СОДЕРЖАНИЕ

Номер 5, 2020

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

Почвы Верхоянского хребта в пределах Аркачанского плато

М. В. Оконешникова, А. З. Иванова, Р. В. Десяткин 509

Реконструкция климата и ландшафтов средневековья на основе палинологического изучения подкурганных почв и дендрохронологических данных Алтая

М. В. Михаревич, В. С. Мыглан, В. Е. Приходько 519

Использование электроразведочных методов для картирования почвенных неоднородностей

П. А. Рязанцев, О. Н. Бахмет 535

ХИМИЯ ПОЧВ

Влияние растений с эрикоидной микоризой и эктомикоризой на свойства почвы злакового луга в горной тундре Хибин

М. И. Макаров, Т. И. Малышева, М. С. Кадулин, Н. В. Верховцева, Р. В. Сабирова, В. О. Лифанова, А. И. Журавлева, М. М. Карпухин 547

Низкомолекулярные органические кислоты в почвах: источники, состав, содержание, функции в почвах (обзор)

Т. А. Соколова 559

ФИЗИКА ПОЧВ

Динамика температуры мерзлотных почв в вегетационный период на фоне повышения среднегодовой температуры воздуха

О. И. Худяков, О. В. Решоткин 576

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

Динамика микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени (обзор)

Т. И. Чернов, А. Д. Железова 590

Влияние лигногумата на биологическую активность почвы о. Бали, Индонезия

Л. А. Поздняков, А. Л. Степанов, М. Э. Гасанов, М. В. Семенов, О. С. Якименко, А. К. Суада, А. Н. Рай, Н. М. Щеголькова 601

Влияние нонилфенолов на биологическую активность дерново-подзолистой почвы

Т. Б. Зайцева, С. В. Зиновьева, И. Л. Кузикова, А. Д. Руссу, М. В. Чугунова, Н. Г. Медведева 610

Структура микробных сообществ почв немерзлотного регрессивного болота

А. В. Головченко, Т. А. Семенова, О. В. Анисимова, Т. Г. Добровольская, Т. В. Глухова, А. Л. Степанов 618

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

Изменения сообществ почвообитающих нематод при постагрогенной трансформации торфяных почв и растительности

М. Г. Юркевич, А. А. Сущук, Е. М. Матвеева, Д. С. Калинкина 627

Влияние пестицидной нагрузки на микробное сообщество агродерново-подзолистой почвы

А. А. Астайкина, Р. А. Стрелецкий, М. Н. Маслов, А. А. Белов, В. С. Горбатов, А. Л. Степанов 639

Contents

No. 5, 2020

Genesis and Geography of Soils

Soils of the Verkhoyan Ridge in the Location of the Arkachana Plateau

M. V. Okoneshnicova, A. Z. Ivanova, and R. V. Desyatkin 509

Reconstruction of Climate and Landscapes of the Medieval Ages on Basis of Paleosols Palinological Study and Dendrochronological Data of Altai (South of Western Siberia)

M. V. Mikharevich, V. S. Myglan, and V. E. Prikhodko 519

The Integrated Application of Geoelectric Methods in Mapping Soil Inhomogeneities

P. A. Ryazantsev and O. N. Bakhmet 535

Soil Chemistry

Influence of Ericoid Mycorrhizal and Ectomycorrhizal Plants on Grassland Soil in the Tundra of Khibiny Mountains

M. I. Makarov, T. I. Malysheva, M. S. Kadulin, N. V. Verkhovtseva, R. V. Sabirova, V. O. Lifanova, A. I. Zhuravleva, and M. M. Karpukhin 547

Low-Molecular-Weight Organic Acids in Soils: Sources, Composition, Concentrations, Functions (Review)

T. A. Sokolova 559

Soil Physics

Multidirectional Changes in Temperature of Permafrost-Affected Soils during the Growing Season against the Background Increase in the Mean Annual Air Temperature

O. I. Khudyakov and O. V. Reshotkin 576

Soil Biology

Dynamics of Soil Microbial Communities on Different Timescales: a Review

T. I. Chernov and A. D. Zhelezova 590

Effect of Lignohumate on Soil Biological Activity on the Bali Island, Indonesia

L. A. Pozdnyakov, A. L. Stepanov, M. E. Gasanov, M. V. Semenov, O. S. Yakimenko, I. K. Suada, I. N. Rai, and N. M. Shchegolkova 601

Impact of Nonylphenols on the Biological Activity of Soddy-Podzolic Loamy Soil

T. B. Zaytseva, S. V. Zinoveva, I. L. Kuzikova, A. D. Russu, M. V. Chugunova, and N. G. Medvedeva 610

The Structure of Microbial Communities in the Soils of Regressive Noncryosolic Bog

A. V. Golovchenko, T. A. Semenova, O. V. Anisimova, T. G. Dobrovolskaya, T. V. Glukhova, and A. L. Stepanov 618

Degradation, Rehabilitation, and Conservation of Soils

Changes of Soil Nematode Communities under Postagrogenic Transformation of Peat Soils and Vegetation

M. G. Yurkevich, A. A. Sushchuk, E. M. Matveeva, and D. S. Kalinkina 627

Influence of Pesticides on the Microbial Diversity of Agrosoddy-Podzolic Soil

A. A. Astaykina, R. A. Streletskii, M. N. Maslov, A. A. Belov, V. S. Gorbatov, and A. L. Stepanov 639

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 509–518

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

УДК 631.4(571.56-17)

ПОЧВЫ ВЕРХОЯНСКОГО ХРЕБТА В ПРЕДЕЛАХ АРКАЧАНСКОГО ПЛАТО

© 2020 г. М. В. Оконешникова[a], *, А. З. Иванова[a], Р. В. Десяткин[a]

[a] Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, пр-т Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия

*e-mail: mvok@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.05.2019 г.
После доработки 21.10.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Цель работы – изучить почвы высотного ландшафтно-экологического профиля Аркачанского плато (65° N, 130° E) и дать морфогенетическую характеристику этих почв в системе новой классификации почв России. Абсолютная высота гор в среднем достигает 1200 м, относительная высота колеблется от 400 до 500 м. Плато сложено песчаниками, алевролитовыми и глинистыми сланцами мезозойского возраста. Климат района суровый, резко континентальный. Многолетняя мерзлота в пределах провинции распространена повсеместно, однако в профиле горных почв она часто отсутствует, так как ее верхняя граница опускается за пределы сильнокаменистого почвенного профиля. Установлено, что в структуре вертикальной зональности Аркачанского плато преобладают горно-тундровый (выше 1100 м над ур. м.) и горно-таежный пояса (ниже 1000 м над ур. м.) с различными типами литоземов (Leptosols), торфяно-литоземов (Cryic Epirockic Histosols) и перегнойных почв (Eutric Histic Skeletic Leptosols). На надпойменных террасах горных речек сформированы маломощные криоземы глееватые (Turbic Cryosols), в аккумулятивных зонах склонов – каменистые торфяно-глееземы (Histic Reductaquic Cryosols) и в пойменной части – аллювиальные серогумусовые почвы (Skeletic Leptosols). Характерными особенностями всех типов почв являются небольшая мощность почвенного профиля, торфянистость и грубогумусность, высокая каменистость, кислая или слабокислая реакция почвенной среды, поверхностная ненасыщенность, слабовыраженная морфологическая и физико-химическая дифференциация профиля. Полученные результаты могут быть использованы для расширения базы данных и систематической характеристики почв слабоизученных горных областей.

Ключевые слова: горные почвы (Leptosols, Cryosols, Histosols), Якутия, криолитозона

DOI: 10.31857/S0032180X2005010X

ВВЕДЕНИЕ

Крупные горные хребты, плоскогорья и плато с вертикальной зональностью почвенного покрова занимают 58% площади земной поверхности Якутии [10]. Аркачанское плато расположено на юго-востоке Яно-Оймяконской геоморфологической области и входит в состав Янского плоскогорья Верхоянской горной системы [7]. Абсолютная высота гор в среднем достигает 1200 м, относительная высота колеблется от 400 до 500 м. Плато сложено, в основном, плотными осадочными породами (песчаниками, алевролитами с прослоями аргиллитов и конгломератов), в меньшей степени, массивно-кристаллическими магматическими породами переходной группы (диорит-гранодиорит-гранитная формация) [3]. Согласно почвенно-географическому районированию горных систем России [26], данная горная территория относится к бореальному классу (экстраконтинентальному мерзлотному подклассу) Верхоянской провинции северотаежной группы, включающей гольцово-тундрово-подбуро-сухоторфянисто-подбуро-криоземно-палево, холодно-степной тип поясности. Изучением почвенного покрова отдельных частей обширной Верхоянской горной провинции в разное время занимались многие исследователи [4–6, 8, 11, 13, 14, 17, 18, 23–25]. Несмотря на большой вклад проведенных работ в области географии, генезиса, классификации и картографии горных почв криолитозоны разнообразие горных почв обширной Верхоянской горной провинции в научной литературе представлено фрагментарно. Для четкого понимания реальной картины неоднородности почвенного покрова и создания банка данных для составления более информативных и репрезентативных картографических материалов в последние годы большое внимание уделяется детализации почвенного покрова на разных частях Верхоянской горной системы. Так, впервые нами были получены детальные морфогенетические характеристики почв с четкой пространственной и вертикальной привязкой в системе высотных поясов Кисиляхского (67° N, 135° E)

Рис. 1. Район исследований и места заложения почвенных разрезов и трансекты.

и Хараулахского (72° N, 127° E) хребтов, расположенных на водоразделе северных рек Яна–Адыча и в низовьях р. Лена [20, 21]. Предлагаемая статья является продолжением детальных исследований почв высотного ландшафтно-экологического профиля обширной Верхоянской горной провинции.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Изучение почвенного покрова проводили в бассейне р. Аркачан, занимающего центральную часть Аркачанского плато (рис. 1), методом заложения профиля–трансекты через типичные ландшафты долины р. Федор-Юрэгэ вблизи устья р. Мангазейка (рис. 2) и в ходе проведения маршрутных исследований вдоль долины р. Сирилэндьэ. Географические координаты и высота над уровнем моря получены с помощью GPS-приемника. Физико-химические свойства и гранулометрический состав почв определяли в аналитической лаборатории ИБПК СО РАН: pH H_2O – на pH-метре Level 1 (WTW, Germany), общий углерод – по Тюрину с титриметрическим окончанием, обменные катионы – по Гедройцу, гидролитическая кислотность – по Каппену, гранулометрический состав – по Качинскому [2, 15]. Диагностика и идентификация почв проведена согласно классификации почв России [16, 22].

Рельеф района характеризуется куполообразными и пологими, почти плоскими вершинами и вогнутыми склонами, покрытыми мощными осыпями. Почвообразующими породами являются, главным образом, элювий, элюво-делювий и делюво-пролювий плотных осадочных пород, которые слагают водораздельные, склоновые и присклоновые пространства. По долинам рек фрагментарно распространены аллювиальные галечные и мелкоземистые отложения.

Климат изученной территории суровый. Годовой радиационный баланс составляет 18–26 ккал/см^2, средняя температура самого теплого месяца колеблется от 6 до 16°С, самого холодного от –35 до –40°С. Продолжительность безморозного периода 50–92 дня, но заморозки возможны на протяжении всего вегетационного периода. Годовое количество осадков с поправками на смачивание составляет в среднем 319–420 мм. Распределение осадков по времени не равномерно. Наибольшее количество выпадает в июле (46–80 мм), наименьшее – в феврале (6–8 мм). За теплый период (апрель–октябрь) осадков выпадает 261–360 мм, что составляет 80–85% годовой суммы. За зимний период (ноябрь–март) выпадает менее 20% годового количества осадков или всего 34–60 мм [19].

В ряду вертикальной поясности климатические показатели существенно различаются. В

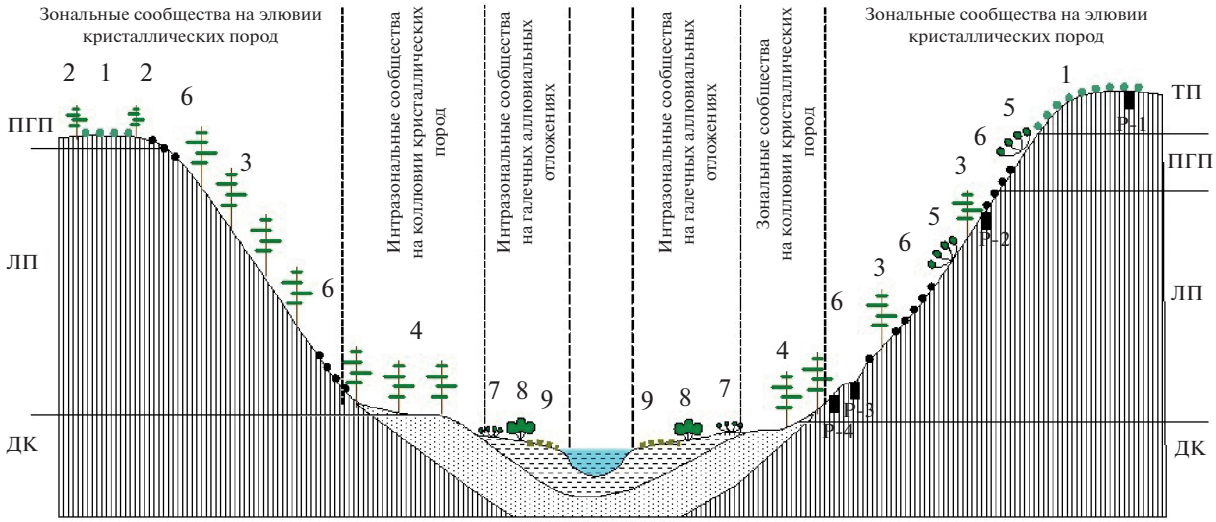

Рис. 2. Вертикальная поясность растительности по профилю долины р. Федор-Юрэгэ вблизи устья р. Мангазейки и места заложения почвенных разрезов. ДК – долинный комплекс; ЛП – лесной пояс; ПГП – подгольцовый пояс; ТП – тундровый пояс. Зональная растительность: *1* – горные тундры; *2* – горные лиственничные редколесья гипоарктокустарничково-лишайниковые; *3* – лиственничные редколесья багульниково-моховые; *4* – лиственничные редины ерниково-моховые; *5* – растопыреноберезовые сообщества мохово-лишайниковые; *6* – петрофитные и редкотравные сообщества на курумах. Интразональная растительность: *7* – ивково-тощеберезовые тундроподобные сообщества осоко-моховые; *8* – ивняки разнотравные; *9* – луговые и редкотравные лугоподобные сообщества на галечниках. Почвенные разрезы: Р-1, Р-2, Р-3, Р-4.

горно-тундровом поясе радиационный индекс сухости составляет 0.5–1, число дней с температурой выше 0°С – до 105, сумма температур выше 5°С – до 600°С. Температура многолетнемерзлых пород в среднем колеблется от –7 до –11°С, мощность сезонно-талого слоя от 0.2 до 0.7 м.

В горно-таежном поясе радиационный индекс сухости колеблется от 0.5 до 1.5, продолжительность безморозного периода 115–150 дней, сумма активных (выше 10°С) температур 560–1100°С. Температура многолетнемерзлых пород изменяется в пределах –3...–9°С, мощность сезонно-талого слоя в среднем 1.2–1.8 м [27].

Следует отметить, что в профиле горных почв часто мерзлота отсутствует, так как ее верхняя граница опускается за пределы сильнокаменистого почвенного профиля.

В интразональном долинном комплексе температура многолетнемерзлых пород варьирует в зависимости от конкретных условий в пределах от –1 до –8°С, мощность сезонно-талого слоя – от 0.15 до 1.8 м [27].

В соответствии с геоботаническим районированием [1], на данной территории выделена подпровинция горных северотаежных редкостойных лиственничных лесов и северотаежных кустарничково-моховых и лишайниковых лесов с фрагментами участков степной растительности по наиболее теплым и сухим южным склонам. Леса сочетаются с болотами. Лиственничные горные редколесья низкопродуктивны, на значительных площадях несут следы пожаров. В изученной части провинции выделяются два главных вертикальных пояса: горно-тундровый (выше 1100 м над ур. м.) и горно-таежный (ниже 1000 м над ур. м.). Между ними залегает фрагментарный подгольцовый пояс, шириной примерно 50–100 м, преимущественно с зарослями березки и в меньшей степени – кедрового стланика (табл. 1). Горно-тундровый пояс представлен сочетанием дриадовых и лишайниковых ассоциаций с кустарничковыми тундрами с доминированием березки тощей, горно-таежный пояс – ерниково- и багульниково-моховыми лиственничными редколесьями.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почвы горно-тундрового пояса. В горно-тундровом поясе в сочетании со слаборазвитыми щебнистыми почвенными образованиями формируются маломощные *литоземы перегнойно-грубогумусовые, иллювиально-гумусированные* (согласно WRB [28] Dystric Skeletic Leptosol (Arenic)) на супесчано-щебнистом элювии плотных пород. Профиль такой почвы был описан под лишайниковой тундрой на вершине горы, расположенной слева от устья р. Мангазейки (разрез Р-1, высота над ур. м. 1137 м). Координаты: 65°42′40″ N, 130°10′10″ E. Формула морфологического профиля почвы: AO(0–6 см)–AOh(6–11 см)–Chi(11–25 см)–C(25–31 см)–R. Грубогумусовый

Таблица 1. Условия формирования почв в районе исследования

Расположение	№ разреза	Положение в рельефе	Характер растительности
Трансекта по склону горы над руслом р. Федор-Юрэгэ, вблизи устья р. Мангазейки	Горно-тундровый пояс (выше 1100 м над ур. м.)		
	Р-1	Вершина горы	Лишайниковая тундра
	Подгольцовый пояс (фрагментарный, 1000–1100 м над ур. м.)		
		Верхняя часть склона горы крутизной до 20°	Стланиково-березковая ассоциация
	Горно-таежный пояс (ниже 1000 м над ур. м.)		
	Р-2	Верхняя граница пояса – склон южной экспозиции крутизной до 40°	Багульниково-моховое лиственничное редколесье
	Р-3	Западина склона южной экспозиции крутизной до 15°	Ерниково-моховая лиственничная редина
	Р-4	Склон южной экспозиции крутизной до 20°	
Профиль долины р. Сирилэндьэ	Р-11	Склон южной экспозиции крутизной до 30°	Шиповниково-разнотравно-тонконоговый остепненный луг
	Почвы горно-долинных ландшафтов		
	Р-12	Надпойменная терраса	Аулякомниево-моховое кустарниковое лиственничное редколесье
	Р-13	Склон надпойменной террасы	Бруснично-моховое лиственничное редколесье
	Р-15	Пойма	Закустаренный пойменный луг

горизонт темно-бурой окраски (по шкале Манселла 5YR 2/2), щебнистый, состоит из слоев разной степени разложения растительных остатков – в нижней части наблюдается наличие перегнойного мажущего материала. Затем следует мелкоземисто-сильнощебнистый горизонт Chi, с признаками гумусового иллювирования в виде бурой прокраски мелкозема (7.5YR 3/3) и единичными тонкими корнями. Ниже следует маломощный, менее темный (7.5YR 3/4) горизонт С, залегающий на обломках плотной породы. Следует отметить, что профиль данной почвы по совокупности диагностических горизонтов, в целом, соответствует представлению о литоземах. Однако более кислая реакция среды, легкий гранулометрический состав, относительно высокое содержание железа в нижнем минеральном горизонте отличают ее от литоземов горно-лесного пояса и позволяют предположить близость к подбурам.

В составе мелкоземисто-сильнощебнистых минеральных горизонтов значительно преобладают фракции песка и крупной пыли (86%), а фракция физической глины (14%), в том числе фракция ила (5%), имеет подчиненную роль. Большое количество фракций мелкого песка и крупной пыли в гранулометрическом составе данных почв свидетельствует о преобладании физического выветривания горных пород над ослабленным химическим. Реакция почвенной среды по всему профилю кислая pH 4.5–4.7. Содержание органического углерода в горизонте Chi составляет 1.5%, в горизонте С – 0.7%. Почва не насыщена основаниями (табл. 2). Из-за маломощности минеральной мелкоземистой толщи почвы о дифференциации по валовому составу судить затруднительно, но можно отметить, что содержание железа чуть больше, чем в других типах почв. Судя по молекулярным соотношениям оксидов элементов, максимальное накопление железа отмечается в горизонте С, что говорит о слабом проявлении процесса иллювирования, где на фоне незначительного уменьшения кремнезема вниз по профилю немного возрастает содержание железа и алюминия. Коэффициент дифференциации для железа, кремния и алюминия (отношение содержание элемента в нижней части минеральной толщи к его содержанию в верхней части) лежит в пределах 1–1.1. По другим элементам наблюдается дифференциация, характерная для поверхностно-дренированных легких по гранулометрическому составу почв – элементы, образующие преимущественно нерастворимые в воде соединения (Ca, Mg, Mn), накапливаются в средней части, тогда как Na и K имеют максимумы содержания внизу профиля (табл. 3).

Почвы горно-таежного пояса. Лесная растительность на южном склоне, несмотря на сильную крутизну, начинает проявляться на высоте 960 м. Здесь на сильнощебнистом субстрате кол-

Таблица 2. Физико-химические свойства почв Аркачанского плато

№ разреза	Горизонт	Глубина, см	pH H_2O	ППП, %	C, %	Кислотность		Обменные катионы					Степень насыщенности основаниями, %	Содержание частиц (мм), %	
						обменная, H^+	гидролитическая	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	сумма		<0.001	<0.01
						смоль(экв)/кг									
Почвы горно-тундрового пояса															
P-1	AO	0–6	4.5	28.6	–	18.3	66.5	5.8	5.8	1.7	0.2	13.5	16.9	–	–
	AOh	6–11	4.7	23.9	–	14.9	66.5	4.0	3.2	1.4	0.2	8.8	11.7	–	–
	Chi	11–25	4.5	–	1.5	–	15.7	4.3	2.2	0.9	0.1	7.5	32.3	5.4	14.0
	C	25–31	4.6	–	0.7	6.2	12.3	2.8	2.2	1.3	0.3	6.6	34.9	4.6	13.1
Почвы горно-лесного пояса															
P-2	H	2–14	6.3	44.6	–	–	35.0	51.5	25.8	8.1	0.7	86.1	71.1	–	–
	AChi	14–25	6.3	–	8.1	–	19.3	24.7	16.1	3.6	0.3	44.7	69.8	6.8	24.7
	Chi	25–52	6.4	–	8.4	–	19.3	27.2	20.1	3.5	0.3	51.1	72.6	7.0	25.0
P-3	T	4–22	5.7	61.7	–	3.9	73.5	50.5	13.5	4.3	0.3	68.6	48.3	–	–
	Th	22–35	5.7	52.9	–	1.5	63.0	49.9	13.6	4.9	0.4	68.8	52.2	–	–
P-4	AC	5–19	5.3	–	1.2	0.4	14.0	5.5	4.4	1.2	0.1	11.2	44.4	3.3	18.0
	Ci	19–32	5.6	–	1.1	–	11.4	4.8	4.2	1.3	0.1	10.4	48.8	5.8	22.5
P-11	[ao/r]	1–4	7.3	–	8.9	–	8.7	33.3	7.8	5.8	0.5	47.4	84.4	1.3	4.2
	AK	4–28	6.9	–	2.4	–	7.0	10.5	3.2	2.1	0.2	16.0	69.6	2.5	12.3
Почвы горно-долинных ландшафтов – надпойменных террас															
P-12	AC	7–9	6.2	–	1.7	–	8.7	8.3	2.3	2.0	0.2	12.8	59.3	2.1	7.4
	[O]	9–14	5.5	40.0	–	0.4	38.5	35.3	11.8	3.8	0.2	50.7	56.8	–	–
	$CRg_{\perp}$	14–30	4.9	–	2.4	0.7	17.5	7.3	1.6	2.1	0.2	11.2	38.9	8.6	37.2
P-13	TE	0–14	4.7	85.1	–	9.7	108.5	44.9	16.8	7.4	0.9	69.9	39.0	–	–
	T	14–21	6.3	56.4	–	–	29.7	87.6	19.0	8.1	0.4	115.2	79.7	–	–
	$CG_{\perp}$	21–34	6.2	21.3	–	–	21.0	42.4	8.3	3.8	0.2	54.8	72.3	15.6	51.1
Почвы горно-долинных ландшафтов – пойменной части															
P-15	AY	1–15	6.4	–	2.7	–	10.5	12.24	1.53	1.96	0.19	15.92	60.3	1.7	13.6

Примечание. Прочерк – не определяли.

Таблица 3. Валовой состав почв Аркачанского плато, % от прокаленной навески

№ разреза	Горизонт	Глубина, см	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	TiO	MnO	CaO	MgO	SO_2	P_2O_5	K_2O	Na_2O	Молекулярное отношение		
														$\frac{SiO_2}{R_2O_3}$	$\frac{SiO_2}{Fe_2O_3}$	$\frac{SiO_2}{Al_2O_3}$
Р-1	BH	11–25	64.42	16.61	8.82	0.60	0.32	2.13	3.39	0.02	0.32	2.55	1.11	4.9	19.5	6.5
	BF	25–31	63.14	17.60	9.94	0.60	0.21	1.20	2.62	0.07	0.23	2.90	1.55	4.4	16.9	6.0
Р-2	H	2–14	65.78	16.17	7.55	0.48	0.46	3.15	2.28	0.17	0.31	2.42	1.31	5.2	23.2	6.8
	AChi	14–25	65.22	16.76	7.08	0.60	0.36	2.63	2.44	0.02	0.21	2.75	1.79	5.1	24.6	6.5
	Chi	25–52	64.92	17.24	6.69	0.60	0.44	2.84	2.43	0.02	0.23	2.61	1.67	5.1	25.9	6.3
Р-4	AC	5–19	64.78	17.29	6.88	0.68	0.10	3.22	2.43	0.02	0.14	2.83	2.13	5.0	25.1	6.2
	Ci	19–32	64.78	17.43	6.75	0.68	0.12	2.22	2.49	0.05	0.16	3.00	2.21	5.0	25.6	6.2
Р-11	[ao/r]	1–4	59.39	19.86	6.58	0.53	0.27	4.70	3.62	0.15	0.25	2.45	2.00	4.1	24.1	5.0
	AK	4–28	60.15	20.80	7.82	0.65	0.18	3.43	2.97	0.05	0.16	2.70	1.95	3.9	20.5	4.8
Р-12	AC	7–9	59.95	19.49	7.51	0.65	0.15	4.29	2.67	0.02	0.18	2.78	2.04	4.1	21.3	5.1
	$CRg_{\perp}$	14–30	62.55	20.38	6.65	0.72	0.03	2.36	2.71	0.05	0.14	2.60	2.05	4.2	25.1	5.1
Р-13	$CG_{\perp}$	21–34	56.18	24.15	8.54	0.53	0.18	3.43	2.77	0.15	0.38	2.46	1.31	3.2	17.5	3.9

лювия алевролитов под багульниково-моховыми лиственничными редколесьями развивается *перегнойная потечно-гумусовая почва* (Eutric Histic Skeletic Leptosol (Loamic, Hyperhumic)) (разрез Р-2) со строением профиля: O(0–2 см)–H(2–14(18) см)–AChi(14(18)–25(29) см)–Chi(25(29)–52 см)–R. Координаты: 65°42′20″ N, 130°10′00″ E. Данная почва характеризуется наличием сырого перегнойного горизонта средней мощности темно-бурой окраски (5YR 3/2), с редким включением камней и мелкозема сизоватого оттенка. В срединной части профиля выделяется переходный горизонт AC, сочетающий в себе признаки выше и нижележащих горизонтов: буровато-серая окраска (5YR 3/1), много обломков породы, прокрашивание потечным органическим веществом мелкозема и граней щебня, наличие корней. Переход постепенный, граница ровная. Нижележащий горизонт отличается лишь более высоким содержанием щебня (до 85% от объема), подстилается плотной породой. В отличие от других почв, в частности, расположенных ниже по склону, имеет большую мощность (50 см). Это, скорее всего, связано с перераспределением коллювиальных масс по крутому склону – в некоторых ложбинах верхней и средней части склона скапливаются мелкие щебни и мелкозем, где и формируется почва с более глубоким проникновением корней, тогда как ближе к подножию аккумулируются преимущественно крупные обломки, гораздо медленнее подверженные выветриванию.

Гранулометрический состав мелкозема представлен песчано-крупнопылеватым легким суглинком. Реакция почвенной среды слабокислая, близкая к нейтральной (pH 6.3). В поверхностном горизонте этих почв содержится значительное количество слаборазложившихся растительных остатков, потеря при прокаливании достигает 45%. В минеральной толще содержание углерода высокое и увеличивается вниз по профилю, что, возможно, свидетельствует об иллювиировании потечного органического вещества. В отличие от почвы горно-тундрового пояса данная почва более насыщена основаниями (около 70%). По результатам анализа валового элементного состава здесь не наблюдается особой дифференциации. Оценка молекулярных отношений R_2O_3 и кремнезема показала, что участие окислов алюминия слабо увеличивается вниз по профилю, тогда как железа, наоборот, ослабевает.

Ниже по склону южной экспозиции в долине р. Федор-Юрэгэ в небольшом понижении под ерниково-моховыми лиственничными рединами (920 м над ур. м.) на делювиально-коллювиальном субстрате формируется *торфяно-литозем, перегнойно-торфяный* (Cryic Epirockic Histosol) (разрез Р-3). Координаты: 65°42′10″ N, 130°10′00″ E. Морфологический профиль почвы: O(0–4 см)–T(4–22 см)–Th(22–35 см)–R. Данная почва диагностируется по наличию торфяного и перегнойно-торфяного горизонтов, бурой и темно-бурой окраски, представляющих собой слои с разной степенью разложения органического вещества, с включением щебня и каменистой крошки, залегающие на плотной породе. Потеря при прокаливании в этих слоях высокая и достигает 62%. Реакция среды слабокислая (pH 5.7), распределена равномерно. Несмотря на биогенное накопление обменных катионов, высокая гидролитическая кислот-

ность обусловливает слабую насыщенность основаниями.

На более крутых участках на коллювии алевролитов под теми же ерниково-моховыми лиственничными рединами описан *литозем грубогумусированный*, *глинисто-иллювиированный* (Dystric Skeletic Leptosol (Loamic)) (разрез Р-4, высота 915 м над ур. м.). Координаты: 65°42′20″ N, 130°10′00″ E. Морфологический профиль почвы: Оао(0–5 см)–АС(5–19 см)–Ci(19–32см)–R. В нижней части подстилочно-торфяного горизонта находится слой темного грубогумусового материала (7.5YR 2/2) с мощностью недостаточной для выделения полноценного горизонта АО. Переход в нижележащий горизонт резкий, граница волнистая. Горизонт АС буровато-серый (10YR 4/2), рыхлый, щебнистый, мелкозем переплетен корнями. Переход заметный по содержанию камней и плотности, граница ровная. Нижележащий горизонт Ci представлен мелкоземисто-щебнистой толщей более темной окраски (10YR 2/2) с глинистыми пленками на поверхности камней. Залегает на обломках плотных горных пород.

Литоземы горно-таежного пояса имеют сильнощебнистый с небольшим участием мелкозема, примитивный профиль. Гранулометрический состав мелкозема минеральных слоев супесчаный и легкосуглинистый, при этом фракция ила имеет максимум накопления в нижней части профиля, обусловливая незначительное утяжеление гранулометрического состава. Реакция почвенной среды по всему профилю кислая (pH 5.3–5.6). Содержание углерода в минеральной толще низкое и составляет около 1%. Почва не насыщена основаниями, и сумма обменных катионов не превышает 11 смоль(экв)/кг. По данным валового химического состава дифференциации профиля по распределению полуторных окислов не наблюдается.

На южных склонах под остепненными ксерофитными лугами на коллювиальных отложениях развиваются своеобразные поверхностно каменистые литоземы с задернованным гумусовым горизонтом. Профиль такой почвы (разрез Р-11, высота 864 м над ур. м.) описан на левом берегу р. Сирилэндьэ, в районе устья, на крутом склоне южной экспозиции (уклон 30°), под шиповниково-разнотравно-тонконоговымостепненным лугом. Поверхность описанного участка преимущественно ровная с небольшими эрозионными канавками и единичными обнажениями окатанных камней размером не более 30 см, вероятно, осыпного происхождения. Координаты: 65°39′00″ N, 130°10′05″ E. Морфологический профиль почвы: О(0–1 см)–[ао/r](1–4 см)–АК(4–28 см)–(С)–R. Почва: *литозем криогумусовый* (Eutric Mollic Skeletic Leptosol (Arenic)). Отличительной особенностью строения профиля этой почвы является наличие под небольшой подстилкой маломощного песчанисто–щебнистого стратифицированного наноса делювиального характера с признаками начального почвообразования. Данный слой неплотно переплетен корнями растений, имеет темно-бурую окраску (10YR 2/2), представляет собой смесь органических остатков слабой степени разложения с мелкоземом и щебнем (содержание камней составляет около 50%). Малая мощность наноса (<5 см) не позволяет диагностировать почву как стратифицированную. Криогумусовый супесчаный горизонт АК занимает основную часть профиля, имеет серовато-бурую окраску (10YR 3/2) со слабовыраженной структурой в виде мелких комков по плотно переплетенным обильным корням, включения щебня до 15%. Ниже следует сравнительно резкий переход в плотную породу. В стратифицированном грубогумусированном слое гранулометрический состав мелкозема песчаный, реакция среды слабощелочная (pH 7.3), содержание органического углерода довольно значительное и связано с аккумуляцией грубогумусового материала, насыщенность основаниями высокая (84%). Нижележащий криогумусовый горизонт характеризуется супесчаным гранулометрическим составом, нейтральной реакцией среды, содержанием органического углерода – 2.4%, относительно сниженной насыщенностью основаниями (70%). По данным валового анализа, стратифицированный и гумусовый горизонты близки по составу. В отличие от степных криоаридных почв, выделенных Волковинцером [6] в пределах Верхоянской горной провинции, данная почва характеризуется отсутствием аккумулятивно-карбонатного горизонта, однако наличие криогумусового горизонта мощностью более 20 см, нейтральная реакция среды и высокая степень насыщенности основаниями свидетельствуют о признаках степного криоаридного почвообразования.

Почвы горно-долинных ландшафтов. На террасах горных рек под лиственничным редколесьем поверхность почвы обладает выраженным мерзлотным бугристо-трещинным и бугристо-западинным микрорельефом, обусловливающим микрокомплексность почвенного покрова. При затрудненном внутрипочвенном дренаже и высокой водоудерживающей способности грунтов на тяжелых по гранулометрическому составу породах развиваются криоземы в комплексе с мерзлотными торфянистыми и торфяными почвами.

В пределах первой террасы р. Сирилэндьэ в аулякомниево-моховом кустарниковом лиственничном редколесье на небольшом бугорке был вскрыт *криозем глееватый* (Turbic Cryosol (Loamic, Humic)) с маломощным аллювиальным наносом на поверхности (разрез Р-12, высота 891 м над ур. м.). Координаты: 65°39′00″ N, 130°10′00″ E. Морфологический профиль почвы: О(0–7(9) см)–АС~~(7(9)–9(12) см)–[О](9(12)–14(16) см)–

CRg⊥(14(16)–30 см). Относительно мощный поверхностный подстилочно-торфяный горизонт, состоящий из слаборазложенных органических остатков, залегает на затронутом почвообразованием аллювиальном песчаном наносе темно-серого цвета (2.5Y 3/1) со слабовыраженной мелкокомковатой структурой и обильными корнями. Переход ясный, граница волнистая. Далее следует подстилочно-торфяный горизонт темно-бурой окраски с красноватым оттенком (2.5YR 1.7/1) из органического материала разной степени разложения с небольшой примесью комковатого мелкозема. Нижележащий криотурбированный горизонт CRg с признаками оглеения, особенно в надмерзлотной части, и единичными корнями имеет неоднородную окраску: на темно-буровато-сером фоне (2.5Y 3/1) темно-бурые (7.5 YR 2/2) (10%) и сизые (5GY 4/1) (5%) пятна. Характерной особенностью профиля данной почвы является отсутствие камней и наличие мерзлого слоя на глубине 30 см.

Гранулометрический состав в аллювиальном наносе описанной почвы представлен рыхлым песком, в то время как в нижележащем минеральном слое – средним суглинком. Реакция среды – кислая, уменьшающаяся вниз по профилю, что в целом не характерно для криоземов Северной Якутии [12] и обусловлено спецификой формирования профиля (стратификацией). Почва характеризуется ненасыщенностью основаниями, при этом степень насыщенности минимальна в надмерзлотном горизонте. Потеря при прокаливании в погребенном гумусовом слое достигает 40%, и тут же наблюдается максимальное накопление обменных оснований. Содержание углерода в минеральных слоях колеблется в пределах 1.7–2.4%. Распределение элементов валового состава равномерное, отмечается лишь относительно повышенное содержание CaO в верхней части профиля, что, вероятно, связано с их биогенным накоплением.

На склоне первой террасы р. Сирилэндьэ, в небольшом понижении, был описан *мерзлотный торфяно-глеезем* (Skeletic, Histic Reductaquic Cryosol (Clayic)) на глинисто-каменистом аллювии и делювии аргиллитов (разрез Р-13, высота 882 м над ур. м.). Координаты: 65°39′01″ N, 130°10′04″ E. Морфологический профиль почвы: TE(0–14 см)–T(14–21 см)–G/R⊥(21–34 см). Верхняя часть включает эутрофно-торфяный и торфяный горизонты общей мощностью до 21 см. Они сменяются сизовато-бурым (5GY 4), сильнокаменистым (содержание камней составляет 80%) глеевым горизонтом, подстилаемым льдистой мерзлотой. Минеральный слой представлен легкой глиной с участием илистых частиц до 16%. Содержание органического вещества высокое по всему профилю, потеря при прокаливании достигает 56–85% в торфяном слое и 21% в глеевом. При этом сильнокислая реакция среды наблюдается лишь в верхнем эутрофно-торфяном горизонте, гидролитическая кислотность которого достигает высоких значений. В нижележащем торфяном горизонте отмечается интенсивное накопление обменных катионов, обусловливающих высокую степень насыщенности основаниями, низкую гидролитическую кислотность и близкую к нейтральной реакцию среды. Глеевый горизонт также имеет почти нейтральную реакцию среды и характеризуется самым высоким содержанием R_2O (как фактически, так и относительно к SiO_2) по сравнению с другими исследованными типами почв.

В пойменной части горных рек под закустаренными пойменными лугами на каменистом аллювии развиты маломощные аллювиальные почвы.

Разрез Р-15 был заложен в пойме р. Сирилэндьэ, в 700 м от устья в северо-западном направлении. Координаты: 65°39′01″ N, 130°10′04″ E. Морфологический профиль почвы: O(0–1 см)–AY(1–15 см)–C~~/R(15 см –...). Полное название: *маломощная аллювиальная серогумусовая почва* (Skeletic Leptosol). Между небольшой моховотравянистой подстилкой и аллювием, состоящим из окатанных обломков плотной породы, выделяется дерновый горизонт буровато-темно-серой окраски (10YR 2/2), непрочнокомковатый, супесчаный, плотно переплетенный корнями травянистых растений и с единичными включениями камней. Данный диагностический слой имеет достаточную мощность и характеризуется высоким содержанием органического углерода (2.7%), в связи с чем рассматриваемую маломощную почву трудно отнести к отделу слаборазвитых почв. Реакция среды слабокислая, близкая к нейтральной, гидролитическая кислотность и сумма обменных оснований очень низкие, что характерно для почв облегченного гранулометрического состава.

Итак, на исследованном участке Аркачанского плато преимущественно развиты почвы постлитогенного характера почвообразования (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Структура вертикальной зональности почвенного покрова Аркачанского плато и закономерности его высотно-поясной дифференциации (65° N, 130° E) весьма сходны с ранее изученным Кисиляхским хребтом (67° N, 134° E), что обусловлено аналогичными условиями почвообразования и единым типом высотной поясности в пределах Верхоянской горной провинции. В структуре вертикальной зональности Аркачанского плато преобладают горно-тундровый (выше 1100 м над ур. м.) и горно-таежный (ниже 1000 м над ур. м.) пояса с различными типами литоземов, торфяно-литоземов и перегнойных почв. На надпойменных терра-

Таблица 4. Таксономическое разнообразие исследованных почв

Ствол	Отдел	Тип	Подтип	WRB	№ разреза
Постлитогенные почвы	Литоземы	Торфяно-литозем	Перегнойно-торфяный	Cryic Epirockic Histosol	Р-3
		Литозем	Перегнойно-грубогумусовый, иллювиально-гумусированный	Dystric Skeletic Leptosol (Arenic)	Р-1
		Литозем	Грубогумусированный, глинисто-иллювиированный	Dystric Skeletic Leptosol (Loamic)	Р-4
		Литозем криогумусовый	Типичный	Eutric Mollic Skeletic Leptosol (Arenic)	Р-11
	Органо-аккумулятивные	Перегнойная	Потечногумусовая	Eutric Histic Skeletic Leptosol (Loamic, Hyperhumic)	Р-2
	Криогенные почвы	Криозем	Глееватый	Turbic Cryosol (Loamic, Humic)	Р-12
	Глеевые	Торфяно-глеезем	Типичный	Skeletic, Histic Reductaquic Cryosol (Clayic)	Р-13
Синлитогенные почвы	Аллювиальные	Аллювиальная серогумусовая	Типичная	Skeletic Leptosol	Р-15

сах горных речек сформированы маломощные криоземы глееватые, в аккумулятивных зонах склонов – каменистые торфяно-глееземы, и в пойменной части – аллювиальные серогумусовые почвы.

Для большинства почв исследованной территории характерны такие общие черты, как торфянистость и грубогумусность, небольшая мощность почвенного профиля, высокая каменистость, кислая или слабокислая реакция почвенной среды, надмерзлотное оглеение, поверхностная ненасыщенность, слабовыраженная морфологическая и физико-химическая дифференциация профиля, слабая минерализация и замедленные темпы разложения органического вещества, связанные с суровыми климатическими условиями. Все отмеченные свойства указывают на крайне низкое плодородие и слабую устойчивость почв [9]. Несмотря на эти неблагоприятные качества, изученные почвы являются фундаментом формирования хрупкой северной природы и выполняют важную экологическую роль, обеспечивая функционирование наземных экосистем северной тайги в условиях плато.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Статья подготовлена в рамках выполнения проекта СО РАН по теме 0376-2019-0006; регистрационный номер АААА-А19-119040990002-1 и гранта РФФИ 19-29-05151\19.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Андреев В.Н., Галактионова Т.Ф., Перфильева В.И., Щербаков И.П.* Основные особенности растительного покрова Якутской АССР. Якутск: Изд-во ЯФ СО АН СССР, 1987. 154 с.
2. *Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 487 с.
3. *Аристов В.В., Константинов М.М., Орлова Г.Ю., Соловьев К.В., Соловьев В.Н., Тямисов Н.Э., Задорожный Н.П., Золотилина Г.Д., Устинов В.И.* Аркачанское золоторудное месторождение, Западное Верхоянье // Руды и металлы. 2003. № 4. С. 15–30.
4. *Быстряков Г.М.* Почвы и почвенный покров холодных полузасушливых областей Северо-Востока СССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 22 с.
5. *Васьковский А.П.* Географические особенности почв лесной области Крайнего Северо-Востока СССР // Краеведческие записки. Магадан: Магаданское кн. изд-во, 1960. Вып. 3. С. 72–109.
6. *Волковинцер В.И.* Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, 1978. 207 с.
7. Геоморфология Восточной Якутии / Под ред. Граве Н.А. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1967. 375 с.
8. *Григорьев А.А.* Геология, рельеф и почвы северо-западной части Лено-Амгинского плато и Верхоянского хребта по данным экспедиции 1925 г. // Матер. Комис. по изуч. ЯАССР. Вып. 4. Л.: Изд-во АН СССР, 1926. 211 с.

9. *Десяткин Р.В.* Обретения и потери. Анализ факторов прямого и косвенного влияния строительства и эксплуатации промышленных объектов на экосистемы Западной Якутии // Крайний Север: проблемы экологии. М.: Ресурс-Инфо, 1999. С. 51–56.
10. *Десяткин Р.В., Оконешникова М.В., Десяткин А.Р.* Почвы Якутии. Якутск: Бичик, 2009. 64 с.
11. *Еловская Л.Г., Петрова Е.И., Тетерина Л.В.* Почвы Северной Якутии. Новосибирск: Наука, 1979. 304 с.
12. *Иванова А.З.*, *Десяткин Р.В.* Криоземы бассейна реки Алазея // Наука и образование. 2011. № 2(62). С. 70–73.
13. *Игнатенко И.В., Богданов И.Е., Пугачев А.А.* Подзолистые Al–Fe-гумусовые почвы Магаданской области // География и генезис почв Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 123–242.
14. *Игнатенко И.В., Хавкина Н.В.* Подбуры Крайнего Северо-Востока СССР // География и генезис почв Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 93–118.
15. *Качинский Н.А.* Механический и микроагрегатный состав почвы, методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 191 с.
16. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 341 с.
17. *Наумов Е.М.* Почвы и почвенный покров северо-востока Евразии. Автореф. дис. ... докт. с-х. наук. М., 1993. 63 с.
18. *Наумов Е.М., Градусов Б.П.* Особенности таежного почвообразования на Крайнем Северо-Востоке Евразии. М.: Колос, 1974. 145 с.
19. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Вып. 24: Якутская АССР. Кн. 1. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. 607 с.
20. *Оконешникова М.В.* Почвы Хараулахского хребта на самой северной границе леса // Современные проблемы науки и образования. 2016. № 5. http://science–education.ru/ru/article/view?id=25203
21. *Оконешникова М.В., Десяткин Р.В.* Почвы северных отрогов хребта Черского в районе полюса холода: морфология, свойства, классификация // Почвоведение. 2017. № 8. С. 926–935. https://doi.org/10.7868/S0032180X17080093
22. Полевой определитель почв России. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2008. 182 с.
23. *Соколов И.А., Быстряков Г.М.* Палевые почвы северной тайги Восточной Сибири и Дальнего Востока // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 1980. № 1. С. 30–37.
24. *Таргульян В.О.* Почвообразование и выветривание в холодных гумидных областях. М.: Наука, 1971. 268 с.
25. *Тетерина Л.В.* Почвы северной тайги Якутии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 16 с.
26. *Урусевская И.С.* Типы поясности и почвенно-географическое районирование горных систем России // Почвоведение. 2007. № 9. С. 1138–1146.
27. *Федоров А.Н., Ботулу Т.А., Варламов С.П.* Мерзлотные ландшафты Якутии (Пояснительная записка к Мерзлотно-ландшафтной карте Якутской АССР масштаба 1 : 2500000). Новосибирск: Изд-во ГУГК СССР, 1989. 170 с.
28. IUSS Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015 International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.

Soils of the Verkhoyan Ridge in the Location of the Arkachana Plateau

M. V. Okoneshnicova[1, *], A. Z. Ivanova[1], and R. V. Desyatkin[1]

[1]*Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch of the Russian Academy of Science, Yakutsk, 677980 Russia*

**e-mail: mvok@yandex.ru*

The results of detailed systematic studies of the structure of the vertical zonality of the soil cover of the Verkhoyansk mountain province are discussed. The purpose of this article is to study the soils of the high-altitude landscape-ecological profile of the Arkachan Plateau (65° N, 130° E) and to give a morphogenetic characteristic of these soils in the system of the new classification of soils in Russia. The absolute height of the mountains reaches 1200 m, the relative height ranges from 400 to 500 m. The plateau is composed of sandstones, aleurolite and clay shales of Mesozoic age. The climate is continental. Permafrost within the province is widespread. However, in the profile of mountain soils often there is no permafrost, because upper bound of permafrost descends beyond the limits of the strongly rocky soil profile. It has been established that in the structure of vertical zonality of the Arkachan Plateau it was predominate the mountain-tundra zone (1100 m) and the mountain taiga zone (1000 m) with different types of lithozems (Leptosols), peat–lithozems (HisticLeptosols) and humussoils (MollicLeptosols). Low-thickness cryozems (GleyicCryosols) are formed on the floodplain terraces of mountain rivers, peat-gley soils (CryicSkeleticHisticGleysols) are found in accumulative zones of slopes, and in the floodplain, part are found alluvial soils (SkeleticFluvisols). Characteristic features of all soil types are low width of the soil profile, peaty and moder humus, high rockiness, acidic or slightly acidic reaction of the soil, surface unsaturation, meanly expressed morphological and physico-chemical differentiation of the profile. The results can be used to expand the database and systematical characterize the soils of meanly studied mountain areas.

Keywords: Arkachan Plateau, mountain soils (Leptosols, Cryosols, Gleysols), soil profile, diagnostic horizons, cryolithozone

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 519–534

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

УДК 631.48:577.4

РЕКОНСТРУКЦИЯ КЛИМАТА И ЛАНДШАФТОВ СРЕДНЕВЕКОВЬЯ НА ОСНОВЕ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ПОДКУРГАННЫХ ПОЧВ И ДЕНДРОХРОНОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ АЛТАЯ

© 2020 г. М. В. Михаревич[a], В. С. Мыглан[b], В. Е. Приходько[c, *]

[a]*Сибирский научно-исследовательский институт геологии, геофизики и минерального сырья, Красный пр-т, 67, Новосибирск, 630091 Россия*

[b]*Сибирский федеральный университет, Свободный пр., 79, Красноярск, 660041 Россия*

[c]*ФИЦ ПНЦБИ РАН – обособленное подразделение Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, ул. Институтская, 2, Пущино, Московской области, 142290 Россия*

**e-mail: valprikhodko@rambler.ru*

Поступила в редакцию 20.06.2019 г.
После доработки 03.09.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Изучен чернозем обыкновенный фоновый и погребенный под двумя курганами некрополя Сростки-1, созданного в 890–975 гг. (калибровка по 1δ) в Бийском районе Алтайского края. Педогенные данные и использование 20 индексов выветривания, биологической активности, выноса солей показали, что палеопочвы средневековья в фазу, предшествовавшую сооружению курганов, формировались в более засушливом климате по сравнению с современными условиями. Затем началась его гумидизация, об этом свидетельствуют палинологические данные, согласно которым в то время происходило сокращение площади боров, очевидно, в результате более холодных зим. Ареалы березовых и приречных ивовых лесов уменьшились сравнительно с современностью за счет вырубки сросткинским этносом. В средневековье мезофитное разнотравье богатого состава занимало бóльшие площади и преобладало над сухостепным. Отмечалось разрастание осоковых локусов на расширившихся болотах, возникших при высыхании мелких водоемов, при сокращении водоохранной роли лесов. Выявлено небольшое увеличение количества пыльцы маревых и диких злаков, среди которых много степных видов и ксерофитов рода полыней. Это может свидетельствовать об антропогенном воздействии, поскольку происходило нарушение поверхности при создании 61 сросткинского кургана. С использованием дендрохронологического метода определена ежегодная динамика среднелетней температуры за последние 2000 лет. Установлено, что летняя теплообеспеченность в сросткинский период в VIII–XII вв. и при строительстве некрополя Сростки-1 преимущественно соответствовала среднему значению. Отмечались летние похолодания: 850–870 и 930–950 гг. и термические экстремумы: 876–882 и 982 гг. с температурой на 1.5°С, отличающейся от эталонных значений 1961–1990 гг. Изменчивость климата средневековья разных регионов юга Западной Сибири свидетельствует о метахронности его динамики, обусловленной локальными условиями, и о направленности его изменений, соответствующей Центральной Азии.

Ключевые слова: реконструкция природных условий, палеопочва, палинология, дендрохронология, курганы

DOI: 10.31857/S0032180X20050093

ВВЕДЕНИЕ

Благоприятные условия переходных ландшафтов от равнинной к предгорной части Алтая в значительной степени обусловлены сравнительно мягким климатом в результате воздействия барьерного эффекта. Люди селились здесь с древних времен. Об этом свидетельствуют многочисленные археологические памятника, возраст которых начинается с раннего палеолита. В регионе находится древнейшая в России раннепалеолитическая стоянка Карама [3] и известный в мире памятник – Денисова пещера, где люди жили 300 тыс. л. н. и были особой ветвью эволюции рода Homo [55]. В регионе исследования располагаются сросткинская палеолитическая стоянка [17] и крупный раннесредневековый курганный могильник Сростки-1 [10, 32].

На юге Западной Сибири и в горах Алтая археологами исследованы сотни памятников разных хроносрезов второй половины голоцена, а в ходе разведок выявлены тысячи курганов. Только немногие из них изучены естественно-научными

методами. Данных о климате средневековья для региона немного. Хотя это важно для прогнозирования климата будущего. В последнее время появились обобщающие исследования о климате средневековья для ряда регионов [9, 16, 18, 19, 24, 27, 31, 34–36, 40, 41, 47, 49, 50, 54, 61]. Для Алтайского края ранее проведена реконструкция окружающей среды на основе исследования подкурганных почв [4, 5, 11–13, 23–25, 44, 45], выполненная с применением подходов, описанных в [8].

