. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. М.: Наука. 208 с.
- Рязанов М.А., Лодыгин Е.Д., Безносиков В.А., Злобин Д.А. 2001. Использование метода рК-спектроскопии для оценки кислотно-основных свойств фульвокислот // Почвоведение. № 8. С.934–

- 941.
- Сапанов М.К. 2003. Экология лесных насаждений в аридных регионах. М. 248 с.
- Серавин Л.Н., Гудков А.В. 1984. Возможные формы агамных генетических взаимоотношений у протистов и пути становления полового процесса // Цитология. Т.26. № 11. С.1224–1236.
- Сиземская М.Л. 1989. Изменение морфологии и солевого состояния почв солонцового комплекса Северного Прикаспия под влиянием агролесомелиорации. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. М. 24 с.
- Сизова Т.П. 1953. Географическая зональность в распространении пенициллов и эволюция в пределах этого рода // Бюлл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. Т.53. № 1. С.71–75.
- Скляров Г.А., Шарова А.С. 1970. Почвы лесов Европейского севера. М.: Наука. 272 с.
- Смирнова О.В. 1987. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука. 207 с.
- Снакин В.В., Веремеева А.А., Хрисанов В.Р. 2006. Ландшафтный анализ перспективной системы ООПТ России // Использование и охрана природных ресурсов в России. № 6. С.87–99.
- Соколов Б.С., Барсков И.С. 1988. Палеонтология и эволюция биосферы // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.245–254.
- Соколов Б.А., Федонкин М.А. 1988. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. М.: Недра. Т.2. С.118–142.
- Соколова Т.А., Дронова Т.Я., Толпешта И.И., Иванова С.Е. 2001. Взаимодействие лесных суглинистых подзолистых почв с модельными кислыми осадками и кислотнo-основная буферность подзолистых почв. М.: Изд-во МГУ. 208 с.
- Солнцев В.Н. 1981. Системная организация ландшафтов. М.: Изд-во МГУ.
- Соловьева Г.И., Груздева Л.И., Козловская Л.С. 1989. Влияние минеральных удобрений на сообщества почвенных нематод. Петрозаводск. Карельский филиал АН СССР. 136 с.
- Сорокин Д.Ю., Бабьева И.П. 1982. Лизис природных популяций дрожжей почвенными микроорганизмами // Микробиол. Т.51. № 2. С.328–331.
- Сорокина Т.А., Писарчук Е.Н., Мишустин Е.Н., Квасников Е.И. 1983. Распространение бактерий рода *Arthrobacter* в почвах разных типов // Изв. АН СССР, сер. биол. № 1. С.136–141.
- Соромотин А.В. 1995. Влияние нефтяного загрязнения на почвенных беспозвоночных (мезофауна) в таежных лесах Среднего Приобья // Сибирск. экол. ж. № 6. С.549–552.
- Спирин А.С. 2001. Биосинтез белков, мир РНК и происхождение жизни // Вестн. РАН. № 4. С.326.
- Сребняк Е.А., Терехова В.А., Федосеева Е.В., Ботвинко И.В., Винокуров В.А. 2008. Биопрепарат «Морской снег» для восстановления акваторий, загрязнённых нефтью и нефтепродуктами, и его экотоксикологическая оценка // Экология и промышленность России. № 5. С.42–44.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. 1993. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: ВО Наука. 170 с.
- Стебаева С.К. 1970. Жизненные формы ногохвосток (*Collembola*) // Зоол. журн. Т.49. № 10. С.1437–1454.
- Степанов А.Л., Лысак Л.В. 2002. Методы газовой хроматографии в почвенной микробиологии. М.: Макс-Пресс. 88 с.
- Страхов Н.М. 1971. Развитие литогенетических идей в России и СССР. М. 608 с.
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 244 с.
- Стриганова Б.Р. 1994. Пространственная структура животного населения почв аридных редколесий Центральной Азии // Исследования структуры животного населения почв. М.: Наука. С.32–63.
- Стриганова Б.Р. 1996. Адаптивные стратегии освоения животными почвенного яруса // Почвоведение. № 6. С.714–721.
- Стриганова Б.Р. 1999. Структура и функции сообществ почвообитающих животных // Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: ГЕОС. С.135–143.
- Стриганова Б.Р. 2000. Локомоторная и трофическая активность беспозвоночных как фактор формирования почвенной структуры // Почвоведение. № 10. С.1247–1254.
- Строганов Н.С. 1971. Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука. С.14–59.
- Струнникова О.К., Шахназарова В.Ю., Вишневецкая Н.А. 2004. Роль почвенных условий в выживании

- и развитии фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum* // Почвы – национальное достояние России: Материалы IV съезда Докучаев. о-ва почвоведов. Кн.1. Новосибирск: Наука-Центр. С.54.
- Суетова И.А. 1976. География живого вещества // Природа. № 2. С.34–37.
- Сукачев В.Н. 1957. Общие принципы и программа изучения типов леса // Методические указания к изучению почв леса. М. С.9–15.
- Сузина Н.Е., Есикова Т.З., Акимов В.Н., Абашина Т.М., Дмитриев В.В., Поливцева В.Н., Дуда В.И., Боронин А.М. 2008. Электронно-микроскопическое и флуоресцентно-микроскопическое изучение эктопаразитизма ультрамикробактерий рода *Kaistia*, штаммов NF1 и NF3 // Микробиол. Т.77. № 1. С.55–62.
- Сушкина Н.Н. 1949. Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР. М.: Изд-во АН СССР. 250 с.
- Сушкина Н.Н., Цюрупа И.Г. 1973. Микрофлора и первичное почвообразование. М.: Изд-во МГУ. 158 с.
- Сыроечковский Е.Е., Рогачева Э.В. 1999. Особенности природы Сибири и заповедное дело // Заповедники Сибири. Заповедники России. М.: ЛОГАТА. Т.1. С.8–18.
- Таргульян В.О. 1971. Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука. 268 с.
- Таргульян В.О., Александровский Л.Г. 1976. Эволюция почв в голоцене // История биогеоценозов СССР в голоцене. М.: Наука. С.57–79.
- Таргульян В.О., Соколова Т.А. 1996. Почва как биокосная природная система: «реактор», «память», и регулятор биосферных взаимодействий // Почвоведение. № 1. С.34–47.
- Терехова В.А. 2007. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука. 215 с.
- Терехова В.А., Арчегова И.Б., Хабибуллина Ф.М., Пугачев В.Г., Тулянкин Г.М. 2006. Экотоксикологическая оценка биосорбента нефти с целью сертификации // Экология и промышленность России. № 3. С.34–37.
- Тиунов А.В. 1993. Оценка участия дождевых червей в трансформации органического вещества в дерново-подзолистой почве. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. М. 16 с.
- Тишлер В. 1971. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос. 455 с.
- Толмачев А.И. 1931. К методике сравнительно-флористических исследований. 1. Понятие о флоре в сравнительной флористике // Журн. Русск. бот. о-ва. Т.16. С.111–124.
- Тонконогов В.Д. 1999. Глинисто-дифференцированные почвы Европейской России. М. 156 с.
- Тюрюканов А.Н., Абатуров Ю.Д., Летова А.Н. 1968. Экспериментальное изучение роли корневых систем растений в миграции радиоизотопов // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Межд. симп. 28.08–12.09.1968. Л.: Наука. С.222–225.
- Улыкпан К. 1994. Ландшафтно-зональная характеристика почвенной фауны и животного населения почв Монголии // Исследования структуры животного населения почв. М.: Наука. С.64–84.
- Умаров М.М. 1984. Ассоциативная азотфиксация в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М. С.185–199.
- Умаров М.М., Азиева Е.Е. 1980. Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ. С.109–115.
- Федоровский Д.В. 1979. Микрораспределение питательных веществ в почвах. М.: Наука. 190 с.
- Ферсман А.Е. 1937. Геохимия. Л.: ОНТИ. Т.1. 260 с.
- Филенко О.Ф. 2007. Биологические методы в контроле качества окружающей сред // Экологические системы и приборы. № 6. С.18–20.
- Хазиев Ф.Х., Кабиров Р.Р. 1986. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: БФАН СССР. 172 с.
- Холодный Н.Г. 1942. Возникновение жизни и первичные организмы // Изв. Армянск. фил. АН СССР. № 9–10. С.104.
- Худяков Я.П. 1954. Современное состояние и задачи микробиологии почвы // Микробиол. Т.23. № 3. С.216–221.
- Чернов В.М., Мухаметшина Н.Е., Головлёв Ю.В., Абдрахимов Ф.А., Чернова О.А. 2005. Адаптивные