Климатические и палеогеографические исследования эволюции окружающей среды позволили охарактеризовать голоценовую историю региона, в основном горного Алтая. Проведена реконструкция изменений климата голоцена на основе комплексного исследования: динамики границ ледников, озер, сейсмичности, свойств подкурганных палеопочв и дендрохронологии для падин горного Алтая [5, 6, 14, 20, 26, 37, 38, 53]. Чаще для изучения динамики климата голоцена разных территорий Алтая использовали палинологические данные [2, 3, 21, 22, 33, 41, 42, 66–69, 71, 79–81]. На основании обобщения пыльцевых спектров озерных и болотных отложений Алтая и сопредельных территорий показана динамика климата за последние 12 тыс. лет [2, 22, 66–69, 79–81], за 6 тыс. лет – [41, 71], для оз. Манжерок – в течение 1350 лет [42].

Проведено палинологическое изучение проб палеопочв курганов крупного раннесредневекового некрополя Сростки-1, насчитывающего 61 курган – одного из крупнейших некрополей Алтайского края. Для индикации палеоклимата привлечены дендрохронологические данные, полученные для лесов Алтае-Саянских гор.

Дендрохронологический метод – единственный, позволяющий получить информацию о ежегодном изменении климата для разных временных интервалов. Он особенно информативен для континентальных и горных районов Евразии, поскольку древесная растительность этих экосистем на верхнем ареале произрастания, содержит интенсивный климатический сигнал, записанный в радиальном приросте колец и обусловленный кратковременностью вегетационного сезона и сильной зависимостью от температуры [18–20, 38, 47, 48, 57, 58]. В отличие от Субарктики, для которой выполнено значительное число длительных дендроклиматических реконструкций, для Алтае-Саянского региона их количество невелико. В последние годы для горного Алтая создано шесть непрерывных дендроклиматических хронологий длительностью от 1400 до 2500 лет в основном по исследованию лиственницы сибирской [цит. по 19], а мире – 13 [цит. по 48].

Цель работы – реконструкция климата средневековья на основе педологических и палинологических исследований подкурганных почв крупного некрополя Сростки-1 лесостепной Предгорной части Алтайского края юга Западной Сибири и дендрохронологических данных, полученных для горного Алтая, и сравнение с палеоклиматом сопредельных регионов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объекты культурного наследия сросткинского этноса, создавшего более 20 поселений и 130 некрополей, располагаются в пределах Алтайского края и сопредельных территорий. Его радиоуглеродная датировка определяется второй половиной VIII–XII вв. Хозяйство сросткинского населения носило комплексный характер, но доминировало полукочевое скотоводство, важными занятиями были земледелие и различные ремесла, в том числе кузнечное и бронзолитейное производства, ювелирное дело [10, 32].

Курганный памятник Сростки-1 – один из крупнейших раннесредневековых некрополей Алтайского края, состоящий из 61 кургана. По данным радиоуглеродного анализа образцов костей и древесины, извлеченных из курганов, он датируется (890–975) ± 100 гг. (калибровка по 1δ). Насыпи курганов – земляные, округлой или овальной формы, диаметром от 4 до 14.5 м, высотой от 0.3 до 1 м [10, 32].

Он расположен в 25 км к юго-востоку-востоку от г. Бийска, на восточной окраине с. Сростки Бийского района, на правом берегу р. Катунь на склоне горы Пикет, в пределах предгорной зоны Бийско-Катунского междуречья: координаты 85°42.876′ E, 52°24.337′ N, 255 м над ур. м. (рис. 1). Благоприятные условия ландшафтов переходной зоны от равнинной части к предгорьям Алтая в значительной степени обусловлены сравнительно мягким климатом и проявляются в сокращении годовых амплитуд температур, увеличении количества осадков за счет действия барьерного эффекта и преобразовании циркуляционных процессов. Зональные границы сгущены и приобретают субмеридиональное направление, повторяя конфигурацию горных массивов.

Климат. В регионе средняя температура января составляет – 13.9°C, июля – +20°C, годовая – +3.2°C, сумма активных температур 2000–2100°C. Среднее годовое количество осадков достигает 548 мм, более половины из них выпадает в июле–августе, изменение осадков между засушливыми и увлажненными годами не превышает 40 мм. Устойчивый снежный покров высотой 30–60 см залегает в течение 165–175 дней. Использованы данные метеостанции г. Бийск, ближайшей к с. Сростки.

Растительный покров. Растительный покров территории охарактеризован с использованием

литературных материалов [29, 30]. На целине в сложении биоценозов участвуют злаки: тимофеевка степная (*Phleum phleoides* (L.) Karst.), тонконог монгольский (*Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult.), вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth) и разнотравье: володушка многожильчатая (*Buplerum multinerve* DC), земляника зеленая (*Fragaria viridis* L.), подмаренник настоящий (*Galium verum* L.), подорожник Урвиллея (*Plantago urvillei* Opiz.), лапчатка золотистоцветковая (*Potentilla chrysantha* Trevir), различные виды клеверов и горошка; встречаются также кустарники: спирея трехлопастная (*Spiraea trilobata* L.), разные караганы.

Остепненные луга в основном сформировались после сведения лесов, в их биогеоценозах много мезоксерофитов. Среди злаков, кроме вышеотмеченных видов, выявлены овсец пушистый (*Helictotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.), ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.). Среди разнотравья лугов много видов, растущих на водоразделах, распространены герань луговая (*Geranium pratense* L.), лабазник обыкновенный (*Filipendula vulgaris* Moench), душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.), зопник клубненосный (*Phlomoides tuberosa* (L.) Moench), шлемник скордиелистный (*Scutellaria scordiifolia* Fisch. ex Schrank), полынь шелковистая (*Artemisia sericea* Weber ex Stechm.) и др. Крутые южные склоны занимают настоящие крупнодерновинные степи. Низинные луга локализуются в днищах неглубоких ручьев и характеризуются преобладанием гигромезофитов и гигрофитов: калужница болотная (*Caltha palustris* L.), лютик ползучий (*Ranunculus repens* L.), гравилат речной (*Geum rivale* L.), подмаренник топяной (*Galium uliginosum* L.), разные виды осок.

Значительно меньшие площади занимают леса и кустарники. Поверхности I–IV надпойменных террас р. Катунь в основном распаханы. В понижениях и на склонах террас локально встречаются березовые и сосново-березовые кустарниково-травяные леса, развивающиеся на месте сосновых лесов, сохранились участки остепненных суходольных лугов. Березовые колки северных склонов – вторичны.

Современная ландшафтная структура поймы представляет собой чередование ивовых лесов, переувлажненных лугов в старичных понижениях и фрагментов зрелой поймы с разнотравными лугами. Днища пойменных долин малых рек заняты травяными болотами в сочетании с древесно-кустарниковыми зарослями.

Вблизи некрополя на пастбищном участке при умеренном выпасе состав биоценозов близок целинным. Но появляются пятна бобовых, лапчатки, встречается пастбищеустойчивое разнотравье: тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), звездчатка злаковидная (*Stellaria graminea* L.), лютик многоцветковый (*Ranunculus polyanthemos* L.), вероника дубравная (*Veronica chamaedrys* L.). В сорно-рудеральных сообществах, развивающихся на нарушенных местообитаниях в окрестностях с. Сростки доминируют представители семейств Asteraceae и Poaceae.

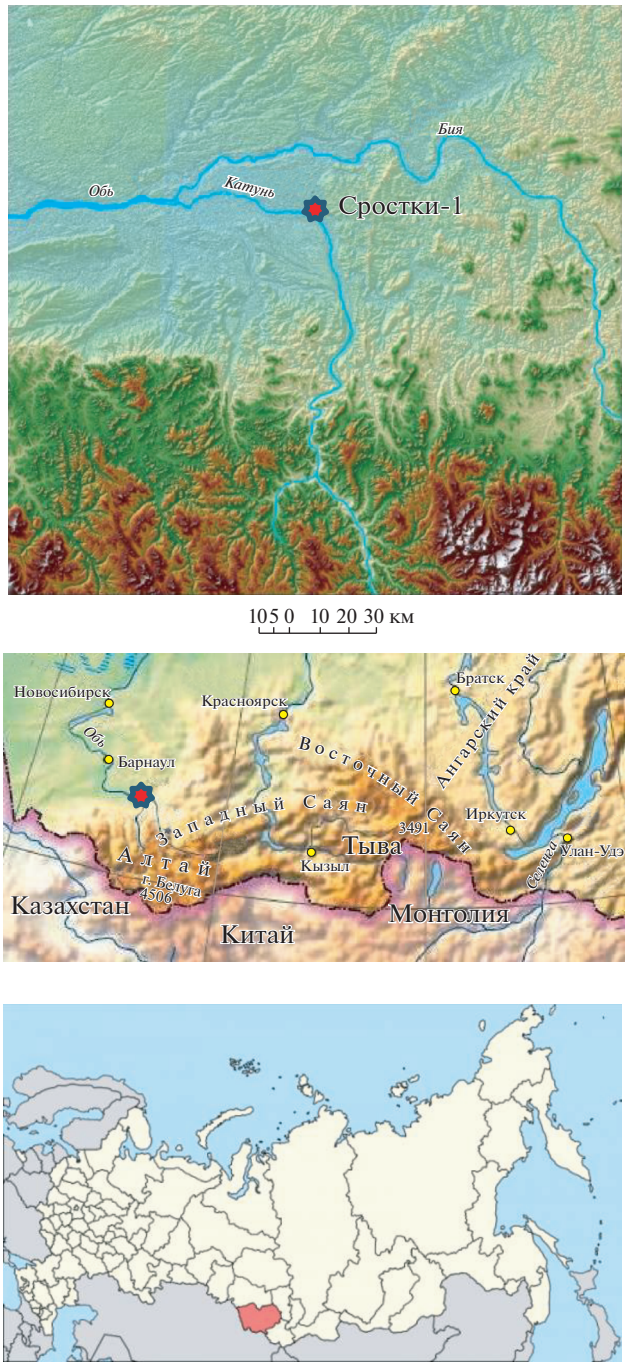

Рис. 1. Расположение некрополя Сростки-1.

Экологическая структура растительности исследуемого участка аналогична составу флоры северных предгорий Алтая. Среди этих биоценозов

мезофиты достигают 42%, ксерофиты – 17%, ксеромезофиты – 21%, мезогигрофиты 10% и гигрофиты – 6% [29].

МЕТОДЫ

Для палинологических исследований взяты образцы из двух близкорасположенных курганов 14 и 15: три пробы – с поверхности подкурганных почв, а также 5 проб – из грунтов на дне погребений. Отобран поверхностный образец современной почвы. Для извлечения палиноморф пробы обработаны по методике, принятой в лаборатории СНИИГГиМС, г. Новосибирск. Карбонаты растворяли 10%-ной HCl; для удаления глинистых частиц осадок заливали пирофосфатом натрия ($Na_4P_2O_7$), затем отмывали горячей водой в течение 1–2 недель; палиноморфы выделяли центрифугированием с кадмиевой жидкостью (CdI_2 + KI) с удельным весом 2.25. Высушенный мацерат хранили в пробирках с глицерином. Для дальнейшего анализа применяли биологический световой микроскоп Zeiss Primo Star при увеличении 400 раз. Подсчет зерен и миоспор в препаратах производили до 250–300 шт. Пыльцу рассчитывали в процентах от суммы палиноморф за вычетом спор, споры – от суммы палиноморф.

Датирование сооружения курганов выполняли радиоуглеродным анализом костных останков и древесины в Радиоуглеродной лаборатории ИМКЭС г. Томска (руководитель к. б. н. Г.В. Симонова).

Для дендрохронологического анализа отбирали древесину лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb) на верхней границе леса (2.2–2.3 км над ур. м.) в пяти участках Алтае-Саянской горной территории. Из 152 живых деревьев брали керны, из 508 реликтовых – спилы. Ширину годичных колец измеряли на установке LINTAB VI. Длительные колебания в анализируемых древесно-кольцевых хронологиях выделяли путем сглаживания низкочастотным 22-летним фильтром в программе PsiPlot. Подробное описание дендрохронологического метода приведено ранее [19, 48, 63]. Для сопоставления индексов погодичного прироста древесных колец с климатическими данными привлекали материалы инструментальных наблюдений за приземной температурой воздуха и количеством осадков ближайших метеорологических станций горного Алтая: Ак-Кем, Актру, Кош-Агач, Уйги, Улангом, Эрзин.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика почв. Более подробно результаты педологического и геохимического исследования этих почв приведены ранее [24, 25]. Исследованные фоновая и подкурганные почвы представлены черноземом типичным маломощным легкосуглинистым (Haplic Chernozem (Loamic)). По морфологии обе погребенные почвы мало различаются друг от друга и от современного аналога. Гумусовый горизонт A1 имеет мощность 20 см, гумусовый профиль, включающий гор. A1 и AB – 31–32 см. Материал фоновой почвы вскипал от HCl с глубины 42–48 см и до дна – 250 см, в двух подкурганных почвах – с 20–28 и 33–35 см. Горизонт с максимальным содержанием карбонатов в палеопочвах находится несколько выше, чем в фоновом аналоге, карбонатные новообразования представлены редкой белоглазкой, пятнами и пропиткой. На глубине 30–50 см палеопочвы содержат немного больше карбонатов, а слой 60–80 см обеднен ими по сравнению с фоновым аналогом, поэтому в слое 0–100 см изученных почв величины накопления карбонатов близки. В поверхностном слое фоновой почвы концентрируется 5.7% $C_{орг}$ и до глубины 60 см его количество превышает 1%. Реконструированное содержание $C_{орг}$ до глубины 50 см подкурганных почв приблизительно равно его количеству в фоновой почве, с учетом того, что за 1000 лет минерализовалось ~50% гумуса [15].

В подкурганных почвах средневековья более слабая выщелоченность от карбонатов в средней части профиля, менее интенсивное накопление в поверхностных слоях элементов-биофилов (P, S, Co, а также Cr) и меньшая величина индекса выветривания $Al_2O_3/(CaO + MgO + Na_2O + K_2O)$ по сравнению с фоновым аналогом свидетельствуют, что палеопочва в фазу, предшествовавшую сооружению курганов, формировалась в несколько более засушливом климате по сравнению с современными условиями. Однако сходство в древних и фоновых почвах морфологических свойств, реконструированного содержания гумуса и усредненных величин коэффициентов выветривания материала слоя 0–30 см относительно почвообразующей породы $CIA = Al_2O_3 \times 100/(Al_2O_3 + CaO + Na_2O + K_2O)$ и Rb/Sr, а также индексов Mn/Sr, Mn/Al, Mn/Fe, указывающих на степень биологической активности, свидетельствуют о начавшейся гумидизации палеоклимата [24, 25].

Палинологические исследования. *Состав палиноморф современной пробы*. В субрецентном спектре доминирует пыльца трав и кустарничков (61%), меньше содержится палиноморф деревьев и кустарников – 32%, на группу спор приходится 7%. В составе деревьев превалирует пыльца сосен сибирской (*Pinus sibirica*) и обыкновенной (*P. sylvestris*), выявлено меньшее количество высокоствольной березы (*Betula sect*. Albae), которая часто сопутствует соснам, и встречается немного пыльцы облепихи (*Hippophae*) (рис. 2). Пыльца ивы (*Salix*), растущей в пойме, составляет 7%. В группе трав преобладает пыльца семейств осоковых (Cyperaceae) – 8%, маревых и дикорастущих

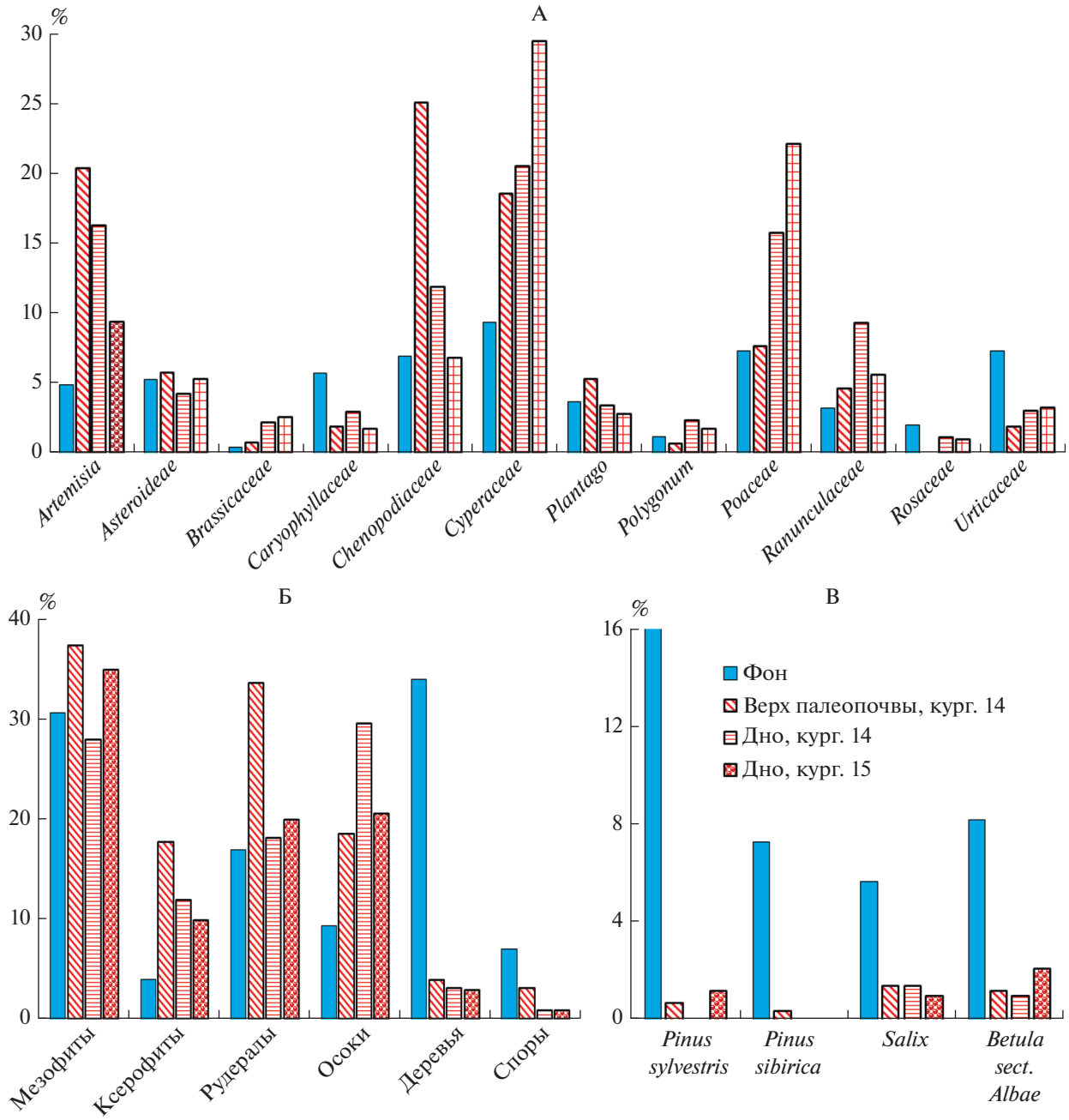

Рис. 2. Палинологические спектры исследуемых проб, состав палиноморф: трав и кустарничков (А), экологических групп и спор (Б), деревьев и кустарников (В), $n = 2–3$.

злаков (Poaceae) – по ~7%. Палиноморфы семейств разнотравья представлены гвоздичными – 5%, подорожниковыми и лютиковыми по 3%, розовоцветными, колокольчиковыми и коноплевыми по 1–2%. Пыльца культурных злаков не встречена, так как она тяжелая и слабо подвержена ветровой транспортировке с окрестных сельскохозяйственных полей.

Выявлено много спор растений, сопутствующих лесному сообществу умеренного пояса: гроздовник полулунный (*Botrychium lunaria*), папоротники семейства Polypodiaceae, дифазиаструм сплюснутый (*Diphrasiastrum complanatum*) и ужовник обыкновенный (*Ophioglossum vulgatum*). Обнаружена пыльца видов-индикаторов нарушенных местообитаний – 17%: маревые (Chenopodiacae) – 6%, крапивные (Urticaceae), полынь (*Artemisia*) и астровые (Asteroideae) – по 4%, подорожник (*Plantago*) – 3%.

Разнообразие пыльцы 20-и выявленных семейств в субрецентной пробе в достаточной степени характеризует биоценозы исследованного

региона и может сравниваться с фоссильными пробами.

Во всех *средневековых палеообразцах*, взятых с поверхности палеопочвы кургана 14, уменьшается доля пыльцы всех отмеченных древесных пород и соответственно увеличивается доля палиноморф трав по сравнению с современной пробой. Два фоссильных палинокомплекса, выделенных с поверхности подкурганной почвы, по сравнению с современным спектром содержат больше пыльцы ксерофита – полыни (16–23%), а также представителей семейств осоковых (13–27%) и маревых (12–35%). В одной поверхностной палеопробе отмечается пыльца эфедры (*Ephedra*). Однако такие виды-индикаторы нарушенных местообитаний, как компоненты семейства крапивные (*Urticaceae*) и подорожниковые (*Plantago*), найдены в тех же количествах, что и в современном фоновом образце.

Палинологические спектры средневековых образцов, отобранных со дна погребальной ямы и с поверхности палеопочвы кургана 14, почти не различаются по составу и количеству пыльцы древесных пород (2–7%). Эти пробы также близки по общему количеству спор (4 и 1%) и пыльцы трав и кустарничков (96%), но между ними есть различия по составу и содержанию пыльцы некоторых таксонов травостоя. Среди пыльцы придонных материалов по сравнению с поверхностными пробами палеопочвы содержится больше представителей в основном из семейств осоковых и дикорастущих злаков и меньше – полыни и маревых. Вышеуказанные таксоны доминируют среди пыльцы и спор фоссильных образцов.

В палиноспектрах придонных проб кургана 14 по сравнению с курганом 15 мало различий, можно отметить сокращение доли пыльцы полыни и при этом увеличение доли пыльцы осок и диких злаков.

Субрецентный спорово-пыльцевой спектр соответствует лесостепной зоне этой территории, луговые степи и остепненные луга в сочетании с березовыми и сосновыми сообществами реконструируются согласно составу палиноморф. Плакорное местоположение памятника определяет формирование палинологического комплекса ветровым переносом, фактор текучих вод исключается. Количество пыльцы сосен в субрецентном спектре указывает на расположение участка на некотором расстоянии от бора. Об этом может свидетельствовать небольшое содержание спор папоротников: дифазиаструма сплюснутого (*Diphrasiastrum complanatum*), представителей семейства многоножковых (Polypodiaceae), плауна годичного (*Lycopodium annotinum*), наличие гроздовника полулунного (*Botrychium lunaria*), сопутствующих боровым и пойменных лесам и не типичных для степных сообществ.

Палинокомплексы проб, отобранных с поверхности погребенной почвы кургана 14, характеризуют ландшафты, развивавшиеся до сооружения некрополя. В тот период отмечалось обезлесивание за счет сокращения всех типов лесных массивов. Палинологические данные можно объяснить следующим образом. Сокращение площади сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) и сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) средневековья по сравнению с современностью могло произойти за счет более суровых зим. Известно, что данные деревья погибают при температуре ниже –60°C [65], что возможно для региона. За 100 лет наблюдений минимальная температура –55°C зафиксирована в 1938 г., –51.5°C – в 1931 г. [http://www.amic.ru/news/406189]. Дендрологическими данными реконструируются короткие периоды снижения теплообеспеченности в Саяно-Алтайских горах в интервале создания некрополя Сростки-1. Ранее при изучении этим методом была установлена синхронность динамики температур за последние 2000 лет в горных и равнинных территориях [48]. Большую площадь современных сосновых лесов можно объяснить их искусственным насаждением.

Сокращение ареала ивовых прибрежных и березовых лесов в средневековье может быть результатом антропогенного их сведения для нужд популяции. Например, при расчистке людьми подходов к постоянным водотокам и вырубке ив вдоль рек. При палинологическом изучении ряда многослойных средневековых поселений Восточной Европы часто фиксировалось сокращение ивовых лесов в начале освоения территории вокруг поселения, и быстрое восстановление ив при их забрасывании [31].

В средневековье существенного уменьшения летних осадков не происходило, что подтверждает богатый состав разнотравья, близкое количество выявленных семейств (13) в сравниваемых пробах, бóльшее количество мезофитов в составе травостоя, чем сейчас. Хотя при этом увеличивается и доля ксерофита (полыни), однако она не превышает 20%. В средневековье, наряду с общим расширением ареалов, занятых травяными сообществами, среди них возросла доля экотонов семейства осоковых, в основном распространявшихся в поймах. Возможно, что мелкие водоемы пересыхали в результате снижения защитной водоохранной роли лесов, а на их месте образовывались осоковые болота.

По сравнению с субрецентным комплексом в подкурганных палеоспектрах несколько возрастает роль злаков (среди которых много засухоустойчивых видов) и ксерофитов рода полыней и рудеральных видов – маревых, и спорадически отмечается ксерофит эфедра. В то же время такие виды-индикаторы нарушенных местообитаний,

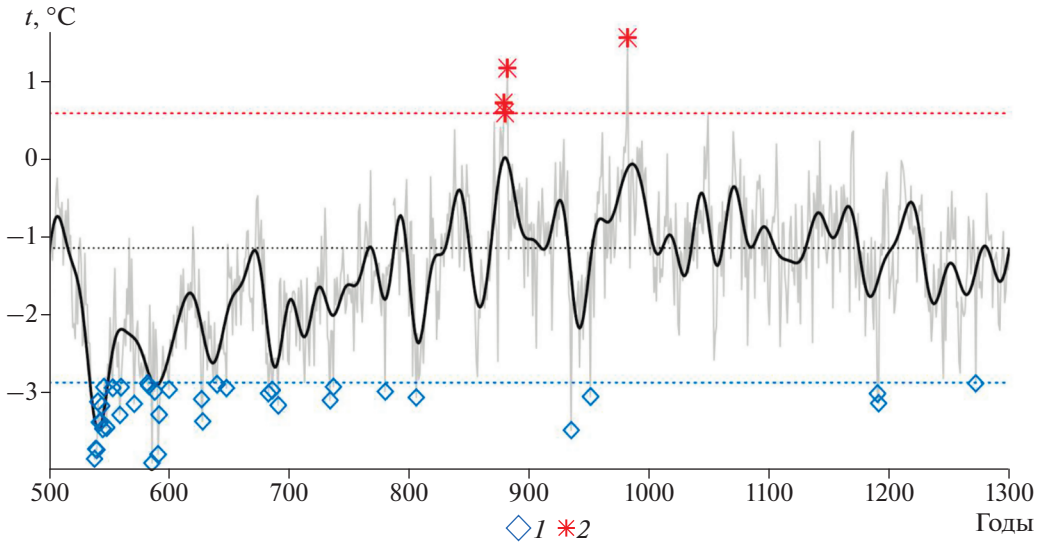

Рис. 3. Ход изменчивости температуры за июнь–июль–август с VI по XIV вв. по данным дендрохронологии Алтае-Саянского региона: *1* – отрицательные экстремумы, *2* – положительные экстремумы (показаны синим и красным пунктиром) больше двух стандартных отклонений относительно средней (серый пунктир).

как представители семейств крапивных, подорожниковых и астровых из подсемейства цикориевых, встречаются в том же количестве, что и в современном образце.

Грунт непосредственно из самих погребений: дна ям, заполнений около скелетов – редко используют для палинологического анализа [28]. Спорово-пыльцевой спектр этих проб синхронен времени сооружения погребального комплекса. Палинологические спектры придонного материала погребения и поверхности палеопочвы кургана 14 выявили небольшое различие в составе пыльцевых зерен. В придонных образцах, которые характеризуют климат на этапе строительства кургана по сравнению с пыльцевым комплексом до возведения кургана (пробы с поверхности палеопочвы) отмечается одинаковое разнообразие таксонов разнотравья, несколько бóльшее количество пыльцы семейства злаков и осоковых, среди последних много мезофитных видов, кроме того выявлено меньшее число пыльцы ксерофита – полыни и рудералов (особенно маревых).

Палиноспектры придонных проб из двух курганов мало различаются по количеству и составу пыльцы и спор. Таким образом, для палинологического анализа наряду с пробами с поверхности подкурганных почв, можно использовать придонный материал погребальной ямы, когда верхний слой палеопочвы разрушен или плохо выявляется.

В целом, в сросткинское время доминировали луговые степи и суходольные луга, хотя содержание пыльцы сухостепных группировок оставалось значительным; березово-сосновые и ивовые леса занимали подчиненное положение.

Педолого-геохимическое исследование подкурганных почв некрополя Сростки-1 выявило, что палеопочва в фазу, предшествующую сооружению курганов, формировалась в несколько более засушливом климате по сравнению с современными условиями, а затем началось увеличение увлажненности [24, 25].

Результаты дендрохрологического исследования. Дендрохрологический метод использовали для реконструкции климата средневековья с годичным разрешением. Для этого применяли региональную древесно-кольцевую хронологию, созданную на основе прироста колец лиственницы (*Larix sibirica* Ldb.), отобранной на пяти удаленных друг от друга участках Алтае-Саянской горной страны. Показано, что ее прирост наилучшим образом коррелирует с летними температурами воздуха и почти не зависит от количества атмосферных осадков. Это позволило выполнить реконструкцию хода ежегодной среднелетней температуры за последние 2000 лет (рис. 3). Минимальное количество – 10 репликаций (серий прироста деревьев) – было в 98 г. н. э. и максимальное – 240 серий – в 1279 г. н. э. Средний возраст деревьев составлял 355 лет, а среднегодовые темпы роста – 0.44 мм. Причем отмечалось большое сходство между живыми и реликтовыми деревьями в величине прироста ширины колец [48].

Из рис. 3 видно, что в период бытования Сросткинского этноса в VIII–XII вв. имеются холодные и теплые периоды продолжительностью несколько лет, когда среднелетняя температура отклонялась на 1–1.5°C и более по сравнению с эталонной отметкой в 1961–1990 гг. (средняя величина любого параметра климата, взятая за этот

период, считается климатической нормой, предложенной Всемирной метеорологической организацией). Так, выделены более короткие периоды похолоданий со снижением июнь–августовской температуры на 1.5°С и более: 530–550, 575–600, 625–650, 680–700, 800–820, 850–870, 930–950 1175–1195 и 1230–1275 гг. Наиболее сильное и длительное снижение летней термообеспеченности отмечено в VI–VIII и XVII–XIX вв. (малый ледниковый период). Зафиксировано количество лет с экстремумами температуры ниже средней на 1.5°С по векам: 22 г. в VI в., 8 – VII в., 3 – VIII в., по 2 – X и XII вв., по 1 – IX, XIII и XIV вв.

Положительные аномалии летней температуры наблюдались в середине VII в., вторых половинах IX и X вв., первой половине XV в., середине XVI в. По количеству самых теплых летних температур выделены: VII–IX, XV и XX вв. В масштабе десятилетий отмечены следующие экстремумы повышения летней теплообеспеченности: 652–676, 969–991, 1405–1432 гг. На основе анализа погодичной изменчивости летних температур выделены периоды из теплых лет: 665 и 666; 673–676; 730 и 731; 876, 877, 879–882; 1168–1170. Наибольшее число теплых летних сезонов отмечалось в XX столетии: 19 из 85 тепловых аномалий за 2000 лет.

На основе дендрохронологического исследования, выполненного для горного Алтае-Саянского региона, установлено, что среднелетние температуры в период 800–1200 гг. н. э. соответствовали “средневековому потеплению”. Следовательно, именно на этот благоприятный период пришлось возникновение и развитие Сросткинской культуры и создание курганов изученного некрополя. Только в интервалах 850–870 и 930–950 гг. отмечались короткие периоды похолоданий со снижением летних температур на 1.5°С и более относительно эталонной отметки 1961–1990 гг. Можно предположить, что и зимних термических аномалий было мало в указанный период. В целом по летней температуре наиболее экстремально холодными для региона были VI и XVII–XIX вв. На это же указывает увеличение числа погибших деревьев в данные столетия. Эти похолодания могли быть вызваны несколькими причинами, в том числе крупными извержениями вулканов в VI в. и выбросами в атмосферу вулканической пыли, приведшей к сокращению поступления солнечного тепла [73].

В течение раннего средневековья отмечены положительные экстремумы температур – на 1.5°С выше средних: 876, 877, 879–882 и 982 гг.

Летние термальные аномалии, согласно вышеуказанной дендрохрошкале, отмечены в 873–878 гг. с отклонением летних температур выше климатической нормы на 1–1.5°С. В целом средневековый оптимум в горах Алтая продолжался с конца IX по XIII вв. Прослеживается однотипность изменения климата за последние 2000 лет в горах Алтая и на равнинах [48].

Для используемой региональной дендрохроношкалы установлена синхронность ежегодной изменчивости прироста колец лиственницы для серий деревьев, отобранных на верхней границе леса в пяти участках Алтае-Саянского горного региона, удаленных друг от друга в широтном направлении более 1000 км [75]. Выявлена значимая погодичная корреляция древесно-кольцевых хронологий протяженностью 2000 лет, созданных для горного Алтая и австрийских Альп, находящихся на расстоянии 7600 км друг от друга [48].

На основе дендрохронологических исследований и изучения границ ледников показано, что в период с II по VI вв. н. э. в горах Алтая было тепло, в VI в. началось наступление ледников на лес, с XI и до начала XIII в. отмечалось потепление и верхняя граница леса располагалась на высоте не менее 2450 м, сейчас она на 2220–2330 м [20].

Анализ литературных сведений показал, что, согласно дендрохроношкале динамики климата, за последние 1112 лет в интервалы летних похолоданий 930–950, 1175–1195, 1230–1275 гг. происходило сокращение количества летних осадков (увеличение засушливости) для горного массива северной Монголии, близлежащего к региону исследования. Установлено, что засушливыми были периоды 900–964, 1115–1139 и 1180–1190 гг. н. э., затем следовали два этапа гумидизации климата 1210–1219 и 1220–1229 гг. н. э. Это могло привести к увеличению продуктивности монгольских степей в начале XIII в. и благоприятствовать территориальному распространению империи Чингиз Хана [64]. Реконструкция климата на основе суммирования древесно-кольцевых данных 54-х хроношкал, созданных для северного полушария, показала, что в период ~900–1170 гг. н. э. летние наземные температуры воздуха были теплее, чем ранее считалось для средневекого оптимума [39, 79].

Применение нескольких параметров древесных колец: величины прироста, плотности, ^{14}C-даты, содержания $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$, аДНК, а также использование составляющих клеточной структуры колец (размера трахеид или сосудов и величины клеточной стенки) расширило возможности дендроклиматического метода [46, 52, 72, 75]. Но таких исследований пока немного. В дендрохронологическом изучении нужно учитывать многие факторы внешней среды, в том числе почвенные. Например, в зоне многолетней мерзлоты Сибири радиальный прирост лиственницы замедляется, и структура годичных колец изменяется при неблагоприятных условиях для роста корней: при низкой температуре и переувлажнении корнеобитаемого слоя почв, при техногенной загрязнении

почв, в зависимости от количества и срока таяния снега весной [15, 76]. Установлено, что деревья из длительномерзлых почв поглощают воду в основном из слоя 0–15 см, а в засушливые периоды используют влагозапасы из более глубоких горизонтов, что ведет к облегчению изотопного состава кислорода в древесных кольцах. Выявлены различия ежегодных параметров структуры и состава годичных колец в зависимости от разных ландшафтов: водораздел, приречная зона, ареал ручья [57]. Кроме того, обнаружено уменьшение отклика роста колец на возрастание температуры в последние десятилетия, а также выявлено сохранение низкого радиального прироста деревьев после экстрахолодного года в течение последующих нескольких лет с обычными параметрами климата [43, 51].

Все эти факторы влияют на темпы радиального прироста деревьев, и это нужно учитывать при продолжении дендрохронологических исследований и их более широком использовании для моделирования динамики климата.

Климат средневековья для близлежащих и отдаленных территорий. Для региона можно назвать несколько исследований палеоархивов, которые служат основой для реконструкции ландшафтно-климатических изменений в последние 10 тыс. л. Однако для средневековья данных мало. Древние почвы, погребенные различными наносами или археологическими памятниками, служат летописью, сохраняющей информацию о геоэкологических обстановках прошлого. Для равнинного Алтая мало детальных реконструкций эволюции окружающей среды в голоцене, в основном такие исследования выполнены для горного Алтая. Например, морфолого-субстантивное генетическое изучение погребенных голоценовых почв из нескольких профилей в горах юго-восточного Алтая, развивающиеся в настоящее время в обстановке аридного климата, показало, что условия почвообразования за последние 1–2 тыс. л. были наиболее экстремальными за весь голоцен [4, 45].

Для соседних равнинной и горной территорий республики Тыва на основе гумусового [12] и палинологического [21] исследований палеопочв и отложений установлено, что на протяжении голоцена общий климатический тренд направлен на усиление похолодания и аридизации с динамикой температур и увлажненности в разные хроносрезы. На этапах увеличения теплообеспеченности формировались степи, в интервалы похолодания – лесостепные (и таежные) ландшафты. В субатлантический период гумидные условия были в его начале, а засушливые – в середине и в конце, теплые – субатлантике-1 и 3, прохладные – в субатлантике-2. Для территории горной части Тывы при изучении кутанного комплекса почв и его радиоуглеродном датировании фиксировались близкие климатические условия средневековья [5]. Выполнено комплексное исследование нескольких палеопочв в аллювиальных отложениях, формировавшихся в течение последних 13 тыс. лет и находящихся в межгорном аридном бассейне вблизи оз. Тере-Холь, Саяно-Тувинской возвышенности. Установлено, что последние 2000 лет климат был наиболее континентальным и засушливым за исследуемый период [60]. На основании палинологического изучения осадков оз. Терехоль (с ^{14}C AMS-датированием) зафиксировано, что в течение интервала 530–810 гг. климат был криоаридный, а 1000–1850 гг. (даты некалиброванные) происходило уменьшение увлажненности и термообеспеченности [2].

В сопредельном регионе – в лесостепи Новосибирской области – изучение подкурганных почв выявило, что в период XI–XIII вв. климат был благоприятен для проживания людей [23].

Спорово-пыльцевые данные, полученные по колонкам отложений озер, рек и болот являются наиболее изучаемой летописью климата голоцена и часто сопровождаются комплексом других анализов. Например, осадки небольшого оз. Манжерок (лесостепь предгорий Алтая), развивающегося в течение 1350 лет, изучены палинологическим (с высоким разрешением, с интервалом взятия образцов 1 см), а также диатомовым, элементным химическим и радиоуглеродным (21 AMS ^{14}C дат) методами. Показано, что климат от теплого и сухого в период 650–800 гг. изменялся до холодного и влажного в интервале 900–1300 гг., с сухим этапом в IX в. [42]. Спорово-пыльцевые спектры и изучение диатомей из донных отложений Телецкого озера (северо-восточные предгорья Алтая, таежная зона), напротив, выявили теплые и влажные климатические условия на основании максимальной площади таежных лесов с 3 в. до н. э. до 13 в. н. э. и увеличения средней температуры июля примерно на 1°C в интервале с 3.5 тыс. л. н. до 9 в. по сравнению с современной. Отмечалось также наличие кратковременного в 6–7 вв. и более длительного похолодания, начавшегося ~1100–1150 гг. и достигшего максимума в 1450–1800 гг. Также проведено обобщение данных о климате голоцена, выявленных на основе палинологического изучения отложений 14 озер Горного Алтая и сопредельных территорий: Северного Казахстана и Новосибирской области [69].

Результаты двух палинологических диаграмм и геоморфологических архивов, полученных в бассейне р. Чуя на Курайском хребте в горах Алтая свидетельствуют о более длительном периоде с высокой теплообеспеченностью с 580 по 1100 гг. и ее снижении и увеличении засушливости климата в 1100–1380 гг. Также регистрировалось три климатических похолодания: ~5 в. (влажно), на-

чало 13 в. (сухо) и после ~1600 г. (малый ледниковый период) [71].

Палинологическое изучение межгорных котловин Алтая выявило периоды некоторого иссушения климата, на основании маломощного накопления прослоев торфа, датированных 860 ± ± 50 (СОАН-1757) и 1170 ± 30 гг. (СОАН-1758). Также заключительная фаза субатлантического периода (дата 1010 ± 40 гг.) в долине р. Кочурлы этого региона характеризовалась развитием разреженных кедрово-лиственничных лесов с мезофильным разнотравьем. В Катон-Карагайской внутригорной впадине Алтая период 1300–1890 гг. отличался максимальной влажностью климата, главной лесообразующей породой в то время был кедр сибирский, годовое количество осадков было больше современного на 100–200 мм [14].

Выполненная реконструкция природных условий голоцена на основе исследования границ и размеров ледников, уровня озер, дендрохронологии, свойств палеопочв на территории высокогорного Алтая позволила утверждать, что в IX–XII вв. здесь росли леса на высотах современного расположения ледников; температуры воздуха летних месяцев были выше современных на 0.4°C (54 ^{14}C дат получены по остаткам древних деревьев, найденных в зоне современного оледенения на высоте 2.4 км над ур. м.) [38, 39].

Обобщение палинологических данных для отложений 30 озер Алтае-Саянского и четырех сопредельных регионов показало значительный разброс реконструированных параметров климата голоцена; для равнинных районов установлена зависимость динамики температуры голоцена от общего солнечного излучения; для горных территорий зафиксирована замедленная реакция на инсоляцию в период от ~10000 до ~6500 кал. л. н., что, возможно, связано с оттаиванием ледников. Установлен тренд постепенного потепления в период с ~2 до ~9 кал. тыс. л. н. и последующая тенденция похолодания с ~9 кал. тыс л. н., а тренд возрастания увлажнения климата в этих регионах в течение голоцена является результатом комбинированного снижения температуры и увеличения осадков, что, вероятно, обусловлено голоценовыми климатическими событиями в Северной Атлантике [79].

Реконструкция климата разных периодов голоцена регионов Алтая выполнена по данным палинологических и ландшафтных исследований [21, 33, 35, 40, 41].

Для оценки параметров климата голоцена целесообразно привлечь данные сопредельных регионов, например Новосибирской области. Так, в лесостепных ландшафтах Барабинской низменности, согласно палинологическим данным для отложений р. Обь, озер, болот и археологических стоянок в период 350–400 гг., климат с холодного и влажного сменился на близкий современному. В 500–550 гг. отмечалось новое похолодание и развитие лесостепных биомов со злаково-полынными ассоциациями и березой, сосной, елью и пихтой по долинам рек и берегам водоемов. В интервале 700–1200 гг. наступило потепление с максимумом около 900–1000 гг. и сформировались полынно-злаковые степи с эфедрой и большим количеством осок, затем в 1220–1350 гг. последовало похолодание [23].

В этом же регионе по палинологическим спектрам отложений оз. Большие Тороки реконструируется низкая июльская температура воздуха в интервале 100–1000 гг., после 1000 г. н. э. она была близка современной [81]. Палинологическое изучение отложений оз. Большое Яровое в степной зоне Новосибирской области показало, что в интервале 500–1200 гг. отмечалось сокращение степных ареалов и максимальное распространение лесов и позднее в 1200–1700 гг. климат оставался относительно влажным [66]. Комплексное (данные по пыльце, диатомеям и остракодам) исследование отложений оз. Белое, находящегося в 50 км на юг от г. Новосибирска и ряда близлежащих объектов, выявило, что 2.6–1.5 кал. тыс. л. н. были более прохладные и засушливые климатические условия, а потом в VII–XVIII вв. они сменились на более теплые и влажные, чем сейчас [33, 60].

В центральной части Западной Сибири периодам 600–800 и 1200–1400 гг. соответствуют холодные условия с температурой июля и января ниже современной на 1.5°C и количеством осадков, близким современным; в интервале 900–1000 гг. среднегодовая температура была выше на 1–1.5°C и количество осадков близко современным (по палинологическим данным) [1].

В других пограничных территориях, например, в степной зоне Западного Казахстана, в интервале 600–1300 гг. фиксировалось развевание песков, осушение и обмеление озер, регрессия Арала (на 14 м) [23]. Во время средневекового оптимума (1050–1350 гг.) на севере и северо-востоке Китая климат был более влажный, а на северо-западе Китае и в Центральной Азии – более сухим и теплым, чем в Малом ледниковом периоде (1400–1900 гг.). Рубеж между ними примерно соответствует современной летней границе муссонов. Составлены картосхемы увлажненности климата для этих периодов на базе комплексных данных для 71 объекта [49, 50].

Выполнено обобщение обширных данных о палеоклимате голоцена Монголии, полученных на основе комплексных исследований различных геоархивов. Сделан вывод, что динамика регионального палеоклимата в пределах 100 км, а также в масштабах нескольких столетий все еще неоднозначны в Монголии [59]. Это характерно и для Алтайского региона.

Следует отметить, что северо-восток Тибетское плато считается ключевой территорией для установления климата голоцена Центральной Азии. Выявлено 6 фаз усиленного накопления эоловых отложений продолжительностью 80–200 лет в течение последних 2000 лет. Эоловая активность была невелика во время средневекового климатического оптимума, а в периоды 750–950 и 1250–1350 гг. н. э. отмечалось ее усиление, вероятно за счет сокращения азиатского летнего муссона и более прохладного и сухого климата [74].

В целом для Северного полушария в последнее тысячелетие установлены климатический оптимум Средневековья (950–1250 гг.) и Малая ледниковая фаза (1400–1700 гг.), согласно исследованию ледяных кернов, прироста древесных колец, палинологических диаграмм отложений озер и болот [62]. Применение модели CCSM4 в оценке изменения климата Китая по комплексным данным для периода 850–1850 гг. выявило, что в динамике осадков преобладает непредсказуемая внутридекадная изменчивость, а вариабельность температуры зависит от медленно изменяющейся междекадной динамики факторов [78]. Исследования в ходе проекта PAGES позволили оценить динамику температур и осадков за последние 2000 лет в ряде регионов Евразии, Австралии, Южной Америки и Арктики (www.pages-igbp.org/ini/wg/2k-network/intro).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании палинологического исследования проб с поверхности палеопочвы и придонного материала погребальных ям двух курганов некрополя Сростки-1, созданного в (890–975) ± 100 гг. (калибровка по 1δ) и располагающегося на террасе р. Катунь на границе Предалтайской равнины и прилегающих к ней низкогорий Северного Алтая юга Западной Сибири, установлены следующие климато-фитоценотические особенности.

Отмечено сокращение распространения сосновых лесов в тот период по сравнению с современными ландшафтами. Возможно, причиной этого были экстрахолодные зимы, приведшие к гибели боров. Также уменьшились ареалы приречных березовых и ивовых лесов в средневековье по сравнению с современностью. К обезлесиванию могла привести вырубка сросткинским этносом деревьев для своих нужд, а также бóльшая засушливость климата, чем в настоящее время.

Выявлены разнонаправленные тенденции в изменении состава травянистой палеорастительности. С одной стороны, отмечено небольшое увеличение ареалов ксерофита полыни, а также маревых и диких злаков, среди представителей которых много засухоустойчивых видов. Эти признаки свидетельствуют о некотором уменьшении увлажненности климата средневековья по сравнению настоящим временем. Расширение вышеотмеченных растительных ареалов также могло происходить за счет антропогенного воздействия, поскольку постоянно нарушалась поверхность на небольшой площади некрополя при создании 61 сросткинского кургана.

С другой стороны, ареалы мезофитного разнотравья богатого состава были больше в средневековье и преобладали над сухостепными биомами; локусы осок расширились. Это можно объяснить увеличением ареалов болот, возникших при высыхании мелких водоемов, при сокращении водоохранной роли лесов. Данные признаки указывают на тренд гумидизации климата по сравнению с современностью.

Различия в составе и количестве палиноморф между двумя курганами, располагающимися рядом в некрополе Сростки-1, невелики, и тренд изменения климата в период между их созданием не выявлен.

Использование дендрохронологического метода позволило определить ежегодную динамику среднелетней температуры средневековья, которая реконструирована на базе кривой погодичного прироста колец лиственницы сибирской (обследовано 660 образцов), растущей на верхней границе распространения в Алтае-Саянских горах. Показано, что ее погодичный прирост хорошо коррелирует со среднелетней температурой. Дендрохронологическим методом установлено, что июнь–августовские температуры в период развития сросткинской культуры в VIII–XII вв. и на этапе строительства некрополя Сростки-1 преимущественно были благоприятны. Отмечалось летнее похолодание в декады 850–870 и 930–950 гг. и термические экстремумы 876, 877, 879–882 и 982 гг. с изменением летних температур на 1.5°C относительно эталонных значений 1961–1990 гг.

Таким образом, с использованием палинологического и дендрохронологического методов установлено, что климат средневековья был благоприятен для проживания сросткинского этноса в регионе. Несмотря на наличие коротких декад похолодания климата, способных привести к гибели сосновых лесов, существенных изменений состава расширившихся травяных биоценозов, например, трансформации луговой степи в злаковую или полынно-злаковую, не происходило. Развитию сросткинской культуры способствовала возросшая демографическая емкость пастбищ, обусловленная расширением разнотравных урочищ, занявших пространства сократившихся лесных локусов. В целом луговые ареалы и остепненные луга средневековья были высокопродук-

тивны, что способствовало процветанию сростинского этноса на территории Южной Сибири.

Исследованиями последних лет выявлено, что в большинстве регионов Алтая и пограничных территорий в период средневекового оптимума климат был благоприятен для проживания людей и началось последующее похолодание в Малую ледниковую фазу. Также выявлены различия показателей тепло- и влагообеспеченности и расхождения в определении их хроноинтервалов для этих регионов, обусловленные локальными условиями. Изменчивость климата средневековья разных регионов юга Западной Сибири свидетельствует о метахронности его динамики, обусловленной локальными условиями, и о направленности изменений климата в этот период, соответствующей тренду климатических изменений районов Центральной Азии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по теме Государственного задания № 0191-2019-0046 “Развитие почв в условиях меняющегося климата и антропогенных воздействий” и проекта РФФИ 17-05-01151 и 20-05-00284.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Болиховская Н.С., Панин А.В.* Динамика растительного покрова Терехольской котловины (юго-восточная Тува) во второй половине голоцена // Палинология: стратиграфия и геоэкология. Сб. научн. тр. XII Всерос. палинологической конф. 29.09–4.10. 2008 г. СПб.: ВНИГРИ, 2008. Т. 2. С. 69–75.
2. *Болиховская Н.С., Шуньков М.В.* Климатостратиграфическое расчленение древнейших отложений раннепалеолитической стоянки Карама // Археология, этнография и антропология Евразии. 2005. Вып. 3. С. 34–51.
3. *Бронникова М.А., Агатова А.Р., Лебедева М.П., Непоп Р.К., Конопляникова Ю.В., Турова И.В.* Запись голоценовых изменений ландшафтов высокогорий юго-восточного Алтая в почвенно-литологической серии долины р. Богуты // Почвоведение. 2018. № 12. С. 1413–1430. https://doi.org/10.1134/S0032180X18120031
4. *Бронникова М.А., Конопляникова Ю.В., Агатова А.Р., Зазовская Э.П., Лебедева М.П., Турова И.В., Непоп Р.К., Шоркунов И.Г., Черкинский А.Е.* Кутаны криоаридных почв и другие летописи ландшафтно-климатических изменений в котловине озера Ак-Холь (Тува) // Почвоведение. 2017. № 2. С. 158–175. https://doi.org/10.7868/S0032180X17020010
5. *Бутвиловский В.В.* Палеогеография последнего оледенения и голоцена Алтая. Событийно-катастрофическая модель. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1993. 253 с.
6. *Галахов В.П., Назаров А.Н., Ловицкая О.В., Агатова А.Р.* Хронология теплого периода второй половины голоцена юго-восточного Алтая (по датированию ледниковых отложений). Барнаул, 2010. 68 с.
7. *Геннадиев А.Н., Иванов И.В.* Эволюция почв и палеопочвоведение: проблемы, концепции, методы изучения // Почвоведение. 1989. № 10. С. 34–43.
8. Гнездовский археологический комплекс. Материалы и исследования // Тр. ГИМ. Вып. 2010. 2018. 55 с.
9. *Горбунов В.В., Тишкин А.А.* Курганный могильник Сростки-I: история изучения и современные исследования // Известия Алтайского гос. ун-та. 2014. № 4/2(84). С. 54–67. https://doi.org/10.14258/izvasu(2014)4.2-07
10. *Дергачева М.И., Деревянко А.П., Феденева И.Н.* Эволюция природной среды Горного Алтая в позднем плейстоцене и голоцене (реконструкция по признакам педогенеза). Новосибирск: Изд-во ИАЭТ СО РАН, 2006. 144 с.
11. *Дергачева М.И., Очур К.О.* Реконструкция изменений природной среды в течение голоцена на территории Центрально-Тувинской котловины // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2012. № 1. С. 5–17.
12. *Дергачева М.И., Феденева И.Н., Гончарова Н.В.* Эволюция природной среды Северо-Западного и Центрального Алтая в позднем плейстоцене–голоцене // География и природ. ресурсы. 2003. № 1. С. 76–83.
13. *Ивановский Л.Н., Панычев В.А., Орлова Л.А.* Возраст конечных морен стадий “Актру” и “Исторической” ледников Алтая // Поздний плейстоцен и голоцен юга Восточной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 57–64.
14. *Кирдянов А.В., Мыглан В.С., Пименов А.В., Кнорре А.А., Экарт А.К., Ваганов Е.А.* Динамика усыхания лиственницы сибирской в зоне техногенных эмиссий предприятий Норильского промышленного района // Сибирский эколог. журн. 2014. № 6. С. 945–952.
15. *Клименко В.В., Слепцов А.М.* Комплексная реконструкция климата Восточной Европы в течение последних 2000 лет // Известия Русского географического общества. 2003. Т. 135. № 6. С. 45–54.
16. *Кунгуров А.Л., Цыро А.Г.* История открытия и изучения палеолита Алтая. Барнаул: Азбука, 2006. 144 с.
17. *Лисецкий Ф.Н., Маринина О.А., Буряк Ж.А.* Геоархеологические исследования исторических ландшафтов Крыма. Воронеж: Издательский дом ВГУ, 2017. 432. https://www.researchgate.net/publication/322936359
18. *Мыглан В.С., Ойдупаа О.Ч., Ваганов Е.А.* Построение 2367-летней древесно-кольцевой хронологии для Алтае-Саянского региона (горный массив Монгун-Тайга) // Археология, этнография и антропология Евразии. 2012. № 3 С. 76–83. https://doi.org/10.1016/j.aeae.2012.11.009
19. *Назаров А.Н., Соломина О.Н., Мыглан В.С.* Динамика верхней границы леса и ледников Центрального и Восточного Алтая в голоцене // Доклады Акад.

наук. 2012. Т. 444. № 6. С. 671–675. https://doi.org/10.1134/S1028334X12060244

20. *Ненашева Г.И.* Растительность и климат голоцена межгорных котловин Центрального Алтая. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2013. 168 с.
21. *Орлова Л.А.* Голоцен Барабы. Стратиграфия и радиоуглеродная хронология. Новосибирск: Наука, 1990. 128 с.
22. *Подгорная А.А., Дергачева М.И., Захарова Е.Г.* Гумус палеопочв курганного могильника Санаторный-1 (Западная Сибирь) и реконструкция условий педогенеза на его основе // Вестник Томского гос. ун-та. Сер. Биология. 2008. № 328. С. 198–201.
23. *Приходько В.Е., Азаренко Ю.А., Шаяхметов М.Р., Горбунов В.В., Тишкин А.А., Пивоварова Е.Г.* Реконструкция климата средневековья на основе почвенных и геохимических исследований курганов сросткинской культуры и ее локализация на юге Западной Сибири // Почвоведение. 2020. № 3. https://doi.org/10.31857/S0032180X20030053
24. *Приходько В.Е., Михаревич М.В., Азаренко Ю.А., Шаяхметов М.Р., Горбунов В.В., Тишкин А.А., Пивоварова Е.Г.* Междисциплинарное исследование курганов некрополя Сростки-1 и реконструкция климата средневековья Алтая // Современные решения актуальных проблем евразийской археологии. 2018. Вып. 2. С. 119–123. http://konf.asu.ru/sovremennie_resheniya2018/?page=science_pr
25. *Русанов Г.Г.* Озера и палеогеография Северного Алтая в позднем неоплейстоцене и голоцене. Бийск, 2007. 164 с.
26. *Рябогина Н Е., Борисов А.В., Иванов С.И., Занина О.Г., Савицкий Н.М.* Природные условия на юге Среднерусской возвышенности в хазарское время (IX–X вв.) // ВААЭ. 2013. № 3(22). С. 182–194.
27. *Рябогина Н.Е., Якимов А.С.* Палинологические и палеопочвенные исследования на археологических памятниках: анализ возможностей и методика работ // ВААЭ. 2010. № 2(13). С. 186–200.
28. *Силантьева М.М.* Анализ распространения жизненных форм растений на территории Алтайского края // Сибирский экологический журн. 2008. Т. 15. № 2. С. 229–241.
29. *Соколова Г.Г.* Растительность степной и лесостепной зон Алтайского края. Барнаул: Изд-во Алтайского ун-та, 2002. 210 с.
30. *Спиридонова Е.А., Алешинская А.С., Кочанова М.Д.* Естественные и антропогенные изменения природных комплексов лесной зоны Русской равнины в средневековье. М.: Воентехиниздат, 2008. 248 с.
31. *Тишкин А.А., Горбунов В.В., Горбунова Т.Г.* Алтай в эпоху средневековья: иллюстрированный исторический атлас. Барнаул, 2011. 136 с.
32. *Хазина И.В.* Реконструкция природно-климатических обстановок среднего-позднего голоцена Новосибирского Приобья (по палинологическим исследованиям озера Белое) // Геология и геофизика. 2006. Т. 47. С. 965–972.
33. *Чендев Ю.Г., Александровский А.Л., Хохлова О.С., Дергачева М.И., Петин А.Н., Голотвин А.Н., Сарапулкин В.А., Земцов Г.Л., Уваркин С.В.* Эволюция лесного почвообразования на юге лесостепи Среднерусской возвышенности в позднем голоцене // Почвоведение. 2017. № 1. С. 3–16. https://doi.org/10.7868/S0032180X17010038
34. *Швецова Л.В.* Некоторые аспекты эволюции природных ландшафтов в нижнем течении Бии и Катуни в доисторическом и историческом времени // Известия Алтайского Отд. РГО РАН. 2001. Вып. 20. С. 33–44.
35. *Якимов А.С., Кайдалов А.И., Сечко Е.А., Пустовойтов К.Е., Кузяков Я.В.* Почвы раннесредневекового (IV–VI вв. н. э.) городища Среднего Притоболья и их палеогеографическое значение // Археология, этнография и антропология Евразии. 2012. № 4(52). С. 134–143.
36. *Agatova A.R., Nazarov A.N., Nepop R.K., Rodnight H.* Holocene glacier fluctuations and climate changes in the southeastern part of the Russian Altai (South Siberia) based on a radiocarbon chronology // Quat. Sci. Rev. 2012. V. 43. P. 74–93. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.04.012
37. *Agatova A.R., Nepop R.K., Bronnikova M.A., Slyusarenko I.Yu., Orlova L.A.* Human occupation of South Eastern Altai highlands (Russia) in the context of environmental changes // Archaeol Anthropol Sci. 2016. № 8. P. 419–440. https://doi.org/10.1007/s12520-014-0202-7
38. *Anchukaitis K.J., Wilson R., Briffa K., Büntgen U., Cook E.R., D'Arrigo R.D., Davi N. et al.* Last millennium Northern hemisphere summer temperatures from tree rings: Part II, spatially resolved reconstructions // Quat. Sc. Rev. 2017. V. 163. P. 1–22. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.02.020
39. *Blyakharchuk T.A., Prikhodko V., Kilunovskaya M., Li H.-C.* Vegetation and climate reconstruction based on pollen records derived from burial mounds soil in Tyva Republic, Cenral Asia // Quat. Int. 2019. V. 507. P. 108–123. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.09.028
40. *Blyakharchuk T.A., Wright H.E., Borodavko P.S., van der Knaap W.O., Ammann B.* Late Glacial and Holocene vegetational changes on the Ulagan highmountain plateau, Altai Mountains, southern Siberia // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecology. 2004. V. 209(1–4). P. 259–79.
41. *Blyakharchuk T., Eirikh A., Mitrofanova E., Li H., Kang S.* High resolution palaeoecological records for climatic and environmental changes during the last 1350 years from Manzherok Lake, western foothills of the Altai Mountains, Russia // Quat. Int. 2017. P. 1–16. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.06.014
42. *Briffa K.R., Schweingruber F.H., Jones P.D., Osborn T.J., Shiyatov S.G., Vaganov E.A.* Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes // Nature. 1998. V. 391. P. 678–682.
43. *Bronnikova M., Panin A., Uspenskaya O., Fuzeina Yu., Turova I.* Late Pleistocene-Holocene environmental changes in ultra-continental subarid permafrost affected landscapes of the Terkhol' Basin, South Siberia // Catena. 2014. V. 112. P. 99–111. https://doi.org/10.1016/j.catena.2013.08.020
44. *Bronnikova M.A., Konoplyanikova Yu.V., Agatova A.R., Lebedeva M.P., Nepop R.K.* Holocene environmental change in south-east altai evidenced by soil record // Geography, Environment, Sustainability, 2018. V. 11.

№ 4. P. 100–111.
https://doi.org/10.24057/2071-9388-2018-11-4-100-111

45. *Bryukhanova M.V., Fonti P., Kirdyanov A.V., Siegwolf R.T.W., Saurer M., Pochebyt N.P., Churakova O.V. (Sidorova), Prokushkin A.S.* The response of $\delta^{13}C$, $\delta^{18}O$ and cell anatomy of *Larix gmelinii* tree rings to differing soil active layer depths // Dendrochronologia. 2015. V. 34. P. 51–59.

46. *Büntgen U., Tegel W., Nicolussi K., McCormick M., Frank D., Trouet V., Kaplan J.O., Herzig F., Heussner K.-U., Wanner H., Luterbacher J., Esper J.* 2500 Years of European climate variability and human susceptibility // Science. 2011. V. 331. № 6017. P. 578–582.
https://doi.org/10.1126/science.1197175

47. *Büntgen U., Myglan V.S., Ljungqvist F.C., McCormick M., Cosmo N.D., Sigl M., Jungclaus J., Wagner S., Krusic P.J., Esper J., Kaplan J.O., de Vaan M., Luterbacher J., Wacker L., Tegel W., Kirdyanov A.V.* Cooling and societal change during the Late Antique Little Ice Age from 536 to around 660 CE // Nature Geosci. 2016. V. 9. www.nature.com/naturegeoscience

48. *Chen J.H., Chen F.H., Feng S., Huang W., Liu J.B., Zhou A.F.* Hydroclimatic changes in China and surroundings during the Medieval climate anomaly and Little ice age: spatial patterns and possible mechanisms // Quat. Sci. Rev. 2015. V. 107. P. 98–111.
https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2014.10.012

49. *Chen F.H., Chen J.H., Holmes J., Boomer I., Austin P., Gates J.B., Wang N.L., Brooks S.J., Zhang J.W.* Moisture changes over the last millennium in arid central Asia: a review, synthesis and comparison with monsoon region // Quat. Sci. Rev. 2010. V. 29. 1055–1068.
https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2010.01.005

50. *Esper J., Cook E.R., Schweingruber F.H.* Low-frequency signals in long tree-ring chronologies and the reconstruction of past temperature variability // Science. 2002. V. 295. P. 2250–2253.

51. *Edwards T.W.D., Graf W., Trimborn P., Sticher W., Lipp J., Payer H.D.* $\delta^{13}C$ response surface resolves humidity and temperature signals in trees // Geochim. Cosmochim. Acta. 2000. V. 64. P. 161–167.

52. *Ganyushkin D., Chistyakov K., Volkov I., Bantcev D., Kunaeva E., Brandov D., Raab G., Christl M., Egli M.* Palaeoclimate, glacier and treeline reconstruction based on geomorphic evidences in the Mongun-Taiga massif (southeastern Russian Altai) during the Late Pleistocene and Holocene // Quat. Int. 2018. V. 470. P. 26–37.
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.12.031

53. *Glebova A., Sergeev I.* Human settlement, landscapes and environmental change in the Russian Altai Mountains during the Holocene // Quat. Int. 2018. V. 470. P. 176–193.
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.01.002

54. *Herold H.* Fortified Settlements of the 9th and 10th Centuries ad in Central Europe: Structure, Function and Symbolism // Medieval Archaeology. 2012. V. 56. P. 60–84.
https://doi.org/10.1179/0076609712Z.0000000003

55. *Jacobs Z., Li B., Shunkov M.V., Kozlikin M.B., Bolikhovskaya N.S., Agadjanian A.K., Uliyanov V.A., Vasiliev S.K., O'Gorman K., Derevianko A.P., Roberts R.G.* Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. V. 565. P. 594–599.
https://doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2

56. *Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Tabakova M.A.* Tree-ring growth of Gmelin larch under contrasting local conditions in the north of Central Siberia // Dendrochronologia. 2013. V. 31. № 2. P. 114–119.
https://doi.org/10.1016/j.dendro.2012.10.003

57. *Kirdyanov A.V., Solomina O.N., Vaganov E.A., Büntgen U.* Russian Tree-Ring Research // Dendrochronologia. 2016.
https://doi.org/10.1016/j.dendro.2016.03.004

58. *Klinge M., Sauer D.* Spatial pattern of Late Glacial and Holocene climatic and environmental development in Western Mongolia – A critical review and synthesis // Quat. Sci. Rev. 2019. V. 210. P. 26–50.
https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2019.02.020

59. *Krivonogov S.K., Takahara H., Yamamuro M., Preis Y.I., Khazina I.V., Khazin L.B., Kuzmin Y.V., Safonova I.Y., Ignatova N.V.* Regional to local environmental changes in southern Western Siberia: Evidence from biotic records of mid to late Holocene sediments of Lake Beloye // Palaeogeogr., Palaeoclimat., Palaeoecol. 2012. V. 331–332. P. 194–206.
https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.09.013

60. *Lisetskii F.N., Stolba V.F., Pichura V.I.* Late-Holocene palaeoenvironments of Southern Crimea: Soils, soil-climate relationship and human impact // The Holocene. 2017. V. 27. № 12. P. 1859–1875.
https://doi.org/10.1177/0959683617708448

61. *Mann M.E., Zhang Z., Rutherford S., Bradley R.S., Hughes M.K., Shindell D., Ammann C., Faluvegi G., Ni F.* Global signatures and dynamical origins of the little ice age and medieval climate anomaly // Science. 2009. V. 326. P. 1256–1260.
https://doi.org/10.1126/ Science.1177303

62. Methods of Dendrochronology: Aplications in Environmental Sciences / Eds.: Cook E.R. et al. Boston: Kluwer Acad. Publ., 1990. 394 p.

63. *Pederson N., Hessl A.E., Baatarbileg N., Anchukaitis K.J., Di Cosmo N.* Pluvials, droughts, the Mongol Empire, and modern Mongolia // Proc. Nat. Acad Sci. 2014. V. 111. № 12. P. 4375–4379.
https://doi.org/10.1073/pnas.1318677111

64. *Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.P., Leemans R., Monserud R.A., Solomon A.M.* A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate // J. Biogeogr. 1992. V. 19. P. 117–134.

65. *Rudaya N., Li H.-C.* A new approach for reconstruction of the Holocene climate in the Mongolian Altai: The high-resolution $d^{13}C$ records of TOC and pollen complexes in Hoton-Nur Lake sediments // J. Asian Earth Sci. 2013. V. 69. P. 185–195.
https://doi.org/10.1016/j.jseaes.2012.12.002

66. *Rudaya N., Tarasov P., Dorofeyuk N., Solovieva N., Kalugin I., Andrew A., Dryin A., Diekmann B., Riedel F., Tserendash N., Wagnere M.* Holocene environments and climate in the Mongolian Altai reconstructed from the Ho ton-Nur pollen and diatom records, a step towards better understanding climate dynamics in Central Asia. // Quat. Sci. Rev. 2009. V. 28. P. 540–554.
https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2008.10.013

67. *Rudaya N., Nazarova L., Nourgaliev D., Palagushkina O., Papin D., Frolova L.* Middle-late Holocene environmental history of Kulunda, southwestern Siberia, vegetation, climate and humans. // Quat. Sci. Rev. 2012. V. 48. P. 32–42. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2012.06.002

68. *Rudaya N., Nazarova L., Novenko E., Andreev A., Kalugin I., Daryin A., Babich V., Li H-Ch., Shilov P.* Quantitative reconstructions of mid- to late Holocene climate and vegetation in the North-Eastern Altai mountains recorded in Lake Teletskoye // Global and Planetary Change. 2016. V. 141. P. 12–24. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2016.04.002

69. *Saurer M., Kirdyanov A.V., Prokushkin A.S., Rinne K.T., Siegwolf R.T.W.* The relationship between soil and needle water oxygen isotope composition of *Larix gmelinii* in Siberia // New Phytologist. 2016. V. 209. P. 955–964.

70. *Schlütz F., Lehmkuhl F.* Climatic change in the Russian Altai, southern Siberia, based on palynological and geomorphological results, with implications for climatic teleconnections and human history since the middle Holocene // Vegetation History and Archaeobotany. 2007. № 16. P. 101–118. https://doi.org/10.1007/s00334-006-0073-7

71. *Sidorova O.V., Saurer M., Myglan V.S., Eichler A., Schwikowski M., Kirdyanov A.V., Bryukhanova M.V., Gerasimova O.V., Kalugin I.A., Daryin A.V., Siegwolf R.T.W.* A multi-proxy approach for revealing recent climatic changes in the Russian Altai // Clim. Dynam. 2012. V. 38. № 1–2. P. 175–188. https://doi.org/10.1007/s00382-010-0989-6

72. *Sigl M., Winstrup M., McConnell J.R., Welten K.C., Plunkett G., Ludlow F., Büntgen U., Caffee M. et al.* Timing and climate forcing of volcanic eruptions for the past 2500 years // Nature. 2015. V. 523. P. 543–549. https://doi.org/10.1038/nature14565

73. *Stauch G.* Multi-decadal periods of enhanced aeolian activity on the north-eastern Tibet Plateau during the last 2 ka // Quat. Sc. Rev. 2016. V. 149. P. 91–101. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.07.027

74. *Taynik A.V., Barinov V.V., Oidupaa O.Ch., Myglan V.S., Reinig F., Büntgen U.* Growth coherency and climate sensitivity of *Larix sibirica* at the upper tree line in the Russian Altai-Sayan Mountains // Dendrochronologia. 2016. V. 39. P. 10–16. https://doi.org/10.1016/j.dendro.2015.12.003

75. *Vaganov E.A., Hughes M.K., Kirdyanov A.V., Schweingruber F.H., Silkin P.P.* Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia // Nature. 1999. V. 400. P. 149–151.

76. *Wilson R., Anchukaitis K.J., Briffa K., Büntgen U., Cook E.R., D'Arrigo R.D., Davi N. et al.* Last millennium Northern hemisphere summer temperatures from tree rings: Part I: the long term context // Quat. Sc. Rev. 2016. V. 134. P. 1–18. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2015.12.005

77. *Ying K., Frederiksen C.S., Zheng X., Zhao T.* Variability and predictability of decadal mean temperature and precipitation over China in the CCSM4 last millennium simulation // Clim. Dynam. 2018. https://doi.org/10.1007/s00382-017-4060-8

78. *Zhang D., Feng Z.* Holocene climate variations in the Altai Mountains and the surrounding areas: A synthesis of pollen records // Earth-Sci. Rev. 2018. V. 185. P. 847–869. https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2018.08.007

79. *Zhang Y., Meyers P.A., Liu X.Y., Wang G.P., Ma X.H., Li X.Y., Yuan Y.X., Wen B.L.* Holocene climate changes in the central Asia mountain region inferred from a peat sequence from the Altai Mountains, Xinjiang, northwestern China // Quat. Sci. Rev. 2016. V. 152. P. 19–30. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.09.016

80. *Zhilich S., Rudaya N., Krivonogov S., Nazarova L., Pozdnyakov D.* Environmental dynamics of the Baraba forest-steppe (Siberia) over the last 8000 years and their impact on the types of economic life of the population // Quat. Sci. Rev. 2017. V. 163. P. 152–161. https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2017.03.022

Reconstruction of Climate and Landscapes of the Medieval Ages on Basis of Paleosols Palinological Study and Dendrochronological Data of Altai (South of Western Siberia)

M. V. Mikharevich[1], V. S. Myglan[2], and V. E. Prikhodko[3, *]

[1]*Siberian Research Institute of Geology, Geophysics, and Mineral Resources, Novosibirsk, 630091 Russia*

[2]*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia*

[3]*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

**e-mail: valprikhodko@rambler.ru*

Light loamy ordinary chernozems buried under two kurgans of the large Early Medieval necropolis Srostki-1 constructed in 890 ± 105...975 ± 85 AD (calibration by 1δ) were compared with the chernozem of the background territory in the Biisk district of Altai. The analysis of soil morphology and 20 geochemical indices characterizing weathering, biological activity, and salt leaching demonstrated that the paleosols of the Medieval Ages in the phase before the construction of the kurgans had been formed in a somewhat drier climate compared to the modern conditions, and then the humidization of the paleoclimate began. According to palynological data, the considered period was characterized by a decrease in area of pine stands, which could be due to colder winters. The areas of birch and riverine willow forests also decreased in comparison with the modern period because of the active cutting by humans of the Srostki ethnos. In the Medieval Ages, meso-

phytic rich forb communities occupied larger areas and predominated over dry-steppe communities. The growth of sedges was active on expanding marshes that appeared after drying of shallow water bodies upon the decrease in the water-protective role of forest vegetation. At the same time, a slight increase in the amount of pollen of xerophytic herbs, including representatives of Chenopodiaceae and Poaceae families and *Artemisia* genus. This could be related to the increased anthropogenic load, including soil disturbance upon the construction of 61 kurgans of the Srostki culture. Dendrochronological method was applied to reconstruct average summer temperatures over the past two thousand years. It was found that the heat supply of summer seasons in the Srostki peridod (8th–12th centuries AD) generally corresponded to that at present. However, the years of 850–870 and 930–950 AD were marked by summer cooling, and the years of 876–882 and 982 AD were marked by summer warming with average summer temperatures 1.5°C higher than the reference values of 1961–1990. The climatic variability of the Medieval Ages in different regions of the south of Western Siberia attests to the metachronous dynamics of the climate specified by the local conditions against the background of general climatic trends typical of Central Asia.

Keywords: environmental reconstruction, paleosol, palynology, dendrochronology, kurgans

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 535–546

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

УДК 631.432+550.837.3:550.822.5

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭЛЕКТРОРАЗВЕДОЧНЫХ МЕТОДОВ ДЛЯ КАРТИРОВАНИЯ ПОЧВЕННЫХ НЕОДНОРОДНОСТЕЙ[1]

© 2020 г. П. А. Рязанцев[a], *, О. Н. Бахмет[a]

[a]*Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия*

**e-mail: chthonian@yandex.ru*

Поступила в редакцию 13.11.2018 г.
После доработки 24.09.2019 г.
Принята к публикации 27.11.2019 г.

Рассмотрен комплекс электрических методов геофизики: сопротивления на постоянном токе и вызванной поляризации – с целью картирования почвенных неоднородностей. В полевых условиях на шунгитовых почвах (Заонежский полуостров, Республика Карелия) при помощи электродной установки A–M–N–B с разносами, равными 15 см, выполнены измерения параметров удельного электрического сопротивления (УЭС) и интенсивности вызванной поляризации (ВП). Для обеспечения достоверности интерпретации измеряли относительную влажность почв и определяли гранулометрический состав. По карте значений УЭС выявили изменчивость влажности почв и в меньшей степени гранулометрического состава. По карте значений ВП определили области вариации вещественного состава, в частности, увеличение содержания шунгитового вещества. Анализ корреляционной зависимости электрофизических параметров от влажности показал для УЭС коэффициент Спирмена $r_s = -0.426$, а для ВП $r_s = 0.076$, что подтверждает гипотезу о разном уровне влияния содержания влаги на такие параметры. В процессе изучения влияния частоты генерируемого электрического сигнала установили увеличение интенсивности ВП в диапазоне частот 0.01–0.1 Гц для почв с повышенным содержанием углерода. При анализе образов почв выявили, что источником аномалий ВП на исследуемом участке может служить как изменение гранулометрического состава, так и содержание шунгитового вещества. Следовательно, в естественных условиях с помощью данных электрофизических показателей можно определять влажность почв, вариации гранулометрического состава, а также текстурно-структурные особенности.

Ключевые слова: удельное электрическое сопротивление, вызванная поляризация, влажность, гранулометрический состав, шунгитовое вещество

DOI: 10.31857/S0032180X20050123

ВВЕДЕНИЕ

Геофизические методы при решении задач почвоведения и агротехники используются с 70-х гг. прошлого века. На практике наиболее часто применяются электроразведочные методы, изучающие сопротивление и проводимость почв [26, 32], главным образом, для контроля и мониторинга влажности [24, 30, 33, 37]. Следует отметить труды А.И. Позднякова, который внес значительный вклад в развитие этого направления в нашей стране [12–14]. Наряду с доказанной эффективностью электроразведочных методов при изучении влажности почв, задачи по определению с их помощью таких почвенных параметров, как гранулометрический состав или степень загрязнения нефтепродуктами, окончательно не решены. Это обусловлено тем, что при насыщении водой порового пространства почвы на показатели удельного электрического сопротивления (**УЭС**) оказывает значительное влияние объемное содержание влаги и ее минерализация. Например, лабораторными экспериментами установлено, что параметры влажности, минерализации и выщелачивания оказывают больший эффект на УЭС по сравнению с типом и гранулометрическим составом почв [41]. Отмечается, что колебания УЭС могут фиксировать изменение почвенных признаков (например, плотности) только при относительно малом водонасыщении [36].

Цель работы – оценить информативные возможности электрометрии при картировании почвенных неоднородностей, а также предлагается использование дополнительного метода – вызванной поляризации (**ВП**). Как отмечается многими исследователями, этот метод обладает чувствительностью к электрохимическим свойствам грунтов, которые обусловлены химическим со-

[1] Дополнительная информация для этой статьи доступна по doi 10.31857/S0032180X20050123 для авторизованных пользователей.

ставом поровой влаги и кислотностью [29, 34], а также процессами выщелачивания и биодеградации [22, 39]. Кроме того, установлена зависимость ВП от сложения и гранулометрического состава [31, 40]. К преимуществам метода можно отнести то, что современная аппаратура обеспечивает синхронное измерение УЭС и параметров ВП, в результате увеличивается их информативность. Эффективность предложенного комплекса электрических методов оценивали на примере специфических шунгитовых почв Заонежского полуострова (Республика Карелия).

Основы электроразведочных методов. Электроразведочные методы основаны на изучении процессов распространения естественных или искусственно возбуждаемых электромагнитных полей в среде. Их применение позволяет наблюдать пространственное распределение геоэлектрических характеристик [20]. Теоретические основы электроразведки детально описаны в обобщающих трудах [18, 21]. В почвоведении наиболее распространен метод сопротивлений на постоянном токе, который заключается в измерении УЭС почв, т.е. их способность пропускать электрический ток [13, 26, 32]. Так как на практике происходит измерение УЭС некоторого общего объема почвы, включающего внутренние неоднородности, помехи и прочее, вводят термин “кажущееся” УЭС. Кажущееся УЭС обозначается ρ_k и измеряется в омах на метр (Ом · м). Положение точки наблюдения в пространстве определяется геометрией системы наблюдения – электроразведочной установки, представляющей собой пару питающих A–B, по которым подается ток, и приемных M–N, регистрирующих разность потенциалов в среде, электродов, распложенных на фиксированном расстоянии друг от друга [21].

При выполнении измерений электроды расставляются с определенным шагом, величина которого определяет глубину проникновения зондирующего тока. Ток подается (I) на питающую пару электродов AB, а на приемной паре MN регистрируется разность потенциалов (U). Зная I и U, можно рассчитать ρ_k, используя уравнение:

$$\rho_k = K\frac{U}{I}, \quad (1)$$

где K – геометрический коэффициент, определяющий пространственное положение области, из которой получен сигнал:

$$K = \frac{2\pi}{\frac{1}{AM} - \frac{1}{AN} - \frac{1}{BM} + \frac{1}{BN}}. \quad (2)$$

Для оценки возможностей грунта пропускать электрический ток используют параметр кажущейся удельной электрической проводимости (σ_k), обратно пропорциональный сопротивлению:

$$\sigma_k = \frac{1}{\rho_k}. \quad (3)$$

В первом приближении минеральный скелет почв сложен диэлектриками, поэтому в сухом состоянии они плохо проводит электрический ток. Однако при достаточном водонасыщении, в поровом пространстве образуется объемная электропроводность, обусловленная наличием раствора, а на границе раздела жидкой и твердой фазы – поверхностная, вызванная формированием двойного электрического слоя (**ДЭС**) [21]. Объемная проводимость существенно зависит от содержания ионов в электролите, а поверхностная проводимость тесно связана с глинистостью, так как мелкодисперсные частицы формируют узкие поры и капилляры, и электрический ток распространяется по границе ДЭС, а не по электролиту. Этим фактом обусловлено более низкое сопротивление глинистых грунтов, чем песчаных, при умеренном водонасыщении, при этом избыточное насыщение высокоминерализованным раствором приводит к эффекту снижения влияния ДЭС.

Следует отметить, что ρ_k определяется целым рядом факторов: гранулометрическим составом, геометрией порового пространства, концентрацией и минерализацией поровой воды, содержанием электронных проводников (углерода), химическим составом и содержанием отдельных ионов, температурой. Существуют различные модели, описывающие зависимость почвенных свойств и электрических параметров [30].

Особую роль в электрофизике почв играет повышенное содержание органического вещества – органических остатков, гумуса и бактерий, которые оказывают влияние на общую проводимость почв, как правило, увеличивая ее. Например, это обусловлено процессами насыщения порового электролита ионами из-за процессов разложения и биодеградации органического и минерального веществ почв. Или замещением объемного типа проводимости поверхностным, вызванного изменением (сужением) конфигурации порового пространства из-за заполнения пор и капилляров микрочастицами гумуса, биопленками и др., вследствие чего возрастает концентрация заряженных частиц на границе ДЭС.

Под действием внешнего электрического поля, кроме протекания тока, может проходить еще один электрический процесс – вызванная поляризация (**ВП**). Эффект ВП выражен накоплением в гетерогенных средах электрических зарядов, а после снятия внешнего поля, возвращением системы в состояние равновесия благодаря перемещению зарядов и протеканию вторичного тока [2].

Возникновение ВП в ионопроводящих породах, к которым можно отнести и почвы, происходит за счет двойного электрического слоя, образующегося на контакте жидкой и твердой фаз [38]. В случае наличия электронопроводящих минералов (сульфидов, графитов) интенсивность ВП резко возрастает. К факторам, влияющим на ВП, относятся крупность минеральных и органических частиц, слагающих почву, шероховатость и неровность их поверхности [28].

Метод ВП заключается в измерении электрических полей, сформированных в среде вторичными электрическими зарядами. Теоретические основы метода показаны в монографии [6], а техника полевых наблюдений полностью аналогична методу сопротивлений на постоянном токе. Величину эффекта ВП можно оценить во временной и частотной области. Временная ВП (time-domain) фиксирует значение разности потенциалов в конкретный момент времени после отключения внешнего электрического поля. Набор таких отметок (стробов) формирует кривую спада напряжения, описывающую протекание вторичных токов и разрядку (релаксацию) среды. В рамках представленных исследований эффект ВП наблюдался по фазово-частотной методике ВП (frequency-domain), когда регистрируется сдвиг фазы, который характеризует “запаздывание” фазы гармонического сигнала в приемной линии MN относительно фазы сигнала генераторного устройства, что обусловлено влиянием вторичного поля процесса ВП. Данный параметр характеризуется углом сдвига фазы (φ) и измеряется в градусах [7]. Для подавления помех Куликов [7] предложил использовать дифференциальный фазовый параметр, который можно вычислить по фазам 1 и 3 гармоник (φ_1 и φ_3) измеряемого сигнала:

$$\Delta\varphi_{1-3} = \frac{3\varphi_1 - \varphi_3}{2}. \quad (4)$$

Зная $\Delta\varphi$, возможно оценить интенсивность процесса ВП – кажущуюся поляризуемость (η_k), используя эмпирическую формулу:

$$\eta_k = -2.5\Delta\varphi. \quad (5)$$

Полученная величина измеряется в процентах и позволяет судить о способности среды поляризоваться под внешним воздействием. Очевидным преимуществом комплексного использования методов сопротивления на постоянном токе и ВП является возможность синхронного сбора данных.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Работы проводили на специфических шунгитовых почвах Заонежского полуострова (Республика Карелия). Территория Заонежского полуострова значительно отличается от других районов Карелии и сопредельных территорий по природным условиям почвообразования. Ее характеризует большое разнообразие форм рельефа, широкое распространение шунгитсодержащих почвообразующих пород, более мягкие климатические условия и большое количество лиственных пород в древостое [11].

Шунгитсодержащие породы сильно отличается от других материнских пород содержанием углерода и гигроскопической влаги, а также поглотительной способностью. Концентрация углерода в этих породах изменяется в интервале от 5 до 95%. При этом, чем больше углерода, тем интенсивнее протекает выветривание, и тем богаче почва элементами минерального питания [1]. Гранулометрический состав шунгитсодержащих почвообразующих пород очень разнообразен: сильнохрящеватые пески, супеси, суглинки, реже глины. Выветренные шунгитовые сланцы и их элюво-делювий занимают территории, расположенные вблизи выходов на дневную поверхность скальных шунгитовых пород. По мере удаления от них ледниковые отложения обедняются шунгитовым веществом.

В таких своеобразных природных условиях Заонежского полуострова сформировался пестрый и сложный почвенный покров (рис. S1). Его специфику во многом определяют шунгитовые почвы – уникальные не только в регионе, но и в мире. Эти почвы в сочетании с подбурами оглеенными распространены на площадях, занятых элюводелювием шунгитовых пород и шунгитовой мореной. По мере удаления от скальных выходов шунгитовых пород морена приобретает смешанный состав, в котором в равной мере участвуют как основные и шунгитовые, так и кислые породы. В подобных местах распространены подбуры, которые отличаются от широко распространенных в Карелии подзолов более темной окраской, пониженной кислотностью, железистостью, а также более высоким содержанием элементов минерального питания.

Первое название шунгитовым почвам дал академик Ф.Ю. Левинсон-Лессинг (1889) – “олонецкая черная почва” [9]. В XX в. исследователи [3, 4, 16] отнесли их к дерновым. В региональной классификации Р.М. Морозова относила специфические почвы на шунгитах к типу буроземов темноцветных, тогда как значительное разнообразие свойств этих почв учитывалось на более низких классификационных уровнях [10]. Согласно “Классификации почв России” [5], почвы, развитые на шунгитах, в зависимости от условий их формирования, можно отнести сразу к трем типам: литоземам, темным буроземам и дерновым.

Почвы на шунгитсодержащих породах формируются в основном под лиственными и хвойно-лиственными лесами с хорошо развитым травяным покровом. На поверхность поступает боль-

шое количество растительного опада, однако мощной лесной подстилки не образуется благодаря высокой активности почвенных животных и микроорганизмов, быстро перерабатывающих органический материал. Особенности почвообразующей породы и процессов трансформации растительного опада определили своеобразие органопрофиля, процессов гумусообразования и состава органического вещества данных почв, которое заключается в высоком содержании и однородном составе гумуса по всему профилю [1]. Несмотря на высокую щебнистость и хорошую водопроницаемость почв, развитых на шунгитовых породах, в них происходит закрепление гумусовых кислот в профиле, что связано с богатым химическим и минералогическим составом мелкозема, при выветривании которого высвобождается значительное количество железа и кальция, образующих устойчивые соединения с гумусовыми кислотами. Слабая подвижность органо-минеральных комплексов в почвах, развитых на шунгитсодержащих породах, приводит к формированию недифференцированного профиля, где процессы трансформации органического вещества, а также минеральной массы протекают на месте без миграции веществ за пределы почвенной толщи. Таким образом, основными процессами, формирующими данные почвы, являются гумусообразование в условиях нейтральной или слабокислой реакции среды, метаморфизация минеральной массы *in situ* с освобождением железа, кальция и других элементов. Подобные почвообразовательные процессы в целом нехарактерны для зональных почв Карелии, их проявление на территории Заонежья обусловлено специфическими природными условиями – распространением почвообразующих пород с включением шунгита, более мягким климатом и др. [23].

Несмотря на то, что почвы, развитые на шунгитсодержащих породах, привлекали внимание ряда исследователей, многие вопросы их генезиса остались не изученными. Это связано с тем, что шунгитсодержащие породы очень разнообразны по химическому составу, а кроме того, существенно различается их содержание в четвертичных отложениях. Участок исследований расположен в северо-восточной части Заонежского полуострова, где преобладают буроземы шунгитовые [11].

Полевые измерения электрофизических параметров почв выполняли методом электропрофилирования с использованием симметричной четырехэлектродной установки A-M-N-B, где расстояние между всеми электродами составляло 15 см. Постоянный разнос обеспечил картирование площадных неоднородностей и изменчивости почв на глубине 15 см. Выбор глубины исследования обусловлен несколькими причинами. Выбранный интервал попадает в область переменного увлажнения зоны аэрации, которая при отсутствии осадков имеет выдержанную влажность. Учитывали и аппаратурные возможности – щуп влагомера MS-350A, используемого для измерения относительной влажности почв, позволяет проводить замеры на глубине не более 20 см.

Сбор данных осуществляли электроразведочным комплексом, включающим генератор SGD-EGC200 SKAT II и измеритель SGD-EEM MEDUSA (СибГеофизПрибор, Россия). Комплекс позволяет регистрировать разность потенциалов и фазовое ВП на наборе из восьми частот. Так как ВП (как и УЭС) зависит от частоты (f) генерируемого тока, в рамках выполненных исследований измерения проводили на относительно высокой (f = 4.88 Гц) и низкой (f = 0.305 Гц) частотах. Съемку выполняли по регулярной сети 50 × 50 м, положение точек наблюдений фиксировали с помощью GPS (рис. 1).

В основе использования способа измерений на двух частотах лежала гипотеза о возможности выявления по показателям ВП участков повышенного содержания углерода в почвах. Выбор измерительных частот обусловлен спектральными характеристиками фазового ВП, которые были показаны в статье Куликова и Яковлева [8]. В работе демонстрируется, что шунгит имеет максимум интенсивности поляризации на низких частотах в интервале 0.3–0.5 Гц, а рудные минералы обладают максимумами на частотах более 1 Гц.

Так как влажность оказывает критическое влияние на показатели УЭС, на первом этапе работ измеряли проводимость приповерхностных вод портативным кондуктометром COM-100. Проводимость воды составила 150 мкС/см (при t = 20°C), тогда как средние значения для Карелии 60 мкС/см. Это свидетельствует о относительно высокой минерализации воды и, как следствие, низких значениях УЭС почв. Кроме того, на каждой точке наблюдений фиксировали относительную влажность, а также высотные отметки для учета влияния микрорельефа.

С целью дополнительного обоснования причин изменчивости электрофизических свойств в лабораторных условиях изучали образцы исследованных почв. Такой подход является полезным для параметрической оценки исследуемых грунтов, так как регистрируемые значения можно сопоставить с полевыми наблюдениями [19]. Всего отобрано 6 проб, 2 в зоне повышенной амплитуды ВП, 2 в зоне повышенной влажности и 2 в фоновых областях. При отборе отдельные почвенные горизонты не выделяли, а использовали общую пробу, отобранную с глубины 5–20 см, объемом до 0.5 м^3. Это обусловлено интегральным характером измерений методами электроразведки, т.е. регистрируемый показатель относится к некоторому объему среды. Для выполне-

Рис. 1. Схема расположения точек наблюдений (*1*) и мест отбора проб (*2*).

ния анализов из каждой пробы отбирали по три навески, усредненные методом квартования.

Лабораторные измерения выполняли в ячейке размером 60 × 20 × 25 см, такой же электроразведочной установкой (A–M–N–B с разносами 15 см) и аппаратурным комплексом, описанным выше. Ячейку заполняли почвой на 2/3 от объема, что обеспечивало равномерное распределение электрического тока в объеме образца почвы при измерениях. Пробы высушивали, после добавления подсоленной воды (для достижения проводимости воды 150 мкС/см и моделирования условий полевого участка) выполняли замеры ρ_k и η_k в относительно сухом ($W_{отн}$ = 20%) и относительно влажном состоянии ($W_{отн}$ = 40%).

Для каждой пробы измеряли гранулометрический состав методом лазерной дифрактометрии при помощи анализатора частиц LS 13320 (Beckman Coulter, США), что позволило определить частицы от коллоидных глинистых (0.04 мкм) до грубозернистых песчаных (2 мм). Общее содержание углерода определяли методом дифферен-

циального термического анализа на синхронном термоанализаторе STA 449 F1 Jupiter (Netzsch, Германия) в интервале температур 100–1000°C. Несмотря на недостатки метода пиролиза при определении и дифференциации педогенного и литогенного углерода [15], в почвах Заонежья отчетливо наблюдается экзотермический эффект в диапазоне температур 240–700°C для органического углерода и 500–700°C, характеризующий содержание неорганического шунгитового углерода [17].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По итогам выполненных работ получены карты распределения параметров ρ_k и η_k на двух частотах, которые отражают изменения электрофизических параметров в почвенном слое (рис. 2). Отмечается, что значения ρ_k имеют достаточно низкие показатели вследствие минерализации воды. Фоновые показатели η_k составляют порядка 1%. По картам видно, что аномалии полей УЭС и ВП имеют разное распределение и приурочены к разным источникам.

Дополнительно, в качестве средства интерпретации выполнено сопоставление карты распределения относительной влажности ($W_{отн}$) с микрорельефом в пределах участка работ, что наглядно объясняет закономерности распределения гравитационной влаги в почвах на участке (рис. 3). Это взаимосвязь отражается и в поле УЭС, где отчетливо видно, что проводящие зоны с ρ_k = 20–150 Ом · м локализованы вдоль восточного фланга участка, в области понижений поверхности. Зоны высокого сопротивления с ρ_k = = 150–350 Ом · м расположены на вершине. По показателям УЭС выделяется два канала миграции влаги с вершины в нижнюю часть (рис. 4). В общем виде аномалии УЭС фрагментарны и имеют схожее распределение на разных частотах.

В свою очередь, характер поведения поля ВП иной. Распределение значений η_k равномерно, и только в северной части присутствует интенсивная аномалия до 4%, имеющая простирание с северо-запада на юго-восток. Отличительной особенностью является изменение показателей при уменьшении частоты: на низких частотах амплитуда сигнала в аномальной области усиливается на 0.4–0.8%, а фоновые значения снижаются на такой же уровень.

Полученные данные исследовали при помощи кросс-плот диаграмм (рис. S3) и расчета коэффициента корреляции Спирмена (так как зависимость была непараметрической). Такой подход наглядно показал, что высотная отметка и $W_{отн}$ имеют линейную зависимость с величиной достоверности аппроксимации R^2 = 0.5942, а коэффициент корреляции r_s = –0.614. При сопоставлении ρ_k и $W_{отн}$ отмечается отсутствие частотной дисперсии, достоверность R^2 = 0.3025, а r_s = –0.426 (f = = 4.88 Гц) и –0.371 (f = 0.305 Гц). Это указывает на взаимосвязь УЭС и влажности, хотя полученные значения несколько меньше показанных в литературе (r_s от –0.5 и более) [25].

Для ВП картина отлична, вычисление линейного тренда происходит с малой достоверностью R^2 = 0.0023, из-за дисперсии значений η_k на разных частотах при f = 4.88 Гц r_s = 0.076, а при f = = 0.305 Гц r_s = –0.069. В обоих случаях статистически значимый результат не был получен. Следует отметить, что небольшая выборка (n = 35) приводит к значительной статистической погрешности, вероятно, общие взаимоотношения при увеличении плотности измерений должны остаться неизменными. В целом, исследованиями установлено, что метод ВП является наименее зависимым от влажности, что позволяет делать выводы о его большей эффективности при изучении неоднородностей почв вещественного и структурного плана по сравнению с методом УЭС.

Связь между полями ВП и УЭС демонстрируется на рис. S3 в виде кросс-плот диаграммы плотности распределения точек. По соотношению значений ρ_k и η_k выделено три класса почв. Первый класс (диапазон ρ_k = 50–150 Ом · м, η_k = = 0.2–1.4%) интерпретируется как влажные почвы, второй класс (диапазон ρ_k = 150–250 Ом · м, η_k = 0.8–2.0%) – относительно сухие, третий класс (диапазон ρ_k = 10–50 Ом · м, η_k = 1.3–3.7%) – почвы с аномальными значениями электрофизических параметров, содержащие повышенное количество углерода. Полученные данные показывают, что ВП, как и предполагалось, несет дополнительную информацию о почвенных признаках и не зависит от влажности.

Для выявления источников аномальных изменений электрофизических полей изучали характеристики почвенных образцов. Осредненные показатели для каждой пробы приведены в табл. 1. Исследования показали, что по гранулометрическому составу в пробах преобладает физический песок (среднее содержание 85%), а в общем виде они разделяются на песчаные почвы с возвышенности и легкосуглинистые в низине. С учетом постоянных значений $W_{отн}$ такие данные позволяют оценить влияние содержания физического песка.

На рис. 5 представлены графики, отражающие изменения электрофизических свойств на разных частотах для образцов, указанных выше. Во всех случаях отчетливо видно влияние влажности, ее кратное увеличение приводит к снижению ρ_k в 2–3 раза. При этом изменение рабочей частоты генерируемого тока (с 0.038 до 4.88 Гц) при относительно сухой среде не дает явных результатов (ва-

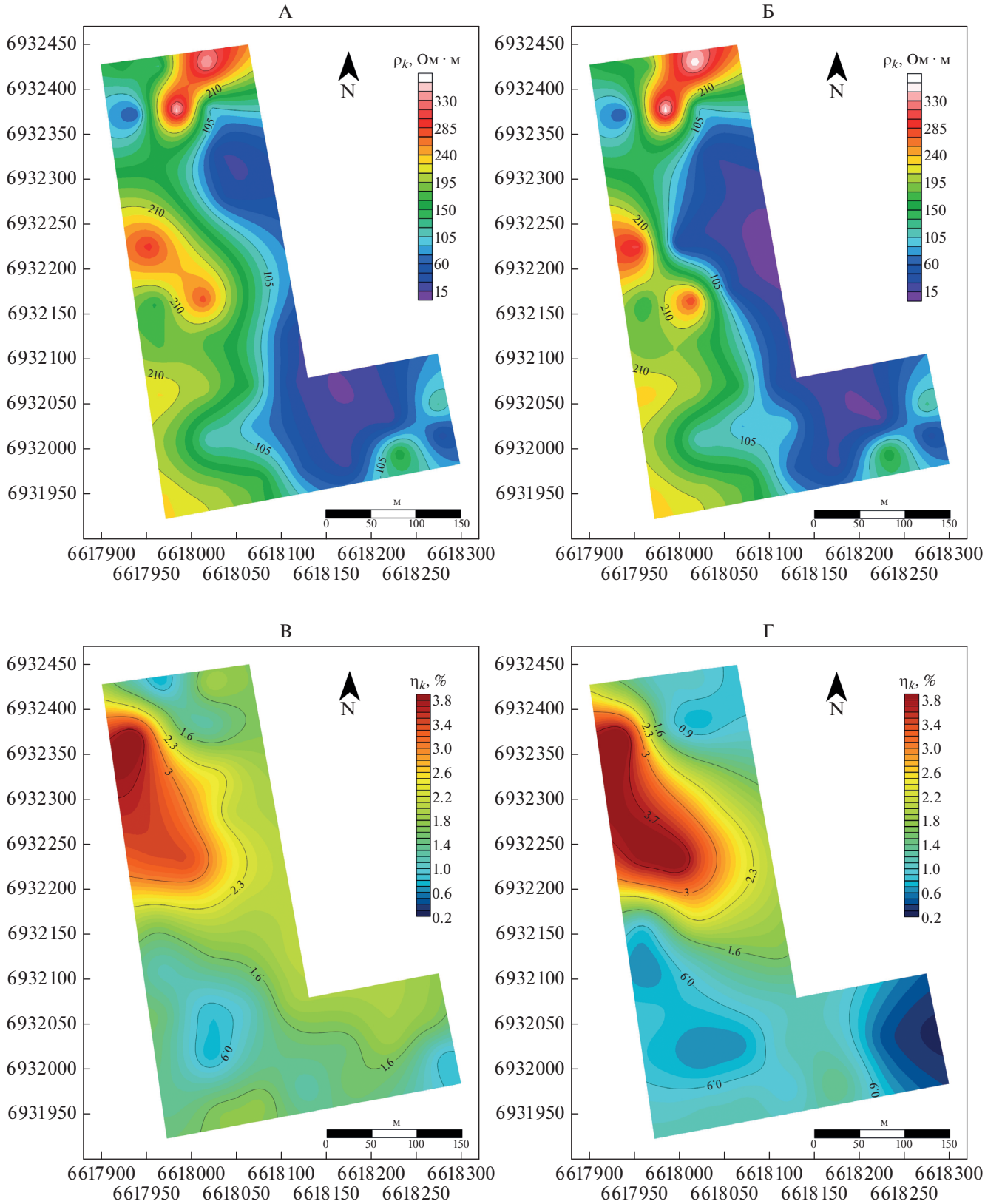

Рис. 2. Карты значений ρ_k (при $f = 4.88$ Гц (А) и 0.305 Гц (Б)) и η_k (при $f = 4.88$ Гц (В) и 0.305 Гц (Г)) на исследуемом участке.

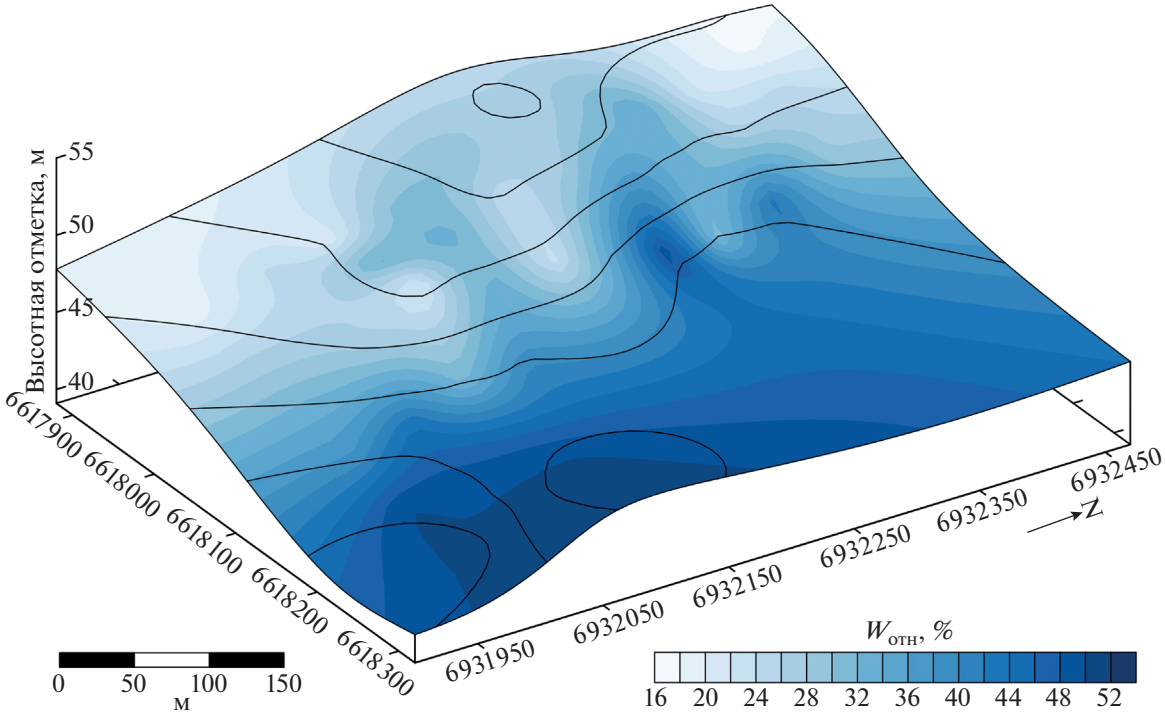

Рис. 3. Распределение $W_{отн}$ на участке с учетом микрорельефа.