- реакции микоплазм *in vitro*: «жизнеспособные, но некультивируемые формы» и наноклетки *Acholeplasma laidlawii* // Микробиол. Т.74. № 4. С.498–504.
- Чернов И.Ю. 1985. Синэкологический анализ группировок дрожжей таймырской тундры // Экология. № 1. С.54–60.
- Чернов И.Ю. 1993. География микроорганизмов и структура экосистем // Изв. АН СССР. Сер. геогр. № 6. С.49–58.
- Чернов И.Ю. 1997. Микробное разнообразие: новые возможности старого метода // Микробиол. Т.66. № 1. С.107–113.
- Чернов И.Ю. 2000. Синэкология и география почвенных дрожжей. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: МГУ. 46 с.
- Чернов И.Ю. 2005. Широко-зональные и пространственно-сукцессионные тренды в распределении дрожжевых грибов // Журн. общ. биол. Т.66. № 2. С.123–135.
- Чернов И.Ю., Бабьева И.П., Решетова И.С. 1997. Синэкология дрожжевых грибов в суб-тропических пустынях // Усп. соврем. биол. Т.117. № 5. С.584–602.
- Чернов И.Ю., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г. 2003. Базы данных по таксономическому разнообразию микробных сообществ почв // Роль почв в биосфере. Тр. ин-та почвоведения МГУ-РАН. М.-Тула. Вып.3. С.111–125.
- Чернов Ю.И. 1975. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль. 222 с.
- Чернова Н.М. 1977. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М.: Наука. 200 с.
- Черняковская Т.Ф., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В., Ванина С.А. 1990. Закономерности распределения эпифитных и сапротрофных бактерий по компонентам вертикальной структуры степных биогеоценозов // Почвоведение. № 6. С.68–77.
- Шамрикова Е.В. 2001. Кислотно-основная буферность подзолистых почв северо-востока Европейской части России. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. к.б.н. М.: МГУ. 19 с.
- Шамрикова Е.В., Соколова Т.А., Забоева И.В. 2002. Идентификация буферных реакций при титровании водных суспензий целинных и пахотных подзолистых почв кислотой и основанием // Почвоведение. № 4. С.412–423.
- Шамрикова Е.В., Соколова Т.А., Забоева И.В. 2003. Формы кислотности и буферность к основанию в минеральных горизонтах подзолистых и болотно-подзолистых почв северо-востока Европейской России // Почвоведение. № 9. С.1075–1084.
- Шахназарова В.Ю., Струнникова О.К., Вишневецкая Н.А. 2002. Зависимость биоморфологической структуры микромицетов от гранулометрического состава почв // Современная экология в России. Тез. докл. I съезда микологов России, 11–13 апреля 2002 г. М.: Нац. акад. микологии. С.82–83.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН. 463 с.
- Штина Э.А. 1991. Роль водорослей в биогеоценозах суши // Альгология (Киев). Т.1. № 1. С.23–35.
- Штина Э.А. 1990. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Бот. журн. Т.75. № 1. С.441–453.
- Штина Э.А., Галлербах М.М. 1976. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 143 с.
- Штина Э.А., Зенова Г.Н., Манучарова Н.А. 1998. Альгологический мониторинг почв // Почвоведение. № 12. С.1449–1461.
- Шахапсов С.Х. 1994. Петрофиты Скалистого хребта Кабардино-Балкарии и их анализ. Нальчик. 75 с.
- Эйтминавичюте И.С. 1982. Закономерности формирования комплексов почвенных беспозвоночных под влиянием антропогенных воздействий в зоне дерново-подзолистых почв. Автореф. дис. на соиск. уч. степ. д.б.н. М.: ИЭМЭЖ. 33 с.
- Экологические основы оптимизированной технологии восстановления нефтезагрязненных природных объектов на Севере. 2007. / Г.М. Тулянкин, И.Б. Арчегова (ред.). Сыктывкар: КНЦ УрО РАН. 140 с.
- Яблоков А.В., Остроумов С.А. 1985. Уровни охраны живой природы. М.: Наука. 176 с.
- Якименко Е.Ю., Таргульян В.О., Чумаков Н.М. 2000. Палеопочвы в верхнепермских отложениях,

- река Сухона (Бассейн Северной Двины) // Литология и полезные ископаемые. № 4. С.376–390.
Яницкая Т.О., Аксенов Д.А., Дубинин М.Ю., Есипова Е.С., Карпачевский М.Л., Пуреховский А.Ж.
2003. Оценка репрезентативности, состояния и потенциальных угроз системе особо охраняемых
природных территорий России // Лесной бюл. № 23. <http://forest.ru/rus./bulletin>.
- Abrahamsen G., Stuanes A.O. 1983. Effects of acid deposition on soil: an overview // VDI-Berichte. No.500.
P.79–287.
- Amador J.A., Wang Y., Savin M.C., Gorres J.H. 2000. Fine-scale spatial variability of physical and biological soil properties in Kingston, Rhode Island // Geoderma. Vol.98. P.83–94.
- Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. 1995. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial cells without cultivation // Microbiol. Rev. Vol.59. No.1. P.143–169.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. Vol.10. No.3. P.215–221.
- Andersson T. 1991. Influence of stemflow and throughfall from common oak *Quercus robur* on soil chemistry and vegetation patterns // Canadian Journal of Forest Research. Vol.21. No.6. P.917–924.
- Anderson W.B., Eickmeier W.G. 1998. Physiological and morphological responses to shade and nutrient additions of *Claytonia virginica* (Portulacaceae): implications for the «vernal dam» hypothesis // Canadian Journal of Botany. Vol.76. No.8. P.1340–1349.
- Andersen D.C., MacMahon J.A. 1981. Population dynamics and bioenergetics of a fossorial herbivore, *Thomomys talpoides* (Rodentia: Geomyidae) in a spruce-fir sere // Ecological Monographs. Vol.51. No.2. P.179–202.
- Andrew N.R., Rodgers L., Dunlop M. 2003. Variation in invertebrate-bryophyte community structure at different spatial scales along altitudinal gradients // Journal of Biogeography. Vol.30. P.731–746.
- Axelrod P.E., Chow M.L., Arnold C.S., Lu K., McDermott J.M., Davies J. 2002. Cultivation-dependent characterization of bacterial diversity from British Columbia forest soils subjected to disturbance // Can. J. Microbiol. Vol.48. No.7. P.643–654.
- Babjeva I.P., Chernov I.Yu. 1995. Geographical aspects of yeast ecology // Phisiol. Gen. Biol. Rev. Vol.9. Part 3. P.1–54.
- Bae H.C., Casida L.E. 1973. Responses of indigenous microorganisms to soil incubation as viewed by transmission electron microscopy // J. Bacteriology. Vol.113. P.1462–1473.
- Beeby A. 1993. Applying ecology. London: Chapman and Hall.
- Bell G., Lechowicz M.J. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants. 1. Environmental heterogeneity measured by explant trials // Journal of Ecology. Vol.79. No.3. P.663–685.
- Berendse F. 1979. Competition between plant populations with different rooting depth // Oecologia (Berlin). Vol.43. No.1. P.19–26.
- Berendse F., Aerts R. 1984. Competition between *Erica tetralix* L. and *Molinia caerulea* L. Moench as affected by the availability of nutrients // Acta Oecologica. Vol.5. No.1. P.3–14.
- Berg M.P. 1996. Preliminary atlas of the terrestrial isopods of the Netherlands // Communication of EIS – Nederland. No.77. Report nr. D95006. Amsterdam.
- Bergelen A., van Hees P.A.W., Wahlberg O., Lundstrom U.S. 2000. The acid-base properties of high and low molecular weight organic acids in soil solutions of podzolic soils // Geoderma. Vol.94. P.223–235.
- Bertness M.D. 1991. Interspecific interactions among high marsh perennials in a New England salt marsh // Ecology. Vol.72. No.1. P.125–137.
- Baskin C.C., Chesson P.L., Baskin J.M. 1993. Annual seed dormancy cycles in two desert winter annuals // Journal of Ecology. Vol.81. No.3. P.551–556.
- Bertness M.D., Shumway S.W. 1993. Competition and facilitation in marsh plants // American Naturalist. Vol.142. No.4. P.718–724.
- Bode H.R. 1958. Beitrage zur Kenntnis allelopathischer Erscheinungen bei einigen Juglandaceen // Planta. Bd.51. S.440–480.
- Borneman J., Skroch P.W., O Sullivan K.M., Palus J.A., Rumjanek N.G., Jansen J.L., Nienhuis J., Triplett E.W. 1996. Molecular microbial diversity of an agricultural soil in Wisconsin // Appl. Environ. Micro-

- biol. Vol.62. No.6. P.1935–1942.
- Bond W.J. 1993. Keystone species // E.D. Schulze, H.A. Mooney (eds.). Biodiversity and ecosystem function. Berlin: Springer. P.237–253.
- Bormann F.H., Likens G.E. 1979. Pattern and process in a forest ecosystem. New York: Springer. 253 p.
- Bosy J., Aarssen L.W. 1995. The effect of seed orientation on germination in a uniform environment: differential success without genetic or environmental variation // *Journal of Ecology*. Vol.83. No.5. P.769–773.
- Braakhekke W.G. 1980. On coexistence: a causal approach to diversity and stability in grassland vegetation // *Agricultural Research Reports*. Centre for Agrobiological Research, Wageningen. Vol.902. 164 p.
- Bramley R.G.V., White R.E. 1991. An analysis of variability in the activity of nitrifiers in a soil under pasture: 1. Spatially dependent variability and optimum sampling strategy // *Australian Journal of Soil Research*. Vol.29. P.95–108.
- Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. 1997. Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra: environmental controls and relationship to inter-system C and N fluxes // *Oecologia*. Vol.110. No.3. P.403–413.
- Brown N.A.C. 1993. Promotion of germination of finbos seeds by plant-derived smoke // *New Phytologist*. Vol.123. No.3. P.575–584.
- Brown V.K., Gange A.C. 1991. Effects of root herbivory on vegetation dynamics // D. Atkinson (ed.). *Plant Root Growth: An Ecological Perspective*. Oxford e.a.: Blackwell SP. P.453–470.
- Brundrett M.C. 2002. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // *New Phytologist*. Vol.154. No.2. P.275–304.
- Buckland S.M., Grime J.P., Hodgson J.G., Thompson K. 1997. A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England // *Journal of Ecology*. Vol.85. No.6. P.875–882.
- Buckley D.H., Huangyutitham V., Nelson T.A., Rumberger A., Thies J.E. 2006. Diversity of Planctomyces in soil in relation to soil history and environmental heterogeneity // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.72. P.4522–4531.
- Burke I.C., Lauenroth W.K., Vinton M.A., Hook P.B., Kelly R.H., Epstein H.E., Aguiar M.R., Robles M.D., Aguilera M.O., Murphy K.L., Gill R.A. 1998. Plant-soil interactions in temperate grasslands // *Biogeochemistry*. Vol.42. No.1–2. P.121–143.
- Burrows C.J. 1990. Processes of vegetation change. London e.a.: Unwin Hyman. 551 p.
- Byzov B.A., Vu Nguen Thanh, Bab'eva I.P. 1993. Yeasts associated with soil invertebrates // *Biology and Fertility of Soils*. Vol.16. No.2. P.183–187.
- Cain M.L., Subler S., Evans J.P., Fortin M.J. 1999. Sampling spatial and temporal variation in soil nitrogen availability // *Oecologia*. Vol.118. No.4. P.397–404.
- Caldwell M.M. 1990. Water parasitism stemming from hydraulic lift: A quantitative test in the field // *Israel Journal of Botany*. Vol.39. P.395–402.
- Caldwell M.M., Dawson T.E., Richards J.H. 1998. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants // *Oecologia*. Vol.113. No.2. P.151–161.
- Callaway R.M., King L. 1996. Temperature-driven variation in substrate oxygenation and the balance of competition and facilitation // *Ecology*. Vol.77. No.4. P.1189–1195.
- Campbell B.D., Grime J.P. 1992. An experimental test of plant strategy theory // *Ecology*. Vol.73. No.1. P.15–29.
- Canadell J., Jackson R.B., Ehleringer J.R., Mooney H.A., Sala O.E., Schulze E.D. 1996. Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale // *Oecologia*. Vol.108. No.4. P.583–595.
- Carrick R. 1942. The grey field slug *Agriolimax agrestis* L. and its environment // *Ann. appl. Biol.* Vol.29. P.342–348.
- Casida L.E. 1969. Observation of microorganisms in soil and other habitats // *Appl. Microbiol.* Vol.18. P.1065–1071.
- Cavigelli M.A., Robertson G.P., Klug M.J. 1995. Fatty acid methyl ester (FAME) profiles as measure of soil microbial community structure // *Plant and Soil*. Vol.170. P.99–113.
- Chandler D.P., Brockman F.J., Fredrickson J.K. 1997. Use of 16r DNA clone libraries to study changes in a microbial community changes in a microbial community resulting from ex situ perturbation of a sub-