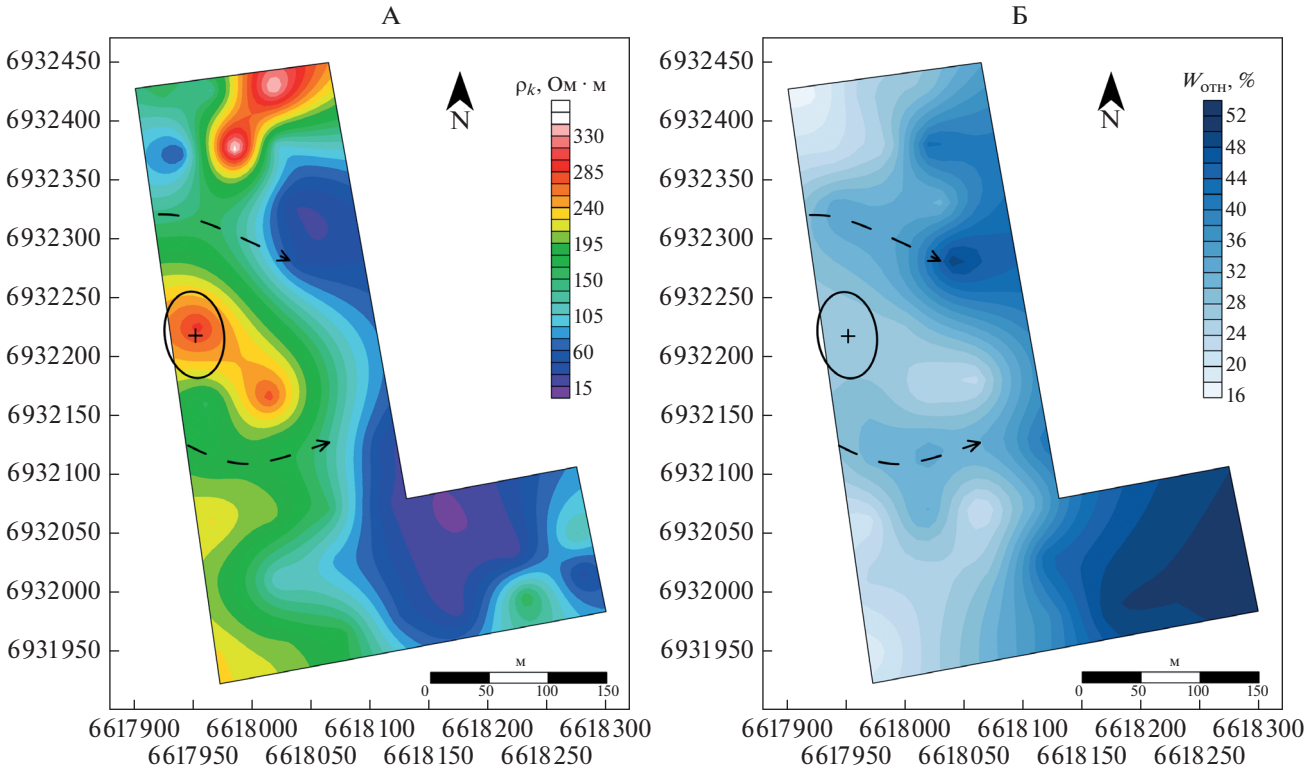

Рис. 4. Сопоставление карт ρ_k (А) и $W_{отн}$ (Б) (стрелки – направление капиллярного стока, овал – вершина возвышенности).

Таблица 1. Гранулометрический состав и содержание общего углерода в образцах почв, %

№ пробы	Физическая глина (<0.01 мм)	Физический песок (>0.01 мм)	$C_{общ}$	Гранулометрический состав
1	24.4	75.6	4.4	Суглинок легкий
2	20.5	79.5	5.7	Суглинок легкий
3	9.4	90.6	8.4	Песок связанный
4	9.1	90.9	4.1	Песок связанный
5	12.1	87.9	3.6	Супесь
6	9.0	91.0	2.9	Песок связанный

риации ρ_k в пределах 1% погрешности), тогда как при дополнительном увлажнении проявляется незначительный линейный рост ρ_k (≈10 Ом · м), в сторону высоких частот. В свою очередь, показатели η_k демонстрируют иную картину, с меньшим диапазоном изменений, однако с более проявленным эффектом частотной дисперсии. Примеры возникновения дисперсии значений ВП при выдержанных показателях УЭС при изменении частоты тока можно найти и в литературе [27, 35], это позволяет сделать вывод, что такое распределение для дисперсных грунтов нормальное.

Рассмотрим несколько проб более детально. Проба 1 характеризуется относительно низкими значениями электрофизических параметров в сухом состоянии, тогда как при смачивании ρ_k и η_k возрастают в 3 раза. При этом показатели η_k увеличиваются в область высоких частот, а увлажнение пробы приводит к общему смещению уровня значений на 0.7%. Эффект повышения интенсивности ВП при увлажнении обусловлен увеличением поверхностной проводимости, которая пропорциональна содержанию мелких частиц (т.е. увеличению содержания физической глины в почве) [19, 40]. Этот факт подтверждается результатом анализа гранулометрического состава пробы 1 (легкий суглинок). Для пробы 6 характерно такое же распределение ρ_k, как и в пробе 1. На параметр η_k изменение влажности влияние практически не оказывает, а частотная дисперсия носит линейный характер (уменьшение f приводит к уменьшению η_k). Показатели гранулометрического состава пробы 6 соответствую песку, эффект ВП, в котором определяется размером составляющих его частиц, а насыщение водой не приводит к изменению характера проводимости.

Отдельно следует рассмотреть пробу 3, где обнаружен интересный эффект, выраженный нелинейным изменением частотного спектра фазового ВП, а также резким повышением η_k при увлажнении до 2.8% в области частот менее 0.1 Гц. С одной стороны, примеры спектра ВП для шунгитовых пород [8], а также данные о повышенном содержании общего углерода в пробе 3 (в 2 раза больше фоновых значений), свидетельствуют о верности предположения о влиянии содержания углерода в почве, в том числе и шунгитового, на спектральные характеристики фазового ВП. К дополнительным доказательствам присутствия шунгитового вещества можно отнести и более низкий уровень УЭС в пробе 3 по сравнению с пробой 6.

С другой стороны, это может являться и следствием изменения соотношения песок–глина. Выявленный эффект повышения уровня ВП на частотном интервале 0.01–0.1 Гц может происходить за счет влияния размеров минеральных частиц и связанной с этим пористостью. Характеристики порового пространства пропорциональны времени релаксации (разрядки) среды и, как следствие, при увеличении размеров пор происходит увеличение интенсивности низкочастотной составляющей электрического сигнала [31]. Этот тезис согласуется с результатами определения гранулометрического состава (рис. S4). Установлено, что проба 3 содержит большее количество физического песка по сравнению с пробой 6, тогда как проба 1 отличается повышенным содержанием физической глины.

Анализируя полученную информацию с учетом полевых наблюдений, следует предположить большую вероятность существования первого варианта, так как класс III аномальных значений ρ_k и η_k (рис. S3) приурочен к некоторой линейной зоне (рис. 3), которая наблюдается в условиях пространственной изменчивости гранулометрического состава и влажности грунтов. Кроме того, в пробах 2 и 3, отобранных в пределах указанной зоны прослеживается повышенное содержание общего углерода. Так как отобранные образцы почв находятся в пределах единого биоценоза с выдержанными условиями, можно предположить приуроченность обнаруженной зоны к маломощному шунгитовому слою в кровле подстилающих материнских пород (явление характерное для геологического строения Заонежского полуострова), который служит источником поступления углерода в почву.

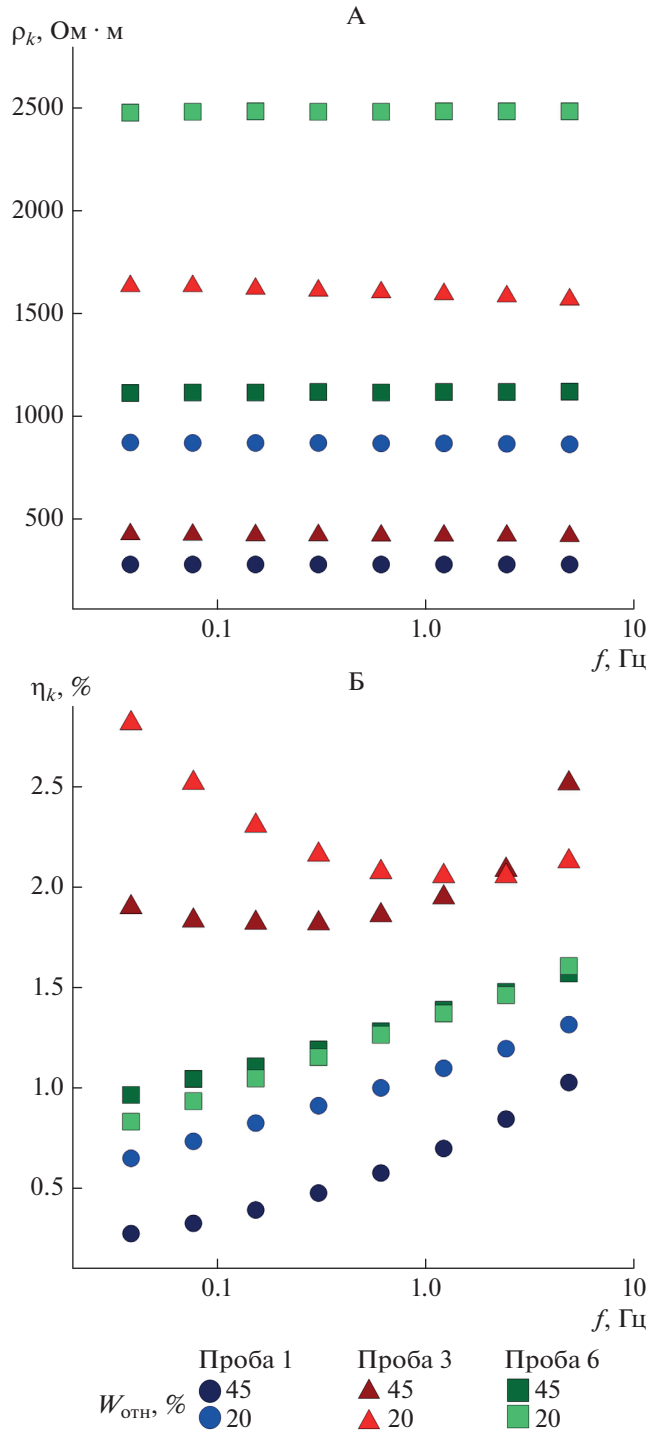

Рис. 5. Графики частотного измерения ρ_k (А) и η_k (Б) для проб глинистого состава (проба 1), супеси (проба 3) и песка (проба 6).

Обобщив результаты исследования проб, можно сделать вывод о том, что в значениях ρ_k отражается в первую очередь содержание влаги в почве. Тогда как смещение частотного распределения η_k можно связать с крупностью частиц и содержанием шунгитового вещества. Благодаря этому по частотному спектру η_k можно делать прогноз о гранулометрическом составе почвы и присутствии в ней электронопроводящих минеральных включений, таких как шунгит.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате выполненных исследований шунгитовых почв методами сопротивления и вызванной поляризации сделаны следующие выводы.

Показатели поля УЭС тесно связаны с распределением влаги в почвах, особенно в случае относительного объемного содержания менее 30–40%, поэтому иногда могут быть малоинформативными при описании почвенных признаков. Например, проведенный анализ выявил приуроченность наблюдаемых показателей УЭС и влажности, главным образом, к микрорельефу исследуемого участка, и в значительно меньшей степени к типу почв. Следовательно, для корректного использования метода сопротивлений на постоянном токе для решения почвенных задач необходимо учитывать значения влажности почв, ее динамическое изменение и общую минерализацию воды, а также гранулометрический состав.

Использование метода ВП продемонстрировало меньшую связь регистрируемых показателей с содержанием воды в почве и обеспечило выявление на исследуемом участке аномальной области, обусловленной повышенным содержанием углерода. Лабораторное изучение образцов показало, что формирование аномалий ВП в почвах может происходить как за счет изменения гранулометрического состава почв, так и содержания шунгитового вещества. Такие изменения находят отражение в эффекте частотной дисперсии – образования максимумов интенсивности сигнала на определенном диапазоне частот.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках государственного задания КарНЦ РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Рис. S1. Почвенная карта района работ [10].

Рис. S2. Диаграммы сопоставления значений $W_{отн}$ с высотными отметками, ρ_k и η_k (n = 35).

Рис. S3. Диаграмма плотности распределения значений ρ_k и η_k.

Рис. S4. Графики распределения гранулометрического состава в пробах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бахмет О.Н.* Остров Кижи. Литогенные почвы, сформировавшиеся на шунгитовых сланцах. Путеводитель почвенной экскурсии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. 44 с.
2. *Вахромеев Г.С., Ерофеев Л.Я., Канайкин В.С., Номоконова Г.Г.* Петрофизика. Томск: Изд-во ТомГУ, 1997. 462 с.
3. *Володин А.М., Тойкка М.А.* К вопросу классификации и инвентаризации шунгитовых почв Заонежского района Карельской АССР // Уч. записки ПетрГУ. 1958. Т. 9. Вып. 3. С. 205–217.
4. *Иванова Е.Н.* Классификация почв СССР. М.: Наука, 1976. 228 с.
5. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
6. *Комаров В.А.* Электроразведка методом вызванной поляризации. Л.: Недра, 1980. 388 с.
7. *Куликов А.В., Шемякин Е.А.* Электроразведка фазовым методом вызванной поляризации. М.: Недра, 1978. 157 с.
8. *Куликов В.А., Яковлев А.Г.* Применение частотных характеристик вызванной поляризации для разделения аномалий от углефицированных пород и сульфидов // Геофизика. 2008. № 6. С. 55–60.
9. *Левинсон-Лессинг Ф.Ю.* Об Олонецкой черной почве. Петрозаводск: Олонецкие губернские ведомости, 1889. № 33. С. 357–358.
10. *Морозова Р.М.* Лесные почвы Карелии. Л.: Наука, 1991. 184 с.
11. *Морозова Р.М., Федорец Н.Г., Бахмет О.Н.* Почвы и почвенный покров Заонежья Карелии // Тр. КарНЦ РАН. 2004. Вып. 6. С. 69–89.
12. *Поздняков А.И., Хан К.Ю.* Использование методов постоянных электрических полей в почвенных исследованиях // Почвоведение. 1979. № 7. С. 57–65.
13. *Поздняков А.И.* Полевая электрофизика почв. М.: МАИК "Наука/Интерпериодика", 2001. 187 с.
14. *Поздняков А.И., Елисеев П.И., Русаков А.В.* Электрическое сопротивление как возможный показатель окультуренности пахотных супесчаных почв гумидной зоны // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2012. № 2. С. 54–60.
15. *Соколов Д.А., Кулижский С.П., Лим А.Г., Гуркова Е.А., Нечаева Т.В., Мерзляков О.Э.* Сравнительная оценка методов определения педогенного органического углерода в углесодержащих почвах // Вестник Томского гос. ун-та. Биология. 2017. № 39. С. 29–43.
16. *Урусевская И.С., Шекк Г.В.* Особенности топоряда почв на шунгитовых породах Заонежья // Вестник Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 1988. № 2. С. 12–19.
17. *Чаженгина С.Ю., Коробкина Е.В.* Органическое вещество почв, сформированных на шунгитовых породах // Органическая минералогия. Мат-лы IV совещ. Черноголовка, 2013. С. 175–178.
18. *Хмелевской В.К.* Электроразведка. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. 422 с.
19. *Шевнин В.А., Бобачев А.А., Баранчук К.И.* Лабораторные измерения сопротивления и параметров вызванной поляризации рыхлых грунтов для определения литологического строения разреза // Инженерные изыскания. 2014. № 9–10. С. 53–58.
20. Электроразведка методом сопротивлений / Под ред. Хмелевского В.К., Шевнина В.А. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1994. 160 с.
21. *Якубовский Ю.В., Ренард И.В.* Электроразведка. М.: Недра, 1991. 358 с.
22. *Aal G.A., Slater L.D., Atekwana E.A.* Induced-polarization measurements on unconsolidated sediments from a site of active hydrocarbon biodegradation // Geophysics. 2006. V. 71. № 2. P. H13–H24. https://doi.org/10.1190/1.2187760
23. *Bakhmet O.N., Fedorets N.G.* Soils and their characteristics on Zaonezhye Peninsula // Biogeography, landscapes, ecosystems and species of Zaonezhye Peninsula, in Onega Lake, Russian Karelia. Reports of the Finnish Environment Institute. 2014. V. 40. P. 53–55.
24. *Banton O., Seguin M.K., Cimon M.A.* Mapping field scale physical properties of soil with electrical resistivity // Soil Sci. Soc. Am. J. 1997. V. 61. P. 1010–1017. https://doi.org/10.2136/sssaj1997.03615995006100040003x
25. *Calamita G., Brocca L., Perrone A., Piscitelli S., Lapenna V., Melone F., Moramarco T.* Electrical resistivity and TDR methods for soil moisture estimation in central Italy test-sites // J. Hydrol. 2012. V. 454–455. P. 101–112. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.06.001
26. *Friedman S.* Soil properties influencing apparent electrical conductivity: A review // Comput. Electron. Agric. 2005. V. 46. P. 45–70. https://doi.org/10.1016/j.compag.2004.11.001
27. *Ghorbani A., Cosenza Ph., Revil A., Zamora M., Schmutz M., Florsch N., Jougnot D.* Non-invasive monitoring of water content and textural changes in clay-rocks using spectral induced polarization: A laboratory investigation // Appl. Clay Sci. 2009. V. 43. P. 493–502. https://doi.org/10.1016/j.clay.2008.12.007
28. *Koch K., Revil A., Holliger K.* Relating the permeability of quartz sands to their grain size and spectral induced polarization characteristics // Geophys. J. Int. 2012. V. 190. P. 230–242. https://doi.org/10.1111/j.1365-246X.2012.05510.x
29. *Lesmes D.P., Frye K.M.* Influence of pore fluid chemistry on the complex conductivity and induced polarization responses of Berea sandstone // J. Geophys. Res. 2001. V. 106. № B3. P. 4079–4090. https://doi.org/10.1029/2000JB900392
30. *Pozdnyakov A.I., Pozdnyakova L.A., Karpachevskii L.O.* Relationship between water tension and electrical resistivity in soils // Eurasian Soil Science. 2006. V. 39. P. S78–S83. https://doi.org/10.1134/S1064229306130138
31. *Revil A., Florsch N., Camerlynck C.* Spectral induced polarization porosimetry // Geophys. J. Int. 2014. V. 198. P. 1016–1033. https://doi.org/10.1093/gji/ggu180
32. *Samouëlian A., Cousin I., Tabbagh A., Bruand A., Richarde G.* Electrical resistivity survey in soil science: a review // Soil Till. Res. 2005. V. 83. P. 173–193. https://doi.org/10.1016/j.still.2004.10.004
33. *Schwartz B.F., Schreiber M.E., Yan T.* Quantifying field-scale soil moisture using electrical resistivity imaging //

J. Hydrol. 2008. V. 362. P. 234–246. https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2008.08.027

34. *Schwartz N., Shalem T., Furman A.* The effect of organic acid on the spectral-induced polarization response of soil // Geophys. J. Int. 2014. V. 197. P. 269–276. https://doi.org/10.1093/gji/ggt529
35. *Scott J.B.T., Barker R.D.* Characterization of sandstone by electrical spectroscopy for stratigraphical and hydrogeological investigations // Q. J. Eng. Geol. Hydrogeol. 2005. V. 38. P. 143–154. https://doi.org/10.1144/1470-9326/04-036
36. *Seladji S., Cosenza P., Tabbagh A., Ranger J., Richard G.* The effect of compaction on soil electrical resistivity: a laboratory investigation // Eur. J. Soil Sci. 2010. V. 61. P. 1043–1055. https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01309.x
37. *Tabbagh A., Dabas M., Hesse A., Panissod C.* Soil resistivity: a non-invasive tool to map soil structure horizonation // Geoderma. 2000. V. 97. P. 393–404. https://doi.org/10.1016/S0016-7061(00)00047-1
38. *Titov K., Komarov V., Tarasov V., Levitski A.* Theoretical and experimental study of time domain-induced polarization in water-saturated sands // J. Appl. Geophys. 2002. V. 50. P. 417–433. https://doi.org/10.1016/S0926-9851(02)00168-4
39. *Vaudelet P., Revil A., Schmutz M., Franceschi M., Begassat P.* Changes in induced polarization associated with the sorption of sodium, lead, and zinc on silica sands // J. Colloid Interface Sci. 2011. V. 360. № 2. P. 739–752. https://doi.org/10.1016/j.jcis.2011.04.077
40. *Weller A., Slater L.D.* Induced polarization dependence on pore space geometry: Empirical observations and mechanistic predictions // J. Appl. Geophys. 2015. V. 123. P. 310–315. https://doi.org/10.1016/j.jappgeo.2015.09.002
41. *Yoon G.L., Park J.B.* Sensitivity of leachate and fine contents on electrical resistivity variations of sandy soils // J. Hazard Mater. 2001. V. B84. P. 147–161. https://doi.org/10.1016/S0304-3894(01)00197-2

The Integrated Application of Geoelectric Methods in Mapping Soil Inhomogeneities

P. A. Ryazantsev[1, *] and O. N. Bakhmet[1]

[1]*Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, 185910 Russia*
**e-mail: chthonian@yandex.ru*

Application of a set of electrical methods of geophysics—direct current resistance direct current resistance and induced polarization—for the purposes of mapping soil heterogeneities is considered. In the field, we measured the parameters of electrical resistivity (EC) and induced polarization (IP) of shungite soils of the Zaonezhsky Peninsula (Republic of Karelia) using the A–M–N–B electrode installation with spacings of 15 cm. To ensure the adequacy of the interpretation, the relative soil water content and the soil texture were determined. Using the map of resistivity values, spatial variations in the soil water content and, partly, in the soil texture were determined. The map of IP values was used to determine spatial variations in the material composition of the soils. including, in particular, the content of shungite. The analysis of the correlative dependence of the electrophysical parameters on the soil water content showed that the Spearman coefficient r_s is –0.426 for the EC and 0.076 for the IP, which confirms the hypothesis about different levels of influence of the water content on these parameters. In the course of studying the influence of the frequency of the generated electric signal, an increase in the intensity of IP was found in frequency range of 0.01–0.1 Hz for the soils with an increased carbon content. The analysis of the soil samples demonstrated that the anomalies of IP within the studied area may be related to changes both in the soil texture and in the content of shungite material. Hence, the electrophysical indicators determined under natural conditions can be applied to characterize spatial variations in the soil water content, soil texture, and some structural properties of the soils.

Keywords: electrical resistivity, induced polarization, humidity, soil texture, shungite substance

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 547–558

ХИМИЯ ПОЧВ

УДК 631.41;631.46;574.2;574.4

ВЛИЯНИЕ РАСТЕНИЙ С ЭРИКОИДНОЙ МИКОРИЗОЙ И ЭКТОМИКОРИЗОЙ НА СВОЙСТВА ПОЧВЫ ЗЛАКОВОГО ЛУГА В ГОРНОЙ ТУНДРЕ ХИБИН

© 2020 г. М. И. Макаров[a], *, Т. И. Малышева[a], М. С. Кадулин[a], Н. В. Верховцева[a], Р. В. Сабирова[a], В. О. Лифанова[a], А. И. Журавлева[b], М. М. Карпухин[a]

[a] МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

[b] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения, Пущинский НЦ РАН, ул. Институтская, 2, Московская область, Пущино, 142290 Россия

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

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.
После доработки 17.09.2019 г.
Принята к публикации 27.11.2019 г.

Изучение влияния растений с разным типом микоризного симбиоза на процессы трансформации соединений углерода, азота и фосфора в почвах важно в связи с необходимостью прогноза изменения циклов биогенных элементов при изменении структуры фитоценозов в меняющихся условиях окружающей среды. Изучено влияние на свойства почвы (Umbric Leptosol) злакового луга в горной тундре Хибин присутствия в составе фитоценоза кустарничков (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*) с эрикоидной микоризой (ЭРМ) и кустарника (*Betula nana*) с эктомикоризой (ЭКМ). Показано, что при наличии растений с ЭРМ и ЭКМ в почве увеличивается содержание подвижного минерального и органического фосфора, экстрагируемого органического азота, соотношение C/N в микробной биомассе, но уменьшается содержание нитратов, активности N-минерализации и нитрификации, а также соотношения C/N и C/P в экстрагируемом органическом веществе. Повышенная активность глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы свидетельствует об активности экзоферментов ЭРМ грибов даже при высокой доступности неорганических азота и фосфора.

Ключевые слова: углерод, азот, фосфор, микробная биомасса, жирные кислоты, ферментативная активность

DOI: 10.31857/S0032180X20050081

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия отмечается повышение участия кустарничков и кустарников в составе фитоценозов арктической/субарктической тундры и альпийских лугов [19, 23, 38, 42]. Растения в процессе жизнедеятельности могут изменять почвенные свойства через разные механизмы, например, в результате избирательного поглощения элементов минерального питания, поступления в почву органического вещества и ассоциированных с ним элементов в составе растительного опада или в составе корневых выделений, имеющих разный химический и биохимический состав [34]. Изменение соотношения растений, образующих разные типы микоризы, может привести к сдвигу таких ключевых параметров функционирования экосистем, как круговорот углерода и азота. Это связано с разной ферментативной активностью грибов, образующих эктомикоризу (**ЭКМ**) и эрикоидную микоризу (**ЭРМ**) у кустарников и кустарничков, с одной стороны, и арбускулярную микоризу (**АРМ**), характерную для трав – с другой. Первые продуцируют окислительные и гидролитические ферменты, активно воздействующие на органическое вещество почвы и мобилизующие из него элементы минерального питания, тогда как вторые обладают гораздо меньшей ферментативной активностью [4, 21, 24, 37, 43].

Вопрос о роли разных типов микоризы в биогеохимических циклах важнейших биогенных элементов и обеспечении минерального питания растений изучается преимущественно при сравнении почв лесных экосистем, в которых доминируют древесные виды растений с ЭКМ или АРМ [17, 27, 28]. Вместе с тем ЭРМ вересковых кустарничков характеризуется наибольшей активностью экзоферментов, способных трансформировать органическое вещество почв [39, 49, 50]. С другой стороны, вересковые растения продуцируют большое количество полифенолов (танинов), образующих

в почве устойчивые полифенол-белковые комплексы [26, 30], что может способствовать повышенной аккумуляции органического вещества в почве [18]. К этому же может приводить снижение активности разложения органического вещества свободноживущими сапротрофными микроорганизмами, которые начинают испытывать дефицит азота из-за поглощения его микоризными грибами [35].

Вересковые кустарнички широко распространены в экосистемах холодного климата, но исследования, в которых роль ЭРМ и ЭКМ в циклах углерода и элементов минерального питания оценивалась в арктических/субарктических и высокогорных экосистемах, представлены несравнимо меньше, чем исследования ЭКМ и АРМ в лесах. Подобные работы основаны, преимущественно, на сравнении разных экосистем с доминированием растений с разными типами микоризы [42]. Такой подход подразумевает формирование экосистем в исходно разных геоморфологических или литологических условиях и затрудняет оценку влияния типа микоризы на биогеохимические процессы.

Ранее мы оценили влияние брусники (*Vaccinium vitis-idaea*), образующей ЭРМ, на свойства почвы альпийской лишайниковой пустоши на Северном Кавказе. Исследование показало, что различия в свойствах почвы в присутствии и отсутствии кустарничка в составе фитоценоза, в целом, соответствуют представлениям о мобилизации органического вещества почвы экзоферментами, продуцируемыми ЭРМ. Концентрации углерода и азота экстрагируемого органического вещества и микробной биомассы, рост микробной активности свидетельствуют о повышении доступности азота для питания почвенных микроорганизмов и растений в присутствии *V. vitis-idaea* [7].

В горной тундре Хибин кустарнички и кустарники с ЭРМ и ЭКМ не только являются основными компонентами фитоценозов тундровых пустошей на бедных почвах, но и произрастают в аккумулятивных геохимических позициях на тундровых луговинах, характеризующихся высокими концентрациями доступных форм элементов минерального питания в почве [3, 5]. Такие местообитания принципиально отличаются от альпийских лишайниковых пустошей Кавказа, почвы которых содержат наименьшие количества неорганических соединений азота и фосфора в сравнении с другими альпийскими экосистемами [6, 8]. Неизвестно, насколько функция ЭРМ и ЭКМ по трансформации органического вещества и мобилизации элементов минерального питания, активно протекающая в почвах с низкой доступностью азота и фосфора растениям, выражена в условиях их повышенной доступности.

Для проверки этого сравнили свойства почвы злакового луга в горной тундре Хибин при наличии и отсутствии в составе фитоценоза кустарничков и кустарника, образующих ЭРМ и ЭКМ.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования послужила почва злакового луга, занимающего аккумулятивную геохимическую позицию в мезорельефе горной тундры Хибин на восточном склоне горы Вудъяврчорр в Ботаническом цирке Полярно-альпийского ботанического сада-института (570 м над ур. м.). Травяная растительность (преимущественно *Deschampsia flexuosa, Gnaphalium norvegicum*, *Juncus trifidus*, *Nardus stricta*, *Solidago virgaurea*), образующая арбускулярную микоризу, составляет основу фитоценоза, в котором отдельными куртинами встречаются кустарник (*Betula nana*) с ЭКМ, и кустарнички (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*), образующие ЭРМ.

Почва представлена литоземом перегнойно-темногумусовым (Umbric Leptosol). На поверхности присутствует маломощный (1–2 см) органогенный подстилочно-торфяный горизонт O (40.7% C, 1.4% N), под которым залегает перегнойно-темногумусовый горизонт AH, также содержащий большое количество органического вещества (14.6% C) и азота (0.91%) [3].

Для исследования отбирали по 10 образцов почвы из верхних 5 см горизонта AH на участках со злаковой растительностью (контроль) и на участках с кустарником и кустарничками (всего 6 вариантов). При отборе образцов оценивали мощность почвы (щупом до глубины залегания камня). Образцы замораживали в течение нескольких часов после отбора и хранили в таком состоянии до проведения лабораторных исследований.

После размораживания в образцах определяли влажность, каменистость (>2 мм), кислотность (pH водной суспензии), содержание подвижного неорганического фосфора ($P_{мин}$) по методу Кирсанова (экстракция 0.2 M HCl). Лабильные соединения C, N и P экстрагировали раствором 0.05 M K_2SO_4 при взбалтывании в течение 1 ч и соотношении почва : раствор 1 : 5. В экстракте определяли концентрации C органических соединений ($C_{орг}$), аммонийного N ($N{-}NH_4^+$), нитратного N ($N{-}NO_3^-$), общее содержание N ($N_{экстр}$) и общее содержание P ($P_{экстр}$). Концентрацию N органических соединений ($N_{орг}$) рассчитывали по разности между концентрациями $N_{экстр}$ и неорганических форм N ($N{-}NH_4^+ + N{-}NO_3^-$).

Определяли также ряд показателей биологического и биохимического состояния почвы. Углерод и азот микробной биомассы ($C_{микр}$ и $N_{микр}$)

анализировали методом фумигации-экстракции [15, 47]. Из фумигированных хлороформом образцов экстрагировали C и N как описано выше. Концентрацию $C_{микр}$ и $N_{микр}$ вычисляли по разности содержания $C_{орг}$ и $N_{экстр}$ в фумигированных и исходных образцах без использования коэффициентов, учитывающих неполную экстрагируемость компонентов микробной биомассы.

Активности минерализации органических соединений азота (N-минерализация) и нитрификации определяли после инкубации образцов почвы в термостате Sanyo MIR-153 в течение 21 дня при температуре 22°C и полевой влажности. Минерализацию рассчитывали как разницу концентраций суммы N неорганических соединений ($N{-}NH_4^+ + N{-}NO_3^-$) в почве после и до инкубации, нитрификацию – как разницу соответствующих концентраций $N{-}NO_3^-$.

Базальное дыхание (**БД**) почвы определяли после инкубации образцов при 22°C в течение 24 ч. Скорость дыхания выражали в мг $C{-}CO_2$/(кг ч). На основании определения $C_{микр}$ и БД рассчитывали микробный метаболический коэффициент (qCO_2) как отношение БД к $C_{микр}$ [2].

Активность гидролитических ферментов определяли методом флюорогенно-меченых субстратов [31]. Сущность метода заключается в гидролизе ферментного субстрата, меченного флюоресцирующим соединением, которое высвобождается при гидролизе, и его количество определяется флюорометрически. Использовали субстраты, специфичные для β-D-глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы, меченные 4-метилумбеллиферилом (**MUF**) (MUF-β-D-glucopyranoside, MUF-N-acetil-β-D-glucosaminide и MUF-phosphate соответственно), а также субстрат для лейцинаминопептидазы (L-leucine-7-amino-4-methylcoumarin), меченный 7-амино-4-метилкумарином (**AMC**). Количество флюоресцирующих MUF и AMC, образующихся в результате распада субстратов, измеряли на мультимодальном микропланшетном ридере FilterMax F5 при длине волны возбуждения эмиссии 355 нм и испускания 460 нм. Измерения проводили через 60, 120 и 180 мин после внесения субстрата, активность ферментов выражали в мкМ МУФ(AMC)/(г ч).

Структуру микробного сообщества оценивали в смешанных образцах почвы из каждого изученного варианта по составу жирных кислот (**ЖК**) – мембранных структур клеток микроорганизмов, которые экстрагировали и анализировали методом масс-спектрометрии микробных маркеров (**МСММ**) согласно [40]. Суть метода заключается в экстракции ЖК из почвы кислым метанолизом (1 М HCl в метаноле), силилировании БСТФА (N,O, бис-триметилсилилом(трифтарацетамид)) и анализе метил-триметилсилилированных эфиров на хромато-масс-спектрометре AT-5880/5975 Agillent Technologies. Преимущество метода МСММ по сравнению с анализом жирных кислот фосфолипидов (PLFA) [14, 22, 48] состоит в расширении спектра анализируемых ЖК, альдегидов и стеринов [40].

В качестве биомаркеров отдельных таксономических групп микроорганизмов использовали специфические ЖК (разветвленные i15:0, a15:0, i16:0, i17:0 для грамположительных бактерий; мононенасыщенные и циклопропановые 16:1ω9c, 16:1ω9t, cy17:0, cy19:0 для грамотрицательных бактерий; 10-метил-разветвленные 10Me16:0, 10Me18:0 для актиномицетов и 18:2ω6c для грибов) [14, 22, 48]. По результатам анализа рассчитывали соотношение между грибными и бактериальными ЖК. Хотя концентрации специфических биомаркеров не дают представления о реальном соотношении грибной и бактериальной биомассы в почве [13, 29], а лишь отражают влияние какого-либо изучаемого фактора на содержание отдельных таксономических групп микроорганизмов, соотношение между грибными и бактериальными биомаркерами используют для индикации сдвигов в соотношении биомассы грибов и бактерий [14, 36].

Концентрацию $C_{орг}$ и $N_{экстр}$ определяли на анализаторе TOC-V_{CPN}. Неорганические формы азота и фосфора анализировали колориметрически на спектрофотометре Genesys™ 10UV. При определении $N{-}NH_4^+$ использовали салицилат-нитропрусидный метод, $N{-}NO_3^-$ определяли при восстановлении NO_3^- до NO_2^- на кадмиевой колонке и реакции с сульфаниламином и N-(1-нафтил)-этилендиамин-дигидрохлоридом, $P_{мин}$ – восстановлением молибдена фосфорномолибденовой кислоты аскорбиновой кислотой по Мэрфи и Райли в модификации Ватанабе–Олсена. Содержание $P_{экстр}$ исследовали методом оптико-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой (ICP OES) на спектрометре Agilent 5110. Концентрацию CO_2 определяли на газовом хроматографе Кристалл-2000.

Полученные данные подвергали анализу в программе Statistica 8.0. Для всех результатов рассчитывали средние значения и стандартные отклонения. С использованием *U*-критерия Манна–Уитни устанавливали статистическую значимость отличия изученных показателей в почве под травяной растительностью злакового луга (контроль) и под куртинами кустарничков и кустарника (для всей совокупности образцов, и для отдельных видов растений).

Таблица 1. Свойства почвы под разными растениями, средние значения ± стандартное отклонение

Вариант	Влажность, %	Глубина залегания камня, см	Каменистость, %	pH_{H_2O}	$P_{мин}$, мг/кг
Контроль	130 ± 10	16.5 ± 5.1	0.3 ± 0.6	4.93 ± 0.10	132 ± 77
Все растения с ЭРМ и ЭКМ	114 ± 27	12.9 ± 3.5**	4.2 ± 6.0*	4.86 ± 0.15	408 ± 349*
Betula nana	122 ± 29	14.6 ± 5.6	4.8 ± 7.1	4.79 ± 0.10**	597 ± 316***
Empetrum hermaphroditum	89 ± 28***	10.8 ± 5.5**	5.5 ± 6.7*	4.75 ± 0.06***	747 ± 373***
Vaccinium myrtillus	128 ± 17	13.9 ± 5.5	2.4 ± 4.4	4.97 ± 0.07	251 ± 234
Vaccinium uliginosum	102 ± 20**	13.9 ± 5.4	2.9 ± 4.5	4.80 ± 0.21	236 ± 235
Vaccinium vitis-idaea	125 ± 24	11.4 ± 4.2**	5.6 ± 5.2**	4.98 ± 0.08	244 ± 263

Здесь и далее: * Значение статистически значимо отличается от контроля, $P < 0.05$. ** Значение статистически значимо отличается от контроля, $P < 0.01$. *** Значение статистически значимо отличается от контроля, $P < 0.001$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Почва злакового луга характеризуется малой мощностью, кислой реакцией среды, большим содержанием микробной биомассы, экстрагируемого органического вещества, которое относительно обогащено азотом ($C_{орг}/N_{орг} = 13.1$), но содержит мало фосфора ($C_{орг}/P_{экстр} = 435$). Активности N-минерализации и нитрификации, концентрации минеральных форм азота и фосфора также высокие (табл. 1, 2). Эти свойства являются типичными для почв лугов в горной тундре Хибин и в районе Абиско (северная Швеция) [3, 10]. Величины БД (3.0 мг $C{-}CO_2$/(кг ч)) и qCO_2 (3.7 мкг $C{-}CO_2$/(мг $C_{микр}$ ч)) (табл. 3) примерно соответствуют значениям, типичным для лесных почв европейской территории России [2, 11, 12].

Свойства почвы под растениями с ЭРМ и ЭКМ. При наличии на лугу растений с ЭРМ и ЭКМ многие из изученных свойств почвы значимо отличаются от контроля: мощность, каменистость, $P_{мин}$, $N_{орг}$, $P_{экстр}$, $C_{орг}/N_{орг}$, $C_{орг}/P_{экстр}$, $C_{микр}/N_{микр}$, $N{-}NO_3^-$, N-минерализация, нитрификация, активности глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы. Под кустарничками и кустарником мощность почвы, содержание $N{-}NO_3^-$, соотношения $C_{орг}/N_{орг}$ и $C_{орг}/P_{экстр}$, активности N-минерализации и нитрификации значимо меньше, а каменистость, содержание $P_{мин}$, $P_{экстр}$, $N_{орг}$, соотношение $C_{микр}/N_{микр}$ и активности глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы – больше. Значимо не отличаются в контрольной почве под злаковой растительностью и в почве под ЭРМ и ЭКМ растениями pH, $C_{орг}$, $N{-}NH_4^+$, $C_{микр}$, $N_{микр}$, БД и qCO_2.

Указанные отличия (или их отсутствие) основаны на сравнении всей совокупности почв под разными видами растений с ЭРМ и ЭКМ с почвой контрольного варианта. Если с контролем сравнивать почвы под индивидуальными видами растений, то для многих показателей выявляется специфическое влияние отдельных видов, которое может заключаться, как в большей или меньшей выраженности изменения свойства почвы (большинство показателей), так и в разнонаправленном изменении ($C_{орг}$, БД, qCO_2).

Влажность, мощность и каменистость. Эти морфологические показатели характеризуют свойства почвы, которые могут определять исходное поселение кустарничков в специфических местах, связанных с различиями в микрорельефе и аккумуляции мелкозема. Значимо меньшая влажность почвы характерна лишь для двух видов растений: водяники (89%) и голубики (около 100%). Вместе с тем почва под брусникой на альпийской лишайниковой пустоши в Тебердинском заповеднике оказалась более влажной [7]. Поэтому нельзя говорить о том, что поселение кустарничков на лугу связано с принципиально меняющимися условиями увлажнения.

По мощности почвы и каменистости в верхних 5 см горизонта АН почва под кустарничками и кустарником отличается от контроля более явственно. Значимое уменьшение мощности и увеличение каменистости, характерное для всей совокупности объектов, отмечается также в почве под брусникой и водяникой. Такая тенденция прослеживается и в почве под всеми другими видами растений, вероятно, поэтому кустарнички и кустарники изначально поселяются на более каменистых участках с меньшим накоплением мелкозема. С этим может быть связана и пониженная влажность почвы под некоторыми видами.

Кислотность (pH). Кислотность почвы под травами и кустарничками в целом значимо не отличается, но она выше в почве под карликовой березой и водяникой. При поселении брусники на альпийской лишайниковой пустоши почва также оказалась более кислой [7]. Такой результат впол-

Таблица 2. Экстрагируемые C, N, P и активности трансформации азотсодержащих соединений в почве под разными растениями, средние значения ± ± стандартное отклонение

Вариант	$C_{орг}$	$N_{орг}$	$P_{экстр}$	$\frac{C_{орг}}{N_{орг}}$	$\frac{C_{орг}}{P_{экстр}}$	$N-NH_4^+$	$N-NO_3^-$	N-минерализация	Нитрификация
	мг/кг					мг/кг		мг N/(кг день)	
Контроль	364 ± 44	28 ± 4	0.84 ± 0.12	13.1 ± 1.3	435 ± 45	21 ± 4	10.6 ± 2.8	4.4 ± 1.1	5.1 ± 1.1
Все растения с ЭРМ и ЭКМ	400 ± 109	39 ± 14*	1.21 ± 0.49*	10.6 ± 1.5***	350 ± 83**	18 ± 6	3.2 ± 3.4***	2.8 ± 1.2***	3.2 ± 1.3***
Betula nana	497 ± 148*	53 ± 22**	1.36 ± 0.65*	9.8 ± 1.5***	392 ± 82	22 ± 7	1.5 ± 0.7***	3.2 ± 1.4*	3.5 ± 1.3**
Empetrum hermaphroditum	441 ± 116	41 ± 11**	1.71 ± 0.56***	11.0 ± 2.1*	270 ± 64***	17 ± 7	1.0 ± 0.7***	1.7 ± 1.4***	2.3 ± 1.4***
Vaccinium myrtillus	321 ± 41*	29 ± 5	0.93 ± 0.11	11.3 ± 1.2**	347 ± 36***	20 ± 3	9.3 ± 3.0	3.4 ± 1.3	3.9 ± 1.5
Vaccinium uliginosum	345 ± 33	34 ± 6*	1.11 ± 0.30*	10.4 ± 1.2***	322 ± 54***	15 ± 4**	2.7 ± 0.5***	3.0 ± 0.9**	3.3 ± 1.0***
Vaccinium vitis-idaea	399 ± 71	38 ± 7**	1.01 ± 0.26	10.6 ± 1.1***	413 ± 90	17 ± 4*	1.5 ± 0.5***	2.8 ± 0.5***	2.7 ± 0.5***

Таблица 3. Микробная биомасса, биологическая и ферментативная активность почвы под разными растениями, средние значения ± стандартное отклонение

Вариант	$C_{микр}$	$N_{микр}$	$\frac{C_{микр}}{N_{микр}}$	БД, $C{-}CO_2$, мг/(кг ч)	qCO_2, мкг $C{-}CO_2$/(мг $C_{микр}$ ч)	Глюкозидаза	Хитиназа	Фосфатаза	Лейцинаминопептидаза, мкмоль AMC/(г ч)
	мг/кг					мкмоль MUF/(г ч)			
Контроль	817 ± 78	84 ± 8	9.7 ± 1.1	3.0 ± 0.5	3.7 ± 0.5	0.51 ± 0.12	0.31 ± 0.11	1.59 ± 0.32	0.11 ± 0.02
Все растения с ЭРМ и ЭКМ	801 ± 195	74 ± 18	10.9 ± 1.2**	3.6 ± 2.2	4.5 ± 2.1	0.94 ± 0.37***	0.63 ± 0.26***	2.81 ± 1.28*	0.09 ± 0.04
Betula nana	788 ± 167	76 ± 20	10.5 ± 1.3	5.8 ± 3.0**	7.1 ± 2.4***	0.48 ± 0.12	0.40 ± 0.14	1.53 ± 0.36	0.11 ± 0.03
Empetrum hermaphroditum	979 ± 286	90 ± 20	10.8 ± 1.4	5.0 ± 1.9**	5.1 ± 1.2**	1.07 ± 0.32***	0.64 ± 0.29**	2.39 ± 0.70*	0.07 ± 0.02**
Vaccinium myrtillus	843 ± 104	82 ± 12	10.4 ± 1.3	3.2 ± 0.6	3.8 ± 0.9	1.09 ± 0.34***	0.82 ± 0.23***	3.58 ± 1.61**	0.07 ± 0.02**
Vaccinium uliginosum	714 ± 162	62 ± 13***	11.5 ± 0.7***	2.1 ± 0.5***	3.1 ± 1.3	1.06 ± 0.35***	0.61 ± 0.18***	2.74 ± 0.66**	0.08 ± 0.02*
Vaccinium vitis-idaea	699 ± 111*	62 ± 9***	11.2 ± 0.6***	2.2 ± 0.3***	3.2 ± 0.6	1.01 ± 0.32***	0.66 ± 0.29**	3.83 ± 1.21***	0.13 ± 0.04

не ожидаем, так как ЭРМ и ЭКМ грибы выделяют в почву много органических соединений, в том числе кислотной природы [35]. Кроме того, наземный и подземный опад вересковых кустарничков способствует формированию кислых продуктов при его трансформации [26, 30, 49].

Содержание минерального азота и фосфора и активности N-минерализации и нитрификации. В почве под луговой растительностью содержится примерно в два раза больше $N{-}NH_4^+$, чем $N{-}NO_3^-$. Эти компоненты по-разному реагируют на присутствие растений с ЭРМ и ЭКМ в составе лугового фитоценоза. Хотя концентрация $N{-}NH_4^+$ в почве под травами и кустарничками в целом значимо не отличается, тем не менее, она уменьшается под голубикой и брусникой. Гораздо более резко в присутствии кустарничков уменьшается концентрация $N{-}NO_3^-$ (значимо во всех случаях, кроме черники). Такие изменения соответствуют заметному снижению активностей N-минерализации и нитрификации под всеми видами растений, кроме черники, по сравнению с контрольным участком. В изученной почве нитрификация обеспечивает полное окисление NH_4^+, образующегося в процессе лабораторной инкубации образцов, в NO_3^-. Поэтому она является процессом, отражающим одновременно и N-минерализацию, а аммонификация приобретает отрицательные значения.

Ранее мы предположили [7], что снижение нитрификации может быть связано с большей кислотностью почвы под растениями с ЭРМ, но на злаковом лугу в горной тундре Хибин кислотность повышается не сильно и не под всеми видами. Вероятно, микоризные грибы или опад растений с ЭРМ/ЭКМ могут снижать активность нитрифицирующих бактерий в почве.

Более низкое содержание $N{-}NO_3^-$ в почве под растениями с ЭРМ и ЭКМ, чем под злаковой растительностью, соответствует сложившемуся представлению о том, что почвы в экосистемах с преобладанием растений, образующих АРМ, характеризуются более высокими концентрациями неорганических форм азота и скоростями их трансформации [27, 37]. В частности, сравнение лесных почв, где древесные виды представлены симбионтами либо с АРМ, либо с ЭКМ показало, что концентрация неорганических соединений N и активности N-минерализации и нитрификации были всегда выше в почвах лесов с АРМ [28].

Высокая концентрация $P_{мин}$ в почве, очевидно, связана со спецификой минералогического состава почвообразующих пород в Хибинах, содержащих большое количество апатита. Хотя значимое увеличение этого показателя характерно лишь для почвы под двумя видами (карликовая береза и водяника), для всех других почв под кустарничками прослеживается общая тенденция большей концентрации $P_{мин}$ по сравнению с контролем.

Большее содержание $P_{мин}$ в почве при наличии растений с ЭРМ и ЭКМ, чем в варианте с их отсутствием, может быть связано с повышением минерализации органических фосфатов под действием экзоферментов микоризы и с повышенной мобилизацией минеральных фосфатов при повышении кислотности. Роль микоризы в мобилизации фосфора и питании им растений хорошо известна, не только для АРМ, но и для ЭКМ, продуцирующей фосфатазы, активность которых не уступает активности фосфатаз сапротрофных грибов [20, 21]. В то же время известна и большая эффективность ЭКМ в выветривании минералов благодаря выделению в почву органических кислот [44]. Именно под карликовой березой и водяникой почва вместе с наибольшей концентрацией $P_{мин}$ характеризуется наиболее кислой реакцией. Повышенное содержание $P_{мин}$ в почве альпийской лишайниковой пустоши в присутствии брусники также сопровождалось более кислой реакцией [7].

Углерод, азот и фосфор экстрагируемого органического вещества. Содержание $C_{орг}$ в почве под травами и кустарничками в целом значимо не отличается. Но для двух видов отмечено разнонаправленное изменение – пониженная концентрация под черникой и повышенная под карликовой березой. Такое поведение $C_{орг}$ в почве под растениями с ЭРМ и ЭКМ не вполне соотносится с гипотезой о влиянии этих типов микоризы на органическое вещество [21, 24, 37]. Хотя в целом считается, что ЭКМ растения выделяют в почву больше углерода через микоризу, чем АМ растения [35], в некоторых работах не выявлено значимого влияния ЭКМ на содержание лабильного органического вещества в почвах [28]. Эрикоидная же микориза рассматривается как обладающая наибольшей активностью экзофементов, способных трансформировать органическое вещество почв [39, 49, 50], и мы также ранее обнаружили повышение концентрации $C_{орг}$ в почве под брусникой в условиях альпийской лишайниковой пустоши [7].

В отличие от $C_{орг}$ содержание в почве N и P, входящих в состав лабильного органического вещества, значимо выше, как под всей совокупностью растений с ЭРМ и ЭКМ, так и под большинством индивидуальных видов. Отдельные исключения (черника для N и P, и брусника для P) также демонстрируют общую с другими растениями тенденцию. Это может свидетельствовать либо о деполимеризации крупных органических молекул и мобилизации органических азот- и фосфорсодержащих соединений в почве под действием экзоферментов микоризных грибов, образующих ЭРМ и ЭКМ, либо об уменьшении их минерализации. Как показано выше, N-минерализация в почве под кустарничками действительно снижается.

Соотношение $C_{орг}/N_{орг}$ является показателем, по которому почва под растениями с ЭРМ и ЭКМ определенно отличается от контроля – характерно значимое его уменьшение в почве под всеми видами по сравнению с контрольным участком. Повышенная насыщенность экстрагируемого органического вещества азотом под кустарничками и кустарниками несколько неожиданна, поскольку, например, для лесных почв под растениями с ЭКМ характерно большее соотношение C/N и меньшее содержание лабильного азота в сравнении с АРМ растениями [28]. В случае поселения брусники на бедной почве альпийской лишайниковой пустоши также наблюдалась совершенно иная картина [7]. Здесь увеличение концентрации $C_{орг}$ и тенденция к повышению $N_{орг}$ свидетельствовали о возможном воздействии ферментов на высокомолекулярные компоненты органического вещества с продуцированием небольших, более биогеохимически подвижных (легкоэкстрагируемых) молекул. Уменьшение же соотношения $C_{орг}/N_{орг}$ говорило о том, что экстрагируемое органическое вещество могло выступать в качестве важного источника азотного питания для микоризных грибов и других почвенных микроорганизмов [7]. В противоположность этому, на фоне высоких концентраций неорганических форм азота в почве злакового луга азотсодержащие органические соединения, вероятно, не поглощаются активно микоризными грибами и сапротрофными микроорганизмами.

Известно, что ЭКМ грибы демонстрируют отрицательную реакцию на азотные удобрения [25]. В частности, продукция ими протеазы подавляется при повышении концентраций NH_4^+ и NO_3^-, демонстрируя адаптацию продуцирования N-мобилизующих экзоферментов к доступности неорганических соединений N в почве [33]. На примере горно-тундровых экосистем Хибин мы ранее показали, что уменьшение фракционирования изотопов азота между корнями и листьями растений в условиях большей доступности азота, вероятно, является следствием уменьшения участия микоризы в их азотном питании [5]. Не исключено, что уменьшение соотношения $C_{орг}/N_{орг}$ в присутствии вересковых кустарничков соответствует закреплению N в составе стабильного органического вещества и снижению его доступности для микроорганизмов и растений [18, 26, 28].

Соотношение $C_{орг}/P_{экстр}$ (как и $C_{орг}/N_{орг}$) значимо уменьшается под растениями с ЭРМ и ЭКМ в целом. Из индивидуальных видов значимое уменьшение характерно для черники, голубики и вороники, но общая тенденция характерна и для других видов (табл. 2). Возможно, что некоторый вклад в уменьшение соотношение $C_{орг}/P_{экстр}$ может вносить неорганический фосфор, присутствующий в экстракте 0.05 M K_2SO_4. Косвенно об этом может свидетельствовать одновременно самая большая концентрация $P_{мин}$ и наименьшее соотношение $C_{орг}/P_{экстр}$ в почве под водяникой. Однако такой вклад, определенно, не является критическим. Во-первых, концентрация неорганического ортофосфата в экстракте настолько низкая, что он не дает окрашивания с молибденово-кислым аммонием. Во-вторых, соотношения между концентрацией $P_{мин}$ и соотношением $C_{орг}/P_{экстр}$ в почвах под другими видами растений с ЭРМ и ЭКМ не связаны отрицательной зависимостью. Наконец, соотношение $C_{орг}/P_{экстр}$ в диапазоне 270–413 соответствует органическому веществу почв. Например, в органогенных горизонтах почв горной тундры соотношение между углеродом и фосфором органического вещества ($P_{орг}$) варьирует от 125 до 328 [9], а субальпийских и альпийских болот – от 215 до 422 [6].

Обогащенность органического вещества почвы фосфором зависит от того, насколько общая минерализация органических соединений превышает минерализацию $P_{орг}$. Согласно концепции “биохимической минерализации” [32], уровень аккумуляции фосфора в органическом веществе почвы контролируется доступностью минеральных фосфатов для питания микроорганизмов. При достаточном содержании в почве доступных минеральных фосфатов минерализация $P_{орг}$ невелика, и он накапливается в составе органического вещества. Наши результаты полностью соответствуют этому – при увеличении концентрации $P_{мин}$ в почвах под растениями с ЭРМ и ЭКМ соотношение $C_{орг}/P_{экстр}$ в экстрагируемом органическом веществе уменьшается. Подобно соотношению $C_{орг}/N_{орг}$, уменьшение соотношения $C_{орг}/P_{экстр}$ свидетельствует, что в условиях высоких концентраций $P_{мин}$, мобилизуемые органические фосфаты в почве под растениями с ЭРМ и ЭКМ не подвергаются преимущественной минерализации и использованию для питания растений.

Углерод и азот микробной биомассы и структура микробного сообщества. Концентрации $C_{микр}$ и $N_{микр}$ значимо не различаются в почве под травами и всей совокупностью растений с ЭРМ и ЭКМ. Это подтверждается и сравнением почв под большинством индивидуальных видов растений. Так, значимо меньшая концентрация $C_{микр}$ характерна только для почвы под брусникой, а $N_{микр}$ – под брусникой и голубикой. Таким образом, повышение концентраций лабильных форм азота (как минеральных, так и органических) на фоне его общей высокой доступности не приводит к дополнительной аккумуляции элемента в микробной биомассе. При этом соотношение C/N в микробной биомассе в присутствии растений с ЭРМ и ЭКМ возрастает. Это отличает реакцию микробного сообщества почвы от обнару-

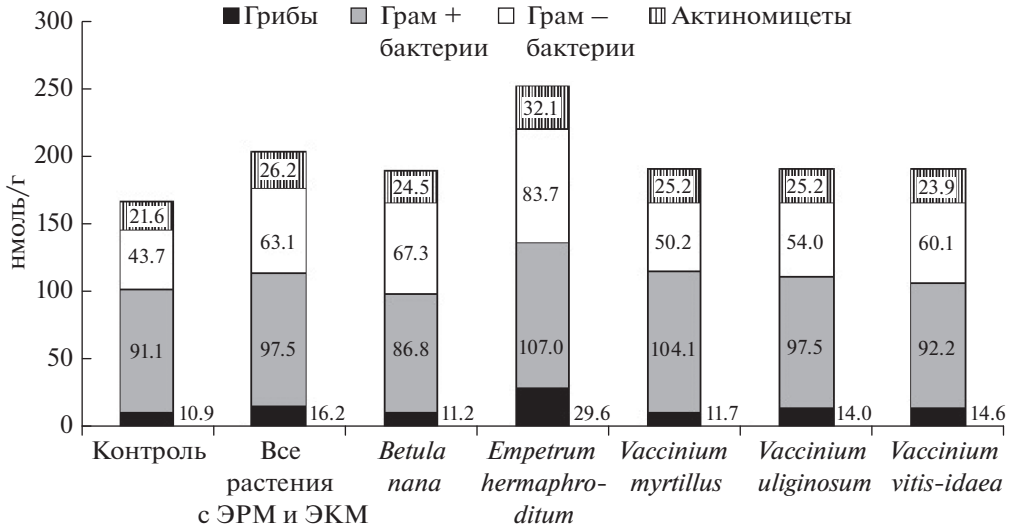

Рис. 1. Концентрация жирных кислот (специфических биомаркеров основных таксономических групп микроорганизмов) в почве злакового луга под разными растениями.

женной нами при изучении влияния брусники на бедную доступными формами азота почву альпийской лишайниковой пустоши. В том случае повышение доступности азота в почве под брусникой также не приводило к увеличению суммарной микробной биомассы ($C_{микр}$), но вызывало рост концентрации $N_{микр}$ и уменьшение соотношения $C_{микр}/N_{микр}$ [7].

Можно предположить, что увеличение соотношения $C_{микр}/N_{микр}$ связано с разной структурой микробного сообщества в почвах под разными растениями. При поступлении более трудноразлагаемого опада кустарничков в микробном сообществе могут быть в большей степени представлены относительно бедные азотом грибы, включая внешний мицелий микоризных грибов. Однако это не подтверждается результатом определения структуры микробного сообщества по данным анализа ЖК (рис. 1). Согласно последнему, в почве под злаками содержится меньше ЖК всех основных таксономических групп микроорганизмов, но соотношение между ЖК грибов и бактерий принципиально не меняется, составляя 0.08–0.10 в большинстве случаев. Лишь в почве под водяникой, которая характеризуется наибольшим содержанием ЖК всех рассмотренных групп микроорганизмов, оно возрастает до 0.16. Наибольшее содержание ЖК в этом случае (252 нмоль/г) соответствует максимальным концентрациям $C_{микр}$ и $N_{микр}$, хотя они значимо не отличались от контроля из-за высокого варьирования. Повышенное содержание ЖК микроорганизмов в почвах под растениями с ЭРМ и ЭКМ (около 190 нмоль/г под всеми видами, кроме водяники) также не соответствует закономерности стабильной или даже пониженной (под брусникой) концентрации $C_{микр}$ в присутствии кустарничков.

Биологическая и ферментативная активность. Базальное дыхание, характеризующее скорость минерализации органического вещества в почвах под разными видами растений с ЭРМ и ЭКМ, разнонаправлено отличается от контроля. В почве под голубикой и брусникой БД меньше, а в почве под карликовой березой и водяникой больше, чем в почве под злаками. Таким образом, на примере БД наиболее контрастно проявляется видоспецифичность влияния кустарничков на почвенные свойства. Согласно литературным данным, большее почвенное и микробное дыхание обычно характерно для экосистем с доминированием растений с АРМ, как в умеренном, так и в субарктическом поясах [41, 45].

Поскольку микробная биомасса в целом стабильна в почвах под разными растениями, то qCO_2 в большой мере повторяет отличия, характерные для БД. Особенно выделяются повышенные значения этого показателя в почве под карликовой березой и водяникой. В первом случае qCO_2 превышает максимальное значение в 6.1–6.4 мкг $C–CO_2$/(мг $C_{микр}$ ч), обнаруженное при изучении большого разнообразия почв [1]. Микробный метаболический коэффициент часто рассматривается в качестве показателя устойчивости микробного сообщества [1, 2, 11, 12], связь которого с содержанием органического вещества и микробной биомассы в почве неопределенна [1]. Предполагается, что повышенное значение qCO_2 может иллюстрировать большие затраты микроорганизмов на поддержание жизнедеятельности, но выявленные нами различия qCO_2 в почвах

под разными растениями могут быть связаны с разной доступностью углерода для микроорганизмов и, соответственно, более эффективным его использованием (низкие потери на единицу биомассы) при низкой доступности. Об этом может свидетельствовать положительная корреляция между qCO_2 и $C_{орг}$ в изученной совокупности почв ($r = 0.86$, $P < 0.05$).

Активности глюкозидазы, хитиназы и фосфатазы значимо выше в почве под всеми растениями с ЭРМ, тогда как под карликовой березой, образующей ЭКМ, они не отличаются от контроля. Эти результаты подтверждают мнение о том, что ЭРМ характеризуется набольшей активностью экзофементов, способных трансформировать органическое вещество почв [39, 49, 50]. В частности, в комплексе полевых экспериментов ЭРМ рододендрона (*Rhododendron maximum*) демонстрировала высокую активность экзоферментов, превосходящую активность ЭКМ и АРМ других видов растений [49, 50]. В то же время ЭКМ, как правило, характеризуется большей активностью ферментов в сравнении с АРМ в лесах умеренного пояса [16, 37, 51]. Большая способность грибов, образующих ЭКМ, и особенно ЭРМ, в продуцировании ферментов, трансформирующих углеводы, подтверждается их геномным анализом [46]. Характерно, что высокая активность ферментов ЭРМ грибов сохраняется в почве тундрового злакового луга при высоких концентрациях неорганических соединений азота и фосфора. В противоположность другим ферментам, лейцинаминопептидаза, катализирующая расщепление полипептидов с образованием свободных аминокислот, не проявляет повышенную активность в почве под растениями с ЭРМ и ЭКМ. Напротив, в почве под тремя вересковыми кустарничками она значимо ниже.

Результаты определения активности ферментов не вполне соответствуют показателям состояния лабильного (экстрагируемого) органического вещества. Повышенная активность глюкозидазы не сопровождается повышением концентрации $C_{орг}$, а ферменты, мобилизующие органические азотсодержащие соединения, хитиназа и лейцинаминопептидаза ведут себя противоположным образом – первая способствует повышению концентрации $N_{орг}$, но вторая – нет. Также и повышенная активность фосфатазы, с одной стороны, соответствует повышению концентрации $P_{мин}$, но экстрагируемое органическое вещество при этом относительно обогащено фосфором.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения с ЭРМ и ЭКМ в составе фитоценоза злакового луга в горно-тундровом поясе Хибин оказывают влияние на свойства почвы, увеличивая содержание подвижного минерального и органического фосфора, экстрагируемого органического азота, соотношение $C_{микр}/N_{микр}$, и уменьшая содержание нитратов, активности N-минерализации и нитрификации, а также соотношения C/N и C/P в экстрагируемом органическом веществе. Выявленные различия в свойствах гумусового горизонта литозема в отсутствии и в присутствии вересковых кустарничков, образующих ЭРМ, и карликовой березы, образующей ЭКМ, свидетельствуют о специфическом влиянии экзоферментов микоризных грибов на органическое вещество почвы и на процессы трансформации азот- и фосфорсодержащих соединений даже при высокой доступности неорганических азота и фосфора. В частности, высокое содержание $N_{орг}$ и более низкие активности N-минерализации и нитрификации в почве под растения с ЭРМ и ЭКМ в сравнении с почвой под злаковой растительностью подтверждают разные предпочтения в источниках азотного питания растений с разным типом микоризы.

Проведенное исследование ограничено изучением почвы одного злакового луга в горной тундре Хибин. Очевидно, что для уточнения выявленных закономерностей и понимания, насколько объективными являются некоторые несоответствия между ферментативной активностью почвы и характеристиками экстрагируемого органического вещества, необходимо изучение большего числа объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РНФ (проект 16-14-10208).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Демкина Т.С.* Пространственное и временное варьирование микробного метаболического коэффициента в почвах // Почвоведение. 2002. № 10. С. 1233–1241.
2. *Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Рыжова И.М., Бочарникова Е.О., Стольникова Е.В.* Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокиси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1108–1116.
3. *Бузин И.С., Макаров М.И., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Королева Н.Е., Маслов М.Н.* Трансформация соединений азота в почвах горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 5. С. 570–577. https://doi.org/10.1134/S0032180X1903002X

4. *Макаров М.И.* Роль микоризы в трансформации соединений азота в почве и в азотном питании растений (обзор) // Почвоведение. 2019. № 2. С. 220–233. https://doi.org/10.1134/S0032180X19020102
5. *Макаров М.И., Бузин И.С., Тиунов А.В., Малышева Т.И., Кадулин М.С., Королева Н.Е.* Изотопный состав азота в почвах и растениях горно-тундровых экосистем Хибин // Почвоведение. 2019. № 10. С. 1185–1197. https://doi.org/10.1134/S0032180X19100071
6. *Макаров М.И., Волков А.В., Малышева Т.И., Онипченко В.Г.* Фосфор, азот и углерод в почвах субальпийского и альпийского поясов Тебердинского заповедника // Почвоведение. 2001. № 1. С. 62–71.
7. *Макаров М.И., Кадулин М.С., Турчин С.Р., Малышева Т.И., Аксенова А.А., Онипченко В.Г., Меняйло О.В.* Влияние *Vaccinium vitis-idaea* на свойства горно-луговой почвы альпийской лишайниковой пустоши // Экология. 2019. № 4. С. 270–275. https://doi.org/10.1134/S0367059719040115
8. *Макаров М.И., Леошкина Н.А., Ермак А.А., Малышева Т.И.* Сезонная динамика минеральных форм азота в горно-луговых альпийских почвах // Почвоведение. 2010. № 8. С. 969–978.
9. *Маслов М.Н., Макаров М.И.* Органическое вещество почв горной тундры Северной Фенноскандии // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17, почвоведение. 2013. № 3. С. 3–7.
10. *Маслов М.Н., Макаров М.И.* Трансформация соединений азота в тундровых почвах северной Фенноскандии // Почвоведение. 2016. № 7. С. 813–821. https://doi.org/10.7868/S0032180X16070078
11. *Стольникова Е.В., Ананьева Н.Д., Чернова О.В.* Микробная биомасса, ее активность и структура в почвах старовозрастных лесов европейской территории России // Почвоведение. 2011. № 4. С. 479–494.
12. *Сусьян Е.А., Ананьева Н.Д., Гавриленко Е.Г., Чернова О.В., Бобровский М.В.* Углерод микробной биомассы в профиле лесных почв южной тайги // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1233–1240.
13. *Bååth E., Anderson T.H.* Comparision of soil fungal/bacterial ratios in a pH gradient using physiological and PLFA based techniques // Soil Biol. Biochem. 2003. V. 35. P. 955–963.
14. *Brant J.B., Sulzman E.W., Myrold D.D.* Microbial community utilization of added carbon substrates in response to long-term carbon input manipulation // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 2219–2232.
15. *Brooks P.C., Landman A., Pruden G., Jenkinson D.S.* Chloroform fumigation and release of soil nitrogen: a rapid direct extraction method to measure microbial biomass nitrogen // Soil Biol. Biochem. 1985. V. 17. P. 837–842.
16. *Brzostek E.R., Dradoni D., Brown Z.A., Phillips R.P.* Mycorrhizal type determines the magnitude and direction of root-induced changes in decomposition in a temperate forest // New Phytologist. 2015. V. 206. P. 1274–1282.
17. *Chagnon P.-L., Rineau F., Kaiser C.* Mycorrhizas across scales: A journey between genomics, global patterns of biodiversity and biogeochemistry // New Phytologist. 2016. V. 209. P. 913–916.
18. *Clemmensen K.E., Finlay R.D., Dahlberg A., Stenlid J., Wardle D.A., Lindahl B.D.* Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1525–1536.
19. *Collier F.A., Bidartondo M.I.* Waiting for fungi: the ectomycorrhizal invasion of lowland heathlands // J. Ecol. 2009. V. 97. P. 950–963.
20. *Colpaert J.V., Van Laere A.* A comparison of the extracellular enzyme activities of two ectomycorrhizal and a leaf-saprotrophic basidiomycete colonizing beech leaf litter // New Phytol. 1996. V. 134. P. 133–141.
21. *Courty P.E., Buée M., Diedhiou A.G. Frey-Klett P., Le Tacon F., Rineau F., Turpault M.-P., Uroz S., Garbaye J.* The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 679–698.
22. *Frostegard A., Bååth E., Tunlid A.* Shifts in the structure of soil microbial communities in limed forests as revealed by phospholipid fatty-acid analysis // Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25. P. 723–730.
23. *Hallinger M., Manthey M., Wilmking M.* Establishing a missing link: Warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia // New Phytol. 2010. V. 186. P. 890–899.
24. *van der Heijden M.G.A., Martin F.M., Selosse M.A., Sanders I.R.* Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future // New Phytol. 2015. V. 205. P. 1406–1423.
25. *Kivlin S.N., Emery S.M., Rudgers J.A.* Fungal symbionts alter plant responses to global change // Am. J. Bot. 2013. V. 100. P. 1445–1457.
26. *Kraus T.E.C., Dahlgren R.A., Zasoski R.J.* Tannins in nutrient dynamics of forest ecosystems – a review // Plant Soil. 2003. V. 256. P. 41–66.
27. *Liese R., Lübbe T., Albers N.W., Meier I.C.* The mycorrhizal type governs root exudation and N uptake of temperate tree species // Tree Physiol. 2018. V. 38. P. 83–95.
28. *Lin G., McCormack M.L., Ma C., Guo D.* Similar below-ground carbon cycling dynamics but contrasting modes of nitrogen cycling between arbuscular mycorrhizal and ectomycorrhizal forests // New Phytol. 2017. V. 213. 1440–1451.
29. *Lin Q., Brookes P.C.* Comparison of selective inhibition and biovolume measurements of microbial biomass and its community structure in unamended, ryegrass-amended, fumigated and pesticide-treated soils // Soil Biol. Biochem. 1999. V. 31. P. 1999–2014.
30. *Mallik A.U.* Conifer regeneration problems in boreal and temperate forests with ericaceous understories: role of disturbance, seedbed limitation, and keystone species change // Critical Rev. Plant Sci. 2003. V. 22. P. 341–366.
31. *Marx M.-C., Wood M., Jarvis S.C.* A microplate fluorometric assay for the study of enzyme diversity in soils // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1633–1640.
32. *McGill W.B., Cole C.V.* Comparative aspects of cycling of organic C, N, S and P through soil organic matter // Geoderma. 1981. V. 26. P. 267–286.
33. Molecular mycorrhizal symbiosis / Ed. Martin F. Wiley-Blackwell, 2016.
34. *Onipchenko V.G., Makarov M.I., van der Maarel E.* Influence of alpine plants on soil nutrient concentrations in a monoculture experiment // Folia Geobot. 2001. V. 36. P. 225–241.
35. *Orwin K.H., Kirschbaum M.U.F., St John M.G., Dickie I.A.* Organic nutrient uptake by mycorrhizal fungi

enhances ecosystem carbon storage: a model-based assessment // Ecol. Lett. 2011. V. 14. P. 493–502.
36. *Phillips R.L., Zak D.R., Holmes W.E., White D.C.* Microbial community composition and function beneath temperate trees exposed to elevated atmospheric carbon dioxide and ozone // Oecologia. 2002. V. 131. P. 236–244.
37. *Phillips R.P., Brzostek E., Midgley M.G.* The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests // New Phytol. 2013. V. 199. P. 41–51.
38. *Post E., Forchhammer M.C., Bret-Harte M.S., Callaghan T.V., Christensen T.R., Elberling B., Fox A.D., et al.* Ecological dynamics across the Arctic associated with recent climate change // Science. 2009. V. 325. P. 1355–1358.
39. *Read D.J., Leake J.R., Perez-Moreno J.* Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // Can. J. Bot. 2004. V. 82. P. 1243–1263.
40. *Shekhovtsova N.V., Marakaev O.A., Pervushina K.A., Osipov G.A.* The underground organ microbial complexes of moorland spotted orchid *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (Orchidaceae) // Advances Biosci. Biotechnol. 2013. V. 4. P. 35–42.
41. *Soudzilovskaia N., van der Heijden M.G.A., Cornelissen J.H.C., Makarov M.I., Onipchenko V.G., Maslov M.N., Akhmetzanova A.A., van Bodegom P.M.* Quantitative assessment of the differential impacts of arbuscular and ectomycorrhiza on soil carbon cycling // New Phytologist. 2015. V. 208. P. 280–293.
42. *Sørensen M.V., Strimbeck R., Nystuen K.O., Kapas R.E., Enquist B., Graae B.J.* Draining the pool? Carbon storage and fluxes in three alpine plant communities // Ecosystems. 2018. V. 21. P. 316–330.
43. *Sulman B.N., Shevliakova E., Brzostek E.R., Kivlin S.N., Malyshev S., Menge D.N.L., Zhang X.* Diverse mycorrhizal associations enhance terrestrial C storage in a global model // Global Biogeochem. Cycles. 2019. V. 33. P. 501–523.
44. *Taylor L.L., Leake J.R., Quirk J., Hardy K., Banwart S.A., Beerling D.J.* Biological weathering and the long-term carbon cycle: integrating mycorrhizal evolution and function into the current paradigm // Geobiology. 2009. V. 7. P. 171–191.
45. *Taylor M.K., Lankau R.A., Wurzburger N.* Mycorrhizal associations of trees have different indirect effects on organic matter decomposition // J. Ecology. 2016. V. 104. P. 1576–1584.
46. *Tedersoo L., Bahram M.* Mycorrhizal types differ in ecophysiology and alter plant nutrition and soil processes // Biol. Rev. 2019. V. 94. P. 1857–1880.
47. *Vance E.D., Brookes P.C., Jenkinson D.S.* An extraction method for measuring soil microbial biomass C // Soil Biol. Biochem. 1987. V. 19. P. 703–707.
48. *White D.C., Ringelberg D.B.* Signature biolipid biomarker analysis // Techniques in Microbial Ecology / Eds: Burlage R.S. N.Y.: Oxford University Press, 1998. P. 255–272.
49. *Wurzburger N., Hendrick R.L.* Rhododendron thickets alter N cycling and soil extracellular enzyme activities in southern Appalachian hardwood forests // Pedobiologia. 2007. V. 50. P. 563–576.
50. *Wurzburger N., Hendrick R.L.* Plant litter chemistry and mycorrhizal roots promote a nitrogen feedback in a temperate forest // J. Ecol. 2009. V. 97. P. 528–536.
51. *Yin H., Wheeler E., Phillips R.P.* Root-induced changes in nutrient cycling in forests depend on exudation rates // Soil Biol. Biochem. 2014. V. 78. P. 213–221.

Influence of Ericoid Mycorrhizal and Ectomycorrhizal Plants on Grassland Soil in the Tundra of Khibiny Mountains

M. I. Makarov[1, *], T. I. Malysheva[1], M. S. Kadulin[1], N. V. Verkhovtseva[1], R. V. Sabirova[1], V. O. Lifanova[1], A. I. Zhuravleva[2], and M. M. Karpukhin[1]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[2]*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science of the Russian Academy of Science, Pushino, 142290 Russia*

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

The study of the effect of plants with different type of mycorrhizal symbiosis on carbon, nitrogen, and phosphorus transformation in soils is important in view of the necessity to predict changes in nutrient cycles upon transformation of the structure of plant communities structure in the changing environmental conditions. The influence of dwarf shrubs (*Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*, and *Vaccinium vitis-idaea*) with ericoid mycorrhiza (ERM) and shrub (*Betula nana*) with ectomycorrhiza (ECM) on the properties of Umbric Leptosol of grassland community in the tundra of Khibiny Mountains has been studied. It is shown that the presence of plants with ERM and ECM increases content of labile mineral and organic phosphorus and extractable organic nitrogen in the soil and the C/N ratio in the microbial biomass, but decreases the content of nitrates, N-mineralization and nitrification activity, as well as the C/N and C/P ratios in the extractable organic matter. The increased activity of glucosidase, chitinase. and phosphatase indicates that the activity of exoenzymes of ERM fungi increases even in the soil with high availability of inorganic nitrogen and phosphorus.

Keywords: mycorrhiza, carbon, nitrogen, phosphorus, microbial biomass, fatty acids, enzymatic activity

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 559–575

ХИМИЯ ПОЧВ

УДК 631.4

НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОРГАНИЧЕСКИЕ КИСЛОТЫ В ПОЧВАХ: ИСТОЧНИКИ, СОСТАВ, СОДЕРЖАНИЕ, ФУНКЦИИ В ПОЧВАХ (ОБЗОР)

© 2020 г. Т. А. Соколова*

МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

**e-mail: sokolt65@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.09.2019 г.
После доработки 28.11.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Рассмотрены основные источники алифатических и ароматических низкомолекулярных органических кислот (НМОК) в почвах: растительные остатки, корневые экссудаты и метаболиты микроорганизмов. В растворах из верхних горизонтов почв лесных экосистем среди алифатических НМОК преобладают лимонная, щавелевая и яблочная, а среди ароматических НМОК – замещенные и незамещенные бензойные и коричные кислоты. Концентрация НМОК в растительных тканях, корневых экссудатах и в микробных метаболитах измеряется единицами и десятками миллимолей в литре. Помимо эффекта разбавления при переходе к почвенным растворам эта величина уменьшается на 1–2 порядка, что объясняется процессами их биодеградации, сорбции и выноса вниз по профилю. Сорбция анионов НМОК возрастает с понижением pH и с увеличением в почве содержания оксидов/гидроксидов Fe и аморфных алюмосиликатов. Двух- и трехосновные кислоты сорбируются с большей энергией связи по сравнению с одноосновными. Механизмы сорбции изменяются в зависимости от величины pH и структуры НМОК и включают: образование внешне- и внутрисферных поверхностных комплексов, лигандный обмен, мостиковую связь. Для ароматических НМОК возможно участие в сорбции гидрофобных взаимодействий. Биодеградация НМОК в верхних горизонтах происходит очень быстро, и время их жизни чаще всего измеряется часами. Рассмотрены некоторые важные функции НМОК в почвах и ландшафтах: участие в глобальном цикле углерода, роль НМОК в выветривании минералов, в миграции Fe и Al в почвах и в мобилизации соединений P и Fe в условиях их дефицита в почвах, участие в формировании кислотно-основной буферности раствора и в детоксикации почвы при повышенной концентрации Al, тяжелых металлов и органических поллютантов.

Ключевые слова: сорбция, биодеградация, мобилизация соединений P и Fe, кислотно-основная буферность, токсичность Al

DOI: 10.31857/S0032180X20050159

ВВЕДЕНИЕ

Процессы образования, мобилизации, миграции, трансформации, сорбции и биодеградации низкомолекулярных органических кислот (**НМОК**), несмотря на их низкое содержание в почвах и почвенных растворах, привлекают большое внимание не только почвоведов, но и представителей смежных специальностей. НМОК активно участвуют в глобальном цикле углерода, они образуются в процессе функционирования почвенной биоты и непрерывно поступают в почву с растительными остатками, корневыми экссудатами и продуктами метаболизма микроорганизмов. НМОК принимают активное участие в растворении и трансформации минералов и в миграции ряда химических элементов, оказывая, влияние на параметры большого геологического круговорота, на поведение элементов питания и поллютантов в почвах и ландшафтах. Некоторые НМОК способны обеспечивать сигнальные функции, хемотаксис и детоксикацию в отношении Al и тяжелых металлов, а также стимулировать или подавлять рост и развитие растений.

В почвоведении нет общепринятого значения молекулярной массы (**ММ**), ниже которого органические соединения относят к низкомолекулярным. В рамках данной работы к низкомолекулярным кислотам будем относить кислоты с ММ <900 Да, поскольку это граничная величина, принятая в фармакологии, отделяет молекулы, способные проникать через липидный бислой клеточных мембран [73].

Органические вещества с ММ <900 Да в почвенных растворах представлены широким спектром разнообразных соединений, включающим алифатические карбоновые кислоты, низшие жир-

ные кислоты (в узком понимании этого термина), некоторые циклические кислоты, аминокислоты, фенолокислоты, низкомолекулярные фракции танинов, растворимые углеводы, представленные преимущественно моно- и олигосахаридами, самые низкомолекулярные фракции ФК, которые могут иметь ММ 400–500 Да [9] и другие компоненты.

Данный обзор ограничен анализом информации по наиболее распространенным и подробно изученным алифатическим, некоторым циклическим и ароматическим кислотам, преимущественно в почвах лесных экосистем. Термин "НМОК" используется в тексте не только по отношению к кислотам в недиссоциированной форме, но и к анионам этих кислот. В англоязычной литературе используется почти дословный эквивалент этого термина "low molecular weight organic acids" (LMWOA).

По составу и процессам образования, мобилизации, миграции и сорбции НМОК в почвах опубликованы результаты многочисленных экспериментальных исследований и обзоры литературы [60, 62, 86, 102, 103]. Имеющиеся экспериментальные данные не всегда поддаются прямому сопоставлению, поскольку авторы использовали разные методы выделения жидкой фазы, включая разные приемы изучения сорбции и биодеградации НМОК, а иногда разную методологию исследований. При выделении растворов с помощью вакуумных лизиметров большое влияние на результаты определения НМОК оказывает величина прилагаемого давления [2, 11, 17]. Необходимо также учитывать, что концентрация НМОК – это показатель, очень сильно варьирующий во времени и в пространстве, к нему в полной мере приложима концепция "hot moments" и "hot spots", т.е. "горячих участков" и "горячих моментов времени". В соответствии с этой концепцией содержание тех или иных компонентов в отдельных локусах почвы в отдельные периоды времени может повышаться на несколько порядков величины за счет интенсификации определенных биохимических процессов [67].

Набор алифатических, циклических и ароматических НМОК, обнаруженных в почвенных растворах, широк и включает несколько десятков одно-, двух- и трехосновных индивидуальных алифатических кислот: щавелевую, яблочную, лимонную, уксусную, муравьиную, молочную, сукциновую, масляную, фумаровую, малоновую, винную, пропионовую, валерьяновую и др., а также циклическую шикимовую кислоту. Ароматические НМОК чаще всего представлены замещенными и незамещенными бензойными и коричными кислотами.

Некоторые основные закономерности, касающиеся состава НМОК в растворах из разных почв, были установлены в 60-х годах прошлого века работами И.С. Кауричева и его учеников и сотрудников [3–6, 12–14]. Методами бумажной хроматографии в водных вытяжках из растительного материала и из подстилок было выявлено присутствие муравьиной, щавелевой, лимонной, гликолевой, винной, яблочной, янтарной, фумаровой кислот и фенольных соединений. Установлено, что при переувлажнении в почвах образуется больше растворимых НМОК большей кислотной силы, и что максимальное количество НМОК формируется в болотно-подзолистых и подзолистых почвах. При переходе к почвам лесостепной и степной зон их содержание в почвенных растворах и водных вытяжках снижается.

Последующие исследования, выполненные в разных странах мира с использованием современных хроматографических, спектроскопических, электронно-микроскопических и химических методов, полностью подтвердили эти закономерности.

ИСТОЧНИКИ НМОК В ПОЧВАХ

Растительные остатки. Одним из главных источников алифатических и циклических НМОК в почвах и в почвенных растворах является поступающий растительный материал. Имеющиеся данные свидетельствуют о разнообразии НМОК в растительных тканях при преобладании щавелевой, яблочной и лимонной кислот, которые являются промежуточными продуктами в цикле Кребса, и на концентрацию которых в растениях влияет тип фиксации углерода: С3 или С4 [33, 60]. Выявлено широкое пространственное и временное варьирование содержания всех НМОК в клетках растительных тканей в зависимости от вида растений, стадии их развития, сезона отбора проб и др. В среднем в вакуолях растительных клеток концентрация алифатических НМОК варьирует в пределах 5–50 ммоль [60, 82, 85, 86].

Содержание фенольных соединений в хвое и листьях различных древесных видов достигает максимума в октябре сразу после окончания листопада (до 200 мг/100 г) и снижается в другие периоды года. Среди фенолокислот преобладают бензойная, салициловая, ванилиновая, галловая, протокатеховая, 2,5-гидроксибензойная, сиреневая и др. Жирно-ароматические кислоты представлены коричной, феруловой, кофеиновой и др. Содержание водорастворимых фенольных соединений в целом выше в листьях лиственных пород, чем в хвое хвойных деревьев [66].

Одним из главных источников ароматических соединений в почвенных растворах являются продукты окислительной деградации лигнина, которая включает отщепление фенилпропановых боковых цепей, дегидроксилацию кольца, деметилирование метоксильных групп [48]. Основная часть

ароматических соединений находится в гидрофобной фракции водорастворимого органического вещества. Так, в растворах из аренсолей[1] под сосновым древостоем и лептосолей под буковым древостоем в Баварии ароматические структуры в гидрофильной фракции или отсутствовали, или составляли не более 4–5%, а в гидрофобной фракции – 29–30%. В последнем случае ароматические НМОК были представлены преимущественно сиреневой, коричной и ванилиновой кислотами [63].

Корневые экссудаты. Важным источником алифатических и ароматических НМОК являются корневые экссудаты, в которых содержатся упомянутые выше кислоты, обнаруженные в почвенных растворах. В цитозоле корней концентрация НМОК измеряется величинами 10–20 ммоль, но она может увеличиваться в разы и даже на порядок величин при наличии неблагоприятных факторов таких, как недостаток элементов питания, или повышенная концентрация в растворе Al, превышающая порог токсичности [60, 61]. Поток НМОК из цитозоля в окружающий почвенный раствор осуществляется за счет диффузии в соответствии с градиентом концентрации, а также благодаря наличию градиента электрохимического потенциала на мембранах цитоплазмы [60]. Поступление НМОК с корневыми экссудатами рассматривается как один из факторов, определяющих накопление НМОК в ризосфере по сравнению с вмещающей почвой [10, 16, 21, 40, 60, 82, 104]. Набор и количество НМОК, выделяющихся с корневыми экссудатами, может сильно варьировать в зависимости не только от вида растения, но и от сорта и возраста растения. В экспериментах с ^{14}C сумма алифатических НМОК, переходящих в раствор с экссудатами для шести разных сельскохозяйственных культур, варьировала от 9 мг/г корня у гороха до 57 мг С/г корня у рапса при общем преобладании лимонной и сукциновой кислот. Содержание щавелевой кислоты в экссудатах корней двух разных сортов кукурузы, выращиваемых в одинаковых условиях, отличались вдвое, содержание винной кислоты – почти на порядок [57].

Водорастворимые ароматические НМОК также поступают в почву с корневыми экссудатами, что подтверждается результатами вегетационного опыта. Ароматические НМОК, представленные преимущественно бензойной и 4-гидроксибензойной кислотами, поступали в почву с корневыми экссудатами пырея, и уже через 4 нед. после появления всходов их количество составляло 32–37 нмоль/г почвы. Через 12 нед. после появления всходов эта величина возрастала до 70–90 нмоль/г [21].

[1] Названия почв и индексы горизонтов даны в авторской редакции.

Микробные метаболиты. Не менее важным источником НМОК в почвенных растворах является функционирование микробного сообщества, прежде всего, грибов и некоторых родов бактерий, и в этом отношении особенно активны некоторые эктомикоризные грибы. В модельном опыте сеянцы ели *Picea abies* Karst, инокулированные и неинокулированные эктомикоризным грибом *Paxillus involutus*, выращивали на материале из горизонта E почвы Haplic Arenosol в течение 10 мес. По окончании опыта в вариантах с сеянцами, инокулированными микоризой, в растворах обнаружены уксусная, лимонная, муравьиная, молочная, малоновая, щавелевая и янтарная кислоты. Их концентрация была достоверно выше в варианте с инокулированными сеянцами, чем в опыте с растениями без микоризы [100].

При выращивании эктомикоризного гриба *Paxillus involutus* на питательном растворе в жидкой фазе были зарегистрированы высокие концентрации оксалат-иона – до 9 ммоль/л [78, 79]. Многие микромицеты также выделяют метаболиты, содержащие НМОК. При выращивании гриба *Aspergillus niger* на питательном растворе через 5 дней после начала опыта значение pH в жидкой фазе снизилось с 6.5 до 2.9, и в растворе были идентифицированы лимонная, α-глютаровая, сукциновая, яблочная и щавелевая кислоты, среди которых преобладали лимонная и щавелевая в концентрациях от единиц до тысяч мг/л [106]. В другом модельном эксперименте с *Aspergillus niger* в питательном растворе зарегистрирована концентрация оксалата, равная 2100 мг/л [112]. Патогенный гриб *Sclerotinia sclerotiorum* из отдела аскомицетов способен продуцировать от 18 до 110 мкг оксалата на 1 г сухого мицелия, причем эта величина меняется в зависимости от вида растения, из которого выделяли культуру гриба [37].

Источником НМОК в почвенных растворах могут быть также метаболиты многих родов бактерий. При изучении выветривания биотита и флогопита с участием бактериальных метаболитов в условиях модельного эксперимента вводили в систему следующие штаммы бактерий [18]: *Rhanella aquatilis* (RA1), *Pantoae agglomerans* (PA1), *Agrobacterium* sp. (AR1), *Pseudomonas* sp. (PS1, PS2), *Burkholderia* sp. (B1, B2, B3), *Paracoccus* sp. (PC1) *and Sphingobacterium* sp. (BE1). Из них штаммы гетеротрофных бактерий PA1, AR1 и RA1 были выделены из ризосферы бука, сосны и пшеницы соответственно, а остальные – из разных горизонтов подзола. В опытах с бактериями в составе метаболитов были идентифицированы глюконовая, молочная, уксусная, муравьиная, масляная, сукциновая, щавелевая и лимонная кислоты в концентрациях от 0 до тысяч мкмоль/л и более. Установлено, что каждый из введенных штаммов бактерий характеризуется специфическим набором и специфической концентрацией НМОК в

составе метаболитов. Так, штаммы факультативно анаэробных бактерий RA1 и PA1 продуцировали преимущественно молочную и уксусную кислоты. Штаммы аэробных бактерий Ps1, Ps2 выделяли глюконовую кислоту, штамм RA1 продуцировал все отмеченные выше кислоты.

Ароматические НМОК также поступают в почву как вторичные метаболиты грибов и бактерий [92].

Таким образом, главными источниками алифатических, ароматических и некоторых циклических НМОК в почвенных растворах являются растительные остатки, корневые экссудаты и метаболиты микроорганизмов.

СОСТАВ И КОНЦЕНТРАЦИЯ АЛИФАТИЧЕСКИХ И АРОМАТИЧЕСКИХ НМОК В РАСТВОРАХ ПОЧВ ПОД РАЗНЫМИ ТИПАМИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В почвенном растворе концентрация, как отдельных НМОК, так и их суммы, снижается на 1–3 порядка по сравнению с концентрацией в главных источниках и измеряется единицами, десятками и сотнями мкмоль/л даже в органогенных горизонтах [1, 8, 21, 40, 56, 60, 61, 64, 83, 85, 86, 101]. Такое резкое снижение концентрации НМОК при переходе от источников к почвенным растворам, помимо возможного разбавления, происходит благодаря двум совместно протекающим процессам: их биодеградации и сорбции на твердой фазе. Эти процессы более подробно обсуждаются в последующих разделах статьи.

Выявление зависимостей состава и концентрации НМОК от типа растительности методически достаточно сложно. Разные растительные сообщества, как правило, имеют неодинаковый состав микроорганизмов, функционирование которых существенно влияет на состав НМОК. В почвенных растворах, полученных даже под одной и той же растительной ассоциацией, пространственное и временное варьирование НМОК может достигать нескольких порядков величин. Например, в почвенных растворах, полученных центрифугированием из лесной подстилки почвы под хемлоком (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) в штате Орегон, США, в местах скопления мицелия эктомикоризного гриба *Gautieria monticola* концентрация оксалата была на несколько порядков больше, чем на участке вне скопления мицелия – 11638 и 35 мкмоль/л соответственно [47]. При этом в пределах той же самой растительной ассоциации в местах скопления мицелия другого эктомикоризного гриба *Hysterangium setchellii* концентрация оксалата была равна 59 мкмоль/л, а на участке вне скопления мицелия – 5.2 мкмоль/л.

При отборе раствора из достаточно большого объема почвы измеряемые значения концентраций НМОК отражают некоторую усредненную величину, которая может сильно отличаться от реальных концентраций в отдельных локусах. При более “точечном” отборе проб требуется проведение исследований с большим числом повторностей, чтобы получить статистически достоверную информацию для изучаемой территории. Это обстоятельство необходимо учитывать при интерпретации экспериментальных данных.

В растворах, полученных центрифугированием из лесных подстилок алфисолей и инсептисолей под сплошными одновозрастными насаждениями из бука (*Fagus sylvatica* L.), дуба (*Quercus robur* L.), пихты (*Abies grandes* Lindl.) и ели (*Picea abies* (L.) Karst) в Дании, под всеми типами древостоев среди алифатических соединений преобладали одноосновные кислоты: муравьиная, уксусная и пропионовая, концентрация которых измерялась сотнями мкмоль/л, и которые авторы рассматривают как продукты микробиологического разложения растительных остатков [85, 86]. Двух- и трехосновные кислоты присутствовали в концентрации <50 мкмоль. Достоверных различий в составе и концентрации алифатических НМОК между растворами из подстилок почв под разными древостоями не найдено, но в растворах из почв под еловыми насаждениями общее количество алифатических кислот было максимальным. В растворах почв под елью отношение E_4/E_6 было достоверно больше, чем в растворах почв под другими древесными культурами, что свидетельствует о меньшем количестве гидрокси- и карбоксизамещенных ароматических структур и о меньших ММ. В растворах почв под пихтовыми насаждениями по данным потенциометрического титрования и инфракрасной спектрометрии выявлено минимальное содержание фенольных соединений.

В гравитационных лизиметрических водах в подзолах Кольского полуострова не было выявлено достоверных различий между почвами под сосняками и ельниками по составу и концентрации НМОК. В том и другом случаях отмечается преобладание лимонной и шикимовой кислот и более высокая концентрация всех кислот в лизиметрических водах из подкронового пространства по сравнению с межкроновым [1].

Концентрация НМОК в водных вытяжках из LFH и AE почв брунисолик грей лювисоль в Канаде [92] была выше в ризосфере по сравнению с вмещающей почвой и больше в почве под *Picea glauca*, чем в почве под *Abies lasiocarpa*. В составе экссудатов и в водной вытяжке содержание алифатических кислот более, чем в 20 раз превышало концентрацию ароматических структур. В водной вытяжке среди НМОК и в ризосфере, и во вмещающей почве преобладали уксусная, муравьиная и протокатеховая кислоты, в корневых экссудатах

доминировали малоновая и щавелевая кислоты. В водной вытяжке из горизонта Ае почвы под пихтой суммарное количество ароматических кислот составило 0.6 и 3.6 нмоль/г во вмещающей почве и в ризосфере соответственно. Содержание бензойной кислоты составило 0.1 и 0.2 нмоль/г в ризосфере и во вмещающей почве соответственно (различия не значимы). Скорость образования НМОК в корневых экссудатах в ризосфере и во вмещающих почвах под обоими типами древостоев варьировала в пределах от 0 до 0.37 нмоль/ч в расчете на одно корневое окончание.

Проведен сравнительный анализ состава и концентрации НМОК в растворах из подстилок кислых почв порядка инсептисолей, развитых под различными древостоями в северо-западной части штата Коннектикут, США [34]. Для этого было выбрано 6 участков с абсолютным преобладанием следующих древесных видов: клен сахарный (*Acer saccharum*), хемлок восточный (*Tsuga canadiensis* Carr.), бук американский (*Fagus grandifolia* Ehrh.) клен красный (*Acer rubrum* L.), ясень американский (*Fraxinus Americana*) и дуб красный (*Quercus rubra* L.). Наиболее существенно отличаются растворы из подстилок под хемлоком – они характеризуются более высокой общей концентрацией НМОК за счет повышенной концентрации лимонной, молочной, яблочной и шикимовой кислот, что, возможно, связано с присутствием эктомикоризных грибов на корнях хемлока. В обзорной статье [31] в списке семейств растений, имеющих на корнях эктомикоризу, на первом месте стоит семейство сосновых (*Pinaceae*), к которому относится хемлок, а семейство кленовых (*Aceraceae*) отсутствует.

Концентрации НМОК в водных вытяжках 1 : 2 из горизонтов А1 файеземов, лювисолей, подзолов и камбисолей под древостоями из пихты белой (*Abies Alba*) сравнивали с соответствующими данными для файеземов, подзолов и камбисолей под буковым древостоем на 59 участках в северо-восточной Италии [80]. Особенность этого исследования заключалась в том, что древостои каждой из двух древесных пород произрастали в разных типах местообитаний. Участки под буком были разделены на термофильные, мезофильные и ацидофильные местообитания, участки под пихтарниками – на горные, два высокогорных местообитания с разным напочвенным покровом и два ацидофильных местообитания. В почвах и под буком, и под пихтой концентрация винной, щавелевой, малоновой и сукционовой кислот измерялась миллимолями, остальных компонентов – микромолями и десятками микромолей. В целом концентрация алифатических НМОК оказалась выше в почве под пихтой, чем под буком, что авторы объясняют более замедленным круговоротом органического вещества.

Общее количество фенолокислот было выше в почвах под буком, чем под пихтой. При этом условия кислой реакции среды способствовали повышенному содержанию протокатеховой, бензойной и фенилуксусной кислоты, а в условиях нейтральной реакции в большей мере образовывалась *p*-гидроксибензойная кислота. Концентрация бензойной кислоты в растворе почвы под пихтой и под буком варьировала в пределах 4–17 и 6–32 мкмоль/л соответственно. Одним из существенных факторов варьирования содержания и алифатических, и ароматических НМОК был тип местообитания [80].

Содержание танинов и фенолокислот в водных вытяжках из органогенных горизонтов подзолов под *Betula pendula* Roth., *Picea abies* (L.) Karst и *Pinus sylvestris* L. в приполярных экосистемах Финляндии измерялось сотнями мг/кг органического вещества [89]. В органогенном горизонте почвы под березовым лесом танины были представлены более низкомолекулярными структурами (олигофенолами), чем в почве под сосновым древостоем, где преобладают полифенолы с ММ > 500 Да. Среди фенолокислот под всеми видами насаждений преобладали *p*-кумаровая, феруловая и кофеиновая. Общее содержание фенолокислот и концентрация феруловой и *p*-кумаровой кислот были достоверно больше в почве под хвойными насаждениями, чем в почве под березой. По концентрации 3,4- и 3,5-дигидроксобензойных, 4-гидроксобензойной и ванилиновой кислот, которые рассматриваются как продукты фото- и биодеградации лигнина, почвенные растворы под разными насаждениями достоверно не отличались.

Общая концентрация фенольных соединений в растворах из почв под разными типами леса в ненарушенных южно-таежных ландшафтах снижалась от 10–20 мг/л в органогенных горизонтах до единиц мг/л в нижележащих, и в целом оказалась стабильной характеристикой, относительно слабо варьирующей и во времени, и в пространстве [7]. Содержание фенольных соединений уменьшалось в ряду: торфянисто-подзолисто-глееватая почва > подзолистая почва > дерново-глеевая почва > бурозем > низинная торфяно-грунтово-глеевая почва. При анализе этих данных следует учитывать, что они относятся к общему содержанию фенольных соединений в растворах, проходящих через поры керамического фильтра размером 0.8–0.9 мкм. Поэтому значительная часть фенольных соединений, скорее всего, была представлена высокомолекулярными структурами [45].

В сподосолях штата Мэн, США, в гравитационных лизиметрических водах, собранных под подстилкой букового леса, концентрация полифенолов варьировала от 20 до 100 мкмоль/л. Преобладали сиреневая и ванилиновая кислоты, ва-

нилин и сиреневый альдегид – продукты окислительной деградации лигнина [94]. В растворах из органогенных горизонтов лептосолей под буком в Баварии содержание ароматических НМОК было вдвое меньше, чем в ареносолях под сосновым древостоем при близком их составе с преобладанием сиреневой, ванилиновой и коричной кислот [63]. Сопряженное исследование содержания и состава фенольных соединений в проходящих через кроны водах, талых снеговых водах и в растворах из горизонтов OA, E и B подзолов под еловым лесом дало следующие результаты [45]. В подкроновых водах и в талых снеговых водах концентрация танинов составляла 10^{-6} М, из мономерных фенольных соединений преобладал гидроксиацетофенон в концентрации 10^{-7} М, источником которого является еловая хвоя. В почвенных растворах в горизонте OA общее количество фенольных мономеров составило 2×10^{-6} М, что соответствует ~1% от суммарной концентрации фенолов, среди мономеров преобладали ванилиновая, *p*-гидроксибензойная и протокатеховая кислоты. При переходе к минеральным горизонтам концентрация фенольных мономеров резко уменьшалась.

Сравнение состава и концентрации алифатических, циклических и некоторых ароматических НМОК, образующихся под елью (*Picea abies* (L.) Karst) в почве Gleyed Melanic Brunisol и под березой (*Betula pendula* Roth.) в почве Humic Luvic Gleysol, проводили с использованием трех разных методологических подходов [83]. Первый заключался в установке вакуумных микролизиметров в полевых условиях вблизи корней ели и березы в почвах Gleyed Melanic Brunisol и Humic Luvic Gleysol соответственно. Второй подход реализовали с помощью ризобоксов – пластиковых емкостей, наполненных теми же почвами, в которых выращивали сеянцы ели и березы в течение 18 недель, растворы отбирали еженедельно с помощью вакуумных микролизиметров. Третий подход заключался в том, что сеянцы ели и березы выращивали на инертном искусственном грунте в стерильных условиях на питательном растворе в течение 83 и 77 дней соответственно, состав и концентрацию НМОК определяли в дренажных водах. В стерильных условиях муравьиная, шикимовая и щавелевая кислоты были найдены и под елью, и под березой. Дополнительно в дренажных водах под елью была найдена фумаровая кислота, а под березой – молочная, малоновая, масляная и фталевая кислоты. В ризобоксах с саженцами и ели, и березы найдены щавелевая, молочная, муравьиная, масляная и фталевая кислоты, а под саженцами березы – еще дополнительно лимонная, адипиновая, пропионовая, сукциновая и уксусная кислоты. В полевых условиях в ризосфере ели были обнаружены щавелевая и молочная кислоты, а в ризосфере березы еще дополнительно муравьиная и фталевая кислоты, причем и набор, и концентрация кислот были ниже, чем в ризобоксах и в стерильных условиях. В двух последних случаях концентрация НМОК возрастала со временем. В целом в системах под березой концентрация НМОК была несколько выше, чем под елью, но значения pH были ниже в растворах под елью, что свидетельствует об образовании в почвах под елью наиболее сильных кислот. Этот эксперимент наглядно показывает, что результаты определения состава и концентрации НМОК сильно зависят от использованной методологии проведения опыта.

В условиях арктических ландшафтов Шпицбергена в составе водорастворимого органического вещества наблюдалось преобладание ароматических НМОК над алифатическими в тундровых почвах под моховой и орнито-копрофильной растительностью, в то время как в почвах полигональных тундр преобладали алифатические НМОК [90].

Рассмотренный материал показывает, что не всегда выявляется отчетливая зависимость между составом образующихся в почве алифатических, циклических и ароматических НМОК и отдельными видами растений или отдельными растительными ассоциациями. В качестве общей тенденции можно отметить повышенное содержание более сильных алифатических НМОК в растворах почв под хвойными древостоями по сравнению с почвами под лиственными древесными породами, что частично можно объяснить более частой встречаемостью эктомикоризных грибов на корнях хвойных деревьев.

ПРОФИЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НМОК В МИНЕРАЛЬНЫХ ГОРИЗОНТАХ

Данные о профильном распределении НМОК в растворах из минеральных горизонтов почв немногочисленны, но они свидетельствуют о существенном уменьшении концентрации НМОК при переходе от подстилок к минеральным горизонтам. В почвенных растворах, выделенных центрифугированием из горизонтов E, EB и BE алтисолей, концентрации щавелевой и муравьиной кислот резко уменьшались с глубиной, концентрация сукциновой кислоты в нижних горизонтах заметно возрастала, а яблочной кислоты – по профилю не изменялась [56]. В оподзоленных ареносолях под сосновыми древостоями (*Pinus sylvestris*) Швеции и Финляндии в пределах минеральных горизонтов в растворах наблюдали постепенное снижение с глубиной концентраций лимонной и фумаровой кислот и относительно равномерное распределение щавелевой кислоты [96, 98, 102]. В подзолах Кольского полуострова под сосняками и ельниками концентрация лимонной и шикимовой кислот в гравитационных лизиметрических водах была меньше на глубине 40 см, чем на глубине 20 см, но в подкроновом пространстве

ельника концентрация шикимовой кислоты на глубине 40 см несколько возрастала [1]. В растворах, полученных центрифугированием, из почв Dystric Brunisol под еловым лесом (*Picea mariana*) с лишайниковым покровом в Канаде, концентрация оксалата и цитрата в горизонте Ae достигала ~10 и 50 мкмоль/л соответственно и снижалась до единиц мкмоль/л в нижележащих горизонтах [42].