- surface sediment // FEMS Microbiol. Rev. Vol.20. No.3–4. P.217–230.
- Chauvat M., Zaitsev A.S., Wolters V. 2003. Successional changes of Collembola and soil microbiota during forest rotation // Oecologia. Vol.137. P.269–276.
- Chow M.L., Radomski C.C., Mcdermott J.M., Davies J., Axelrod P.E. 2002. Molecular characterization of bacterial diversity in Lodgepole pine (*Pinus contorta*) rhizosphere soils from British Columbia forest soils differing in disturbance and geographic source // FEMS microbial. Ecology. Vol.42. No.3. P.347–357.
- Chust G., Pretus J.L., Ducrot D., Bedos A., Deharveng L. 2003. Response of soil fauna to landscape heterogeneity: determining optimal scales for biodiversity modeling // Conservation Biology. Vol.17. P.1712–1723.
- Citron-Pousty S., Shachak M. 1998. Comparative spatial patterns of the terrestrial isopod *Hemilepistus reaumuri* at multiple scales // Israel Journal of Zoology. Vol.44. P.355–368.
- Cohn E. 1969. The occurrence and distribution of species of *Xiphinema* and *Longidorus* in Israel // Nematologica. No.15. P.179–192.
- Costello E.K., Schmidt S.K. 2003. Alpine tundra soil at spring snow melt harbors novel and abundant groups of chloroflexi bacteria // ASM General Meeting. Poster N-252.
- Crawley M.J. (ed.). 1998. Plant ecology. Oxford: Blackwell Science. 717 p.
- Crawley M.J. 1999. Herbivory // M.C. Press, J.D. Scholes, M.G. Barker (eds.). Physiological plant ecology. Oxford: Blackwell Science. P.199–217.
- Crist T.O. 1998. The spatial distribution of termites in shortgrass steppe: a geostatistical approach // Oecologia. Vol.114. No.3. P.410–416.
- Dauber J., Hirsch M., Simmering D., Waldhardt R., Otte A., Wolters V. 2003. Landscape structure as an indicator of biodiversity: matrix effects on species richness // Agriculture, Ecosystems and Environment. Vol.98. P.321–329.
- Davoren M., Fogarty A.M. 2004. A test battery for the ecotoxicological evaluation of the agri-chemical environment // Ecotox. Environ. Safe. Vol.59. No.1. P.116–122.
- Dawson T.E. 1993. Hydraulic lift and water use by plants: implication for water balance, performance and plant-plant interactions // Oecologia. Vol.95. No.4. P.565–574.
- DeBoer W., Kester R.A. 1996. Variability of nitrification potentials in patches of undergrowth vegetation in primary Scots pine stands // Forest Ecology and Management. Vol.86. P.97–103.
- del Moral R., Muller C.H. 1970. The allelopathic effects of *Eucalyptus camaldulensis* // Amer. Midl. Naturalist. Vol.83. P.254–282.
- Dixon K.W., Roche S., Pate J.S. 1995. The promotive effect of smoke-derived from burnt native vegetation on seed germination of Western Australian plants // Oecologia. Vol.101. No.1. P.185–192.
- De Fede K.L., Sexstone A.J. 2001. Differential response of size-fractionated soil bacteria in BIOLOG microtitre plates // Soil Biol. Biochem. Vol.33. P.1547–1554.
- de Graaf M.C.C., Bobbink R., Roelofs J.G.M., Verbeek P.J.M. 1998. Differential effects of ammonium and nitrate on three heathland species // Plant Ecology. Vol.135. No.2. P.185–196.
- de Kroon H., Franssen B., van Rheenen J.W.A., van Dijk A., Kreulen R. 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling // Oecologia. Vol.106. No.1. P.73–84.
- During H.J. 1997. Bryophyte diaspore banks // Advances in Bryology. Vol.6. P.103–134.
- Eggleton P., Williams P.H., Gaston K.J. 1994. Explaining global termite diversity: productivity or history? // Biodiversity and Conservation. Vol.3. P.318–330.
- Ehrlich H.L. 1996. How microbes influence mineral growth and dissolution // Chemical Geology. Vol.132. P.5–9.
- Eichorst S.A., Breznak J.A., Schmidt T.M. 2007. Isolation and characterization of soil bacteria that define *Terriglobus* gen. nov., in the phylum Acidobacteria // Appl. Environ. Microbiol. Vol.73. No.8. P.2708–2717.
- Ellenberg H., Weber H.-E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen Mitteleuropa // Scripta geobotanica. Bd.18. S.1–248.
- Emerman S.H., Dawson T.E. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water content of the rhizosphere:

- an example from sugar maple, *Acer saccharum* // *Oecologia*. Vol.108. No.2. P.273–278.
- Ettema C.H., Wardle D.A. 2002. Spatial soil ecology // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.17. No.4. P.177–183.
- Ewald J. 2003. The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the Central European flora // *Folia Geobotanica*. Vol.38. No.4. P.357–366.
- Facelli J.M., Pickett S.T.A. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure // *Botanical Review*. Vol.57. No.1. P.1–32.
- Farley R.A., Fitter A.H. 1999. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland // *Journal of Ecology*. Vol.87. No.4. P.688–696.
- Farrar J., Hawes M., Jones D., Lindow S. 2003. How roots control the flux of carbon to the rhizosphere // *Ecology*. Vol.84. No.4. P.827–837.
- Feakes C.R., Holland H.D., Zbinden E.A. 1989. Ordovician paleosols at arisaig Nova Scotia, and the evolution of the atmosphere // *Paleopedology: Nature and application of paleosols*. Catena supplement 16. P.207–232.
- Fierer N., Braddford M.A., Jackson R.B. 2007. Toward an ecological classification of soil bacteria. *Ecology*. Vol.88. No.6. P.1354–1364.
- Fierer N., Jackson R.B. 2006. The diversity and biogeography of soil bacterial communities // *Pros. Natl. Acad. Sci.* Vol.103. P.626–631.
- Finlay B.J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species // *Science*. Vol.296. P.1061–1063.
- Finlay R.D., Read D.J. 1986. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. 1. Translocation of ¹⁴C-labelled carbon between plants interconnected by a common mycelium // *New Phytologist*. Vol.103. No.1. P.143–156.
- Fitter A.H., Graves J.D., Watkins N.K., Robinson D., Scrimgeour C. 1998. Carbon transfer between plants and its control in networks of arbuscular mycorrhizas // *Functional Ecology*. Vol.12. No.3. P.406–412.
- Folk R.L. 1996. In defense of nannobacteria // *Science*. Vol.274. P.1285–1289.
- Folk R.L. 1999. Nanobacteria and the precipitation of carbonate in unusual environments // *Sediment. Geol.* Vol.126. P.47–55.
- Folk R.L., Lynch F.L. 1997. The possible role of nannobacteria (dwarf bacteria) in clay-mineral diagenesis and the importance of careful sample preparation in high-magnification SEM study // *J. Sediment Res.* Vol.67. P.583–589.
- Folk R.L., Taylor L.A. 2002. Nannobacterial alteration of pyroxenes in martian meteorite Allan Hills 84001 // *Meteor. Planet. Science*. Vol.37. P.1057–1069.
- Fowler N., Antonovics J. 1981. Competition and coexistence in a North Carolina grassland: I. Patterns in undisturbed vegetation // *Journal of Ecology*. Vol.69. No.3. P.825–841.
- Francis R., Read D.J. 1994. The contributions of mycorrhizal fungi to the determination of plant community structure // *Plant and Soil*. Vol.159. No.1. P.11–25.
- Fromm H., Winter K., Fisser J., Hantschel R., Beese F. 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions // *Geoderma*. Vol.60. No.1–4. P.109–118.
- Fry J. 2008. Bacterial diversity and «unculturables» // *Microbiology Today*. Vol.27. P.186.
- Fuerst E.P., Putnam A.R. 1983. Separating the competitive and allelopathic components of interference: theoretical principles // *Journal of Chemical Ecology*. Vol.9. P.937–944.
- Fulthorpe R.R., Rhodes A.N., Tiedje J.M. 1998. High levels of endemicity of 3 benzoate-degrading soil bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.64. P.1620–1627.
- Gange A.C., Brown V.K., Farmer L.M. 1990. A test of mycorrhizal benefit in an early successional plant community // *New Phytologist*. Vol.115. No.1. P.85–91.
- Gartner B.L., Chapin F.S., Shaver G.R. 1983. Demographic patterns of seedling establishment and growth of native graminoids in an Alaskan tundra disturbance // *Journal of Applied Ecology*. Vol.20. No.3. P.965–980.
- Gigon A. 1987. A hierarchic approach in causal ecosystem analysis. The calcifuge - calcicole problem in alpine grasslands // E.-D. Schulze, H. Zwolfer (eds.). *Potentials and limitat. ecosys. anal. (Ecological Stu-*