Содержание НМОК в минеральных горизонтах определяли в водной вытяжке и в растворе фосфатного буфера в двух бурых лесных почвах под буком (*Fagus crenata* Blume) и в подзоле под хвойным лесом из хемлока (*Tsuga diversifolia* Mast.) и ели (*Picea jezoensis* Carr.) в Японии [91]. По разности между количеством кислот в водной вытяжке и в фосфатном буферном растворе определяли содержание более прочно связанных НМОК. В вытяжках найдены муравьиная, уксусная, пропионовая, масляная, молочная, щавелевая, фумаровая, сукциновая, яблочная и лимонная кислоты в количестве от единиц до сотен мкмоль/кг. Из одноосновных кислот преобладали муравьиная и уксусная, а из многоосновных – щавелевая и лимонная. Значительная часть кислот была представлена водорастворимыми формами и переходила в обе вытяжки в близких количествах, за исключением щавелевой и лимонной кислот, которые были представлены как водорастворимыми, так и более прочно связанными соединениями. Во всех трех профилях содержание большинства водорастворимых НМОК измерялось величинами одного порядка для каждой данной кислоты, и было слабо дифференцировано по генетическим горизонтам. Содержание более прочно связанных щавелевой, лимонной, пропионовой и фумаровой кислот было отчетливо дифференцировано, накопление происходило в горизонтах Ah2, Bw1, Bw2 одной из бурых лесных почв и в иллювиальных горизонтах подзола Bh1, Bs1 и Bs2, обогащенных несиликатными соединениями Fe и Al и плохоокристаллизованными алюмосиликатами.

Джонс с соавт. [62] также отмечают, что значительное количество НМОК в почвах может присутствовать в связанном состоянии, особенно в иллювиальных горизонтах подзолов.

Достоверное увеличение ароматичности водорастворимого органического вещества в горизонте B на глубине 20–30 см по сравнению с выше- и нижележащими горизонтами (кроме подстилки) отмечено в почвах Acidic Dystrochrept под еловым лесом в восточной Франции [46]. Эту закономерность авторы объясняют процессами трансформации лигнина в фенольные соединения, с последующей сорбцией этих соединений глинистыми минералами. В карбонатных почвах под дубовым лесом в южной Италии на фоне существенного уменьшения индекса ароматичности при переходе от гумусового горизонта к нижележащим также наблюдается увеличение значения этого индекса в горизонте B [30].

Таким образом, на фоне ожидаемого снижения с глубиной концентрации НМОК в растворах для отдельных кислот и отдельных почвенных горизонтов эта тенденция может не проявляться или сменяться на обратную, что объясняется различными соотношениями скорости образования НМОК и их миграции, сорбции и биодеградации.

СОРБЦИЯ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ КИСЛОТ ПОЧВАМИ И ОТДЕЛЬНЫМИ КОМПОНЕНТАМИ ТВЕРДОЙ ФАЗЫ ПОЧВ

Сорбция анионов НМОК в почвах в целом подчиняется общим закономерностям, хорошо известным для всех анионов: при прочих равных условиях она увеличивается по мере снижения pH и при увеличении в составе твердой фазы минеральных носителей зависимых от pH сорбционных центров, т.е. оксидов/гидроксидов Fe и Al и аморфных алюмосиликатов [38]. Из НМОК с наибольшей энергией связи закрепляются анионы трехосновных кислот, с меньшей – двухосновных, с минимальной энергией – одноосновных кислот [62]. Сорбция анионов отдельных НМОК имеет свою специфику, определяемую как структурой анионов, так и особенностями структуры компонентов твердой фазы и условиями, в которых осуществляется сорбция. Ниже рассматриваются экспериментальные данные по сорбции НМОК почвами и отдельными компонентами твердой фазы почв.

Сорбция алифатических НМОК компонентами твердой фазы почв. Изотерма сорбции цитрата на синтетическом псевдобемите при значениях pH < 6 имела H-форму, что свидетельствует о высоком сродстве сорбата с сорбентом. При значении pH > 9 цитрат не сорбировался [26]. Изотермы сорбции оксалата, цитрата, малата и ацетата на ферригидрите имели L-форму и хорошо аппроксимировались уравнением Ленгмюра. В указанной последовательности анионов снижались значения максимальной адсорбции, которое для оксалата составляло 180 нмоль/мкмоль ферригидрита. При повышении pH в интервале от 4 до 8 сорбция всех анионов уменьшалась [61].

Изучение сорбции ацетата на гетите при разных ионных силах раствора и при разных значениях pH с использованием ATR-FTIR-спектроскопии и с применением D_2O позволило выявить образование на поверхности гетита двух типов поверхностных комплексов с ацетатом. В условиях нейтральной реакции образуется внешнесферный комплекс с участием водородных связей между молекулами воды и карбоксильной группы ацетата и между молекулами воды и протонированными гидроксильными группами на

поверхности минерала. Второй тип комплексов формируется в условиях кислой реакции и обеспечивается водородными связями карбоксилата непосредственно с гидроксильными группами на поверхности гетита. Образования внутрисферных комплексов ацетата на поверхности гетита не наблюдалось [75]. Двух- и трехосновные НМОК чаще всего дают внутрисферные комплесы на поверхности оксидов/гидроксидов Fe и Al. Расчетами с использованием молекулярного моделирования установлено, что на грани 010 гетита оксалат образует поверхностный внутрисферный моноядерный бидентатный комплекс [65].

Влияние процесса хлоритизации лабильных глинистых минералов на сорбцию алифатических НМОК оценивали по результатам следующего опыта. Изотермы сорбции тартрата и оксалата получали при значениях pH 6.4–6.6 на искусственно приготовленном почвенном хлорите – монтмориллоните с прослойками гидроксида Al в количестве 1.6 (первый вариант) и 3.1 (второй вариант) моль Al/кг минерала [51]. Изотермы хорошо аппроксимировались уравнением Ленгмюра. В первом варианте для тартрата и оксалата максимальная адсорбция составила 125 и 166 ммоль/кг, константы были равны 0.008 и 0.007 соответственно, во втором варианте максимальная адсорбция для обоих анионов составила 166 ммоль/кг, а константа была равна 0.025. При пересчете на 1 $м^2$ поверхности минерала количество адсорбированных лигандов увеличивается в 1.8–2.4 раза, поскольку формирование прослоек гидроксида Al привело к уменьшению удельной поверхности.

Роль строения аниона в сорбции алифатических НМОК глинистыми минералами можно проследить на примере следующего эксперимента. Сорбцию анионов бутановой (масляной), гидроксибутановой (яблочной), пропановой (пропионовой) и гидроксипропановой (молочной) кислот осуществляли на иллите и каолините в эксперименте в колонках, через которые под давлением пропускали растворы Na-солей анионов указанных кислот в концентрации от 0.005 до 0.02 М [28]. С уменьшением длины алифатической цепочки возрастала стабильность образующихся поверхностных сорбционных комплексов. Анионы, содержащие гидроксогруппы, сорбировались сильнее, чем анионы без гидроксогрупп. Предполагается, что на каолините осуществляется реакция лигандного обмена с участием карбоксильной группы на алюминольной поверхности. Если в состав НМОК входит гидроксогруппа, особенно в орто-положении, сорбция усиливается, что можно объяснить образованием на алюминольной поверхности каолинита моноядерного бидентатного комплекса в виде пятичленного кольца с участием гидроксильной и карбоксильной групп. Сорбция анионов НМОК на иллите проявляется значительно слабее и осуществляется по типу лигандного обмена на боковых сколах кристаллитов.

Сорбция ароматических НМОК компонентами твердой фазы почв. Сорбция ароматических монокарбоксильных бензойных и нафтойных кислот на гетите при pH 4.7–5.2 на фоне 0.015 М раствора NaCl является эндотермической реакцией и обеспечивается водородными связями, причем наличие заместителей в орто-положении снижает сорбцию. Адсорбция монофенолов на гетите протекает как экзотермическая реакция с участием слабых водородных связей. Сорбция фталевой кислоты за счет наличия двух карбоксильных групп является необратимой реакцией, в результате которой образуются поверхностные внутрисферные комплексы [111].

Сорбция ароматических кислот на гетите в условиях низкой ионной силы раствора (без добавления электролита) возрастала в ряду: фенилуксусная < бензойная < 4-гидроксибензойная < < салициловая кислоты [107]. Максимальное количество кислот сорбировалось гетитом при величинах pH, близких к значениям pKa кислоты. Механизмы сорбции включают как специфическую, так и неспецифическую адсорбцию.

Сорбцию 2,5-дигдроксобензойной и 1-гидрокси-2-нафтойной кислот изучали на оксидах-гидроксидах Fe разной степени дисперсности и окристаллизованности при постоянной ионной силе раствора на фоне 0.01 М NaCl [49, 50]. Количество обеих сорбированных кислот возрастало по мере снижения pH и приближения к pKa кислоты. Изотермы сорбции хорошо описывались уравнением Темкина, константа реакции оказалась больше в случае сорбции гидроксинафтойной кислоты. При сорбции кислот на ферригидрите и гематите при низких равновесных концентрациях формировались моно- и биядерный поверхностные комплексы. Способность сорбировать ароматические кислоты при низких равновесных концентрациях увеличивается в ряду: гематит < гетит < магнетит < лепидокрокит < < ферригидрит. В области более высоких концентраций предполагается возможность образования внутрисферных комплексов и участия в сорбции гидрофобных взаимодействий.

Закономерности сорбции бензойной, ванилиновой, *p*-кумаровой, сиреневой и феруловой кислот в зависимости от pH, структуры аниона и насыщающего катиона изучали на Ca- и Fe-монтмориллоните при pH 7.19, 4.02 и 3 [27]. Сорбция фенолокислот на Ca-монтмориллоните при pH 3 хорошо описывалась уравнением Ленгмюра, по мере повышения pH сорбция снижалась и при pH 6.5 отсутствовала. Поскольку значения pKa кислот варьировали от 4.2 до 4.6, при pH 3 происходила сорбция недиссоциированных молекул. Предполагается, что один из главных механизмов

сорбции – мостиковая связь через молекулы воды. Еще одним механизмом могут быть ван-дер-ваальсовые взаимодействия. На Fe-монтмориллоните по зависимости сорбции от pH выделялось две группы фенолокислот: (1) феруловая и сиреневая с большим количеством замещений и (2) бензойная, ванилиновая и *p*-кумаровая с более простой структурой. Первая группа почти полностью адсорбировалась при pH 3–4, но сорбция резко уменьшалась при pH 5–6. Вторая группа при pH 3–4 адсорбировалась только на 40%, после чего сорбция постепенно снижалась. Взаимодействие ароматических НМОК с Fe-монтмориллонитом включает ряд механизмов: образование внешне- и внутрисферных комплексов, водородную связь, π-взаимодействия и др., а также участие Fe в окислительно-восстановительных реакциях. Это участие может сопровождаться окислением ароматических кислот, степень проявления которого убывает в ряду: феруловая > сиреневая > *p*-кумаровая > ванилиновая > бензойная. При одной и той же концентрации при pH 3 Fe-монтмориллонит поглощает значительно больше всех ароматических кислот, чем Ca-монтмориллонит, что можно объяснить образованием на поверхности положительно заряженных гидроксополимеров Fe при насыщении монтмориллонита Fe. При адсорбции бензойной кислоты на Fe-монтмориллоните наблюдалось повышение pH, что свидетельствует о лигандном обмене карбоксилат-аниона на OH-группу.

Сорбция алифатических НМОК на почвенных образцах. Динамику сорбции и десорбции меченого ^{14}C цитрата в стерильных условиях изучали на образцах горизонта Ah камбисоли, горизонтов Ah и Bs подзола из Великобритании и на двух образцах андисолей из Японии. Сорбция цитрата возрастала в ряду Ah камбисоли < Ah подзола < андисоли < Bs подзола в соответствии с увеличением количества сорбционных центров на оксидах/гидроксидах Fe и аморфных алюмосиликатах. Как адсорбция, так и десорбция, происходили быстро – стационарное состояние устанавливалось уже через 1 ч. В цикле сорбция–десорбция наблюдался гистерезис: через 8 ч только небольшая часть сорбированного цитрата переходила в раствор, что свидетельствует о прочном закреплении цитрата [77].

Изотермы сорбции меченых ^{14}C оксалата, цитрата, малата и ацетата в концентрациях от 0 до 1 ммоль/л получали на образцах из горизонтов Ah и Bs почв Leptic Podzol, из горизонта Bg почвы Distric Gleysol, из горизонта Ah почвы Orthic Podzol, и из горизонта Bws почвы Orthic Acrysol. Изотермы хорошо описывались уравнением Ленгмюра, максимальная адсорбция снижалась в ряду: оксалат > цитрат > малат; ацетат почвами практически не сорбировался [61]. Аналогичные результаты в отношении оксалата и цитрата получены при изучении сорбции этих анионов на образцах из горизонтов O, Ae и B почвы Dystric Brunisol в Канаде под лесом из *Picea mariana* с лишайниковым покровом. Наибольшие значения максимальной адсорбции, рассчитанные по уравнению Ленгмюра, наблюдались в органогенных горизонтах (6–8 и 2–3 мкмоль/г для оксалата и цитрата соответственно), в горизонтах Ae они резко уменьшались (0.07 и 0.02 мкмоль/г) и вновь увеличивались в горизонтах B (1.24 и 0.26 мкмоль/г) [42].

Значение максимальной адсорбции, рассчитанное по уравнению Ленгмюра, для образца моллисоли составило 886 мг/кг, что было значительно выше соответствующих величин для образцов алтисоли и алфисоли [58].

Влияние возраста и состава исходной почвообразующей породы на содержание и сорбцию оксалата и цитрата оценивали для верхнего минерального горизонта сподосоли на третичных отложениях и инсептисоли на четвертичных осадках, развитых под дождевыми тропическими лесами в Малайзии. Изотермы сорбции удовлетворительно описывались уравнением Ленгмюра. Содержание этих анионов в почвенных растворах и способность почвы к их сорбции оказались существенно выше в инсептисоли на четвертичных осадках, чем в сподосоли на третичных отложениях за счет большего содержания несиликатных соединений Fe и Al и аморфных алюмосиликатов. Это подтверждают рассчитанные по уравнению Ленгмюра значения максимальной адсорбции в отношении оксалата и цитрата, которые составили 0.89 и 0.46 мкмоль/г соответственно в сподосоли, и 4.63 и 1.34 мкмоль/г в инсептисоли [41].

Таким образом, из анионов широко распространенных алифатических НМОК в наибольшей степени сорбируется оксалат, в несколько меньшей степени – цитрат. Изотермы сорбции аппроксимируются уравнением Ленгмюра. Количество адсорбированных анионов возрастает с уменьшением pH и с увеличением содержания в почвах несиликатных соединений Fe и Al и аморфных алюмосиликатов. При сорбции анионов НМОК на минералах оксидов/гидроксидов Fe и Al и, возможно, на алюминольной поверхности каолинита закрепление анионов происходит путем образования внутрисферных моноядерных бидентатных поверхностных комплексов.

Сорбция ароматических НМОК на почвенных образцах. Сорбцию ароматических НМОК (салициловой и фталевой кислот) изучали на оксисолях и алтисолях [69] и на ферросолях и акрисолях [109]. В интервале pH 3.4–4.9 значения pH слабо влияют на сорбцию, поскольку поверхность оксидов/гидроксидов Fe и Al остается положительно заряженной. Фталевая кислота адсорбируется в большей мере, чем салициловая, поскольку она обладает двумя реакционноспособными функци-

ональными группами. Сорбция кислот снижает ξ-потенциал, за счет возрастания отрицательного заряда и/или снижения положительного заряда. Основным компонентом твердой фазы, на котором происходит адсорбция ароматических кислот, являются минералы оксидов/гидроксидов Fe. После удаления несиликатного Fe сорбция кислот существенно уменьшается, и ξ-потенциал при сорбции не изменяется.

Сорбция салициловой кислоты в камбисолях постепенно снижалась с повышением pH, а в феррасолях кривая имела форму колокола за счет развития отрицательного заряда на оксидах/гидроксидах Fe при увеличении pH > 6 [35]. Коэффициенты распределения измерялись единицами и десятками л/кг в камбисолях и возрастали на 1–2 порядка в феррасолях за счет высокого содержания оксидов/гидроксидов Fe. Основными механизмами сорбции был лигандный обмен и мостиковая связь через катионы.

Сорбция ароматических кислот может снижать их аллелопатический эффект. Показано, что благодаря сорбции на твердой фазе бензойная кислота, добавленная в вегетационные сосуды в концентрации до 20 ppm, не оказывает аллелопатического воздействия на развитие огурцов (*Cucumis sativus* var Marketmore 76) и редиса (*Raphanus sativus* var Crimson giant). Изотерма сорбции бензойной кислоты на садовой почве Индии хорошо описывалась уравнением Фрейндлиха [59].

БИОДЕГРАДАЦИЯ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ АЛИФАТИЧЕСКИХ КИСЛОТ В ПОЧВАХ

Наиболее эффективным методом определения скорости биодеградации НМОК является использование ^{14}C, который вводят в препараты низкомолекулярных кислот перед внесением их в почвы. Через заданные промежутки времени определяют содержание ^{14}C в различных компонентах системы: в микробной биомассе, растворе, адсорбированном состоянии в твердой фазе и в выделившемся CO_2, по количеству которого рассчитывают скорость минерализации и константу уравнения Михаэлиса–Ментен. Ниже изложены результаты опытов, проведенных по такой схеме на образцах разных почв с использованием меченых оксалата, цитрата, ацетата и некоторых других анионов алифатических НМОК.

В ареносолях Швеции и подзоле Великобритании под лесами с преобладанием *Picea abies* и *Pinus sylvestris* максимальная скорость разложения цитрата, оксалата и ацетата наблюдалась в верхних горизонтах, где она варьировала по почвам и горизонтам от 1 до 340 нмоль/(г ч). За 7 дней разложилось 99% от внесенных меченых оксалата и цитрата и 95% от внесенного ацетата [98]. В образцах из горизонтов O, Ae и B почвы Dystric Brunisol, развитой в условиях лесотундрового ландшафта в Канаде под лесом из *Picea mariana* с лишайниковым покровом, внесенные оксалат и цитрат в верхнем минеральном горизонте минерализуются очень быстро, среднее время их пребывания в почве составило от 0.5 до 2.7 ч [42]. В сподосолях, развитых под дождевыми лесами в Малайзии, скорости биодеградации оксалата и цитрата в ризосфере деревьев семейства Podocarpaceae были равны соответственно 6 и 8 нмоль/(г ч). Во вмещающей почве они были на порядок меньше для оксалата и на полпорядка – для цитрата. Учитывая, что рассчитанные значения константы Михаэлиса–Ментен и для цитрата, и для оксалата (соответственно 685 и 775 мкмоль в ризосфере) существенно превышают их концентрацию в почвенных растворах, делается вывод, что скорость минерализации скорее ограничивается недостатком усвояемого субстрата, чем способностью микробного сообщества к биоразложению [42].

Кинетику биодеградации оксалата изучали в модельном опыте на образце горизонта E подзола, на котором выращивали сеянец *Picea abies* в присутствии и отсутствии эктомикоризного гриба *Paxillus involutus*. Установлено, что присутствие эктомикоризы увеличивает скорость разложения оксалата. Концентрация оксалата в растворе коррелирует с длиной гиф гриба и со способностью микроорганизмов к биоразложению оксалатов [98].

При внесении меченого ацетата в образец пахотного горизонта почвы Haplic Luvisol в количестве 100 мкмоль через 300 мин после начала эксперимента в стерильных условиях 18% внесенного ацетата адсорбировалось, а 82% осталось в растворе. В нестерильных условиях адсорбировалось 5.9%, осталось в растворе 15.5%, перешло в микробную биомассу 23.4% и разложилось до CO_2 55.2%. Период полуразложения ацетата составлял первые минуты, что можно объяснить очень низкими концентрациями ацетата в условиях эксперимента и тем, что ацетат – анион одноосновной кислоты, поэтому его сорбция меньше влияет на скорость разложения, чем для анионов многоосновных НМОК [39].

НЕКОТОРЫЕ ФУНКЦИИ НИЗКОМОЛЕКУЛЯРНЫХ КИСЛОТ В ПОЧВАХ

Функции НМОК в почвах и в ландшафтах разнообразны и играют большую роль в функционировании экосистем, особенно в условиях гумидных ландшафтов. В рамках статьи можно отразить существующую обширную информацию только по некоторым аспектам этой проблемы.

Роль НМОК в миграции Fe и Al в почвах. В цитированных выше работах И.С. Кауричева и его школы [3–6, 12–14] экспериментально показана

роль водорастворимого органического вещества вообще и алифатических НМОК в частности в миграции Al и Fe в подзолистых и болотно-подзолистых почвах и в ландшафтах подзолистой зоны.

В более поздних исследованиях, выполненных с использованием современных методов, установлено, что на долю связанных в комплексы с анионами алифатических НМОК, в органогенных горизонтах подзолов приходится 40 и 20% Al и Fe соответственно [95]. Термодинамические расчеты показали, что активность Al^{3+} в растворе лучше всего описывается равновесиями с участием растворенных органических кислот. В соответствии с разработанной термодинамической моделью в реакциях образования комплексов Al с анионами алифатических НМОК в горизонтах O и E подзолов основную роль играет лимонная кислота, а в горизонтах B – щавелевая кислота [95–97].

Участие алифатических НМОК в цикле углерода. Несмотря на низкие концентрации алифатических НМОК в почвенных растворах, эти соединения активно участвуют в цикле углерода. Благодаря короткому времени жизни и постоянному поступлению в почву, на долю низкомолекулярных соединений, включая алифатические НМОК, аминокислоты и моносахариды, в лесных экосистемах может приходиться до 30% общей эмиссии CO_2 [102]. Если принять, что эти три основные группы низкомолекулярных соединений присутствуют в растворах в соизмеримых пропорциях [60], получаем, что вклад алифатических НМОК в эмиссию CO_2 измеряется целыми процентами.

Определенную роль в цикле углерода играют также НМОК, сорбированные твердой фазой почвы. Как было отмечено, процессы сорбции анионов НМОК наиболее активно происходят в горизонтах почв, обогащенных несиликатными соединениями Fe и Al и аморфными алюмосиликатами. В них содержание анионов отдельных НМОК в адсорбированной форме может составлять до 50 мкмоль/кг [91], а на чистом ферригидрите – возрастать до 180 нмоль/мкмоль минерала [61].

Особой формой иммобилизации органического C является образования оксалатов Ca (уевеллита и уеделлита), которые характеризуются низкой растворимостью и поэтому накапливаются в верхних горизонтах почв. Источником Ca служит разлагающееся органическое вещество, а источником оксалата – чаще всего эктомикоризные грибы. В местах скопления мицелия одного из таких грибов рода Hysterangium было зарегистрировано содержание оксалатов Ca в верхних горизонтах почвы, равное 82 г/м^2 [32]. Такое большое количество оксалатов Ca наблюдается не повсеместно, а в отдельных локусах в “hot spots” – местах, где по тем или иным причинам биохимические процессы идут со значительно большей интенсивностью, чем в окружающей почве [67].

Роль алифатических и ароматических НМОК в выветривании минералов. Алифатические НМОК являются одним из основных факторов растворения минералов в почвах, имеющих кислую реакцию, поскольку они обеспечивают возможность образования на поверхности минералов протонированных комплексов и комплексов с участием органических лигандов, которые поляризуют и ослабляют связи металла с остальными ионам кристаллической решетке. Образование таких комплексов с последующим переходом в раствор ионов металлов в окружении молекул воды или лигандов рассматривается в настоящее время как основной механизм растворения труднорастворимых минералов. При этом концентрация комплексов на поверхности признается главным фактором, контролирующим скорость растворения [43, 44, 87, 88]. Эти теоретические представления нашли многочисленные экспериментальные подтверждения в опытах по растворению разных минералов с участием НМОК.

В 0.01 М растворах лимонной, винной, салициловой и таниновой кислот скорость растворения основных породообразующих минералов возрастала в разы, а по некоторым элементам – на порядки величин по сравнению со скоростью растворения в дистиллированной воде [54, 55]. При введении в систему цитрата скорость растворения кварца увеличилась с $10^{-15.72}$ моль/(м^2 с) в чистой воде до $10^{-14.95}$ моль/(м^2 с) [22, 23]. Скорости растворения альбита [108] и каолинита [29] при прочих равных условиях возрастали на порядок при введении в систему оксалата. Под действием вытяжки из кислого торфянистого горизонта, содержащей большой набор алифатических НМОК и шикимовую кислоту, существенно возрастала скорость растворения микроклина и лабрадорита [99]. По данным [84] под влиянием щавелевой и лимонной кислот в концентрации 0.01 М последовательность освобождения калия из K-содержащих минералов (фракция 20–50 мкм) имела вид: биотит > микроклин = ортоклаз > мусковит. При этом из слоистых силикатов в большей мере освобождались октаэдрические катионы, в меньшей степени калий, и в наименьшей степени – Si. Выветривание и растворение триоктаэдрических слюд под влиянием различных эктомикоризных грибов, микромицетов и ряда бактерий существенно интенсифицируются именно благодаря поступлению в систему НМОК, среди которых преобладает щавелевая кислота [19, 68, 78, 79, 106].

Многие НМОК оказывают более сильное растворяющее действие на минералы по сравнению с минеральными кислотами с такими же значениями pH. Этот эффект проявляется в большей сте-

пени для минералов мафической группы по сравнению с калиевыми и натриевыми полевыми шпатами [81]. Гумусовые кислоты значительно менее активны в процессах растворения минералов по сравнению со многими НМОК за счет образования на минеральной поверхности устойчивых полиядерных поверхностных комплексов. Прямой эксперимент показал, что при прочих равных условиях растворение γ-Al_2O_3 происходило в несколько раз быстрее под влиянием экссудатов эктомикоризных грибов, чем под действием ГК [76].

Роль алифатических НМОК в увеличении доступности элементов питания. Усиление растворения минералов приводит к освобождению из них и переходу в раствор элементов питания растений. В рассмотренных выше опытах с триоктаэдрическими слюдами из минералов освобождались и становились доступными для растений важнейшие элементы питания: K и Mg [19, 68, 78, 79, 106].

Роль НМОК очень велика в обеспечении растений усвояемыми соединениями фосфора, дефицит которого в большинстве почв связан с тем, что фосфаты образуют в почвах труднорастворимые соединения или прочно адсорбируются на поверхности почвенных частиц и агрегатов. Установлено, что для ряда видов растений, в том числе и для определенных сортов сельскохозяйственных культур, в условиях дефицита P в цитозоле корней накапливаются НМОК. Соответственно, в корневых экссудатах наблюдается увеличение в несколько раз концентрации алифатических НМОК, особенно малата и цитрата [52], и усиливается растворение минералов – носителей P. В экссудатах увеличивается также содержание и активность фосфатазы, необходимой для перевода органических соединений фосфора в усвояемую форму [60].

Экспериментально установлено, что оксалат может успешно конкурировать с фосфатом за сорбционные центры на иллювиальных горизонтах сподосолей, обогащенных оксидами-гидроксидами Fe и Al и аморфными алюмосиликатами, что приводит к уменьшению сорбции фосфата в присутствии оксалата [25]. Сорбция фосфатазы на гетите, каолините и илистых фракциях из алфисоли и оксисоли снижается в присутствии фосфатов и некоторых алифатических НМОК. По способности уменьшать сорбцию этого фермента анионы образуют ряд: фосфат > тартрат > > оксалат > ацетат [53].

Сорбция цитрата на образцах лювисоли, хромик камбисоли и феррасоли может, как увеличивать, так и уменьшать усвояемость фосфатов за счет действия двух разных механизмов [36]. Первый из них хорошо известен и заключается в конкуренции этих двух анионов за сорбционные центры, он в наибольшей степени проявляется в ферросолях с высоким содержанием гетита, в результате чего содержание усвояемых фосфатов в присутствии цитрата увеличивается. Второй механизм осуществляется на иллитах и в меньшей мере на смектитах в лювисолях и камбисолях и заключается в следующем. Сорбция цитрата на 2 : 1 минералах приводит к появлению на поверхности небольшого отрицательного заряда, что усиливает поглощение Ca^{2+}, а сорбция Ca^{2+}, в свою очередь, вызывает дополнительную сорбцию фосфата за счет электростатического взаимодействия. В результате содержание усвояемых фосфатов снижается [36].

Еще одна важная функция алифатических НМОК заключается в увеличении содержания усвояемых соединений Fe в почвах при его дефиците. В корнях, листьях и других частях многих растений в условиях дефицита Fe значительно возрастает концентрация алифатических НМОК, особенно цитрата и малата и активизируется ферри-хелат-редуктаза. В результате происходят изменения в физиологических процессах в растениях, связанных с циклом Fe, и возрастает поток алифатических НМОК в окружающую среду [15, 60]. Под влиянием НМОК увеличивается мобилизация соединений Fe и его усвояемость. Указанные механизмы играют особенно большую роль в карбонатных почвах, на которых растения часто заболевают хлорозом из-за недостатка Fe.

Некоторые экологические функции НМОК. Выявлена значимая корреляция между содержанием алифатических НМОК в почвах и высотой и диаметром стволов деревьев. Это можно объяснить тем, что НМОК, поступающие с экссудатами корней (щавелевая, винная и сукциновая), способны деполимеризовать высокомолекулярные гумусовые вещества, и при деполиконденсации освобождаются и становятся активными гормоны роста [74, 80].

Несмотря на то, что на долю алифатических НМОК в органогенных горизонтах приходится не более 10% от общего содержания водорастворимого углерода [86], они играют большую роль в формировании кислотно-основной буферности и кислот-нейтрализующей способности почвенных растворов.

Буферность к кислоте НМОК в 5 раз превышает этот показатель для основной части водорастворимого органического вещества, что связано с большим количеством функциональных групп в расчете на 1 г углерода, чем свойственно высокомолекулярным гумусовым кислотам, и широким спектром значений pKa. По данным титрования выделяются три диапазона значений pKa алифатических НМОК: 2.5–3, 3.5–4.5 и 5.5–6.0, и в целом эти кислоты способны обеспечить до 14% буферности к кислоте почвенных растворов в подзолистых почвах [24].

Алифатические НМОК могут быть важным фактором детоксикации при повышении концентрации Al, Fe, Mn и некоторых других металлов в почвенном растворе до токсичного уровня за счет образования прочных комплексных соединений с металлами [46, 60].

В обзоре Барсело [20] отмечено, что при достижении порога токсичной концентрации Al в растворе во многих видах растений начинает действовать защитный механизм, который заключается в увеличении концентрации НМОК как в самом растении, так и в корневых экссудатах. За счет образования прочных комплексов анионов НМОК с Al и в растении, и в растворе, его токсичное действие уменьшается, что подтверждается результатами многих экспериментов. В условиях модельного вегетационного опыта концентрация цитрата и малата в экссудатах корней *Lupinus albus* L. возрастает в разы по сравнению с контролем уже через 2 ч после добавления нитрата Al в раствор в концентрации 100 мкмоль/л [93]. В другом модельном вегетационном опыте было показано, что в условиях высокой концентрации Al в растворе добавление в систему салициловой кислоты вызывает повышение концентрации лимонной кислоты в экссудатах корней *Glycine max* L., что снижает токсичное действие Al [71]. В экспериментах в ризобоксах состав и концентрация НМОК в экссудатах корней двух разных сортов соевых бобов существенно изменялись в зависимости от чувствительности сорта к Al и от стадии развития растения. Сумма НМОК в экссудатах во все периоды была достоверно больше для сорта, толерантного к Al, чем для сорта, чувствительного к Al. На стадии проростков среди НМОК преобладали сукциновая и винная кислоты, на стадии цветения – молочная и щавелевая, на стадии образования стручков – сукциновая и молочная [110]. Таким образом, образование и выделение алифатических НМОК с корневыми экссудатами является одним из механизмов, обеспечивающих толерантность растений к Al.

НМОК оказывают влияние на поведение в почвах некоторых органических поллютантов. В модельном опыте образцы почв Paleudalt и Typic Paleudalf, искусственно загрязненные фенантреном и пиреном, инкубировали в стерильных и нестерильных условиях с лимонной и щавелевой кислотами в разных концентрациях в течение разных промежутков времени до двух месяцев. После окончания инкубирования содержание полиароматических углеводородов (**ПАУ**) определяли в бутаноловой вытяжке. Количество фенантрена и пирена, извлекаемых бутанолом, повышалось в обеих почвах с увеличением количества добавленных НМОК, и этот эффект в большей степени проявлялся при добавлении лимонной кислоты [70].

Аналогичный модельный опыт проводили на образцах болотных отложений мангровых зарослей в окрестностях Гонконга. Образцы, искусственно загрязненные трех-, четырех- и пятичленными ПАУ в разных дозах, инкубировали с малеиновой, сукциновой, молочной, яблочной, лимонной и глютаровой кислотами, внесенными в разных количествах. В одном варианте опыта растения отсутствовали, в другом – на исследуемых образцах выращивали виды растений, типичные для мангровых ландшафтов: *K. obovata* Sheue, *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Poir и *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. После окончания опыта определяли содержание экстрагируемых ПАУ и активность дегидрогеназы. Установлено, что влияние НМОК на подвижность ПАУ были разным для разных видов растений, но, в целом, внесение НМОК, особенно сукциновой и молочной кислот, приводило к увеличению подвижности ПАУ и их удалению из загрязненных отложений. Под влиянием НМОК возрастала активность дегидрогеназы, что также способствовало уменьшению загрязнения отложений [105].

В присутствии оксалата увеличивается десорбция DDT из почв, что было экспериментально подтверждено результатами модельных опытов на образцах алтисолей, моллисолей, алфисолей и алтисолей Китая. При этом аналогичное десорбирующее действие оказывали экссудаты корней кукурузы, пшеницы и райграса, содержащие различные НМОК [72].

Результаты рассмотренных модельных опытов могут быть использованы при разработке приемов фиторемедиации.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект 19-29-05028 МК.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Артемкина Н.А., Горбачева Т.Т., Лукина Н.В.* Низкомолекулярные органические кислоты в почвенных водах лесов Кольского полуострова // Лесоведение. 2008. № 6. С. 37–44.
2. *Караванова Е.И.* Водорастворимые органические вещества: фракционный состав и возможности их сорбции твердой фазой лесных почв (обзор литературы) // Почвоведение. 2013. № 8. С. 924–936.
3. *Кауричев И.С., Ноздрунова Е.М.* О миграции и качественном составе водорастворимого органического вещества в почвах лесолуговой зоны // Изд. ТСХА. Почвоведение и агрохимия. 1962. № 5. С. 91–106.
4. *Кауричев И.С., Иванова Т.Н., Ноздрунова Е.М.* О содержании низкомолекулярных органических кислот в составе водорастворимого органического вещества почв // Почвоведение. 1963. № 3. С. 27–35.

5. *Кауричев И.С., Фролова Л.Н.* Водорастворимые органические вещества индивидуальной природы в лесных подстилках // Докл. ТСХА. 1965. Вып. 115. С. 19–24.
6. *Кауричев И.С. и др.* Качественный состав водорастворимого органического вещества, извлекаемого из гумифицированных и негумифицированных лесных подстилок // Известия ТСХА. 1972. № 2. С. 100–109.
7. *Малинина М.С., Иванилова С.В.* Фенольные соединения в растворах различных типов почв Центрального лесного заповедника // Почвоведение. 2008. № 4. С. 421–430.
8. *Мотузова Г.В., Зорина А.В., Степанов А.А.* Водорастворимые органические вещества подстилок Al–Fe-гумусовых подзолов Кольского полуострова // Почвоведение. 2005. № 1. С. 65–73.
9. *Орлов Д.С.* Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 325 с.
10. *Соколова Т.А., Толпешта И.И., Лысак Л.В., Завгородняя Ю.А., Чалова Т.С., Карпухин М.М., Изосимова Ю.Г.* Биологические характеристики и содержание подвижных соединений Fe, Al и Si в ризосфере ели в подзолистой почве // Почвоведение. 2018. № 11. С. 1330–1339.
11. *Тимофеева Е.А.* Неоднородность химического состава жидкой фазы основных типов почв ЦЛГБЗ. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 24 с.
12. *Яшин И.М., Кауричев И.С.* Роль низкомолекулярных органических кислот в абиогенной трансформации гумусовых веществ в почвах таежно-лесной зоны // Известия ТСХА. 1992. Вып. 5. С. 36–49.
13. *Яшин И.М., Кауричев И.С.* Педогенные функции водорастворимых органических веществ в таежных ландшафтах // Почвоведение. 1992. № 10. С. 49–61.
14. *Яшин И.М., Шишов Л.Л., Раскатов В.А.* Методология и опыт изучения миграции веществ. М.: Изд-во МСХА, 2001. 173 с.
15. *Abadía Javier, López-Millán Ana-Flor, Adamo Rombolá, Anunciacin Abadía.* Organic acids and Fe deficiency: a review // Plant and Soil. 2002. V. 241. P. 75–86.
16. *Angst Gerrit, Kögel-Knabner Ingrid, Kirfel Kristina, Hertel Dietrich, Mueller Carsten W.* Spatial distribution and chemical composition of soil organic matter fractions in rhizosphere and non-rhizosphere soil under European beech (*Fagus sylvatica* L.) // Geoderma. 2016. V. 264. P. 179–187.
17. *Bailey V.L., Smith A.P., Tfaily M., Fansler S.J., Bond-Lamberty B.* Differences in soluble organic carbon chemistry in pore waters sampled from different pore size domains // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 107. P. 133–143.
18. *Balland C., Poszwa A., Leyval C., Mustin C.* Dissolution rates of phyllosilicates as a function of bacterial metabolic diversity // Geochim. Cosmochim. Acta. 2010. V. 74. P. 5478–5493.
19. *Balogh-Brunstad Zsuzsanna, Keller C. Kent, Dickinson Thomas J., Stevens Forrest, Li C.Y., Bormann Bernard T.* Biotite weathering and nutrient uptake by ectomycorrhizal fungus, *Suillus tomentosus*, in liquid-culture experiments // Geochim. Cosmochim. Acta. 2008. V. 72. P. 2601–2618.
20. *Barceló Juan, Charlotte Poschenrieder.* Fast root growth responses, root exudates, internal detoxification as clues to the mechanisms of aluminium toxicity and resistance: a review // Environ. Experim. Botany. 2002. V. 48. P. 75–92.
21. *Baziramakenga R., Simard R.R., Leroux G.D.* Determination of organic acids in soil extracts by ion chromatography // Soil Biol. Biochem. 1995. V. 27. № 3. P. 349–356.
22. *Bennet P.C., Melcer M.E., Siegel D.I., Hasset J.P.* The dissolution of quartz in dilute aqueous solutions of organic acids at 25°C // Geochim. Cosmochim. Acta. 1988. V. 52. № 6. P. 1521–1530.
23. *Bennet P.C.* The dissolution of quartz in organic rich aqueous systems // Geochim. Cosmochim. Acta. 1991. V. 55. № 7. P. 1781–1797.
24. *Bergelin A., van Hees P.A.W., Wahlberg O., Lundström U.S.* The acid-base properties of high and low molecular weight organic acids in soil solutions of podzolic soils // Geoderma. 2000. V. 94. P. 223–235.
25. *Bhatti J.S., Comerford N.B., Johnston C.T.* Influence of Oxalate and Soil Organic Matter on Sorption and Desorption of Phosphate onto a Spodic Horizon // Soil Sci. Soc. Am. J. 1989. V. 62. P. 1089–1095.
26. *Cambier P., Sposito Garrison.* Adsorption of Citric Acid by Synthetic Pseudobemite // Clays and Clay Minerals. 1991. V. 39. № 4. P. 369–374.
27. *Chefetz Benny, Eldad Shay, Polubesova Tamara.* Interactions of aromatic acids with montmorillonite: Ca^{2+}- and Fe^{3+}-saturated clays versus Fe^{3+}–Ca^{2+}-clay system // Geoderma. 2011. V. 160. P. 608–613.
28. *Chen Yanhua, Glaus Marin A., Van Loon Luc R., Mäder Urs.* Transport of low molecular weight organic compounds in compacted illite and kaolinite // Chemosphere. 2018. V. 198. P. 226–237.
29. *Chin P.K.F., Mills G.L.* Kinetics and mechanisms of kaolinite dissolution: effects of organic ligands // Chem. Geology. 1991. V. 90. P. 307–317.
30. *Corvasce Maddalena, Zsolnay Adam, Orazio Valeria D., Lopez Raffaele, Miano Teodoro M.* Characterization of water extractable organic matter in a deep soil profile // Chemosphere. 2006. V. 62. P. 1583–1590.
31. *Courty P.-E., Buee M., Diedhiou A.G., Frey-Klett P., LeTacon F., Rineau., Turpault M.-P., Uroz S., Garbaye J.* The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: New perspectives and emerging concepts // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. P. 679–698.
32. *Cromack Kermit, Sollins Phillip, Graustein William C., Speidel Karen, Todd Allen W., Spycher Gody, Li Ching Yu., Todd Robert L.* Calcium Oxalate Accumulation and Soil Weathering in mats of the Hypogenous Fungus *Hysterangium Crassum* // Soil Biol. Biochem. 1979. V. 11. P. 463–468.
33. *Dakora Felix D., Phillips Donald A.* Root exudates as mediators of mineral acquisition in low-nutrient environments // Plant and Soil. 2002. V. 245. P. 35–47.
34. *Dijkstra F.A., Geibe C., Holmström S., Lundström U.S., Van Breemen N.* The effect of organic acids on base cation leaching from the forest floor under six North American tree species // Eur. J. Soil Sci. 2001. V. 52. P. 205–214.
35. *Dubus I.G., Barriuso E., Calvet R.* Sorption of weak organic acids in soils: clofencet, 2,4-D, salycilic acid // Chemosphere. 2001. V. 45. P. 767–774.

36. *Duputel M., Devau N., Brossard M., Jaillard B., Jones D.L., Hinsinger P., Gérard F.* Citrate adsorption can decrease soluble phosphate concentration in soils: Results of theoretical modeling // Appl. Geochem. 2013. V. 35. P. 120–131.
37. *Durman Sandra B., Menendez Ana B., Godeas Alicia M.* Variation in oxalic acid production and mycelial compatibility within field populations of Sclerotinia sclerotiorum // Soil Biol. Biochem. 2005. V. 37. P. 2180–2184.
38. *Essington M.E.* Soil and Water Chemistry. London: Washington D.C. CRC Press, 2004. 534 p.
39. *Fischer H., Ingwersen J., Kuzyakov Y.* Microbial uptake of low-molecular-weight organic substances outcompetes sorption in soil // Eur. J. Soil Sci. 2010. V. 61. P. 504–513.
40. *Fox T.R., Comerford N.B.* Low-Molecular-Weight Organic Acids in Selected Forest Soils of the Southeastern USA // SSS Am. J. 1990. V. 54. № 4. P. 1139–1144.
41. *Fujii Kazumichi, Aoki Maya, Kitayama Kanehiro.* Biodegradation of low molecular weight organic acids in rhizosphere soils from a tropical montane rain forest // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 47. P. 142–148.
42. *Fujii K., Morioka K., Hangs R., Funakawa S., Kosaki and Anderson D.W.* Rapid turnover of organic acids in a Dystric Brunisol under a spruce_lichen forest in northern Saskatchewan, Canada // Can. J. Soil Sci. 2013. V. 93. P. 295–304.
43. *Furrer G., Stumm W.* The role of surface coordination in the dissolution of δ-Al_2O_3 in dilute acids // Chimia. 1983. V. 37. P. 338–341.
44. *Furrer G., Stumm W.* The coordination chemistry of weathering. I. Dissolution kinetics of δ-Al_2O_3 and BeO // Geochim. Cosmochim. Acta. 1986. V. 50. P. 1847–1860.
45. *Gallet Christiane, Pellissier François.* Phenolic Compounds in Natural Solutions of a Coniferous Forest // J. Chem. Ecology. October 1997. V. 23. № 10. P. 2401–2412.
46. *Gangloff S., Stille P., Pierret M.-C., Weber T., Chabaux F.* Characterization and evolution of dissolved organic matter in acidic forest soil and its impact on the mobility of major and trace elements (case of the Strengbach watershed) // Geochim. Cosmochim. Acta. 2014. V. 130. P. 21–41.
47. *Griffiths R.P., Baham J.E., Caldwell B.A.* soil solution chemistry of ectomycorrhizal mats in forest soil // Soil Biol. Biochem. 1994. V. 26. P. 331–337.
48. *Guggenberger G., Zech W.* Composition and dynamics of dissolved carbohydrates and lignin-degradation products in two coniferous forests in N.E. Bavaria, Germany // Soil Biol. Biochem. 1994. V. 26. № 1. P. 19–27.
49. *Hanna K.* Sorption of two aromatic acids onto iron oxides: Experimental study and modeling // J. Colloid Interface Sci. 2007. V. 309. P. 419–428.
50. *Hanna K., Carteret C.* Sorption of 1-hydroxy-2-naphthoic acid to goethite, lepidocrocite and ferrihydrite: Batch experiments and infrared study // Chemosphere. 2007. V. 70. P. 178–186.
51. *He J.Z., De Cristofaro A., Violante A.* Comparison of Adsorption of phosphate, tartrate, oxalate on Hydroxy Aluminum Montmorillonite Complexes // Clays and Clay Minerals. 1999. V. 47. № 2. P. 226–233.
52. *Hoffland Ellis, Boogaard Rici van den, Nelemans Jaap, Findenegg Günter.* Biosynthesis and root exudation of citric and malic acids in phosphate-starved rape plants // New Phytol. 1992. V. 22. P. 675–680.
53. *Huang Qiaoyun, Zhao Zhenhuab, Chen Wenli.* Effects of several low-molecular weight organic acids and phosphate on the adsorption of acid phosphatase by soil colloids and minerals // Chemosphere. 2003. V. 52. P. 571–579.
54. *Huang W.H., Keller W.D.* Dissolution of rock-forming minerals in organic acids: simulated first stage weathering of fresh mineral surface // Am. Mineralogist. 1970. V. 55. № 11–12. P. 2076–2094.
55. *Huang W.H., Keller W.D.* Dissolution of clay minerals in dilute organic acidsat room temperature // Am. Mineralogist. 1971. V. 56. № 5–6. P. 1082–1095.
56. *Hue N.V., Craddock G.R., Adams F.* Effect of organic Acids on Aluminum Toxicity in Subsoils. Soil Sci. Soc // Am. J. 1986. V. 50. № 1. P. 28–34.
57. *Hütsch Birgit W., Augustin Jürgen, Merbach Wolfgang.* Plant rhizodeposition – an important source for carbon turnover in soils // J. Plant Nutr. Soil Sci. 2002. V. 165. P. 397–407.
58. *Jagadamma S., Mayes M.A., Zinn Y.L., Gísladóttir G., Russell A.E.* Sorption of organic carbon compounds to the fine fraction of surface and subsurface soils // Geoderma. 2014. V. 213. P. 79–86.
59. *Inderjit Prasanta C., Bhowmik.* Sorption of benzoic acid onto soil colloids and its implications for allelopathy studies // Biol. Fertil. Soils. 2004. V. 40. P. 345–348.
60. *Jones David L.* Organic acids in the rhizosphere – a critical review // Plant and Soil. 1998. V. 205. P. 25–44.
61. *Jones D.L., Brassington D.S.* Sorption of organic acids in acid soils and its implications in the rhizosphere // Eur. J. Soil Sci. 1998. V. 49. P. 447–455.
62. *Jones D.L., Dennis P.G., Owen A.G., van Hees P.A.W.* Organic acid behavior in soils – misconceptions and knowledge gaps // Plant and Soil. 2003. V. 248. P. 31–41.
63. *Kaiser Klaus, Kaupenjohann Martin, Zech Wolfgang.* Sorption of dissolved organic carbon in soils: effects of soil sample storage, soil-to-solution ratio, temperature // Geoderma. 2001. V. 99. P. 317–328.
64. *Krzyszowska A.J., Blaybock M. J., Vance G.F., David M.B.* Ion-chromatographic analysis of low molecular weight organic acids in spodosol forest floor solution // Soil Sci. Soc. Am. J. 1996. V. 60. № 5. P. 1565–1571.
65. *Kubicki James D., Tunega Daniel, Kraemer Stephan.* A density functional theory investigation of oxalate and Fe(II) adsorption onto the (010) goethite surface with implications for ligand- and reduction-promoted dissolution // Chem. Geology. 2017. V. 464. P. 14–22.
66. *Kuiters A.T., Sarink H.M.* Leaching of phenolic compounds from leaf and needle litter of several deciduous and coniferous trees // Soil Biol. Biochem. 1986. V. 18. № 5. P. 475–480.
67. *Kuzyakov Y., Blagodatskaya E.* Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept, review // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 83. P. 184–199.
68. *Leyval C., Berthelin J.* Weathering of Mica by Roots and Rhizospheric Microorganisms of Pine // Soil Sci. Soc. Am. J. 1991. V. 55. P. 1009–1016.
69. *Li Jiuyu, Xu Renkou.* Adsorption of phthalic acid and salicylic acid and their effect on exchangeable Al ca-

pacity of variable-charge soils // J. Colloid Interface Sci. 2007. V. 306. P. 3–10.

70. *Ling Wanting, Ren Lili, Gao Yanzheng, Zhu Xuezhu, Bingqing Sun.* Impact of low-molecular-weight organic acids on the availability of phenanthrene and pyrene in soil // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. P. 2187–2195.
71. *Liu Ning, You Jiangfeng, Shi Wuliang Liu Wen, Yang Zhenming.* Salicylic acid involved in the process of aluminum induced citrate exudation in *Glycine max* L. // Plant Soil. 2012. V. 352. P. 85–97.
72. *Luo Lei, Zhang Shuzhen, Shan Xiao-Quan, Yong-Guan, Zhu Yong-Guan.* Oxalate and root exudates enhance the desorption of p,p0-DDT from soils // Chemosphere. 2006. V. 63. P. 1273–1279.
73. *Macielag M.J.* Chemical Properties of Antimicrobials and Their Uniqueness // Antibiotic Discovery and Development / Eds. Dougherty T., Pucci M. Boston: Springer, 2012.
74. *Nardi S., Sessi E., Pizzeghello D., Sturaro A., Rella R., Parvoli G.* Biological activity of soil organic matter mobilized by root exudates // Chemosphere. 2002. V. 46. P. 1075–1081.
75. *Norén Katarina, Persson Per.* Adsorption of monocarboxylates at the water/goethite interface: The importance of hydrogen bonding // Geochim. Cosmochim. Acta. 2007. V. 71. P. 5717–5730.
76. *Ochs M.* Influence of humified and non-humified natural organic compounds on mineral dissolution // Chemical Geology. 1996. V. 132. P. 119–124.
77. *Oburger E., Leitner D., Jones D.L., Zygalakis K.C., Schnepf A., Roose T.* Adsorption and desorption dynamics of citric acid anions in soil // Eur. J. Soil Sci. 2011. V. 62. P. 733–742.
78. *Paris F., Bonnaud P., Ranger J., Lapeyrie F. In vitro* weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi. I. Effect of K and Mg deficiency on phyllosilicate evolution // Plant and Soil. 1995. V. 177. P. 191–201.
79. *Paris F., Botton B., Lapeyrie F. In vitro* weathering of phlogopite by ectomycorrhizal fungi. II. Effect of K^+ and Mg^{2+} deficiency and N sources on accumulation of oxalate and H^+ // Plant and Soil. 1996. V. 179. P. 141–150.
80. *Pizzeghello D., Zanella A., Carletti P., Nardi S.* Chemical and biological characterization of dissolved organic matter from silver fir and beech forest soils // Chemosphere. 2006. V. 65. P. 190–200.
81. *Raulund–Rasmussen K., Borggaard O.K., Hansen H.C.B., Olsson M.* Effect of natural organic soil solutes on weathering rates of soil minerals // Eur. J. Soil Sci. 1998. V. 49. № 3. P. 367–523.
82. *Ryan P.R., Delhaize E., Jones D.L.* Function and mechanism of organic anion exudation from plant roots // Annual Rev. Plant Physiol. Plant Molecular Biol. 2001. V. 52. P. 527–560.
83. *Sandnes A., Eldhuset T.D., Wollebæk G.* Organic acids in root exudates and soil solution of Norway spruce and silver birch // Soil Biol. Biochem. 2005. V. 37. P. 259–269.
84. *Song S.K., Huang P.M.* Dynamics of Potassium Release from Potassium-Bearing Minerals as Influeced by Oxalic and Citric Acids // Soil Sci. Soc. Am. J. 1988. V. 52. P. 383–390.
85. *Strobel Bjarne W.* Influence of vegetation on low-molecular-weight carboxylic acids in soil solution – a review // Geoderma. 2001. V. 99. P. 169–198.
86. *Strobel Bjarne W., Hansen Christian Bruun, Borggaard Ole., Kersen Martin K., Raulund-Rasmussen Karsten.* Composition and reactivity of DOC in forest floor soil solutions in relation to tree species and soil type // Biogeochemistry. 2001. V. 56. P. 1–26.
87. *Stumm W.* Chemistry of the solid-water interface. N.Y.: John Wiley, Sons, Inc., 1992. 428 p.
88. *Stumm W., Furrer G., Wieland E., Zinder B.* The effects of complex-forming ligands on the dissolution of oxides and alumino-silicates // The Chemistry of weathering / Ed. Drever J.I. Dordrecht: D. Reidel Publ. Co., 1985. P. 55–74.
89. *Suominen K. Tunen V.K.I., Smolander A.* Characteristics of dissolved organic matter and phenolic compounds in forest soils under silver birch (*Betula pendula*), Norway spruce (*Picea abies*) and Scots pine (*Pinus sylvestris*) // Eur. J. Soil Sci. 2003. V. 54. P. 287–293.
90. *Szymański Wojciech.* Quantity and chemistry of water-extractable organic matter in surface horizons of Arctic soils under different types of tundra vegetation – A case study from the Fuglebergsletta coastal plain (SW Spitsbergen) // Geoderma. 2017. V. 305. P. 30–39.
91. *Tani M., Higashi T.* Vertical distribution of low molecular weight aliphatic carboxylic acids in some forest soils of Japan // Eur. J. Soil Sci. 1999. V. 50. P. 217–226.
92. *Tuason M.M.S., Arocena J.M.* Root organic acid exudates and properties of rhizosphere soils of white spruce (*Picea glauca*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) // Can. J. Soil Sci. 2009. V. 89. P. 287–300.
93. *Valentinuzzi F., Cesco S., Tomasi N., Mimmo T.* Effect of aluminium exposure on the release of organic acids and genistein from the roots of *Lupinus albus* L. plants // Rhizosphere. 2016. V. 1. P. 29–32.
94. *Vance George F., David Mark B.* Chemical characteristics and acidity of soluble organic substances from a northern hardwood forest floor, central Maine, USA. Geochim. Cosmochim. Acta. 1991. V. 55. P. 3611–3625.
95. *Van Hees P.A.W., Lundström U.S.* Equilibrium models of aluminium and iron complexation with different organic acids in soil solution // Geoderma. 2000 V. 94. P. 201–221.
96. *Van Hees P.A.W., Lundström U.S., Giesler R.* Low molecular weight organic acids and their Al-complexes in soil solution–composition, distribution and seasonal variation in three podzolized soils // Geoderma. 2000. V. 94. P. 173–200.
97. *Van Hees P.A.W., Lundström U.S., Starr M., Giesler R.* Factors influencing aluminium concentrations in soil solution from podzols // Geoderma. 2000. V. 94. P. 289–310.
98. *Van Hees Patrick A.W., Jones David L., Godbold Douglas L.* Biodegradation of low molecular weight organic acids in coniferous forest podzolic soils // Soil Biol. Biochem. 2002. V. 34. P. 1261–1272.
99. *Van Hees P.A.W., Lundström U.S., Mörth C.-M.* Dissolution of microcline and labradorite in a forest O horizon extract: the effect of naturally occurring organic acids // Chem. Geology. 2002. V. 189. P. 199–211.
100. *Van Hees P.A.W., Godbold D.L., Jentschke G., Jones D.L.* Impact of ectomycorrhizas on the concentration and

biodegradation of simple organic acids in a forest soil // Eur. J. Soil Sci. 2003. V. 54. P. 697–706.

101. *Van Hees Patrick A.W., Jones David L., Godbold Douglas L.* Biodegradation of Low Molecular Weight Organic Acids in a Limed Forest Soil // Water, Air, Soil Pollution: Focus. 2003. V. 3. P. 121–144.

102. *Van Hees Patrick A.W., Jones David L., Finlay Roger, Godbold Douglas L., Lundström Ulla S.* The carbon we do not see – the impact of low molecular weight compounds on carbon dynamics and respiration in forest soils: a review // Soil Biol. Biochem. 2005. V. 37. P. 1–13.

103. *Vranova V., Rejsek K., Formanek P.* Aliphatic, cyclic, aromatic organic acids, vitamins, carbohydrates in soil: a review // The Scientific World J. V. 2013. Article ID 524239. https://doi.org/10.1155/2013/524239

104. *Wang Ya Nan, Wang Ming Kuang, Zhuang Shun Yao, Tu Ta Chi, Chiang Kai Yin*. Characterization of low-molecular-weight organic acids and organic carbon of taiwan red cypress, peacock pine, moso bamboo in a temperate rain forest // Com. Soil Sci. Plant Analysis. 2007. V. 38. № 1–2. P. 77–91.

105. *Wang Yuanyuan, Fang Ling, Lin Li, Luan Tiangang, Tam Nora F.Y.* Effects of low molecular-weight organic acids and dehydrogenase activity in rhizosphere sediments of mangrove plants on phytoremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons // Chemosphere. 2014. V. 99. P. 152–159.

106. *Wang Weiying, Sun Jingjing, Dong Cuiling, Lian Bin*. Biotite weathering by *Aspergillus niger* and its potential utilisation // J. Soils Sediments. 2016. V. 16. P. 1901–1910.

107. *Whitehead Charles F., Carbonaro Richard F., Stone Alan T.* Adsorption of Benzoic Acid and Related Carboxylic Acids onto FeOOH(Goethite): The Low Ionic Strength Regime // Aquat. Geochem. 2015. V. 21. P. 99–121.

108. *Welch S.A., Ullman W.J.* The effect of organic acids on plagioclase dissolution rates and stoichiometry // Geochim. Cosmochim. Acta. 1993. V. 57. № 12. P. 2725–2736.

109. *Xu R.K., Xiao S.C., Zhang H., Jiang J. Ji G.L.* Adsorption of phthalic acid and Salicylic acid by two variable charge soils as influenced by sulphate and phosphate // Eur. J. Soil Sci. 2007. V. 58. P. 335–342.

110. *Yang Tongyi, Liu Genlin, Li Yongchun, Zhu Simei, Zou Ailan, Qi Jinliang, Yonghua Yang.* Rhizosphere microbial communities and organic acids secreted by aluminum-tolerant and aluminum-sensitive soybean in acid soil // Biol. Fertil. Soils. 2012. V. 48. P. 97–108.

111. *Yu Chenglong, Devlin J.F., Bi Erping*. Bonding of monocarboxylic acids, monophenols and nonpolar compounds onto goethite // Chemosphere. 2019. V. 214. P. 158–167.

112. *Zhang Xinyu, Zhang Lin, Zou Xiang, Han Feiyu, Yan Ziping, Li Zhen, Hu Shuijin*. Semi-quantitative analysis of microbial production of oxalic acid by montmorillonite sorption and ATR-IR // Appl. Clay Sci. 2018. V. 162. P. 518–523.

Low-Molecular-Weight Organic Acids in Soils: Sources, Composition, Concentrations, Functions (Review)

T. A. Sokolova*

Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

**e-mail: sokolt65@mail.ru*

The main sources of the low-molecular aliphatic and aromatic organic acids (LMWOA) in soils are plant residues, root exudates and metabolites of microorganisms. In soil solutions from the organic horizons of forest soils oxalic, citric and malic acids dominate among aliphatic carboxylic acids, while aromatic acids are represented mainly by substituted and non-substituted benzoic and cinnamic acids. The concentrations of LMWOAs in plant tissues, root exudates and microbial metabolites vary commonly from some millimoles/liter to some tens of millimoles/liter. In soil solutions these values decrease by 1–2 orders of magnitude due to the sorption and biodegradation of LMWOAs, their migration downward the profile and dilution effect. LMWOA sorption increases with the lowering of pH values and rises in soils with high content of Fe hydroxides and short-range aluminosilicate clays. Polybasic acids are bound more tightly to solid particles than monobasic acids. The sorption mechanisms vary as affected by the pH values and the molecular structure of acids and include ligand exchange, formation of innersphere and outersphere surface complexes, cation bridge bond. For some aromatic acids hydrophobic interaction is possible. Biodegradation of LMWOA proceeds very rapidly, this is why their life time is commonly limited by some hours. Some important functions of LMWOA in soils and landscapes are discussed: participation in the global carbon cycle, in mineral weathering, in mobilization and translocation of Al and Fe, in mobilization of Fe and P compounds in soils with the deficit of these elements, in formation of acid-base buffering of natural waters and in the lowering of toxic effect of Al, heavy metals and some organic pollutants.

Keywords: sorption, biodegradation, Fe and P mobilization, acid-base buffering capacity, Al toxicity

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 576–589

ФИЗИКА ПОЧВ

УДК 634.4

ДИНАМИКА ТЕМПЕРАТУРЫ МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВ В ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД НА ФОНЕ ПОВЫШЕНИЯ СРЕДНЕГОДОВОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОЗДУХА

© 2020 г. О. И. Худяков[a], *, О. В. Решоткин[a]

[a] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, ул. Институтская, 2, Пущино, Московской обл., 142290 Россия

*e-mail: oix@rambler.ru

Поступила в редакцию 11.09.2018 г.
После доработки 22.10.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Проанализированы данные по температуре воздуха и почв, формирующихся в пределах Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области: подбура мерзлотного оподзоленного песчаного (Spodic Turbic Cryosol) и мерзлотной дерновой суглинистой почвы (Turbic Cryosol). Показано, что последние десятилетия характеризуются устойчивой тенденцией к потеплению; среднегодовая температура воздуха в 2001–2010 гг. превысила климатическую норму на 1.4–1.5°С. Повышение температуры воздуха наблюдалось в холодный и теплый периоды года. Температурный отклик песчаной и суглинистой почв на это потепление оказался разным. В холодный период года в почвах отмечается повышение температуры. В теплый период для песчаной почвы характерно повышение температуры и увеличение глубины сезонного протаивания, а для суглинистой – понижение температуры и уменьшение глубины сезонного протаивания. Показано важное значение снежного покрова, как фактора, замедляющего осеннее промерзание и весеннее протаивание, а также уменьшающего или увеличивающего влажность и степени льдистости почвы. Установлено, что промерзание и нахождение песчаных и суглинистых почв в мерзлом состоянии происходит при температуре, установившейся на контакте снег–почва, которая в самый холодный месяц года (январь) выше температуры воздуха по данным метеостанций Верхоянск и Оймякон на 12.6 и 14.3°С и выше температуры на поверхности снега на 14.9 и 16.0°С. Понижение летних температур в мерзлотной суглинистой почве объясняется повышением затрат тепла на фазовые переходы лед–вода при протаивании.

Ключевые слова: потепление, криолитозона, многолетняя мерзлота, отепляющее свойство снега, сезонное промерзание–протаивание, глубина сезонного протаивания

DOI: 10.31857/S0032180X2005007X

ВВЕДЕНИЕ

Современное потепление отмечается на глобальном, континентальном и региональном уровнях [5, 26]. На фоне других факторов потепление связывают с резонансным эффектом антропогенного загрязнения окружающей среды продуктами хозяйственной деятельности, формирующими парниковый эффект [16], и природным ростом энергетических параметров современного климата [23].

В условиях современного потепления отклик температурного параметра в почвах сезонного промерзания (почвы холодной фации) и в почвах, формирующихся в зоне распространения многолетней мерзлоты (почвы мерзлотной фации), носит разнонаправленный характер. Показано, что современное потепление в почвах холодной фации сопровождается уменьшением глубины сезонного промерзания, увеличением глубины проникновения положительных температур в песчаную и суглинистую почвы лесотундры, увеличением суммы положительных температур в почвах в вегетационный сезон, уменьшением длительности пребывания почвы в мерзлом состоянии. Увеличение термообеспеченности песчаных и суглинистых почв сезонного промерзания при потеплении создает благоприятные условия для продвижения лесных сообществ к северу [26].

В мерзлотных почвах особую проблему представляют изменения температурного режима, определяющие глубину протаивания–промерзания многолетней мерзлоты криолитозоны и обводненность протаившего слоя многолетней мерзлоты [9–11, 17, 19, 30]. В зоне распространения многолетней мерзлоты показана существенная пространственная неоднородность изменения температуры почвогрунтов при потеплении [7, 11, 27, 28]. За период 1963–2011 гг. глубина се-

зонного протаивания увеличивалась в пределах 1 см/год на большинстве станций Восточной Сибири и Дальнего Востока, но на отдельных станциях на западе Якутии глубина протаивания уменьшалась на 3–4 см/год [11, 27, 28].

Увеличение глубины протаивания активного слоя с включением органического вещества в оттаявшей вечной мерзлоте в биогеохимический цикл, может привести к росту эмиссии парниковых газов в атмосферу [1, 2], значительно усилить парниковый эффект так же, как при формировании температурного максимума в голоцене [15]. Однако существует и другая точка зрения, в основе которой лежит представление о современном замедлении потепления [7, 28].

Ранее по модельным построениям сделан прогноз, что с учетом скорости повышения температуры многолетнемерзлых грунтов до 0.05°С/год в XXI в. следует ожидать увеличения глубины сезонного протаивания [1, 13, 31–33]. При наименее агрессивном антропогенном сценарии к концу XXI в. слой сезонного протаивания многолетней мерзлоты увеличится в среднем на 0.4–0.5 м в Западной и Восточной Сибири и на 2–2.5 м и более – в Байкальском регионе. При наиболее агрессивном сценарии глубина сезонного протаивания многолетней мерзлоты увеличится на 0.7–1.2 м в высоких широтах Евразии и Северной Америки и на 3–6 м на южной границе криолитозоны [2].

Риск катастрофических последствий для почв и почвенного покрова, промышленных объектов и социальной инфраструктуры, связанных с деградацией многолетней мерзлоты резко возрастает с увеличением глубины сезонного протаивания–промерзания. Увеличение глубины сезонного протаивания почв связывают с повышением температуры воздуха [3, 8, 13, 15, 18], увеличением мощности снежного покрова, как теплоизолирующего природного фактора [17], растительным покровом [14] и антропогенной деятельностью [6, 12].

Существующие модельные и прогнозные построения основаны на учете прямого влияния современного и прогнозного потепления на глубину протаивания мерзлотных почв. В основу таких моделей заложен принцип, что чем выше температура воздуха, тем больше глубина сезонного протаивания почвы. Однако в центральных районах Якутии за период 1965–1999 гг., несмотря на повышение среднегодовой температуры воздуха на 2–2.5°С, среднегодовая температура грунтов на участке луга понизилась на 0.2–0.5°С, а в сосновом лесу – на 0.1–0.2°С [17]. На Чукотке при общем потеплении в период 1963–2011 гг. в последнем десятилетии отмечаются отрицательные тренды, при которых температура почвогрунтов понизилась на –0.2...–0.6°С/10 лет [29].

В таких случаях, как правило, понижение температуры почвогрунтов зоны распространения многолетней мерзлоты при потеплении авторы [17, 29] связывают с уменьшением отепляющего влияния снежного покрова, уменьшением высоты снежного покрова, но не указывают на сколько уменьшилась его среднегодовая высота, относительно климатической нормы (**КН**), чтобы проявился эффект уменьшения отепляющего влияния.

Площадь распространения почв, формирующихся в условиях многолетней мерзлоты (криолитозоны), в России достигает 63%. Около 37% занимают почвы, формирующиеся в условиях сезонного промерзания–протаивания. В этой связи динамика глубины сезонного протаивания–промерзания почв в условиях современного потепления приобретает особую важность для народного хозяйства России.

Настоящая работа посвящена изучению влияния снежного покрова и фазовых переходов лед–вода на динамику температуры мерзлотных почв различного гранулометрического состава при современном потеплении.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Динамику температуры снежного покрова, почв и глубины протаивания (за каждый месяц и по сезонам года) при современной тенденции потепления рассматривали на примере подбура мерзлотного оподзоленного песчаного (Spodic Turbic Cryosol), характеризуемого данными метеостанции Верхоянск (координаты 67.55° N и 133.38° E), мерзлотной дерновой суглинистой почвы, подстилаемой галечниковыми отложениями (Turbic Cryosol), характеризуемой данными метеостанции Оймякон (координаты 63.25° N и 143.15° E), и стационарных исследований, проведенных на мерзлотно-таежных суглинистых почвах (Turby-Cambic Cryosols) в Тунгиро-Олекминском районе Забайкальского края [24]. Все пункты исследований лежат в пределах Восточно-Сибирской мерзлотно-таежной области [20] с холодным резко континентальным климатом и сплошным развитием многолетнемерзлых пород. Анализировали теплозащитное свойство снега при промерзании, нахождение в мерзлом состоянии и при протаивании мерзлотной почвы. Для этого в стационарных исследованиях одновременно с измерением температуры воздуха и почвы, измеряли температуру снега на поверхности, на разных глубинах и на контакте снег–почва [21, 24].

Исходную информацию об осадках, температуре воздуха, почвы и высоты снежного покрова по метеостанциям Верхоянск и Оймякон брали из книги [24], справочника по климату [22] и WEB-сайта ВНИИГМИ-МЦД [34].

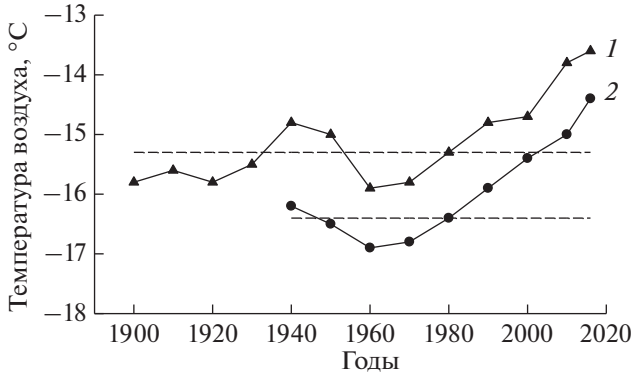

Рис. 1. Динамика среднегодовой температуры воздуха (сплошная линия) относительно климатической нормы (пунктирная линия) на метеостанциях Верхоянск (*1*) и Оймякон (*2*).

По метеостанциям Верхоянск и Оймякон средние десятилетние температурные характеристики воздуха и почв на стандартных глубинах: 20, 40, 80, 160 и 320 см за весь период наблюдений получали расчетным методом на основе данных метеостанций. На участках Тунгиро-Олекминского стационара, за время его работы (1977–1981 гг.), в период промерзания, нахождения почвы в мерзлом состоянии и протаивания каждый понедельник меняли ленты самописцев, измеряли высоту снега и температуру: воздуха, поверхности снега, снега на различных глубинах, на контакте снег–почва, почвы на стандартных глубинах, включая глубины 1, 5, 10, 15 и 20 см. По результатам измерений строили термограммы распределения температур в системе воздух–снег–почва. Термограмма каждого месяца холодного периода года включала динамику температур воздуха на высоте 2 м (высота установки метеобудки, в которой вмонтированы недельные самописцы (термограф и гигрограф), максимальный, срочный и минимальный спиртовые термометры), распределение температур в снежном покрове от поверхности снега до контакта снег–почва и распределение температур в почве от контакта снег–почва по означенным глубинам.

На термограммах термоизоплеты проводили с шагом 2, 3 и 5°С. Полученные термограммы за холодный период на стационарных участках с учетом температуры воздуха, высоты снежного покрова, характера распределения температур в снежном покрове, на контакте снег–почва и температуры почвы на глубинах 1, 5, 10, 15 и 20 см и на стандартных глубинах явились базовой основой для определения температуры на поверхности снега и на контакте снег–почва на метеостанциях Верхоянск и Оймякон.

По динамике среднедесятилетних значений каждого месяца холодного периода года за 2001–2010 гг. температуры воздуха, высоты снежного покрова и температуры на глубине 20 см песчаной и суглинистой почв метеостанций Верхоянск и Оймякон с использованием полученной термограммы на Тунгиро-Олекминском стационаре определяли динамику температуры на поверхности снега и на контакте снег–почва.

Динамику температуры на контакте снег–почва анализировали относительно динамики температуры на поверхности снега, температуры воздуха 2001–2010 гг. и климатической нормы температуры воздуха.

Всемирной метеорологической организацией в качестве КН предложена средняя величина параметров климата за период 1961–1990 гг. В данной работе КН параметров рассматривается как зональный климатический стандарт или базовая характеристика зональных климатических условий почвообразования, относительно которых характеризуется динамика температуры воздуха, снежного покрова и почвы. Данный подход рассматривался в работе [26].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

За период инструментальных наблюдений динамика температуры воздуха в Оймяконе и Верхоянске носит синхронный колебательный характер. Отмечаются два периода похолодания, когда среднедесятилетняя температура воздуха была ниже КН, и два периода потепления, когда среднедесятилетняя температура воздуха была выше КН (рис. 1). Наибольшее повышение средней годовой температуры воздуха относительно КН (на 0.17 и 0.20°С соответственно) отмечается за 2011–2016 гг.

В Верхоянске тренд повышения температуры воздуха совпадает с увеличением высоты снежного покрова, максимальная средняя из наибольших декадных высот снега за 1930–2017 гг. увеличилась на 2.4 см. В Оймяконе повышение температуры воздуха происходило на фоне средней величины высоты снежного покрова, средняя из наибольших декадных высот снега за 1943–2017 гг. уменьшилась на 0.7 см (рис. 2).

Среднегодовая температура воздуха складывается из температур холодного и теплого периодов года. В холодный период года (октябрь–апрель) за 2001–2010 гг. в Верхоянске и Оймяконе средняя температура воздуха превышала КН на 1.2 и 1.4°С соответственно (табл. 1). Сумма отрицательных температур воздуха за этот период была меньше КН (–6886°С) в Верхоянске на 300°С, а в Оймяконе меньше КН (–7123°С) на 291°С.

В теплый период года (май–сентябрь) средняя температура воздуха 2001–2010 гг. в Верхоянске и Оймяконе превышала КН на 1.4 и 0.9°С соответственно (табл. 2). За данный период сумма темпе-

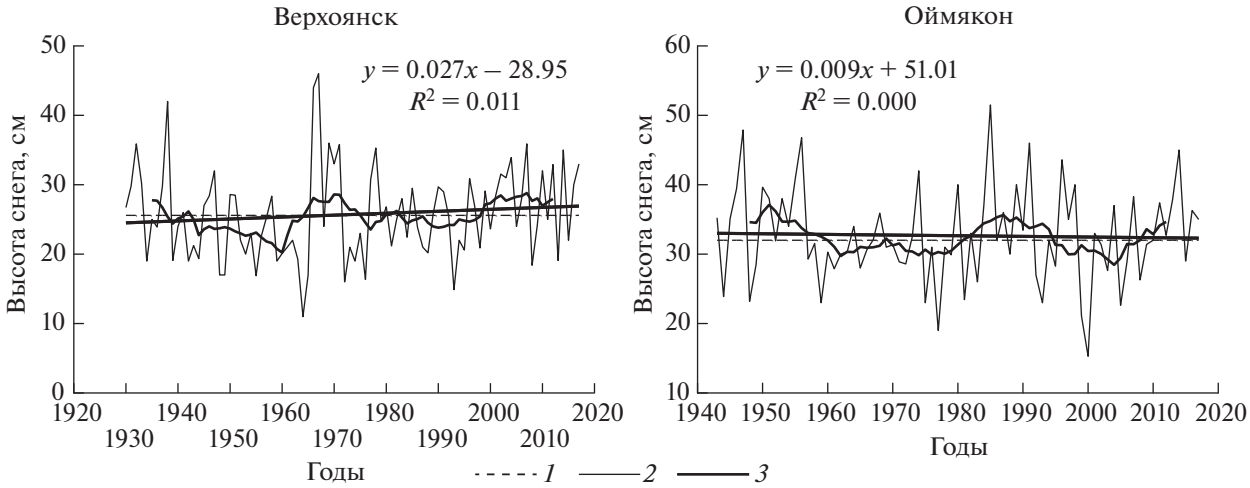

Рис. 2. Высота снежного покрова по метеостанциям: *1* – климатическая норма, *2* – 11-летнее скользящее среднее, *3* – линейная регрессия.

ратур воздуха выше 10°С превысила КН в Верхоянске (1196°С) на 145°С, а в Оймяконе (1083°С) на 106°С. Таким образом, в холодный и теплый периоды года в районе исследования отмечалось потепление климата относительно КН.

Теплозащитное свойство снежного покрова при промерзании и мерзлом состоянии почвы. Промерзание исследуемых почв начинается при полном отсутствии снежного покрова. В холодный период 2001–2010 гг. средняя высота снежного покрова в Верхоянске превышала КН на 2.5 см, а в Оймяконе она была меньше КН на 0.5 см. Среднедесятилетняя температура поверхности снега холодного периода 2001–2010 гг. на метеостанциях была ниже температуры воздуха за этот период на 3.1 и 3.4°С соответственно. В свою очередь, среднедесятилетняя температура на контакте снег–почва холодного периода 2001–2010 гг. была выше температуры поверхности снега за этот период на 12.5 и 13.1°С соответственно.

При промерзании, нахождении почвы в мерзлом состоянии и при протаивании почвы среднедесятилетняя температура на поверхности снега каждого месяца за 2001–2010 гг. была ниже температуры воздуха за этот период и изменялась в диапазоне от –15.7 до –47.5°С в Верхоянске и от –17.4 до –49.8°С в Оймяконе, достигнув своего минимума в январе. Среднедесятилетняя температура каждого месяца на контакте снег–почва холодного периода 2001–2010 гг. в Верхоянске изменялась в диапазоне от –9.1 до –33.4°С, а в Оймяконе от –7.3 до –33.8°С, достигнув самых низких значений в феврале и в январе. Из этого следует, что теплозащитные свойства снежного покрова в холодный период года сдерживают интенсивность проникновения нулевых и отрицательных температур, формируя на контакте снег–почва температурные условия промерзания почвы, которые в осенние месяцы (октябрь, ноябрь) выше температуры поверхности снежного покрова в 1.6 и 1.9 раза, а в зимние месяцы (декабрь, январь и февраль) в 1.6, 1.4 и 1.5 раза.

Несколько иная закономерность распределения температур складывается в системе воздух–поверхность снега на контакте снег–почва в период весеннего протаивания. Так, на 13 ч 26 марта на Тунгиро-Олекминском стационарном участке температура воздуха составила 4°С, температура на поверхности снега составила –1.5°С, при высоте снежного покрова 15 см температура на контакте снег–почва равнялась –10.4°С [24]. Из этого следует, что температура на контакте снег–почва на 8.9°С ниже температуры поверхности снега. По метеостанциям Верхоянск и Оймякон в начале весеннего периода протаивания (апрель) температура на контакте снег–почва была соответственно на 1.5 и 3.5°С ниже температуры воздуха. При промерзании почвы температура воздуха в октябре и ноябре в 2001–2010 гг. была выше КН, что относит эти два месяца к периоду потепления. В осенний сезон 2001–2010 гг. в Верхоянске и Оймяконе среднедесятилетняя температура ноября достигла –32.2 и –33.1°С соответственно, что выше КН на 4.5 и 4.1°С. Высота снежного покрова в обоих пунктах составила 13.7 см, температура на контакте снег–почва: –19.1 и –21.2°С, а температура почвы на глубине 20 см: –13.3 и –13.1°С соответственно.

В зимний сезон 2001–2010 гг. в Верхоянске и Оймяконе среднемесячная температура на поверхности снега в декабре, январе и феврале была ниже температуры воздуха на 3.8, 2.3, 1.9 и на 2.9, 1.7, 2.0°С соответственно. Температура на контакте снег–почва в декабре, январе и феврале в

Таблица 1. Изменение температуры воздуха, снега, песчаной и суглинистой почв в холодный период года

Показатель	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	Март	Апрель	Среднее
Песчаная почва								
t воздуха (КН), °С	–14.9	–36.7	–43.6	–47.0	–42.7	–30.0	–12.9	–32.5
t воздуха (2001–2010 гг.), °С	–14.5	–32.2	–43.0	–45.2	–43.2	–28.7	–12.2	–31.3
Изменение	+0.4	+4.5	+0.6	+1.8	–0.5	+1.3	+0.7	+1.2
Высота снега (КН), см	5.3	11.7	16.4	19.5	22.1	22.9	17.6	16.5
Высота снега (2001–2010 гг.), см	5.0	13.7	19.1	22.8	25.5	26.6	20.2	19.0
Изменение	–0.3	+2.0	+2.7	+3.3	+3.4	+3.7	+2.6	+2.5
t поверхности снега (2001–2010 гг.), °С	–15.7	–36.9	–46.8	–47.5	–45.1	–32.4	–16.7	–34.4
t на контакте снег–почва (2001–2010 гг.), °С	–9.1	–19.1	–27.7	–32.6	–33.4	–29.4	–13.7	–23.6
Отепляющий эффект снега, °С	+6.6	+17.8	+19.1	+14.9	+11.7	+3.0	+3.0	+10.8
t почвы на глубине 20 см (КН), °С	–5.0	–16.9	–23.4	–26.4	–26.5	–23.0	–13.3	–20.3
t почвы на глубине 20 см (2001–2010 гг.)	–3.9	–13.3	–20.2	–25.3	–26.3	–22.5	–11.9	–17.6
Изменение	+1.1	+3.4	+3.2	+1.1	+0.2	+0.5	+1.4	+2.7
t почвы на глубине 320 см (КН), °С	–3.2	–3.8	–6.3	–9.0	–10.9	–12.3	–12.7	–8.3
t почвы на глубине 320 см (2001–2010 гг.)	–2.4	–2.3	–3.2	–6.6	–9.4	–11.8	–12.3	–6.9
Изменение	+0.8	+1.5	+3.1	+2.4	+1.5	+0.5	+0.4	+1.4
Суглинистая почва								
t воздуха (КН), °С	–16.2	–37.2	–45.6	–47.0	–42.9	–32.3	–14.4	–33.7
t воздуха (2001–2010 гг.), °С	–14.3	–33.1	–44.8	–48.1	–43.3	–29.3	–13.2	–32.3
Изменение	+1.9	+4.1	+0.8	–1.1	–0.4	+3.0	+1.2	+1.4
Высота снега (КН), см	6.5	14.8	20.5	24.2	28.2	29.7	23.1	21.0
Высота снега (2001–2010 гг.), см	4.4	13.7	20.6	23.8	26.8	29.1	24.8	20.5
Изменение	–2.1	–1.1	+0.1	–0.4	–1.4	–0.6	+1.7	–0.5
t поверхности снега (2001–2010 гг.), °С	–17.4	–38.3	–47.7	–49.8	–45.3	–33.7	–17.5	–35.7
t на контакте снег–почва (2001–2010 гг.), °С	–7.3	–21.2	–26.5	–33.8	–27.7	–24.9	–16.7	–22.6
Отепляющий эффект снега, °С	+10.1	+17.1	+21.2	+16.0	+17.6	+8.8	+0.8	+13.1
t почвы на глубине 20 см (КН), °С	–4.0	–13.1	–19.3	–23.4	–23.6	–21.6	–13.5	–16.9
t почвы на глубине 20 см (2001–2010 гг.)	–3.4	–11.6	–17.2	–20.9	–21.4	–19.6	–12.9	–15.3
Изменение	+0.6	+1.5	+2.1	+2.5	+2.2	+2.0	+0.6	+1.6
t почвы на глубине 160 см (КН), °С	–0.1	–2.0	–9.8	–14.4	–16.7	–17.2	–15.0	–10.7
t почвы на глубине 160 см (2001–2010 гг.)	–0.8	–2.9	–7.6	–11.5	–13.9	–14.7	–13.4	–9.3
Изменение	–0.7	–0.9	+2.2	+2.9	+2.8	+2.5	+1.6	+1.4

Верхоянске и Оймяконе была выше температуры на поверхности снега на 19.1, 14.9, 11.7°С и на 21.2, 16.0, 17.6°С соответственно. Температура почвы на глубине 20 см изменялась в Верхоянске в диапазоне от –20.2 в декабре до –26.3 в феврале, а в Оймяконе от –17.2 в декабре до –21.4°С в феврале.

Таким образом, в осенний и зимний сезоны, в период промерзания и нахождения песчаной и суглинистой почв в мерзлом состоянии снежный покров имеет теплозащитное свойство, сдерживая интенсивность выхолаживания снега и интенсивность промерзания почвы.

Теплозащитное свойство снежного покрова при протаивании почвы в весенний сезон. По данным метеостанций Верхоянск и Оймякон в марте и апреле температура воздуха и почвы отрицательная. Температура воздуха в марте и апреле в 2001–2010 гг. в Верхоянске превышала КН на 1.3 и 0.7, а в Оймяконе на 3.0 и 1.2°С, что характеризует этот период как время весеннего потепления. Высота снежного покрова в Верхоянске в марте была ниже КН на 3.7 см, а в апреле на 2.6 см. Температура поверхности снега в марте (–32.4) и апреле (–16.7) была ниже температуры воздуха

Таблица 2. Изменение среднемесячной температуры песчаной и суглинистой почв за 2001–2010 гг. в теплый период года относительно климатической нормы, °С

Глубина, см	Параметр	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее
			Песчаная почва				
Воздух	КН	2.8	13.0	15.2	10.8	2.4	8.8
	2001–2010 гг.	4.5	13.8	17.5	12.4	2.8	10.2
	Повышение	1.7	0.8	2.3	1.6	0.4	1.4
20	КН	1.5	9.8	13.0	10.1	3.2	7.5
	2001–2010 гг.	2.5	11.1	15.2	12.5	4.5	9.2
	Повышение	1.0	1.3	2.2	2.4	1.3	1.6
40	КН	–2.2	5.4	8.8	7.3	2.5	4.4
	2001–2010 гг.	–1.3	6.0	10.6	9.3	3.5	5.6
	Повышение	0.9	0.6	1.8	2.0	1.0	1.2
80	КН	–7.3	–2.2	1.1	1.9	0.8	–1.1
	2001–2010 гг.	–5.3	–0.4	3.9	5.0	2.3	1.1
	Повышение	2.0	1.8	2.8	3.1	1.5	2.2
160	КН	–9.7	–5.6	–2.6	–1.2	–0.9	–4.0
	2001–2010 гг.	–9.3	–5.1	–2.3	–0.8	–0.4	–3.6
	Повышение	0.4	0.5	0.3	0.4	0.5	0.4
320	КН	–11.2	–8.5	–6.1	–4.4	–3.5	–6.7
	2001–2010 гг.	–10.2	–7.4	–5.3	–3.7	–2.8	–5.9
	Повышение	1.0	1.1	0.8	0.7	0.7	0.9
			Суглинистая почва				
Воздух	КН	2.0	11.5	13.8	10.0	1.7	7.8
	2001–2010 гг.	2.5	13.3	15.3	10.2	2.1	8.7
	Повышение	0.5	1.8	1.7	0.2	0.4	0.9
20	КН	0.2	7.6	11.5	9.6	3.2	6.6
	2001–2010 гг.	–1.2	6.0	9.0	7.7	2.9	4.9
	Понижение	1.4	1.6	2.5	1.9	0.3	1.7
40	КН	–1.5	4.6	8.9	7.8	3.0	4.6
	2001–2010 гг.	–4.7	0.0	3.0	3.7	1.7	0.7
	Понижение	3.2	4.6	5.9	4.1	1.3	3.9
80	КН	–4.5	–0.1	3.9	4.5	2.0	1.2
	2001–2010 гг.	–6.7	–2.6	–0.5	0.5	0.5	–1.8
	Понижение	2.2	2.5	4.4	4.0	1.5	2.9
160	КН	–7.7	–3.4	–1.0	0.0	0.2	–2.4
	2001–2010 гг.	–8.5	–4.7	–2.4	–1.2	–0.7	–3.1
	Понижение	0.8	1.3	1.4	1.2	0.9	0.7

2001–2010 гг. на 3.7 и 4.5°С соответственно. Температура на контакте снег–почв в марте и апреле составила –29.4 и –13.7°С, что выше температуры поверхности снега на 3.0 и 3.0°С и ниже температуры воздуха 2001–2010 гг. на 0.7 и 1.5°С соответственно.

Это означает, что в весенний сезон в период протаивания теплозащитное свойство снежного покрова сохраняется, только сдерживает интенсивность проникновения нулевых и положительных температур в почву, замедляя протаивание почвы.

Среднегодовая температура песчаных и суглинистых почв. В мерзлотной песчаной почве (Верхоянск) среднегодовая температура на стандартных глубинах 20, 40, 80, 160 и 320 см за период 2001–2010 гг. составила –6.5, –7.2, –6.8, –6.7 и –6.5°С соответственно, что выше КН на 1.7, 0.4, 0.8, 0.7 и

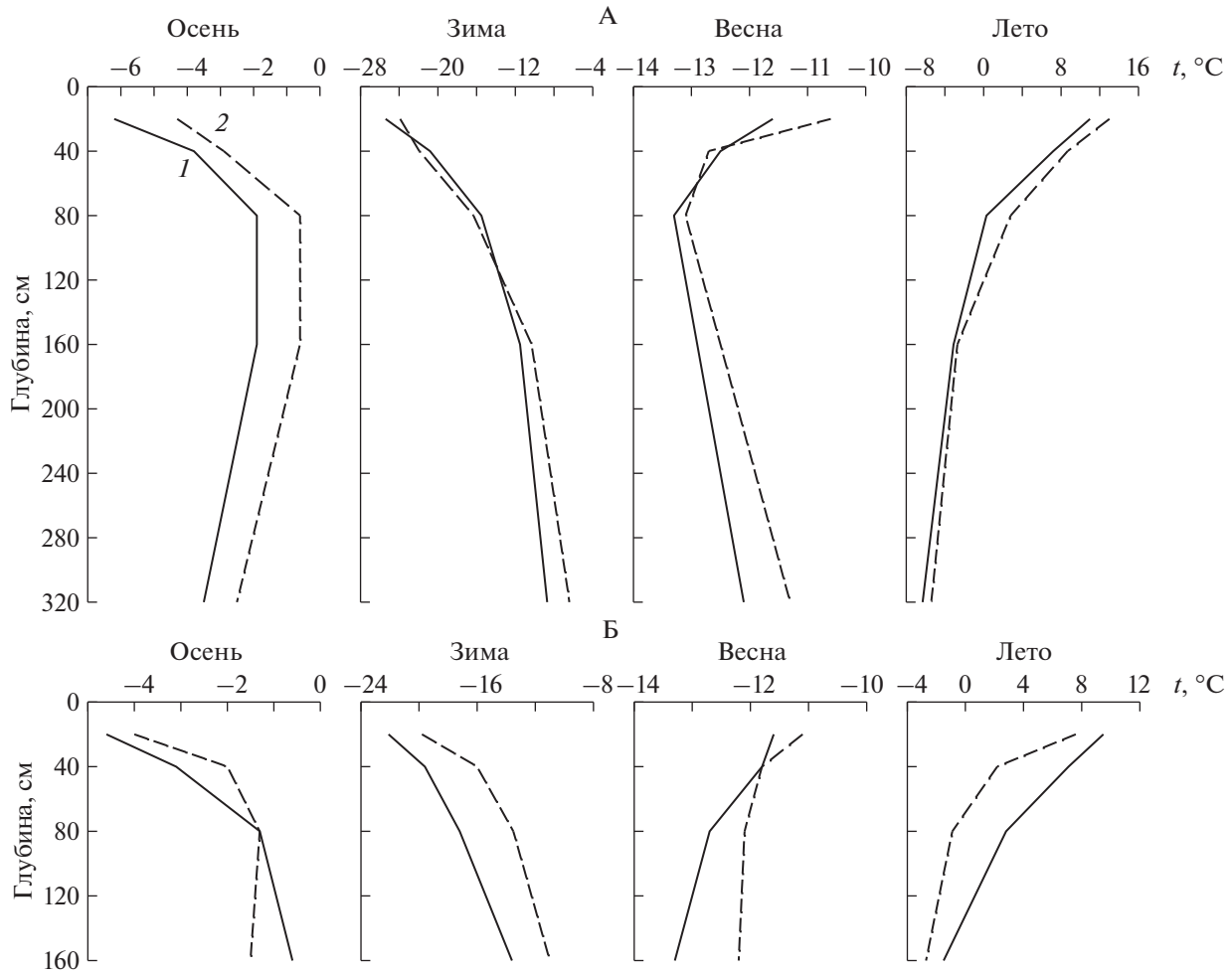

Рис. 3. Распределение температур по профилю песчаных (Верхоянск, А) и суглинистых (Оймякон, Б) почв в сезонных климатических стадиях: *1* – климатическая норма температуры (1961–1990 гг.), *2* – средняя температура за 2001–2010 гг.

на 1.1°С соответственно. В мерзлотной суглинистой почве (Оймякон) на исследуемых глубинах 20, 40, 80 и 160 см за аналогичный период среднегодовая температура составила –6.8, –6.9, –6.9 и –6.8°С, что выше КН на 0.3, 0.1, 0.2 и 0.3°С. Изменение среднегодовой температуры на означенных глубинах за период 2001–2010 гг. относительно КН свидетельствует о повышении температур в отрицательном диапазоне в песчаных и суглинистых почвах в среднегодовом цикле. Среднегодовая температура почвы включает в себя температуру холодного и теплого периодов.

Температура песчаных и суглинистых почв в холодный период года. В районе исследования холодный период года включает осенний, зимний и весенний сезоны, когда температура воздуха отрицательная. В холодный период года промерзание почвы начинается при полном отсутствии снега. В осенний, бесснежный, период температура воздуха при промерзании почвы может достигать в ночные часы –25°С и ниже. С установлением устойчивого снежного покрова, с учетом теплозащитного свойства снежного покрова, промерзание и нахождение почвы в мерзлом состоянии происходит при температуре, которая устанавливается на поверхности снега и на контакте снег–почва. В период промерзания и нахождения почв в мерзлом состоянии средняя температура холодного периода на контакте снег–почва песчаных почв превышает температуру на поверхности снега на 10.8°С, а в суглинистых почвах на 13.1°С. Средняя температура почвы осеннего, зимнего и весеннего сезонов за период потепления 2001–2010 гг. превышает КН температуры песчаных и суглинистых почв (рис. 3).

Средняя температура песчаной почвы за холодный период 2001–2010 гг. превышала КН на глубине 20 см на 2.7°С, а на глубине 320 см на 1.4°С. Повышение температуры песчаной почвы относительно КН наблюдается в каждом месяце холодного периода года.

Сумма среднесуточных отрицательных температур за холодный период 2001–2010 гг. в песчаной почве на глубине 20 см была меньше КН (–4059°С) на 338°С и в суглинистой почве меньше КН (–3376°С) на 348°С.

Средняя температура суглинистой почвы за холодный период 2001–2010 гг. в Оймяконе на глубинах 20, 40, 80 и 160 см составляла –15.3, –12.3, –10.7 и –9.3°С соответственно, что выше КН на 1.7, 2.6, 2.3 и 1.4°С на каждой глубине соответственно (рис. 3Б). Повышение температуры суглинистой почвы, относительно КН, отмечается с октября по апрель холодного периода. Например, в феврале, в самый холодный месяц года, при температуре воздуха –43.3°С, температуре поверхности снега –45.3°С, температуре на контакте снег–почва –29.4°С температура суглинистой почвы на глубине 20 см составила –21.4°С, что выше КН на 2.2°С. На глубине 160 см за период 2001–2010 гг. средняя температура почвы холодного периода года составила –9.3°С, что выше КН на 1.4°С. Сумма среднесуточных отрицательных температур за холодный период 2001–2010 гг. в суглинистой почве на глубине 20 см составила –3228°С, что меньше КН на 348°С.

Превышение средней десятилетней температуры песчаной и суглинистой почвы на стандартных глубинах за период 2001–2010 гг., относительно КН, в холодный период года свидетельствует о том, что современное потепление 2001–2010 гг. характеризуется повышением температуры почв в отрицательном диапазоне температур.

Температура песчаной почвы в теплый период 2001–2010 гг. В районе исследования теплый период года длится с мая по сентябрь. Средняя температура теплого периода 2001–2010 гг. в Верхоянске (10.2°С) превышала КН на 1.4°С. Максимальная среднемесячная температура теплого периода 2001–2010 гг. в Верхоянске отмечается в июле (17.5°С) и превышает КН температуры воздуха на 2.3°С. За летний сезон потепления 2001–2010 гг. средняя температура песчаной почвы на стандартных глубинах превышала КН температуры по всему профилю почвы (рис. 3А). Причем температура почвы за этот период до глубины 113–115 см повышалась в положительном диапазоне. На глубинах 160 и 320 см среднемесячная температура почвы за этот же период была отрицательной и составляла –3.6 и –5.9°С, что выше КН на 0.5 и 0.9°С. Это означает, что в теплый период года среднемесячная температура песчаной почвы за период 2001–2010 гг. превышала КН температуры на всех стандартных глубина. Сумма температур выше 0°С за этот период на глубине 20 см составила 1395°С, что выше КН на 310°С. Сумма температур выше 10°С за этот же период составила 1191°С, что выше КН на 475°С.

Таким образом, для песчаных почв современное потепление климата в десятилетнем цикле в теплый период 2001–2010 гг. характеризуется повышением, относительно КН, температуры воздуха, температуры почвы на всех стандартных глубинах и суммы температур выше 0°С на глубине 20 см, что в конечном итоге предопределяет увеличение глубины проникновения и длительности пребывания в песчаной почве термоизоплет 10, 5 и 0°С (рис. 4А).

Температура суглинистой почвы в теплый период 2001–2010 гг. Несколько иная закономерность влияния современного потепления климата на температурный режим отмечается в мерзлотных суглинистых почвах в теплый период года.

За летний сезон температура воздуха 2001–2010 гг. (12.9°С) превышала КН на 1.1°С. Максимальная среднемесячная температура воздуха летнего сезона 2001–2010 гг. отмечается в июле (15.3°С) и превышает КН на 1.7°С.

Средняя температура воздуха теплого периода 2001–2010 гг. в Оймяконе (8.7°С) превышала КН на 0.9°С. В теплый период 2001–2010 гг. средняя температура суглинистой почвы (рис. 3Б) на стандартных глубинах была ниже КН температуры по всему профилю почвы. Сумма температур в 2001–2010 гг. выше 0°С (785°С) была меньше КН на 200°С. Биологически активных температур (выше 10°С) в почве на глубине 20 см за теплый период 2001–2010 гг. не отмечается (рис. 4Б).

Понижение среднемесячных температур мерзлотных суглинистых почв в теплый период года, в условиях современного потепления, связывается с повышенным расходом теплового потока при протаивании на фазовые переходы лед–вода льдистых суглинистых почв. В процессе промерзания суглинистой почвы увеличилась льдонасыщенность промерзаемой части почвы. Поэтому в период весеннего протаивания относительно климатической нормы увеличился расход тепла на протаивание почвы в весеннее время, что повлекло снижение температуры профиля почв в теплый период года.

Фазовые переходы лед–вода при нулевых температурах как фактор поглощения тепла при протаивании мерзлой почвы. В песчаной почве, почве с высокой пористостью аэрации и низкой водоудерживающей способностью, в условиях сформировавшегося градиента температур при промерзании в системе воздух–мерзлая часть почвы преобладает процесс сублимационного иссушения промерзшей части почвы, формируя аридные условия в почвах с резким дефицитом легко доступной для растений влагой. Процесс сублимационного иссушения и формирование криоаридных условий в холодный период года был взят за основу выделения мерзлотных криоаридных почв [4].

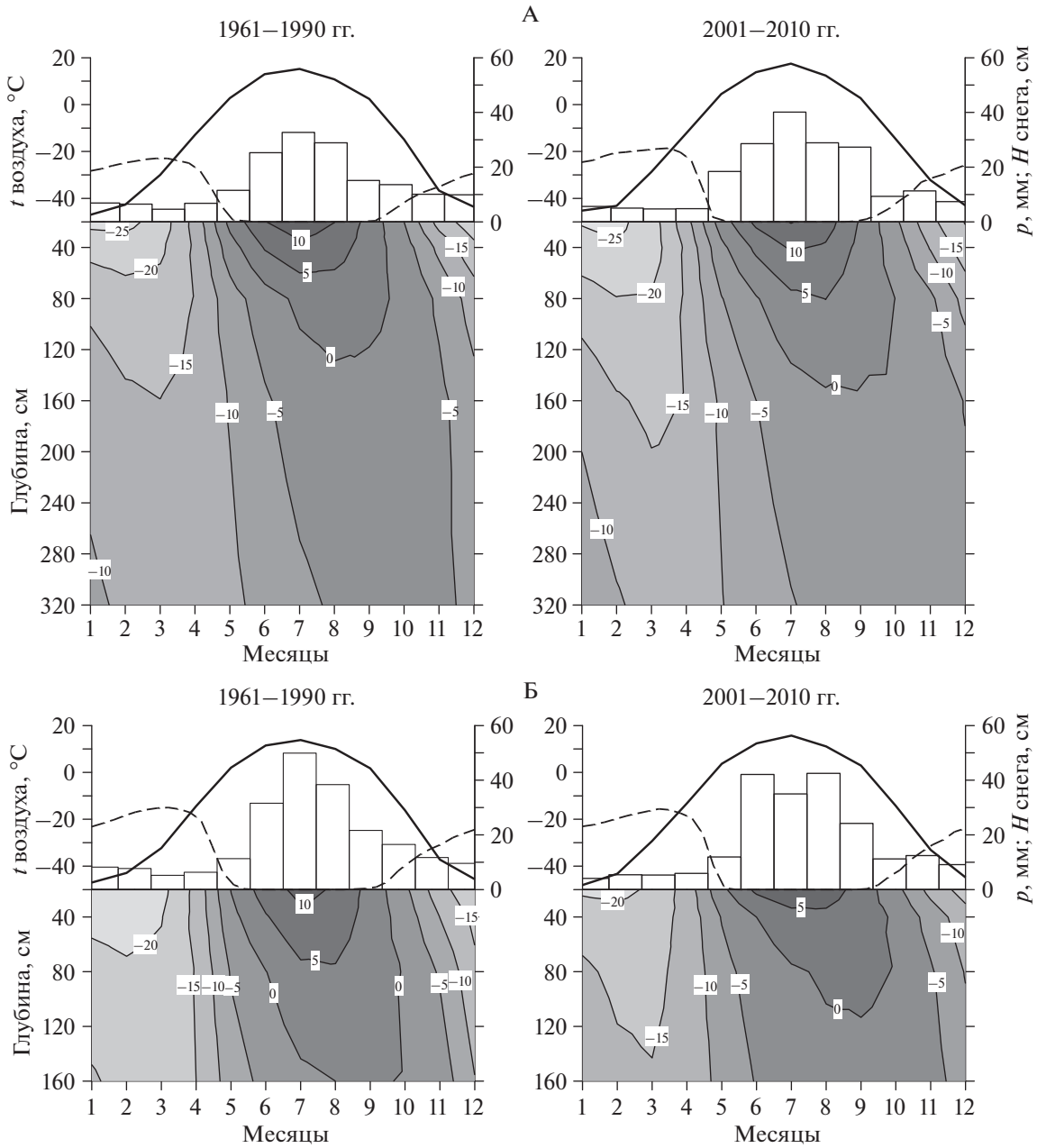

Рис. 4. Среднемесячная динамика температуры песчаной (Верхоянск, А) и суглинистой (Оймякон, Б) почв. Пунктирной линией показана высота снежного покрова.

В суглинистой, как более влагоемкой почве, в условиях сформировавшегося градиента температур развивается процесс перераспределения влаги к фронту промерзания, и, как следствие этого процесса развивается процесс сегрегационного накопление влаги в форме льда. К наиболее льдонасыщенным почвам относятся мерзлотные среднесуглинистые лугово-болотные и торфянисто-глеевые почвы. Интенсивность льдонасыщения мерзлотных суглинистых почв определяется льдистостью, сформированной при внутрипочвенном подтоке влаги к фронту промерзания. Источником влаги в почве являются августовские осадки, увлажнившие талую часть почвы до наименьшей влагоемкости (**НВ**) и выше и надмерзлотные воды протаявшей мерзлоты. Кроме того, в условиях бугристо-западинного микрорельефа, источником влаги является вода внутрипочвенного подтока к фронту промерзания из еще непромерзших до дна западин. В количественном отношении льдистость верхних горизонтов мерзлотно-таежной почвы достигает в слое на глубине 5–10 см 80%. С глубиной льдистость снижается, но остается высокой, превышая пористость почвы

(38%) на глубине 80–100 см на 20% [24]. Как показали стационарные исследования, проведенные на мерзлотных суглинистых почвах, в период промерзания и нахождении почвы в мерзлом состоянии в суглинистом профиле отмечается высокая льдонасыщенность. Интенсивность льдонасыщения мерзлотных суглинистых почв определяется льдистостью, сформированной при промерзании надмерзлотной верховодки, образованной при протаивании мерзлотных суглинистых почв и процессами сегрегационного накопления льда, сформированного при внутрипочвенном подтоке к фронту промерзания. В конечном итоге льдонасыщенность почвы надмерзлотных горизонтов может достигать 85% от объема почвы. В количественном отношении льдонасыщенность может превышать водовместимость в 1.4–1.7 раза, при этом объемная масса скелета почвы уменьшилась в 1.26–1.70 раза [24].