- dies). Berlin: Springer. Vol.61. P.228–244.
- Gilbert W. 1986. The RNA // World Nature. Vol.319. No.6055, P.618.
- Godoy F., Vancanneyt M., Martinez M., Steinbuchel A., Swings J., Rehm B.H.A. 2003. *Sphingopyxis chilensis* sp. nov., a chlorophenol-degrading bacterium that accumulates polyhydroxyalkanoate, and transfer of *Sphingomonas alaskensis* to *Sphingopyxis alaskensis* comb. nov // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol.53. P.473–477.
- Gongalsky K.B., Persson T., Pokarzhevskii A.D. 2008. Effects of soil temperature and moisture on the feeding activity of soil animals as determined by the bait-lamina test // Applied Soil Ecology. Vol.39. P.84–90.
- Grime J.P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation // Nature. Vol.242. P.344–347.
- Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. Chichester e.a.: J.Wiley and Sons. 371 p.
- Grime J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2nd Edition. Chichester: John Wiley and Sons. 417 p.
- Grime J.P., Mackey J.M.L., Hillier S.H., Read D.J. 1987. Floristic diversity in a model system using experimental microcosms // Nature. Vol.328. No.6129. P.420–422.
- Grime J.P., Thompson K., Hunt R. et al. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants // Oikos. Vol.79. No.2. P.259–281.
- Gross K.L., Pregitzer K.S., Burton A.J. 1995. Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities // Journal of Ecology. Vol.83. No.3. P.357–367.
- Grümmer G. 1955. Die gegenseitige Beeinflussung Huherer Pflanzen – Allelopathie. Jena: Fischer. 162 S.
- Grundmann G.L., Debouzie D. 2000. Geostatistical analysis of the distribution of NH₄ and NO₂-oxidizing bacteria and serotypes at the millimeter scale along a soil transect // FEMS Microbiology Ecology. Vol.34. No.1. P.57–62.
- Gurevitch J., Collins S.L. 1994. Experimental manipulation of natural plant communities // Trends in Ecology and Evolution. Vol.9. No.3. P.94–98.
- Hacker S.D., Bertness M.D. 1995. Morphological and physiological consequences of a positive plant interaction // Ecology. Vol.76. No.7. P.2165–2175.
- Hackl E., Zechmeister-Boltenstern S., Bodrossy L., Sessitsch A. 2005. Comparative diversity and composition of bacterial communities inhabiting natural forest soils // Geophysical Research Abstracts. Vol.7. P.2765.
- Hahn M.W., Lunddorf H., Wu Q., Sheauer M., Holfe M.G., Boenigk J., Stadler P. 2003. Isolation of novel ultramicrobacteria classified as Actinobacteria from five freshwater habitats in Europe and Asia // Appl. Environ. Microbiol. Vol.69. P.1442–1451.
- Hamilton R.G., Lloyd R.M. 1991. Antheridiogen in the wild: the development of fern gametophyte communities // Functional Ecology. Vol.5. No.6. P.804–809.
- Harley J.L. 1984. The mycorrhizal associations // Cell. Interact. Berlin et. al. P.148–186.
- Harmon M.E., Franklin J.F. 1989. Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington // Ecology. Vol.70. No.1. P.48–59.
- Harris D. 1994. Analysis of DNA extracted from microbiol communities // K. Ritz, J. Dighton, K.E. Gillre. (eds.). Beyond the biomass. Chichester: John Wiley and Sons. P.111–118.
- Hartman F. 1965. Waldhumusdiagnose. Wien: Springer-Verlag. 87 S.
- Hassall M. 1996. Spatial variation in favourability of a grass heath as a habitat for woodlice (Isopoda: Oniscidea) // Pedobiologia. Vol.40. P.514–528.
- Heal O.W. 1963. Morphological variation in certain Testacea (Protozoa: Rhizopoda) // Arch. Protistenkd. Bd.106. S.351–368.
- Hegner R.W. 1919. Heredity, variarion, and the appearance of diversities during the vegetative reproduction of *Arcella dentate* // Genetics. No.4. P.95–150.
- Heinlaan M., Ivask A., Blinov I., Dubourguier H.Ch., Kahru A. 2008. Toxicity of nanosized and bulk ZnO, CuO and TiO₂ to bacteria *Vibrio fischeri* and crustaceans *Daphnia magna* and *Thamnocephalus platyurus* // Chemosphere. Vol.71. No.7. P.1308–1316.
- Hempfling R., Ziegler F., Zech W., Schulten H.-R. 1987. Litter decomposition and humification in acidic forest soils studied by chemical degradation, IR and NMR spectroscopy and pyrolysis field ionization

- mass spectrometry // *Zeit. Pflanzenern. Bodenkunde*. Vol.150. P.179–186.
- Hendry G.A.F., Thompson K., Moss C.J., Edwards E., Thorpe P.C. 1994. Seed persistence: a correlation between seed longevity in the soil and ortho-dihydroxyphenol concentration // *Functional Ecology*. Vol.8. No.5. P.658–664.
- Hester A.J., Gimingham C.H., Miles J. 1991. Succession from heather moorland to birch woodland III. Seed availability, germination and early growth // *Journal of Ecology*. Vol.79. No.2. P.329–344.
- Hayes J., Rheinberg P. 1975. Microfungal populations of the Abisko area, north Sweden. Fennoscandian tundra ecosystem // *Plant and Microorganisms*. Stockholm. P.87–89.
- Hibbett D.S. 2002. When good relationships go bad // *Nature*. Vol.419. No.6905. P.345–346.
- Holdworth D.K., Mark A.F. 1990. Water and nutrient input/output budgets: effects of plant cover at seven sites in upland snow tussock grasslands of Eastern and Central Otago, New Zealand // *Journal of the Royal Society of New Zealand*. Vol.20. No.1. P.1–24.
- Horner-Devine M.C., Carney K.M., Bohannan J.M. 2004. An ecological perspective on bacterial biodiversity // *Proc. R. Soc. Lond.* Vol.271. P.113–122.
- Hook P.B., Burke I.C. 2000. Biogeochemistry in a shortgrass landscape: Control by topography, soil texture, and microclimate // *Ecology*. Vol.81. P.2686–2703.
- Hooper D.U., Vitousek P.M. 1998. Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling // *Ecological Monographs*. Vol.68. No.1. P.121–149.
- Hornung E., Warburg M.R. 1996. Intra-habitat distribution of terrestrial isopods // *European Journal of Soil Biology*. Vol.32. P.179–185.
- Horton J.L., Hart S.C. 1998. Hydraulic lift: a potentially important ecosystem process // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.13. No.6. P.232–235.
- Horwood J.A., Butt K.R. 2000. Changes within oribatid mite communities associated with Scots pine regeneration // *Web Ecology*. Vol.1. P.76–81.
- Huber H., Hohn M.J., Rachel R., Stetter K.O. 2003. The phylum Nanoarchaeota; Present knowledge and future perspectives of a unique form of life // *Res. Microbiol.* Vol.154. P.165–171.
- Huston M.A., DeAngelis D.L. 1994. Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates // *American Naturalist*. Vol.144. P.954–977.
- Huntly N. et al. 1988. Pocket gophers in ecosystems: patterns and mechanisms // *BioScience*. Vol.38. No.11. P.786–793.
- Iizuka H., Yamanaka S., Nishiyama T., Hiraishi A. 1998. Isolation and phylogenetic analysis of aerobic copiotrophic ultramicrobacteria from urban soil // *J. Gen. Appl. Microbiol.* Vol.44. P.165–171.
- Irha N., Slet J., Petersell V. 2003. Effect of heavy metals and PAH on soils assessed via dehydrogenase assay // *Environ. Int.* Vol.28. P.779–782.
- Jackson R.B., Caldwell M.M. 1993. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics // *Ecology*. Vol.74. No.2. P.612–614.
- Jackson R.B., Caldwell M.M. 1996. Integrating resource heterogeneity and plant plasticity: modeling nitrate and phosphorus uptake in a patchy soil environment // *Journal of Ecology*. Vol.84. No.6. P.891–903.
- Janssen P., Schulman A., Morschel E., Rainey F. 1997. Novel anaerobic ultramicrobacteria belonging to the Verrucomicrobiales lineage of bacterial descent isolated by dilution culture from anoxic rice paddy soil // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.63. P.1382–1388.
- Jasper D.A., Abbott L.K., Robson A.D. 1989. Soil disturbance reduces the infectivity of external hyphae of vesiculararbuscular mycorrhizal fungi // *New Phytologist*. Vol.112. No.1. P.93–99.
- Jegen C. 1920. Die Bedeutung der Enchyträiden für die Humusbildung // *Landw. Jahrb. Schweiz*. Bd.34. S.55–71.
- Jennings H.S. 1916. Heredity, variation and the results of selection in the uniparental reproduction of *Diffugia corona* // *Genetics*. No.1. P.407–534.
- Jimenez J.J., Decaëns T. 2004. The impact of soil organisms on soil functioning under neotropical pastures: a case study of a tropical anecic earthworm species // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Vol.103. P.329–342.
- Joffre R., Rambal S. 1988. Soil water improvement by trees in the rangelands of southern Spain // *Oecolo-*

- gia Plantarum. Vol.9. P.405–422.
- Joffre R., Rambal S., Romane F. 1996. Local variations of ecosystem functions in Mediterranean evergreen oak woodland // *Annales Des Sciences Forestieres*. Vol.53. P.561–570.
- Johansson M.B., Kogel I., Zech W. 1986. Changes in the lignin fraction of spruce and pine needle litter during decomposition as studied by some chemical methods // *Soil Biol. Biochem*. Vol.18. No.6. P.611–619.
- Jollos V. 1924. Untersuchungen uber Variabilitat und Vererbung bei Arcellen // *Arch. fur Protistenkd*. Bd.49. H.3. S.307–374.
- Jonsson B.G. 1993. The bryophyte diaspore bank and its role after small-scale disturbance in a boreal forest // *Journal of Vegetation Science*. Vol.4. No.6. P.819–826.
- Joschko M., Fox C.A., Lentzsch P., Kiesel J., Hierold W., Kruck S., Timmer J. 2006. Spatial analysis of earthworm biodiversity at the regional scale // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. Vol.112. P.367–380.
- Judas M., Dornieden K., Strothmann U. 2002. Distribution patterns of carabid beetle species at the landscape-level // *Journal of Biogeography*. Vol.29. P.491–508.
- Judas M., Hauser H. 1998. Patterns of isopod distribution: From small to large scale // *Israel Journal of Zoology*. Vol.44. P.333–343.
- Kajander E. O., Ciftioglu N. 1998. Nanobacteria: An alternative mechanism for pathogenic intra- and extracellular calcification and stone formation // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. Vol.63. P.1382–1388.
- Kaiser K., Guggenberger G., Haumaier L., Zech W. 2001. Seasonal variations in the chemical composition of dissolved organic matter in organic forest floor layer leachates of old-growth scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and european beech (*Fagus sylvatica* L.) stands in northeastern Bavaria, Germany // *Biogeochemistry*. Vol.55. P.103–143.
- Kallimanis A.S., Argyropoulou M.D., Sgardelis S.P. 2002. Two scale patterns of spatial distribution of oribatid mites (Acari, Cryptostigmata) in a Greek mountain // *Pedobiologia*. Vol.46. P.513–525.
- Keeley J.E., Fotheringham C.J. 1998. Smoke-induced seed germination in California chaparral // *Ecology*. Vol.79. No.7. P.2320–2336.
- Kelly V.R., Canham C.D. 1992. Resource heterogeneity in old fields // *Journal of Vegetation Science*. Vol.3. P.542–552.
- Kennedy A.C., Gewin V.L. 1997. Soil microbial diversity: present and future considerations // *Soil Sci*. Vol.162. No.9. P.607–617.
- Kielland K. 1994. Amino acid absorption by arctic plants: implications for plant nutrition and nitrogen cycling // *Ecology*. Vol.75. No.8. P.2373–2383.
- Kim J.S., Sparovek G., Longo R.M., De Melo W.J., Crowley D. 2007. Bacterial diversity of terra preta and pristine forest soil from the Western Amazon // *Soil Biol. Biochem*. Vol.39. No.2. P.684–690.
- Kirk J.L., Beaudette L.A., Hart M., Moutoglis P., Klironomos J.N., Lee H., Trevors J.T. 2004. Methods of studying soil microbial diversity // *Journal of Microbiological Methods*. Vol.58. P.169–188.
- Kivilaan A., Bandurski R.S. 1981. The one hundred-year period for the Dr. Beal's seed viability experiment // *American Journal of Botany*. Vol.68. No.9. P.1290–1292.
- Kleb H.R., Wilson S.D. 1997. Vegetation effects on soil resource heterogeneity in prairie and forest // *American Naturalist*. Vol.150. No.3. P.283–298.
- Koivola M., Punttila P., Haila Y., Niemela J. 1999. Leaf litter and the small-scale distribution of carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) in the boreal forest // *Ecography*. Vol.22. P.424–435.
- Kourtev P.S., Ehrenfeld J.G., Haggblom M. 2002. Exotic plant species alter the microbial community structure and function in the soil // *Ecology*. Vol.83. No.11. P.3152–3166.
- Krasnov B.R., Shembrot G.I. 1996. Spatial structure of community of darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Negev Highlands // *Israel. Ecography*. Vol.19. P.139–152.
- Kubiena L.W. 1938. *Micropedology*. Iowa: Ames. 243 p.
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Baulina O.I., Bodelier P.L., et al. 2008. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, Isosphaera-like planctomycete from acidic northern wetlands // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*. Vol.58. P.1186–1193.
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Belova S.E., Baulina O.I. et al. 2007. *Schlesneria paludicola* gen nov., sp. nov., the first acidophilic member of the order Planctomycetales, from Sphagnum-dominated boreal

- wetlands // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* Vol.57. P.2680–2687.
- Kull O., Aan A., Soelsepp T. 1995. Light interception, nitrogen and leaf mass distribution in a multilayer plant community // *Functional Ecology*. Vol.9. No.4. P.589–595.
- Leake J.R. 1994. The biology of myco-heterotrophic («saprophytic») plants // *New Phytologist*. Vol.127. No.2. P.171–216.
- Lechowicz M.J., Bell G. 1991. The ecology and genetics of fitness in forest plants: 2. Microspatial heterogeneity of the edaphic environment // *Journal of Ecology*. Vol.79. P.687–696.
- Leishman M.R. 1999. How well do plant traits correlate with establishment ability? Evidence from a study of 16 calcareous grassland species // *New Phytologist*. Vol.141. No.3. P.487–496.
- Leishman M.R., Masters G.J., Clarke I.P., Brown V.K. 2000. Seed bank dynamics: the role of fungal pathogens and climate change // *Functional Ecology*. Vol.14. No.3. P.293–299.
- Leishman M.R., Westoby M. 1998. Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain // *Functional Ecology*. Vol.12. No.3. P.480–485.
- Lewinski N., Colvin V., Drezek R. 2008. Cytotoxicity of Nanoparticles // *Small-journal*. Vol.4. No.1. P.26–49.
- Liesack W., Stackebrandt E. 1992. Occurrence of novel groups of the domain Bacteria as revealed by analysis of genetic material isolated from an Australian terrestrial environment // *J. Bacteriol.* Vol.174. P.5072–5078.
- Lin D. 2007. Phytotoxicity of nanoparticles: inhibition of seed germination and root growth // *Environmental Pollutants*. Vol.150. No.2. P.243–250.
- Lin Q., Brookes P.C. 1999. Comparison of substrate-induced respiration, selective inhibition and biovolume measurements of microbial biomass and its community structure in unamended, regrass-amended, fumigated and pesticide-treated soils // *Soil Biol. Biochem.* Vol.31. P.1999–2014.
- Lipson D.A., Schmidt S.K. 2004. Seasonal changes in an Alpine soil bacterial community in the Colorado rocky Mountains // *Appl. and Environ. Microbiol.* Vol.70. No.5. P.2867–2879.
- Loksha R., Hegde S.G., Shaanker R.U., Ganeshiah K.N. 1992. Dispersal mode as a selective force in shaping the chemical composition of seeds // *American Naturalist*. Vol.140. No.3. P.520–525.
- Luedemann H., Henkel A., Arth J., Liesack W. 1999. Changes in the bacterial community structure along the vertical oxygen gradient of flooded soil cores, as revealed by T-RFLP analysis of 16 S rRNA and their encoding genes // *Abstracts ASM Conference of Microbial Biodiversity*. August 5–8, Chicago, Illinois. P.30.
- Luken J.O. 1990. Directing ecological succession. London, New York: Chapman and Hall. 251 p.
- Maidak B.L., Cole J.R., Parker C.T. et al. 1999. A new version of the RDP (Ribosomal Database Project) // *Nucleic Acids Research*. Vol.27. No.1. P.171–173.
- Mannisto M.K., Haggblom M.M. 2006. Characterization of psychrotolerant heterotrophic bacteria from Finnish Lapland // *System. and Appl. Microbiol.* Vol.29. P.229–243.
- Maraun M., Scheu S. 2000. The structure of oribatid mite communities (Acari, Oribatida): patterns, mechanisms and implications for future research // *Ecography*. Vol.23. P.374–383.
- Marriott C.A., Hudson G., Hamilton D., Neilson R., Boag B., Handley L.L., Wishart J., Scrimgeour C.M., Robinson D. 1997. Spatial variability of soil total C and N and their stable isotopes in an upland Scottish grassland // *Plant and Soil*. Vol.196. P.151–162.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd ed. London: Academic Press, 889 p.
- Marschner H., Romheld V. 1983. In vivo measurement of root-induced pH changes at the soil-root interface: effect of plant species and nitrogen source // *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*. Vol.111. P.241–251.
- McGraw J.B., Day T.A. 1997. Size and characteristics of a natural seed bank in Antarctica // *Arctic and Alpine Research*. Vol.29. No.2. P.213–216.
- McVeigh, Munro J., Embley T.M. 1996. Molecular evidence for the presence of novel actinomycete lineages in a temperate forest soil // *J. Industrial Microbiol.* Vol.17. P.197–204.
- Menna M.E. 1959. Some physiological characters of yeasts from soils and allied habitats // *J. Gen. Microbiol.* Vol.20. No.1. P.13–17.
- Michelsen A., Schmidt I.K., Jonasson S., Dighton J., Jones H.E., Callaghan T.V. 1995. Inhibition of growth, and effects on nutrient uptake of arctic graminoids by leaf extracts - allelopathy or resource competition

- between plants and microbes? // *Oecologia*. Vol.103. No.4. P.407–418.
- Migliorini M., Bernini F. Oribatid mite coenoses in the Nebrodi Mountains (Northern Sicily) // *Pedobiologia*. 1999. Vol.43. P.372–383.
- Milberg P. 1991. Fern spores in a grassland soil // *Canadian Journal of Botany*. Vol.69. No.4. P.831–834.
- Miller A.E., Bowman W.D. 2002. Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? // *Oecologia*. Vol.130. No.4. P.609–616.
- Mishustina I.E. 1973. Submicroscopic forms in marine muds isolated by a density gradient method and studied by electronmicroscopy // *Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockholm)*. Vol.17. P.143–149.
- Mitchell E.A.D., Borcard D., Buttler A.J., Grosvernier Ph., Gilbert D., Gobat J.-M. 2000. Horizontal distribution patterns of testate amoebae (Protozoa) in a *Sphagnum magellanicum* carpet // *Microbial Ecology*. Vol.39. No.4. P.290–300.
- Moora M., Zobel M. 1996. Effect of arbuscular mycorrhiza on inter- and intraspecific competition of two grassland species // *Oecologia*. Vol.108. No.1. P.79–84.
- Morita R.I. 1988. Bioavailability of energy and starvation survival in nature // *Can. J. Microbiol.* Vol.34. P.436–441.
- Mullen R.B., Schmidt S.K., Jaeger C.H. 1998. III. Nitrogen uptake during snowmelt by the snow buttercup, *Ranunculus adoneus* // *Arctic and Alpine Research*. Vol.30. No.2. P.121–125.
- Mummey D.L., Stahl P.D., Buyer J.S. 2002. Soil microbiological properties 20 years after surface mine reclamation: Spatial analysis of reclaimed and undisturbed sites // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.34. P.1717–1725.
- Nagy M.L., Perez A., Garcia-Pichel F. 2005. The prokaryotic diversity of biological soil crusts in the Sonoran desert (Organ Pipe Cactus National Monument, AZ) // *Fems Microbiol. Ecology* // Vol.54. P.233–245.
- Nannipieri P., Ascher J., Ceccherini M.T., Landi L., Pietramellara G., Renella G. 2003. Microbial diversity and soil functions // *European Journal of Soil Science*. Vol.54. P.655–670.
- Nasholm T., Ekblad A., Nordin A., Giesler R., Hugberg M., Hugberg P. 1998. Boreal forest plants take up organic nitrogen // *Nature*. Vol.392. P.914–916.
- Naumov G.I., Naumova E.S., Sniegowski P.D. 1997. Differentiation of European and Far East Asian populations of *Saccharomyces paradoxus* by allozyme analysis // *Int. J. Syst. Bacteriol.* Vol.47. P.341–344.
- Niemela J., Haila Y., Punttila P. 1996. The importance of small-scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates across the succession gradient // *Ecography*. Vol.19. P.352–368.
- Niemi R., Karppinen E., Uusitalo M. 1997. Catalogue of the Oribatida (Acari) of Finland // *Acta Zoologica Fennica*. Vol.207. P.1–39.
- Nierop K.G.J., Buurman P. 1998. Composition of soil organic matter and its water-soluble fraction under young vegetation on drift sand, central Netherland // *European Journal of Soil Science*. Vol.49. P.605–615.
- Nilsson M.C. 1994. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup // *Oecologia*. Vol.98. No.1. P.1–7.
- Nilsson M.C., Hugberg P., Zackrisson O., Fengyou W. 1993. Allelopathic effects of *Empetrum hermaphroditum* on development and nitrogen uptake by roots and mycorrhizas of *Pinus silvestris* // *Canadian Journal of Botany*. Vol.71. P.620–628.
- Nordgren A.E., Baath E., Soderstrom J. 1983. Microfungi and microbial activity along a heavy metal gradient // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.45. P.1829–1937.
- Ochs M. 1996. Influence of humified and non-humified natural organic compounds on mineral dissolution // *Chemical Geology*. Vol.132. P.119–124.
- Ogram A. 2000. Soil molecular ecology at age 20: methodological challenges for the future // *Soil Biol. Biochem.* Vol.32. P.1499–1504.
- Olf H., Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity // *Trends in Ecology and Evo-*

- lution. Vol.13. No.7. P.261–265.
- Onipchenko V.G. 1994a. Study area and general description of the investigated communities // V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov (eds.). Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel. Zurich. H.115. P.6–22.
- Onipchenko V.G. 1994b. The spatial structure of the alpine lichen heaths (ALH): hypothesis and experiments // V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov (eds.). Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel. Zürich. H.115. P.100–111.
- Onipchenko V.G., Cherednichenko O.V., Zakharov A.A. 2004. Structure and dynamics of closed alpine communities. Spatial structure // Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus. V.G. Onipchenko (ed.). Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers. P.99–125.
- Onipchenko V.G., Makarov M.I., van der Maarel E. 2001. Influence of alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment // Folia Geobotanica. Vol.36. No.3. P.225–241.
- Onipchenko V.G., Pokarzhevskaya G.A. 1994. «Mass-effect» in alpine communities of the Northwestern Caucasus. // V.G. Onipchenko, M.S. Blinnikov (eds.). Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rubel. Zürich. H.115, P.61–68.
- Onipchenko V.G., Semenova G.V., van der Maarel E. 1998. Population strategies in severe environments: alpine plants in the northwestern Caucasus // Journal of Vegetation Science. Vol.9. No.1. P.27–40.
- Onipchenko V.G., Zobel M. 2000. Mycorrhiza, vegetative mobility and responses to disturbance of alpine plants in the Northwestern Caucasus // Folia Geobotanica. Vol.35. No.1. P.1–11.
- Ozinga W.A., van Andel J., McDonnell-Alexander M.P. 1997. Nutritional soil heterogeneity and mycorrhiza as determinants of plant species diversity // Acta Botanica Neerlandica. Vol.46. No.3. P.237–254.
- Panikov N. 2005. Contribution of nanosized bacteria to the total biomass and activity of a soil microbial community // Advances in Applied Microbiology. Vol.57. P.245–296.
- Pankratov T.A., Serkebaeva Y.M., Kulichevskaya I.S., Liesack W., Dedysh S.N. 2008. Substrate-induced growth and isolation of Acidobacteria from acidic Sphagnum peat // The ISME Journal. No.2. P.551–560.
- Pankratov T.A., Tindall B.J., Liesack W., Dedysh S.N. 2007. Mucilaginibacter paludis gen. nov., sp. nov. and Mucilaginibacter gracilis sp. nov., pectin-, xylan- and laminarin-degrading members of the family Sphingobacteriaceae from acidic Sphagnum peat bog // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. Vol.57. P.2349–2354.
- Partel M. 2002. Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale // Ecology. Vol.83. No.9. P.2361–2366.
- Partel M., Wilson S.D. 2002. Root dynamics and spatial pattern in prairie and forest // Ecology. Vol.83. No.5. P.1199–1203.
- Patzel N., Ponge J.F. 2001. The heterogeneity of humus components in a virgin beech forest // European Journal of Soil Biology. Vol.37. P.117–124.
- Peacocki A.D., Machaughtoni et al. 1999. Evaluating the diversity of soil microbial communities using molecular techniques and established ecological indexes // Abstr. ASM Conference of Microbial. Biodiversity. August 5–8, Chicago, Illinois. P.15.
- Penev L. 1996. Large-scale variation in carabid assemblages, with special reference to the local fauna concept // Annales Zoologici Fennici. Vol.33. P.49–63.
- Peterson D.L., Rolfe G.L. 1982. Nutrient dynamics of herbaceous vegetation in upland and floodplain forest communities // American Midland Naturalist. Vol.107. No.2. P.325–339.
- Pokarzhevskii A.D., van Straalen N.M., Butovsky R.O., Filimonova Z.V., Zaitsev A.S. 1999. Ecosystems as units of study in soil ecotoxicology // R.O. Butovsky, N.M. van Straalen (eds.). Pollution-induced changes in soil invertebrate food-webs. V.2. Amsterdam, Moscow. P.9–32.
- Price M.V., Joyner J.W. 1997. What resources are available to desert granivores: seed rain or soil seed bank? // Ecology. Vol.78. No.3. P.764–773.
- Proulx M., Mazumder A. 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems // Ecology. Vol.79. No.8. P.2581–2592.
- Quideau S.A., Chadwick O.A., Benesi A., Graham R.C., Anderson M.A. 2001. A direct link between forest

- vegetation type and soil organic matter composition // *Geoderma*. Vol.104. P.41–60.
- Rahbek C. 2005. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns // *Ecology Letters*. Vol.8. P.224–239.
- Rappe M.S., Connon S.A., Vergin K.L., Giovannoni S.J. 2002. Cultivation of the ubiquitous SAP 11 marine bacterioplankton clade // *Nature*. Vol.418. P.630–633.
- Read D.J., Francis R., Finlay R.D. 1985. Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities // A.H. Fitter et al. (eds.). *Ecological interactions in soil*. Oxford: Blackwell SP. P.193–217.
- Reader R.J. 1998. Relationship between species relative abundance and plant traits for an infertile habitat // *Plant Ecology*. Vol.134. No.1. P.43–51.
- Rees M. 1997. Evolutionary ecology of seed dormancy and seed size // J. Silvertown, M. Franco, J.L. Harper (eds.). *Plant life histories*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.121–142.
- Reichman O.J., Benedix J.H., Jr., Seastedt T.R. 1993. Distinct animal-generated edge effects in a tallgrass prairie community // *Ecology*. Vol.74. No.4. P.1281–1285.
- Reichman O.J., Seabloom E.W. 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.17. No.1. P.44–49.
- Reichman O.J., Smith S.C. 1991. Responses to simulated leaf and root herbivory by a biennial, *Tragopogon dubius* // *Ecology*. Vol.72. No.1. P.116–124.
- Retallack G.J. 2001. *Soils of the past. An introduction to paleopedology*. Second ed. Blackwell Science. 404 p.
- Reynolds B.D. 1923. Inheritance of double characteristics in *Arcella polypora* // *Genetics*. No.8. P.477–493.
- Reynolds H.L., Packer A., Bever J.D., Clay K. 2003. Grassroots ecology: plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics // *Ecology*. Vol.84. No.9. P.2281–2291.
- Ridenour W.M., Callaway R.M. 2001. The relative importance of allelopathy in interference: the effects of an invasive weed on a native bunchgrass // *Oecologia*. Vol.126. No.3. P.444–450.
- Robertson G.P., Freckman D.W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem // *Ecology*. Vol.76. No.5. P.1425–1432.
- Rondon M.R., Goodman R.M. and Handelsman J. 1999. The Earth's bounty: assessing and accessing soil microbial diversity // *Trends in Biotechnology*. Vol.17. P.403–409.
- Root F.M. 1918. Inheritance in the asexual reproduction of *Centropyxis aculeate* // *Genetics*. No.3. P.173–206.
- Rosen E. 1982. Vegetation development and sheep grazing in limestone grasslands of south Iceland, Sweden // *Acta Phytogeographica Suecica*. Vol.72. P.1–104.
- Ross H.H., Ross C.A., Ross J.R.P. 1982. *A textbook of entomology*. John Wiley and Sons. New York. 666 p.
- Rossi J.P. 2003. The spatiotemporal pattern of a tropical earthworm species assemblage and its relationship with soil structure // *Pedobiologia*. Vol.47. P.497–503.
- Rossi J.P., Huerta E., Fragoso C., Lavelle P. 2006. Soil properties inside earthworm patches and gaps in a tropical grassland (la Mancha, Veracruz, Mexico) // *European Journal of Soil Biology*. Vol.42. P.S284–S288.
- Rossi J.P., Lavelle P. 1998. Earthworm aggregation in the Savannas of Lamto (Cote d'Ivoire) // *Applied Soil Ecology*. Vol.7. P.195–199.
- Rutz B.A., Kieft T.L. 2004. Phylogenetic characterization of dwarf archaea and bacteria from a semiarid soil // *Soil Biol. Biochem.* Vol.36. P.825–833.
- Saetre P. 1999. Spatial patterns of ground vegetation, soil microbial biomass and activity in a mixed spruce-birch stand // *Ecography*. Vol.22. P.183–192.
- Saetre P., Baath E. 2000. Spatial variation and patterns of soil microbial community structure in a mixed spruce-birch stand // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.32. P.909–917.
- Schat H., van Beckhoven K. 1991. Water as a stress factor in the coastal dune system // J. Rozema, J.A.C. Verkleij (eds.). *Ecological responses to environmental stresses*. Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers. P.76–89.
- Scheu S., Poser G. 1996. The soil macrofauna (Diplopoda, Isopoda, Lumbricidae and Chilopoda) near tree trunks in a beechwood on limestone: indications for stemflow induced changes in community struc-

- ture // *Applied Soil Ecology*. Vol.3. P.115–125.
- Schlesinger W.H., Raikes J.A., Hartley A.E., Cross A.F. 1996. On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems // *Ecology*. Vol.77. No.2. P.364–374.
- Schulze E.D., Chapin F.S.III, Gebauer G. 1994. Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska // *Oecologia*. Vol.100. No.4. P.406–412.
- Schonborn W. 1992. Adaptive polymorphism in soil-inhabiting testate Amoebae (Rhizopoda): its importance for delimitation and evolution of asexual species // *Arch. Protistenkd.* Bd.142. S.139–155.
- Semenova G.V. 2004. Soil seed banks // V.G. Onipchenko (ed.). *Alpine ecosystems in the Northwest Caucasus*. Dordrecht e.a.: Kluwer Academic Publishers. P.194–212.
- Semenova G.V., Onipchenko V.G. 1994. Soil seed banks // V.G. Onipchenko., M.S. Blinnikov (eds.). *Experimental investigation of alpine plant communities in the Northwestern Caucasus*. Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH. Stiftung Rübel. Zurich. H.115. P.69–82.
- Shmida A., Ellner S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches // *Vegetatio*. Vol.58. No.1. P.29–55.
- Silvertown J.W. 1982. *Introduction to population ecology*. London, New York: Longman. 209 p.
- Simard S.W., Jones M.D., Durall D.M. 2003. Carbon and nutrient fluxes within and between mycorrhizal plants plant competition. *Mycorrhizal Ecology (Ecological Studies, v. 157)*, van der Heijden M.G.A., Sanders I.R. (eds.). Berlin e.a.: Springer P.33–74.
- Skene K.R. 1998. Cluster roots: some ecological considerations // *Journal of Ecology*. Vol.86. No.6. P.1060–1064.
- Smallwood K.S., Morrison M.L. 1999. Estimating burrow volume and excavation rate of pocket gophers (Geomysidae) // *Southwestern Naturalist*. Vol.44. No.2. P.173–183.
- Smith S.E., Read D.J. 1997. *Mycorrhizal Symbiosis*. 2nd edition. San Diego e.a.: Academic Press. 605 p.
- Soberon M.J., Loevinsohn M. 1987. Patterns of variations in the numbers of animal populations and the biological foundations of Taylor's law of the mean // *Oikos*. Vol.48. No.3. P.249–252.
- Soina V.S., Mulyukin A.L., Demkina E.V., Vorobyova E.A., El-Registan G.I. 2004. The structure of resting bacterial population in soil permafrost // *Astrobiology*. Vol.4. P.435–458.
- Sorensen P., Jensen E.S. 1995. Mineralization-immobilization and plant uptake of nitrogen as influenced by the spatial distribution of cattle slurry in soils of different texture // *Plant and Soil*. Vol.173. P.283–291.
- Soudzilovskaia N.A., Onipchenko V.G. 2005. Experimental investigation of fertilization and irrigation effects on an alpine heath, northwest Caucasus, Russia // *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. Vol.37. No.4. P.602–610.
- Stackebrandt E., Liesack W., Goebel B.M. 1993. Bacterial diversity in a soil sample from a subtropical Australian environment as determined by 16S rDNA analysis // *FASEB J*. Vol.7. P.232–236.
- Staley J.T., Gosink J.J. 1999. Poles apart: biodiversity and biogeography of sea ice bacteria // *Annu. Rev. Microbiol.* Vol.53. P.189–215.
- Stampe E.D., Daehler C.C. 2003. Mycorrhizal species identity affects plant community structure and invasion: a microcosm study // *Oikos*. Vol.100. No.2. P.362–372.
- Starmer W.T., Lachance M.A., Phaff H.J., Heed W.B. 1990. The biogeography of yeasts associated with decaying cactus tissue in North America, the Caribbean, and Northern Venezuela // *Evol. Biol.* Vol.24. New York, London. P.253–296.
- Stephan A., Meyer A.H., Schmid B. 2000. Plant diversity affects culturable soil bacteria in experimental grassland communities // *Journal of Ecology*. Vol.88. No.6. P.988–998.
- Stevens M.H.H., Carson W.P. 1999. Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient // *Ecology*. Vol.80. No.2. P.455–465.
- Stevenson B.S., Eichorst S.A., Wertz J.T., Schmidt T.M., Breznak J.A. 2004. New strategies for cultivation and detection of previously uncultured microbes // *Appl. Envir. Microbiol.* P.4748–4755.
- Stewart G.R., Schmidt S. 1999. Evolution and ecology of plant mineral nutrition // M.C. Press, J.D. Scholes, M.G. Barker. (eds.). *Physiological plant ecology*. Oxford: Blackwell Science. P.91–114.
- Stout J.D., Heal O.W. 1967. Protozoa // A. Burges, F. Raw (eds.). *Soil Biology*. London – New York: Acad. Press. P.149–194.

- Stoutjesdijk Ph., Barkman J.J. 1992. Microclimate, vegetation, and fauna. Uppsala: Opulus Press. 216 p.
- Stoyan H., De-Polli H., Bohm S., Robertson G.P., Paul E.A. 2000. Spatial heterogeneity of soil respiration and related properties at the plant scale // *Plant and Soil*. Vol.222. P.203–214.
- Strobel B.W. 2001. Influence of vegetation on low-molecular-weight carboxylic acids in soil solution – a review // *Geoderma*. Vol.99. P.169–198.
- Stuefer J.F. 1996. Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity // *Vegetatio*. Vol.127. No.1. P.55–70.
- Stuefer J.F., De Kroon H., During H.J. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant // *Functional Ecology*. Vol.10. No.3. P.328–334.
- Subias L.S. 2004. Listado sistematico, sinonimico y biogeografico de los acaros oribatidos (Acariformes, Oribatida) del mundo (1758–2002) // *Graellcia*. Vol.60. P.3–305.
- Sydes C., Grime J.P. 1981a. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland I. Field investigations // *Journal of Ecology*. Vol.69. No.1. P.237–248.
- Sydes C., Grime J.P. 1981b. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland II. An experimental investigation // *Journal of Ecology*. Vol.69. No.1. P.249–262.
- Tamm C.O. 1950. Growth and plant nutrient concentration in *Hvlocomium proliferum* in relation to tree canopy // *Oikos*. Vol.2. No.1. P.60–64.
- Tarleral S., Jangid K., Ivester A.H., Whitman W.B., Williams M.A. 2008. Microbial community succession and bacterial diversity in soils during 77 000 years of ecosystem development // *FEMS Microbiol. Ecology*. Vol.64. No.1. P.129–140.
- Terekhova V. 2003. Arrangement of informative fungal parameters for the ecological standardization of ecosystems under technogenic pollution // *Abstr. XIV. Congress of European Mycologists*. Katsiveli, Yalta, Crimea, Ukraine. 22–27 September. P.59–60.
- Terekhova V., Botvinko I., Vinokurov V., Srebnyak E. 2008. The biotesting of oil-oxidizing bacteria and fungi associations for the certification of new bioabsorbents and water remediation control // *The Third International Meeting on Environmental Biotechnology and Engineering (3IMEBE)*. 21–25 Sept. 2008. Palma de Mallorca, Spain. P.79.
- Theodose T.A., Jaeger C.H.III, Bowman W.D., Schardt J.C. 1996. Uptake and allocation of ¹⁵N in alpine plants: implications for the importance of competitive ability in predicting community structure in a stressful environment // *Oikos*. Vol.75. No.1. P.59–66.
- Thompson K. 1992. The functional ecology of seed banks // *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. Wallingford: CAB International. P.231–258.
- Thompson K. 2000. The functional ecology of soil seed banks // M. Fenner (ed.). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2nd ed. CAB International. P.215–235.
- Thompson K., Bakker J., Bekker R. 1996. *The soil seed banks of North West Europe*. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 288 p.
- Thompson K., Band S.R., Hodgson J.G. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil // *Functional Ecology*. Vol.7. P.236–241.
- Thompson K., Grime J.P. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats // *Journal of Ecology*. Vol.67. No.3. P.893–921.
- Thompson K., Grime J.P. 1983. A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures // *Journal of Applied Ecology*. Vol.20. No.1. P.141–156.
- Tilman D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton: Princeton Univ. Press. 297 p.
- Tilman D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource:light gradient // T.J. Case (ed.). *Community Ecology*. Diamond J. New York e.a.: Harper and Row. P.359–380.
- Toole E.H., Brown E. 1946. Final results of the Duvel seed experiment // *Journal of Agricultural Research*. Vol.72. P.201–210.
- Torsvik V.L. 1980. Isolation of bacterial DNA from soil // *Soil Biol. Biochem*. Vol.12. P.15–21.
- Torsvik V., Goksoyr J., Daae F.L. 1990. High diversity in DNA of soil bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* Vol.56. P.782–787.
- Torsvik V., Øvreås L. 2002. Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems // *Current*

- Opinion in Microbiology. No.5. P.240–245.
- Torsvik V., Sorheim R., Goksoyr J. 1996. Total bacterial diversity in soil and sediment communities: a review // J. Indust. Microbiol. Vol.17. P.170–178.
- Tranter M., Jones H.G. 2001. The chemistry of snow: processes and nutrient cycling // H.G. Jones, D.A. Walker, J.W. Pomeroy, R. Hoham (eds.). Snow Ecology. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P.127–167.
- Trudgill S.T. 1988. Soil and vegetation systems. 2nd ed. Oxford: Clarendon Press. 211 p.
- Tsuyuzaki S. 1991. Survival characteristics of buried seeds 10 years after the eruption of the Usu volcano in Northern Japan // Canadian Journal of Botany. Vol.69. No.10. P.2251–2256.
- Turnau R. 1988. The influence of industrial dust on mycelian length and biomass of fungi in soil, humus and litter layer // Zesz. Nauk. AR Krakow. Les. No.18. P.124–129.
- Ueda T., Suga Y., Matsuguchi T. 1995. Molecular phylogenetic analysis of a soil microbial community in a soybean field // Europ. J. Soil Science. Vol.46. P.415–421.
- Ulrich B. 1983. Soil Acidity and its Relation to Acid Deposition // Effects of Accumulation of Air Pollutants in Forest Ecosystems. Dordrecht. P.127–146.
- Uren N.C. 2001. Types, amounts, and possible functions of compounds released into the rhizosphere by soil-grown plants // R. Pinton et al. (eds.). The rhizosphere: biochemistry and organic substances at the soil-plant interface. New York: Marcel Dekker. P.19–40.
- Urrutia M.M., Beveridge T.J. 1995. Formation of short-range ordered aluminosilicates in the presence of a bacterial surface (*Bacillus subtilis*) and organic ligands // Geoderma. Vol.65. P.149–165.
- van Breemen N., Lundstrom U.S., Jongmans A.G. 2000. Do plants drive podzolization via rock-eating mycorrhizal fungi? // Geoderma. Vol.94. P.163–171.
- van der Heijden M.G.A., Klironomos J.N., Ursic M., Moutoglis P., Streitwolf-Engel R., Boller T., Wiemken A., Sanders I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity // Nature. Vol.396. No.6706. P.69–72.
- van der Krift T.A.J., Berendse F. 2001. The effect of plant species on soil nitrogen mineralization // Journal of Ecology. Vol.89. No.4. P.555–561.
- van der Krift T.A.J., Kuikman P.J., Berendse F. 2002. The effect of living plants on root decomposition of four grass species // Oikos. Vol.96. No.1. P.36–45.
- van der Maarel E. 1995. Vicinism and mass effect in a historical perspective // Journal of Vegetation Science. Vol.6. No.3. P.445–446.
- van der Pijl L. 1982. Principles of dispersal in higher plants. 3rd Ed. Berlin: Springer. 215 p.
- van der Putten W.H. 1997. Plant-soil feedback as a selective force // Trends in Ecology and Evolution. Vol.12. No.5. P.169–170.
- van der Putten W.H., Peters B.A.M. 1997. How soil-borne pathogens may affect plant competition // Ecology. Vol.78. No.6. P.1785–1795.
- van der Werf S. 1991. Bosgemeenschappen // Natuurbeheer in Nederland. Deel 5. Wageningen: Pudoc Publ. 375 p.
- van Hees P.A.W., Lundström U.S., Giesler R. 2000. Low molecular weight organic acids and their Al-complexes in soil solution – composition, distribution and seasonal variation in three podzolized soils // Geoderma. Vol.94. P.173–200.
- Vasek F.C., Lund L.J. 1980. Soil characteristics associated with a primary plant succession on a Mojave Desert dry lake // Ecology. Vol.61. No.5. P.1013–1028.
- Vazquez de Aldana B.R., Geerts R.H.E.M., Berendse F. 1996. Nitrogen losses from perennial grass species // Oecologia. Vol.106. No.2. P.137–143.
- Von Liebig J. 1840. Chemistry in its application to agriculture and physiology. London: Taylor and Walton. 195 p.
- Ward N., Rainey F.A., Gobel B., Stackebrandt E. 1995. Identifying and culturing the «unculturables»: a challenge for microbiologists // D. Allsopp, R. Colwell, D. Hawksworth (eds.). Microbial diversity and ecosystem function. New York: CAB International. P.89–108.
- Watt A.S. 1970. Contribution to the ecology of bracken (*Pteridium aquilinum*). VII. Bracken and litter. 3.

- The cycle of change // *New Phytologist*. Vol.69. P.431–449.
- Watts J.E.M., Wellington E.M.h. 1999. Bacterial community analysis in polluted soils using molecular and metabolic techniques // *Abstr. ASM Conference of Microb. Biodiversity*. August 5–8, Chicago, Illinois. P.42.
- Watts W.A. 1988. Europe // B. Huntley, T. Webb (eds.). *Vegetation history*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P.155–192.
- Wesson G., Wareing P.F. 1969. The role of light in the germination of naturally occurring population of buried weed seeds // *Journal of Experimental Botany*. Vol.20. No.2. P.414–425.
- Whitford W.G. 1996. The importance of the biodiversity of soil biota in arid ecosystems // *Biodiversity and Conservation*. Vol.5. P.185–195.
- Widden P. 1977. Microbiology and decomposition on Truelove Lowland // *Truelove Lowland, Devon Island, Canada: high arctic ecosystem*. Edmonton. P.505–530.
- Willems J.H., Huijsmans K.G.A. 1994. Vertical seed dispersal by earthworms: a quantitative approach // *Ecography*. Vol.17. No.2. P.124–130.
- Willis A. 1963. Braunton Burrows: the effects on vegetation of the addition of mineral nutrients to the dune soils // *Journal of Ecology*. Vol.51. No.2. P.353–374.
- Willis A., Yemm E. 1961. Braunton Burrows: mineral nutrient status of the dune soils // *Journal of Ecology*. Vol.49. No.2. P.377–390.
- Wilson S.D., Kleb H.R. 1996. The influence of prairie and forest vegetation on soil moisture and available nitrogen // *The American Midland Naturalist*. Vol.136. No.2. P.222–231.
- Wintringerode F. von, Landt O. and Gobel U.B. 1999. PNA mediated PCR-clamping for selective recovery of novel phylogenetic groups from complex microbial consortia // *Abstr. ASM Conference of Microbial Biodiversity*. August 5–8, Chicago, Illinois. P.42.
- Wohlgemuth T., Gigon A. 2003. Calcicole plant diversity in Switzerland may reflect a variety of habitat templates // *Folia Geobotanica*. Vol.38. No.4. P.443–452.
- Wolters V., Bengtsson J., Zaitsev A.S. 2006. Relationship among the species richness of different taxa // *Ecology*. Vol.87. P.1886–1895.
- Yanai R.D., Eissenstat D.M. 2002. Coping with herbivores and pathogens: a model of optimal root turnover // *Functional Ecology*. Vol.16. No.6. P.858–869.
- Yemm E.W., Willis A.J. 1962. The effects of maleic hydrazide and 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on roadside vegetation // *Weed Research*. Vol.2. No.1. P.24–40.
- Zaitsev A.S. 1997. The communities of the oribatid mites (Acari:Oribatida) of the Zakopane environs // *Ochrona Przyrody*. No.54. P.131–140.
- Zaitsev A.S., Chauvat M., Pflug A., Wolters V. 2002. Oribatid mite diversity and community dynamics in a spruce chronosequence // *Soil Biology and Biochemistry*. Vol.34. P.1919–1927.
- Zaitsev A.S., Chauvat M., Wolters V. 2006. Conversion to ecologically-sound forest management affects oribatid community structure and diversity // *Proceedings of the XII International Congress of Acarology*. Amsterdam. P.222–223.
- Zarda B., Hahn D., Chatzinotas A., Schonhuber W., Neef A., Amann R.I., Zeyer J. 1997. Analysis of bacterial community structure in bulk soil by in situ hybridization // *Arch. Microbiol.* Vol.168. P.185–192.
- Zvyagintsev D.G. 1995. Microorganisms in Permafrost // *Ecological Microbiology*. Harwood Acad. Publ. GmbH. Part 2. P.1–37.