Осенне-зимнее сегрегационное накопление льда в верхнем промерзающем горизонте суглинистой почвы предопределяет дополнительный расход тепловой энергии при весенне-летнем его протаивании.

В годичном цикле процесс протаивания–промерзания почв носит циклический характер, включающий неэффективные и эффективные расходы тепла. Неэффективные расходы тепла – это количество тепла, которое расходуется в годичном цикле при протаивании на:

– повышение температуры снега от минимальных его зимних отрицательных значений до 0°С;

– на фазовые переходы снег–вода, происходящие при нулевой температуре снега;

– на повышение температуры почвы от ее минимальных зимних отрицательных значений до 0°С;

– на фазовые переходы лед–вода в почве, происходящие при нулевой температуре почвы.

Для примера приведем статьи расхода термоэнергии на протаивание мерзлотно-таежной торфянисто-глеевой почвы, определенные по данным стационарных исследований, проведенных на Тунгиро-Олекминском стационаре [24]. С энергетических позиций неэффективные расходы тепла при протаивании снега и почвы, выраженные в калориях, это количественная оценка холода, накопленного в холодный период года.

Для мерзлотно-таежных торфянисто-глеевых почв затраты тепловой энергии при протаивании в колонке поперечного сечения 1 см^2 и высотой 100 см, в которой льдистость изменяется от 70% в слое 5–10 см до 65% в слое 80–100 см неэффективные затраты энергии при протаивании составляют 6010.5 кал, при этом на фазовые переходы лед–вода тратится поглощенной энергии 4248.9 кал. Затраты энергии на повышение температуры почвы от отрицательных зимних значений до 0°С составляют 1482.6 кал, и только оставшаяся часть энергии (279 кал) тратится на нагревании почвы в положительном спектре температур. Для криогидроморфных почв, из-за высокой льдистости и сильного выхолаживания в зимний период, основной расход поглощенной термоэнергии (70%) тратится на фазовые переходы лед–вода, затем идут затраты энергии (25%) на повышение температуры почвы от отрицательных значений до 0°С, и только 5% поглощенной тепловой энергии расходуется на нагревание почвы от 0°С до максимальных ее летних значений.

С другой стороны, если бы исследуемая почва формировалась в условиях свободного дренажа, то ее льдистость в декабре соответствовала бы пористости, равной наименьшей влагоемкости (НВ), влажности осеннего насыщения почвы. В таком случае затраты энергии на фазовые переходы колонки мерзлой почвы сечением 1 см^2 и высотой 1 м составили 2036 кал. Из этого следует, что неэффективные затраты энергии на фазовые переходы лед–вода при протаивании увеличиваются в мерзлотных почвах затрудненного дренажа (4248.9 кал) относительно неэффективных затрат аналогичного объема в почве со свободным дренажем (2036 кал) на 2212.9 кал, что резко снижает эффективные расходы теплового потока на нагревание почвы в вегетационный период [24]. Таким образом, температурные условия в почвах в вегетационный период формирует третья фаза – это остаток потока тепла от расхода на протаивание снега, на повышение температуры почвы от минимальных ее зимних значений до 0°С и на фазовые переходы лед–вода, происходящих при нулевой температуре протаивающей сезонной мерзлоты (рис. 4).

Стационарные исследования, проведенные в зоне распространения многолетней мерзлоты показали, что в мерзлотных суглинистых почвах с мерзлотой сливающегося типа в условиях затрудненного дренажа в горизонте А при протаивании неэффективные затраты энергии достигают 80.8 кал/см^3, и основная часть из них приходится на фазовые переходы лед–вода – 59.8 кал/см^3, а 21 кал/см^3 затрачивается на повышение температуры от отрицательных ее зимних значений до 0°С. Затраты энергии на фазовые переходы определяются льдистостью почвы. Чем больше льдистость почвы, тем выше неэффективные затраты энергии на ее протаивание [21, 24]. Неэффективные затраты энергии в криоморфных почвах – почвах затрудненного дренажа с мерзлотой сливающегося типа – отмечаются в слое сезонного протаивания, ниже которого термоэнергия расходуется на повышение температуры мерзлого грунта в области отрицательных значений. Расчеты показали, что для протаивания подстилающей породы с температурой –3°С до глубины 10 м в 1 см^3 породы нужно затратить 40.1 кал/см^3. Из них на фа-

зовые переходы лед–вода затратить 37.2 кал/см^3, а на повышение температуры мерзлого грунта до 0°С всего 2.9 кал/см^3 [21].

Эффективные расходы тепла – это количество тепла, которое расходуется в годичном цикле на нагревание почвы от 0°С до максимальных ее летних значений, составляющих термоэнергетический потенциал мерзлотной почвы. Эффективные расходы тепла – это оставшаяся часть от общего теплопотока в почву, расходуемого на нагревание почвы от зимних отрицательных температур до 0°С и на фазовые переходы лед–вода протаявшего объема почвы. Из этого следует, что чем больше сегрегационного накопления льда в почве при промерзании, тем больше расходуется термоэнергии теплового потока на фазовые переходы лед–вода, происходящие при нулевой температуре почвы, и тем меньше термоэнергии теплопотока остается на нагревание почвы от 0°С до максимальны летних положительных температур.

Динамика глубины сезонного протаивания мерзлотных песчаных и суглинистых почв. В песчаной почве, как менее льдистой с минимальными расходами теплового потока на фазовые переходы, современное потепление сопровождается увеличением глубины протаивания многолетней мерзлоты по отношению к КН. За 30-летний период потепления глубина протаивания почвы составила 149 см, что больше КН (129 см) на 20 см. Это означает, что повышение среднемесячной температуры воздуха на 0.67–1.38°С, относительно КН, в теплый период года каждого десятилетия 1980–2010 гг. приводит к увеличению глубины ежегодного протаивания песчаных почв на 0.67 см, к увеличению глубины проникновения в почву температур 0, 5, и 10°С. В суглинистых почвах в весенне-летний период отмечается уменьшение глубины сезонного протаивания по отношению к КН. За 2001–2010 гг. глубина протаивания составила 113 см, что меньше КН (174 см) на 61 см.

Аналогичная закономерность в уменьшении глубины протаивания и снижения термообеспеченности отмечается в мерзлотно-таежных торфянисто-глеевых почвах на Тунгиро-Олекминском стационаре за период 1976–1981 гг. Этот период стационарных исследований совпал с периодом потепления, когда среднедесятилетняя температура воздуха повысилась от минимальных значений (–16.9°С) за 1961–1970 гг. на 0.1 и на 0.4°С за 1971–1980 гг., достигнув КН. В каждом из весенне-летних сезонов протаивания за период 1976–1980 гг. глубина сезонного протаивания в мерзлотно-таежных торфянисто-глеевых почвах составила 120, 100, 85, 105 и 100 см соответственно. Средняя глубина протаивания за этот период составила 102 см. Уменьшение глубин сезонного протаивания в весенне-летний период связывается с расходом теплового потока в почве на фазовые переходы сегрегационного льда, накопившегося в осенне-зимний период при промерзании и нахождении почвы в мерзлом состоянии. В водном балансе почв холодного периода появляется приходная статья влаги в форме сегрегационного льда, которая с 1978 по 1981 гг. составила 73, 58, 79 и 19 мм [25]. Отсюда следует, что чем больше накапливается в почве сегрегационного льда при промерзании и нахождении почвы в мерзлом состоянии, тем больше тратится тепла при ее протаивании, следовательно, меньше глубина сезонного протаивания.

Из этого следует, что на фоне общего потепления в холодный период года резкое похолодание климата в январе–феврале и понижение температуры на контакте снег–почва приводит к накоплению холода в суглинистых почвах и как следствие к уменьшению ежегодной глубины сезонного протаивания на 6.1 см/год.

Температурные условия протаявшего слоя многолетней мерзлоты. С экологических позиций в годовом цикле температурные условия в почвах в вегетационный период формирует третья фаза – это остаток потока тепла от расхода на протаивание снега, на повышение температуры почвы от минимальных ее зимних значений до 0°С и на фазовые переходы лед–вода, происходящих при нулевой температуре протаивающей мерзлоты. Расход тепла на нагревание почвы от нулевых до максимальных ее летних значений формирует температурный профиль почвы в летний период (рис. 4). В теплый период года в песчаных, как менее льдистых, почвах современное потепление климата сопровождается увеличением глубины протаивания и проникновения в почву температур 0, 5, и 10°С.

В суглинистых почвах, на фоне общего потепления климата в период 2001–2010 гг., уменьшается глубина сезонного протаивания, глубина проникновения и сумма температур выше 0 и 5°С. В профиле мерзлотных суглинистых почв в вегетационный сезон отсутствуют биологически активные температуры 10°С и выше, так как основная часть теплового потока в почву при протаивании тратится на фазовые переходы лед–вода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в теплый период года в песчаной почве отмечается повышение температуры и увеличение глубины сезонного протаивания, что согласуется с тенденциями глобального изменения климата, а в суглинистой почве, наоборот, происходит понижение температуры и уменьшение глубины сезонного протаивания. Понижение среднемесячных температур мерзлотных суглинистых почв в теплый период года, в условиях современного потепления, по нашему мнению, связано с повышенным

расходом теплового потока при протаивании на фазовые переходы лед–вода льдистых суглинистых почв. В процессе промерзания суглинистой почвы увеличилась льдонасыщенность промерзаемой части почвы. Поэтому в период весеннего протаивания относительно климатической нормы увеличился расход тепла на протаивание почвы в весеннее время, что повлекло снижение температуры профиля почв в теплый период года.

Рассмотренный механизм промерзания почвы под действием температур, которые устанавливаются на контакте снег–почва, является новым подходом, на основе которого при построении моделей промерзания–протаивания при потеплении, в частности учете температуры на контакте снег–почва, следует ожидать увеличения точности прогноза, чем при традиционных модельных построениях с использованием температуры воздуха.

Показано, что в изменении климатических показателей при потеплении определяющую роль играет температура воздуха, температура на поверхности снега и температура на контакте снег–почва, мерзлота и ее льдистость, гранулометрический состав, водные свойства почвы и условия дренажа, расход энергии на фазовые переходы лед–вода при протаивании, происходящих при нулевых температурах.

Исследуемые почвы формируются в условиях распространения многолетней мерзлоты. Они различаются по гранулометрическому составу, но их объединяет однотипность климатических условий формирования. Согласно классификации, данные почвы относятся к мерзлотной формации, в которых сезонная мерзлота при промерзании почв сливается с многолетней [24]. По климатическим параметрам эти почвы характеризуются однотипной закономерностью климатической нормы температурных параметров в многолетнем и сезонном циклах, суммой положительных и отрицательных температур воздуха теплого и холодного периодов года, в сходной динамике высоты снежного покрова, однотипной многолетней динамике температуры воздуха, в среднегодовой температуре, положительных и отрицательных температур теплого и холодного периодов года, в сходной динамике температуры поверхности снега в период промерзания и нахождения почвы в мерзлом состоянии в холодный период года, однотипной динамикой температуры в зимний сезон на контакте снег–почва. В условиях современного потепления климата динамика температуры каждой почвы в многолетнем и сезонном циклах имеет сходные закономерности в период промерзания и нахождения в мерзлом состоянии, но резко различается при их протаивании и нахождении почв в талом состоянии.

В температурном режиме мерзлотных песчаных и суглинистых почв отепляющее влияние снега играет двоякую роль. В период промерзания и нахождения почв в мерзлом состоянии снежный покров сдерживает выхолаживание и накопление холода в почве. При протаивании теплоизолирующее свойство снежного покрова сохраняется, только снег уже сдерживает проникновение тепла в почву.

Промерзание и нахождение почв в мерзлом состоянии происходит при температуре, установившейся на контакте снег–почва, которая в 1.5–2 раза и более выше температуры воздуха и поверхности снега. В суглинистых почвах, более влагоемких и более льдистых, в условиях повышенного расхода тепла на фазовые переходы лед–вода уменьшается глубина сезонного протаивания, уменьшается глубина проникновения и сумма температур выше 0 и 5°С. Биологически активные температуры 10°С и выше в профиле суглинистых почв не отмечаются.

В песчаных почвах, менее влагоемких и менее льдистых, при меньших расходах, относительно суглинистых почв, тепла на фазовые переходы лед–вода при потеплении климата относительно КН увеличивается глубина сезонного протаивания, проникновения в почву и сумма температур, выше 0, 5 и 10°С.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Госзадания № АААА-А18-118013190175-5 “Развитие почв в условиях меняющегося климата и антропогенных воздействий”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аржанов М.М., Мохов И.И.* Температурные тренды в многолетнемерзлых грунтах северного полушария: сравнение модельных расчетов с данными наблюдений // ДАН. 2013. Т. 449. № 1. С. 87–92.
2. *Аржанов М.М., Мохов И.И.* Модельные количества органического углерода, освобождаемого из многолетнемерзлых грунтов при сценариях потепления в XXI веке // ДАН. 2014. Т. 455. № 3. С. 328–331.
3. *Васильев И.С.* Реакция термического режима почвогрунтов Якутии на современные изменения климата // Метеорология и гидрология. 1999. № 2. С. 98–104.
4. *Волковинцер В.И.* Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, 1978. 208 с.
5. Всемирная конференция по изменению климата: Тр. конф. М., 2004. 620 с.
6. *Горячкин С.В.* Влияние изменения природной среды и климата на северные регионы // Региональные аспекты развития России в условиях глобаль-

ных изменений природной среды и климата. М., 2001. С. 125–132.

7. *Груза Г.В., Ранькова Э.Я.* Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России: температура воздуха. Обнинск: ВНИИГМИ-МЦД, 2012. 194 с.
8. *Десяткин Р.В., Десяткин А.Р.* Термический режим мерзлотной лугово-черноземной солонцеватой почвы в многолетнем цикле // Почвоведение. 2017. № 11. С. 1344–1354.
9. *Десяткин Р.В., Десяткин А.Р.* Влияние увеличения глубины деятельного слоя почвы на изменение водного баланса в криолитозоне // Почвоведение. 2019. № 11. С. 1393–1402.
10. *Израэль Ю.А., Павлов А.В., Анохин Ю.А.* Анализ современных и ожидаемых в будущем изменений климата и криолитозоны в северных регионах России // Метеорология и гидрология. 1999. № 3. С. 18–27.
11. *Израэль Ю.А., Павлов А.В., Анохин Ю.А.* Эволюция криолитозоны при современных изменениях глобального климата // Метеорология и гидрология. 2002. № 1. С. 22–34.
12. *Карелин Д.В., Горячкин С.В., Замолодчиков Д.Г., Долгих А.В., Зазовская Э.П., Шишков В.А., Краев Г.Н.* Влияние различных видов антропогенного воздействия на эмиссию парниковых газов в мерзлотных экосистемах // ДАН. 2017. Т. 477. № 5. С. 610–612.
13. *Конищев В.Н.* Внутриландшафтная реакция мерзлотных условий на современные изменения климата // Научный альманах. 2003. № 1. С. 129–144.
14. *Конищев В.Н.* Реакция вечной мерзлоты на потепление климата // Вестник Моск. ун-та. Сер. 5, география. 2009. № 4. С. 10–20.
15. *Краев Г.Н., Шульце Э.Д., Ривкина Е.М.* Криогенез как фактор распределения метана в горизонтах мерзлотных пород // ДАН. 2013. Т. 451. № 6. С. 684–687.
16. *Кудеяров В.Н., Демкин В.А., Гиличинский Д.А., Горячкин С.В., Рожков В.А.* Глобальное изменение климата и почвенный покров // Почвоведение. 2009. № 9. 1027–1042.
17. *Павлов А.В.* Тренды современных изменений температуры почвы на севере России // Криосфера Земли. 2008. Т. XII. № 3. С. 22–27.
18. *Павлов А.В., Ананьева Г.В., Дроздов Д.С., Москаленко Н.Г., Дубровин В.А., Какунов Н.Б., Минайлов Г.П., Скачков Ю.П., Скрябин Ю.П.* Мониторинг сезонного слоя и температуры мерзлого грунта на Севере России // Криосфера Земли. 2002. Т. VI. № 4. С. 30–39.
19. *Павлов А.В., Скачков Ю.Б., Какунов Н.Б.* Взаимосвязь между многолетними изменениями глубины сезонного протаивания грунтов и метеорологическими факторами // Криосфера Земли. 2004. Т. VIII. № 4. С. 3–11.
20. Почвенно-экологическая карта районирования Российской Федерации. Масштаб 1 : 2500000 / Под ред. Добровольского Г.В., Урусевской И.С. М.: Талка+, 2013.
21. *Савич В.И., Худяков О.И., Черников В.А., Гукалов В.В., Скрябина Д.С.* Свойства, процессы, режимы мерзлотно-таежных почв. М.: Изд-во ВНИИА, 2016. 312 с.
22. Справочник по климату Российской Федерации. Вып. 24. Республика Саха (Якутия). Метеорологические данные за отдельные годы. Ч. VIII. Температура почвы. Якутск, 1992.
23. *Федотов В.И.* Предисловие // Региональные эффекты глобальных изменений климата: причины, последствия, прогнозы. Мат-лы конф. 26–27 июня 2012 г. Воронеж: Научная книга, 2012. 576 с.
24. *Худяков О.И.* Криогенез и почвообразование. Пущино, 1984. 196 с.
25. *Худяков О.И.* Водный режим мерзлотных почв. Сб. научных тр. Пущино, 1990. С. 210–221.
26. *Худяков О.И., Решоткин О.В.* Динамика температуры песчаных и суглинистых почв лесотундры Полярного Урала в связи с изменением климата // Почвоведение. 2014. № 12. С. 1467–1482.
27. *Шерстюков А.Б.* Корреляция температуры почвогрунтов с температурой воздуха и высотой снежного покрова на территории России // Криосфера Земли. 2008. Т. XII. № 1. С. 79–87.
28. *Шерстюков Б.Г., Салугашвили Р.С.* Новые тенденции в изменении климата Северного полушария Земли в последнее десятилетие // Тр. ВНИИГМИ-МЦД. 2010. Вып. 175. С. 43–51.
29. *Шерстюков А.Б., Шерстюков Б.Г.* Пространственные особенности и новые тенденции в изменениях термического состояния почвогрунтов и глубины их сезонного промерзания в зоне многолетней мерзлоты // Метеорология и гидрология. 2015. № 2. С. 5–12.
30. *Romanovsky V.E., Osterkamp T.E.* Permafrost: Changes and impacts // Permafrost Response on Economic Development, Environmental Security and Natural Resources / Eds.: Paepe R., Melnikov V. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 297–315.
31. *Schuur E.A.G., McGuire A.D., Schädel C. et al.* Climate change and the permafrost carbon feedback // Nature. 2015. V. 520. P. 171–179. https://doi.org/10.1038/nature14338
32. *Shakhova N., Semiletov I., Salyuk A., Yusupov V., Kosmach D., Gustafsson Ö.* Extensive methane venting to the atmosphere from sediments of the East Siberian Arctic Shelf // Science. 2010. V. 327. № 5970. P. 1246–1250.
33. *Walter K.M., Edwards M.E., Grosse G., Zimov S.A., Chapin III F.S.* Thermokarst lakes as a source of atmospheric CH_4 during the last deglaciation // Science. 2007. V. 318. № 5850. P. 633–636. https://doi.org/10.1126/science.1142924
34. http://www.meteo.ru (дата обращения 30.03.2018).

Multidirectional Changes in Temperature of Permafrost-Affected Soils during the Growing Season against the Background Increase in the Mean Annual Air Temperature

O. I. Khudyakov[1,*] and O. V. Reshotkin[1]

[1]*Institute of Physicochemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, Moscow oblast, 142290 Russia*

**e-mail: oix@rambler.ru*

Data on air and soil temperatures at the Verkhoyansk and Oimyakon weather stations in the East Siberian permafrost-taiga region are analyzed. The soils are represented by permafrost-affected sandy podzolized podbur (Verkhoyansk) and loamy soddy soil (Oimyakon). Recent decades have been the period of steady warming; average annual air temperature in 2001–2010 exceeded the climatic norm (1961–1990) by 1.4–1.5°C. An increase in air temperature is observed both in the cold and warm seasons. The temperature response of sandy and loamy soils to this warming is different. In the cold season, both soils are characterized by some rise in temperatures. In the warm season, the sandy soil demonstrates an increase in temperature and in the seasonal thawing depth, whereas the loamy soil is characterized by some a decrease in temperature and in the thawing depth. The importance of the snow cover as a factor slowing down soil freezing in the fall and soil thawing in the spring is demonstrated. The soil water and ice contents are also important factors affecting soil temperatures. It is shown that the freezing of both soils and their preservation in the frozen state take place at temperatures established at the snow/soil contact. In the coldest month (January), these temperatures in Verkhoyansk and Oimyakon are 12.6 and 14.3°C higher than air temperatures and 14.9 and 16.0°C higher than temperatures at the surface of the snow cover, respectively. The decrease in summer temperatures of the permafrost-affected loamy soil is explained by a higher heat consumption for the ice–water phase transition during the soil thawing.

Keywords: warming, cryolithozone, permafrost, insulation capacity of snow, seasonal freezing–thawing, depth of seasonal thawing

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 590–600

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.46

ДИНАМИКА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВЫ В РАЗЛИЧНЫХ ДИАПАЗОНАХ ВРЕМЕНИ (ОБЗОР)

© 2020 г. Т. И. Чернов[a, b, *], А. Д. Железова[a, b]

[a]Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжевский пер., 7, Москва, 119017 Россия

[b]МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: chern-off@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2019 г.
После доработки 13.09.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Наиболее быстрые изменения, вызванные колебаниями температуры и влажности почвы или поступлением свежего органического вещества, происходят в течение нескольких часов или дней и касаются в основном активности микроорганизмов. Сезонная динамика вызывается годовыми вариациями температуры и количества осадков, которые влияют на микробное сообщество прямо или косвенно, через регуляцию жизни растений. Биомасса микроорганизмов изменяется в течение года на десятки и сотни процентов, что необходимо учитывать при отборе образцов. Многолетнаяя динамика микробных сообществ в процессе первичных или вторичных сукцессий сопровождается увеличением общей микробной биомассы и соотношения грибы/бактерии, а также изменением состава сообществ. Основными факторами многолетней динамики являются накопление почвенного органического вещества, растительные сукцессии и изменение pH. Наиболее длительные изменения микробных сообществ почвы связаны с изменением биоклиматических условий. Информация о микробных сообществах почв прошлого может быть получена при изучении погребенных и многолетнемерзлых почв. Исследование будущих изменений микробных сообществ почвы возможно в экспериментах с искусственным изменением климатических параметров. Одними из главных факторов динамики почвенных микробных сообществ во всех временных диапазонах являются растения: на коротких промежутах времени основную роль играет вегетация растений, в многолетних трендах – изменение их обилия и разнообразия.

Ключевые слова: сукцессии, сезонная динамика, почвообразование, палеопочвы, биомасса, биоразнообразие

DOI: 10.31857/S0032180X20050044

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие, биомасса и таксономическая структура микробных сообществ почвы являются объектами множества исследований, которые стали особенно многочисленны с появлением современных молекулярно-биологических методов. С их помощью активно проводятся сравнительные исследования микробных сообществ в почвах, различающихся по химическому, физическому и минералогическому составам, биоклиматическим факторам и антропогенной нагрузке. В большинстве подобных работ анализируют пространственные различия структуры микробных сообществ и их связь с различными экологическими факторами в почве. Наиболее масштабные из них ставят целью анализ различий разнообразия и структуры микробиомов почвы на уровне климатических зон, стран и континентов [36, 39, 84], вплоть до попыток создания глобальных карт разнообразия почвенных микроорганизмов на Земле [30].

При этом очевидно, что микробные сообщества почвы подвержены изменчивости не только в пространстве, но и во времени. По сравнению с другими местообитаниями почвы достаточно консервативны, бактериальные сообщества в почвах менее лабильны во времени, чем в морских и озерных водах, телах растений и животных [78]. Тем не менее сообщества почвенных микроорганизмов могут значительно изменяться в масштабах дней [26, 51], месяцев [19, 48, 56, 73] и лет [28]. Природа, характер и интенсивность динамики почвенных микробных сообществ различаются на разных отрезках времени. В данном обзоре предложена концепция диапазонов изменения почвенных микробных сообществ во времени, различающихся по масштабу, факторам, вызывающим эти изменения, и объектам исследования (табл. 1). Представляется возможным выделить как минимум 4 группы временных диапазонов: краткосрочные изменения, длящиеся от несколь-

Таблица 1. Факторы и возможные объекты исследования динамики микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени

Масштаб времени	Факторы динамики микробного сообщества	Объекты исследования
Дни–недели	1. Резкие изменения условий в почве (замерзание–оттаивание, иссушение–увлажнение) 2. Поступление органических веществ 3. Динамика активности корней растений	Модельные опыты с контролируемыми условиями, ситуативные полевые пробоотборы
Месяцы	1. Сезонная динамика температуры, влажности и физико-химических свойств почвы 2. Изменения активности растений и почвенной фауны в течение года	Мониторинговые площадки, полевые эксперименты
Годы–десятки лет	1. Растительные сукцессии 2. Изменения физических и химических свойств почвы (pH, пористости, содержания углерода, азота, солей и т.д.)	Хроноряды разновозрастных почв, долговременные полевые опыты
Сотни лет и более	1. Изменение климата 2. Изменение типа растительности 3. Смена процессов почвообразования и типа почвы	Долговременные хроноряды, эксперименты с изменением климатических параметров, погребенные почвы, многолетнемерзлые грунты

ких дней или даже часов до недель; сезонную динамику, вызванную изменениями климатических и биологических факторов в течение года; многолетние тренды, являющиеся следствием первичных и вторичных растительных сукцессий и почвообразовательных процессов; а также наиболее долгие периоды, насчитывающие сотни и тысячи лет, связанные со сменами биоклиматических зон и основных почвообразовательных процессов.

КРАТКОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЧВЕ И МИКРОБНЫЕ СУКЦЕССИИ

Хотя скорость роста микроорганизмов в почве обычно меньше, чем в водных местообитаниях или на богатых питательных средах, она остается высокой, и круговорот микробной биомассы в почве может составлять всего несколько дней или недель [74]. С связи с этим наиболее краткосрочные изменения почвенных микробных сообществ также занимают от нескольких дней (или даже часов) до нескольких недель и являются реакцией на резкие изменения экологических условий. Как правило, на таких коротких промежутках времени изменяется не столько таксономическая структура сообщества, сколько метаболическая активность, интенсивность роста и соотношение вегетативных и покоящихся форм микроорганизмов.

Период существенного увеличения активности почвенных микроорганизмов в почве (или другой среде) получил название “горячий момент” (hot moment), что означает существование в течение определенного времени зоны с высокой микробиологической активностью – “горячей точки” (hotspot) [51]. “Горячие моменты” выделяются по значительному (2–20 раз) увеличению параметров микробной активности: дыхания, скорости роста, скорости минерализации, ферментативной активности или соотношению РНК/ДНК. Они могут возникать в ризосфере растений при поступлении легкодоступных соединений в виде корневых экссудатов, в детритосфере в процессе разложения растительного опада, в почвенных биопорах и других локусах под влиянием свежего доступного органического вещества [51]. Поступление органического вещества в почву в таком случае вызывает “затравочный эффект” (priming effect) – стимуляцию метаболической активности различных групп микроорганизмов [37]. Хотя формально “горячие моменты” могут длиться в течение крайне долгих промежутков времени, вплоть до тысяч лет [61], реальные сукцессии микроорганизмов протекают намного быстрее. В модельных экспериментах показано, что внесение природных полисахаридов (хитина, целлюлозы) в почву вызывает макимальное увеличение активности микробного сообщества на 7–15 сут, а через 3 нед активность микроорганизмов возвращается к исходному уровню [13, 60]. При низкой температуре почвы, замедляющей метаболические процессы, этот период может увеличиваться [8], но как правило длительность сукцессий почвенных микроорганизмов при разложении чистых природных полисахаридов измеряется несколькими неделями. В таком случае лесная подстилка, которую можно рассматривать как долго существующую “горячую точку” [51], фактически является конвейером, в котором поступление и трансформация свежего растительного опада инициируют отдельные микробные сукцессии, сменяющиеся по мере переработки различных групп органических веществ. Помимо деструк-

ции растительных остатков микробные сукцессии наблюдаются при разложении мицелия и плодовых тел грибов, тел почвенных животных и других органических объектов. Хотя отсутствие влаги, низкие температуры или анаэробные условия могут сильно замедлять или даже останавливать процессы разложения, в целом почвенные микробные сукцессии по освоению источников органического вещества стоит отнести к быстро протекающим процессам.

Помимо поступления органического вещества, краткосрочные изменения структуры микробного сообщества могут вызываться резкими изменениями температуры и влажности почвы. Особенно существенное влияние на микробное сообщество оказывает переход температуры почвы через 0°C (процессы замерзания–оттаивания), а также засуха или, наоборот, увлажнение сухой почвы. Так, имитация короткой засухи приводит к быстрому и значительному изменению таксономической структуры микробного сообщества (в том числе увеличению относительного обилия *Actinobacteria*), особенно выраженному для поверхности корней растений и ризосферы [66]; по влиянию на микробиом резкая засуха может быть более сильной, чем значительные вариации температуры почвы [58]. Оттаивание мерзлой почвы приводит к быстрому (в течение первых часов и дней) повышению интенсивности дыхания и ферментативной активности, которые вызываются активизацией покоящихся форм микроорганизмов и минерализацией биомассы мертвых клеток [26, 81]. Оттаивание замерзшей почвы или увлажнение сухой почвы играют роль такого же “затравочного эффекта”, как и поступление доступного углерода, приводя к быстрому увеличению активности микробного сообщества, эмиссии углекислого газа и оксидов азота [49].

Изучение быстрых изменений микробного сообщества проводится либо в модельных лабораторных экспериментах с контролируемыми условиями, либо на полевых опытах, с пробоотбором, приуроченным к резким изменениям факторов среды (например, дождю или заморозкам). Особенно перспективными представляются исследования кратковременных эффектов взаимодействия микробного сообщества и корней растений, которые могут быстро воздействовать на ризосферные микроорганизмы изменением количества и качества выделяемых органических веществ.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Сезонная динамика присуща любым биологическим сообществам в местообитаниях с отчетливой годовой вариацией климатических факторов, в том числе сообществам почвенных микроорганизмов. Факторами, определяющими сезонную динамику микробных сообществ, являются изменения температуры и влажности почвы [53, 88], содержания углерода и азота [69], а также эмиссия легкодоступных органических соединений корнями растений [63]. В результате в течение года может значительно меняться как биомасса и активность [71], так и таксономический состав почвенных микроорганизмов [12, 19].

Температура может быть одним из главных факторов сезонной динамики микроорганизмов из-за влияния на их физиологическую активность [88]. В тропических и субтропических областях, где в течение года отчетливо выделяется влажный и сухой сезоны, основным фактором сезонной динамики микроорганизмов является влажность [32, 52, 90]. Однако влияние как температуры, так и влажности может быть не только прямым, но и косвенным, через регулирование активности растений. Содержание растворимых органических веществ, в том числе легкодоступных низкомолекулярных соединений в почве значительно изменяется в течение года, обычно достигая максимальных значений весной, в период активного роста растений [45, 63, 92]. Так как именно низкомолекулярные соединения, многие из которых являются экссудатами корней растений, служат источником углерода для большинства почвенных микроорганизмов, их содержание должно быть одним из основных факторов, определяющих численность и активность микроорганизмов в почве. В тропических регионах сухой и влажный сезон различаются по количеству растительного опада, что также влияет на микробное сообщество почвы [20]. Быстро и значительно отражаются на почвенном микробном сообществе резкие изменения состояния растительного покрова в течение года, например, уборка урожая на сельскохозяйственных землях [63]. Сезонная динамика микробных сообществ более выражена для сельскохозяйственных почв, чем для почв под нативной растительностью [53]. Это может быть связано как с влиянием сельскохозяйственных практик (обработкой почвы, внесением удобрений, уборкой урожая) в течение года, так и с разнообразием растений: естественный растительный покров может сглаживать сезонные изменения и поддерживать развитие большего числа групп микроорганизмов, чем монокультура. Растения являются мощным фактором сезонных изменений микробных сообществ почвы наравне с годовыми вариациями температуры и влажности. Еще одним, сравнительно малоисследованным, фактором является динамика почвенной фауны: изменение активности и состава почвенных беспозвоночных: фитофагов, детритофагов и микофагов не может не оказывать эффекта на сезонную динамику микроорганизмов в почве.

Активность почвенных микроорганизмов в течение года, как правило, изменяется в несколько раз [34, 40]. Сезонная вариабельность общей био-

Таблица 2. Оценки вариабельности численности или биомассы микроорганизмов в почве в течение года

Тип климата	Экосистема	Метод	Годовая вариабельность, %	Источник
Субарктический/альпийский	Луг	Фумигация–экстракция	50–800	[33]
	Луг	Азот микробной биомассы	340–900	[50]
	Луг	Фумигация–экстракция	400–900	[92]
Умеренный	Лес	Фумигация–экстракция	100–150	[71]
	Лес	Количественная ПЦР	30–650	[69]
	Луг	PLFA	125–450	[64]
	Лес	Количественная ПЦР	100–130	[45]
Субтропический	Поле	Фумигация–экстракция	30–100	[40]
	Луг	PLFA	40–100	[90]
Тропический	Лес	Фумигация–экстракция	890–2000	[32]

массы микроорганизмов, определяемой методом фумигации-экстракции, может быть очень разной. В зависимости от типа почвы и климата она может оцениваться как незначительная [40, 71], изменяться в течение года в 2–4 раза [33] или на порядок и более [32]. Как правило, численность и биомасса почвенных микроорганизмов в самых разных экосистемах меняется в течение года на десятки или сотни процентов (табл. 2). Сезонная динамика численности прокариот, оцененная при помощи количественной полимеразной цепной реакции (**ПЦР**) рибосомальных оперонов, сильно варьирует для разных филогенетических групп: количество генов архей, *Acidobacteria* и *Verrucomicrobia* может изменяться в течение года в несколько раз, *Alphaproteobacteria* – на 2 порядка, а *Betaproteobacteria* – почти на 4 порядка [69].

Вариабельность таксономической структуры и разнообразия почвенных бактерий в течение года на одном участке часто бывает сильнее, чем различия между разными почвами, обусловленные влиянием состава растительности, сельскохозяйственного использования и пространственной неоднородности [12, 16, 19, 53]. Сезонная вариабельность почвенных грибов может быть не такой выраженной, и иметь меньшее значение, чем состав растительности и тип землепользования [48]. Необходимо отметить, что методы, основанные на анализе тотальной ДНК почвы (такие как количественная ПЦР и секвенирование), могут недооценивать динамику микроорганизмов из-за наличия в почве внеклеточной ДНК. Реликтовая ДНК из мертвых бактерий и грибов составляет около 40% (иногда до 60%) общей микробной ДНК в почве и может мешать адекватной оценке временной динамики численности изучаемой группы микроорганизмов [21].

Обычно для районов с умеренным климатом характерна более высокая численность, биомасса и активность почвенных микроорганизмов в летний или весенний период (март–сентябрь) по сравнению с осенью и зимой (октябрь–февраль) [19, 56, 64, 71]. Сезонная динамика микробной биомассы характерна не только для умеренного климата с теплым летом и снежной зимой, но и для тропического, в котором выделяется влажный и сухой периоды, в этом случае микробная биомасса достигает максимума во влажный период [32, 90]. При этом могут наблюдаться и противоположные явления. Например, некоторые группы бактерий, мицелиальных грибов и дрожжей в почвах холодного климата могут активнее развиваться зимой, под снежным покровом, сохраняющим положительные температуры в почве [2, 45, 50, 73, 74]. *Actinobacteria*, многие представители которых известны устойчивостью к засушливым условиям, в почвах тропических лесов могут активнее развиваться в сухой сезон [52]. В арктических и высокогорных почвах общая микробная биомасса достигает максимальных значений к концу зимы и значительно уменьшаться в период таяния снега [33, 92]. Даже на одной и той же территории в зависимости от типа растительного покрова микробное сообщество может демонстрировать различные схемы сезонной динамики [94].

Таким образом, сезонная динамика может различаться в зависимости от рассматриваемой группы микроорганизмов, климатических и эдафических параметров, однако изменениям в течение года подвержены почвенные микробные сообщества практически всех экосистем. Вероятно, отсутствие сезонной динамики может наблюдаться лишь для почвенных микробных сообществ под вечнозелеными лесами в тех районах экваториального климата, где температура, влажность и биологическая активность практически постоянны в течение года. Даже в рамках летнего сезона численность и биомасса микроорганизмов большинства почв может изменяться в несколько раз. Это необходимо учитывать при сравнительном анализе микробных сообществ образцов почв, отобранных в разное время года. При сравнении микробиоты географически удаленных почв необходимо представлять основные характеристики их сезонной динамики, так как сопоставление структуры и численности микробных сообществ лишь для единичных моментов в году

может давать неадекватные результаты. По мнению некоторых авторов, для сравнения микробных сообществ разных почв всегда необходимо учитывать их сезонную динамику, даже в тех случаях, когда эти почвы существуют в одинаковых климатических условиях [53].

ХРОНОРЯДЫ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА

Многолетние изменения почвенных микробных сообществ почвы изучаются в рамках длительных почвенно-экологических процессов: первичного почвообразования, восстановления почвы после различных нарушений, смены растительных ассоциаций, долгосрочного антропогенного влияния или изменения климата.

Изменения микробного сообщества в процессе первичного почвообразования изучают на местах отступления ледников [18, 44, 82], обнажениях горных пород [25, 35, 75], каменистых и песчаных субстратах [57, 95] на морских [87] и озерных [79] отложениях. Почвообразование, сопровождающееся изменением структуры микробного сообщества, может занимать от десятков и сотен лет до тысячелетий [29], так как подобные длительные процессы невозможно исследовать в режиме реального времени. Объектами исследования в таком случае обычно являются хроноряды – серии разновозрастных почв, представляющие собой разные стадии почвообразования, от минеральных субстратов, не покрытых растительностью, до развитых почв. Общая численность и биомасса микроорганизмов на начальных стадиях почвообразования, как правило, невелики. На самых ранних стадиях почвообразования развитие микроорганизмов ограничивается низким обилием растений, недостатком почвенного органического вещества, доступных N и P [22, 95]. Освоение минеральных субстратов проходит обычно при участии фотосинтезирующих водорослей, азотфиксирующих бактерий (в том числе цианобактерий) и грибов, способных продуцировать органические кислоты, растворяющие минералы [25, 57]. Процесс первичного почвообразования сопровождается постепенным увеличением общей численности и биомассы микроорганизмов и изменением состава микробного сообщества, особенно в первые десятилетия [18, 44, 89, 93]. α-Разнообразие (видовое богатство) микробного сообщества даже в минеральных субстратах без растительного покрова и запаса органических веществ может достигать сотен видов прокариот [57, 95], и в процессе почвообразования не обязательно увеличивается [24, 82, 93]. По некоторым данным, α-разнообразие микроорганизмов увеличивается в процессе почвообразования в низкопродуктивных экосистемах (например, в холодном или засушливом климате) и уменьшается – в высокопродуктивных экосистемах за счет увеличения кислотности среды при развитии почвы [29]. β-Разнообразие, т.е. пространственная неоднородность состава микробных сообществ, может быть больше на ранних стадиях почвообразования, а в зрелых почвах снижается вследствие большей однородности условий [67, 91, 95]. В качестве основных факторов динамики структуры микробного сообщества в процессе почвообразования чаще всего называют изменения pH, обилия и состава растений и содержания почвенного органического вещества [29, 57, 79, 87], накопление углерода также является главным фактором увеличения численности и биомассы микроорганизмов [89, 95].

Помимо первичного почвообразования, хроноряды масштабов десятков лет могут представлять собой разновозрастные площадки, связанные с влиянием различных антропогенных нарушений. Ряд микробиологических исследований посвящен изменениям почвенного микробного сообщества при сведении и восстановлении лесной растительности. В связи с существенными изменениями почвенных свойств, в том числе потерей запасов C и N, при вырубке лесов, численность и биомасса микроорганизмов в почве уменьшаются. Таксономический состав бактериальных сообществ значительно изменяется, при этом α-разнообразие почвенных микроорганизмов при сведении леса может увеличиваться [65, 76]. Грибы более чувствительны к сведению лесной растительности, чем бактерии [41], среди грибов аскомицеты более чувствительны, чем базидиомицеты [42]. При установлении сельскохозяйственных угодий – пашен или плантаций – структура микробного сообщества остается сильно измененной, а биомасса – сниженной [15, 62, 76, 85]. При переходе пашни в залежное состояние особенности структуры микробных сообществ пахотных почв, в том числе связанные с механической обработкой почвы, со временем исчезают [77]. В процессе вторичных сукцессий как лесных, так и травянистых ассоциаций происходит накопление углерода и азота, увеличивается соотношение биомассы грибов к биомассе бактерий, возрастает доля микробной биомассы в общем запасе углерода почвы, при этом общее видовое богатство бактерий изменяется достаточно слабо, и может как увеличиваться, так и уменьшаться [46, 80, 83, 96]. Спустя 30 лет и более естественного восстановления лесной или степной растительности микробное сообщество способно формировать таксономическую структуру, сходную (но не идентичную) с таковой под естественной растительностью [46, 62, 85, 86]. Длительные изменения микробных сообществ также могут изучаться на многолетних сельскохозяйственных опытах с применением различных типов обработки почвы, систем землепользования, органических и минеральных удобрений [7,

12, 14, 16]. Фактически любые расположенные рядом площадки, на которых в течение многих лет действуют разные факторы, могут рассматриваться как хроноряды.

В качестве основных факторов динамики микробных сообществ при многолетних трендах эволюции почвы, по всей видимости, можно выделить изменение pH, состава растительности и содержания органического вещества в почве. Изменения общей численности и биомассы микроорганизмов имеют явную положительную связь с накоплением оранического вещества в почве и обилием растений. Однако структура и разнообразие микробных сообществ может демонстрировать самые разные тренды изменений во времени, и выделить какие-то общие для них не представляется возможным [43].

БИОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВЫ

Наиболее длительные изменения структуры микробных сообществ связаны с изменением климатических условий на определенной территории. Количество осадков, температура и уровень инсоляции влияют на растительный покров, химические и физические свойства почвы, что, безусловно, отражается на структуре микробного сообщества. В случае долговременного изменения климата встает вопрос о реконструкции почвенных микробных сообществ прошлых эпох или моделирования их изменений в будущем.

Одним из способов изучения почвенных микробных сообществ других эпох являются микробиологические исследования погребенных почв. Почвы, перекрытые естественными отложениями или археологическими (как правило, земляными) сооружениями, а также многолетнемерзлые породы привлекают внимание исследователей как возможные архивы микробиологической информации, сохранившейся со времени их погребения. В погребенных почвах сохраняются особенности вертикального распределения микроорганизмов по профилю, погребенные гумусовые горизонты превышают по численности, биомассе и видовому разнообразию минеральные [3, 9, 11, 59, 72]. При низком содержании жизнеспособной микробной биомассы в погребенных почвах обнаруживается большое количество микробной ДНК [17], которая может сохраняться в почвах, погребенных на глубине более 100 м [23]. Некоторые авторы предлагают рассматривать микробиологические маркеры в палеопочвах как одну из форм “биологической памяти” почв, с помощью которой можно реконструировать микробное население этих почв до погребения.

Однако погребение почвы редко сопровождается полной консервацией микробных сообществ. Микроорганизмы в погребенных почвах сохраняют метаболическую активность, по уровню общей эмиссии CO_2 погребенные почвы могут быть иногда сопоставимы с современными [1], даже в многолетнемерзлых породах при отрицательных температурах многие микроорганизмы сохраняют физиологическую активность [47]. При погребении почвы меняется таксономическая и функциональная структура микробных сообществ: в погребенных горизонтах значительно меньше сахаролитиков и больше олиготрофов и анаэробных микроорганизмов, преобладает денитрификация над нитрификацией [4]. Таксономическая структура прокариотного сообщества значительно изменяется при погребении, в частности, сильно снижается относительное обилие *Verrucomicrobia* [11]. Специфические экологические особенности характерны для микроскопических грибов палеопочв. Общая биомасса и длина мицелия грибов при погребении почвы уменьшаются, большую часть грибной биомассы (до 70%) в погребенных почвах составляют споры преимущественно мелких размеров [4, 9]. Среди культивируемых форм наиболее обильны мелкоспоровые и психротолеранты [68].

Особенности микробных сообществ в погребенных почвах вызваны изменением экологических условий при погребении. Как правило, погребенные почвы характеризуются сниженным содержанием кислорода и повышенным – углекислого газа, меньшими колебаниями температуры и влажности. Особенно значимо для микроорганизмов прекращение поступления свежего органического вещества от корней растений. Содержание органического вещества в палеопочвах неуклонно уменьшается в первые 100–300 лет после погребения [3], после чего процессы разрушения замедляются, при этом часть органического вещества в виде остаточного гумуса (около 7% от исходного содержания) может сохраняться в погребенных почвах неограниченно долгое время [4]. Численность бактерий и архей в погребенных почвах исторического периода в 3–8 раз меньше [11], а микробная биомасса – в 3–7 раз меньше [6, 10], чем в современных почвах. Это соотношение слабо различается для почв, погребенных в разное время (3700–400 лет назад), а значит, основные потери микробной биомассы происходят в течение первых десятилетий или столетий после погребения.

Таким образом, численность, структура и разнообразие микробного сообщества значительно изменяются после погребения почвы. Определенная часть покоящихся форм микроорганизмов, ДНК или других биомолекул может наследоваться со времени погребения почвы, например, сорбированными на поверхности глинистых ми-

нералах. Однако вопрос о том, как разделить микробиологические маркеры “биологической памяти” палеопочв и результаты более поздних процессов изменения микробных сообществ после погребения, остается нерешенным.

Погребенные почвы могут предоставить знания о том, какова была структура микробных сообществ на изучаемой территории в прошлом. Однако при помощи исследования таких почв невозможно оценить, как микробные сообщества современных почв будут изменяться в будущем при смене биоклиматических условий. Изучение будущих изменений микробных сообществ почвы возможно при использовании “искусственных хронорядов” – лабораторных или полевых экспериментов с моделированием долговременных изменений почвенно-экологических условий. В качестве примера можно привести эксперименты по симуляции изменений климата, в том числе глобального потепления, которые обычно включают в себя искусственное многолетнее повышение температуры, изменение количества осадков и уровня инсоляции на опытной территории [38, 70]. В таких работах проводятся попытки оценить, как изменятся биомасса, активность и другие характеристики почвенных микробных сообществ в результате изменений климата. Например, в рамках подобных экспериментов оценивается влияние симуляции глобального потепления на микробиомы арктических и бореальных почв, которое выражается в сокращении обилия грибов, увеличении обилия бактерий и изменении таксономического состава сообщества [27, 31, 38, 70]. При этом кратковременное изменение температуры и увлажненности может вообще не влиять на структуру микробного сообщества [54], эффект может проявляться лишь после 10 лет эксперимента, только в поверхностном слое почвы и влиять на микроорганизмы опосредованно, через изменение обилия и состава растений [27, 70]. Насколько результаты подобных экспериментов применимы для моделирования реальной динамики микробных сообществ в результате изменения климата – дискуссионный вопрос. Однако на данный момент подобная симуляция глобального потепления остается одним из немногих способов оценить пролонгированное изменение микробных сообществ почвы в будущем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микробные сообщества почвы изменяются в широком диапазоне времени, от часов до тысячелетий. На самых коротких промежутках времени под влиянием резких изменений почвенных условий или поступления свежего органического вещества преимущественно изменяется активность микроорганизмов. На более длительных промежутках вследствие динамики состава растений и физико-химических свойств почвы (особенно pH) изменяются общая биомасса и таксономическая структура микробного сообщества.

Изменения общей численности и биомассы микроорганизмов, как правило, связаны с содержанием почвенного органического вещества. Процессы, сопровождающиеся накоплением углерода в почве: первичное почвообразование, вторичные восстановительные сукцессии – как правило, ведут к увеличению микробной биомассы, а также к увеличению соотношения грибы/бактерии.

Общее разнообразие (α-разнообразие, видовое богатство) микробных сообществ может как увеличиваться, так и уменьшаться или оставаться неизменным на протяжении почвенных процессов самой разной продолжительности. Очевидно, конкретные схемы изменения микробного разнообразия определяются множеством различных параметров, и выделить единый тренд не представляется возможным.

Биомасса и структура микробных сообществ практически всех почв и типов климата подвержена сильной сезонной динамике. Это необходимо принимать во внимание при сравнении микробных сообществ географически удаленных почв, особенно отобранных в разное время. Даже в рамках летнего сезона численность и биомасса микроорганизмов могут изменяться в несколько раз, что искажает результаты сравнительного анализа разных почв.

Растения имеют большое значение в регулировании динамики микробных сообществ. На коротких промежутках времени влияние растений выражается в изменении активности эмиссии корневых экссудатов, на более длительных – в изменение обилия и состава растительного сообщества в процессе различных сукцессий. Другие факторы динамики микробных сообществ: температура, влажность, физико-химические свойства почвы – также могут влиять на микроорганизмы опосредованно, через регуляцию жизни растений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ, проект № 17-16-01057 “Мониторинг и прогнозирование динамики почвенного микробиома в различных временных диапазонах”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Борисов А.В., Демкина Т.С., Демкин В.А.* Палеопочвы и климат Ергеней в эпоху бронзы IV–II тысячелетия до н. э. М.: Наука, 2006. 210 с.

2. *Глушакова А.М., Качалкин А.В., Чернов И.Ю.* Воздействие инвазии *Aster x salignus* Willd. на разнообразие почвенных дрожжевых сообществ // Почвоведение. 2016. № 7. С. 857–861.
3. *Демкин В.А., Борисов А.В., Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Золотарева Б.Н., Каширская Н.Н., Демкина Е.В.* Степные пирамиды Евразии: уникальный архив голоценовых палеопочв // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. Геобиологические системы в прошлом. М., 2010. С. 132–163.
4. *Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Стретович И.В., Демкин В.А.* Микробиологические исследования палеопочв археологических памятников степной зоны // Почвоведение. 2010. № 2. С. 213–220.
5. *Иванов И.В., Песочина Л.С., Семенов В.М.* Биоминерализация органического вещества в современных целинных, пахотных, погребенных и ископаемых черноземах // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1192–1202.
6. *Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А.* Микробная биомасса подкурганных и современных почв степной зоны Нижнего Поволжья // Почвоведение. 2009. № 5. С. 581–587.
7. *Корвиго И.О., Першина Е.В., Иванова Е.А., Матюк Н.С., Савоськина О.А., Чирак Е.Л., Проворов Н.А. Андронов Е.Е.* Оценка длительного воздействия агротехнических приемов и сельскохозяйственных культур на почвенные микробные сообщества // Микробиология. 2016. Т. 85. № 2. С. 199–210.
8. *Манучарова Н.А., Власенко А.Н., Менько Е.В., Звягинцев Д.Г.* Специфика хитинолитического микробного комплекса в почвах, инкубируемых при различных температурах // Микробиология. 2011. Т. 80. № 2. С. 219–229.
9. *Марфенина О.Е., Сахаров Д.С., Иванова А.Е., Русаков А.В.* Микологические свойства голоценовых и позднеплейстоценовых палеогоризонтов и фрагментов палеопочв // Почвоведение. 2009. № 4. С. 469–478.
10. *Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Демкин В.А.* Оценка живой и суммарной биомассы микробных сообществ современной каштановой почвы и подкурганных палеопочв // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1496–1503.
11. *Чернов Т.И., Железова А.Д., Кутовая О.В., Макеев А.О., Тхакахова А.К., Бгажба Н.А., Курбанова Ф.Г., Русаков А.В., Пузанова Т.А., Хохлова О.С.* Сравнительная оценка структуры микробиомов погребенных и современных почв при помощи анализа микробной ДНК // Микробиология. 2018. Т. 87. № 6. С. 737–746. https://doi.org/10.1134/S0026365618060071
12. *Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Иванова Е.А., Кутовая О.В., Турусов В.И.* Сезонная динамика почвенного микробиома многолетнего агрохимического опыта на черноземах Каменной Степи // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1483–1488. https://doi.org/10.7868/S0032180X15120059
13. *Ярославцев А.М., Манучарова Н.А., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г., Судницын И.И.* Микробное разложение хитина в почвах при различных уровнях влажности // Почвоведение. 2009. № 7. С. 857–866.
14. *Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М.* Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов серой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369.
15. *Berkelmann D., Schneider D., Engelhaupt M., Heinemann M., Christel S., Wijayanti M., Meryandini A., Daniel R.* How rainforest conversion to agricultural systems in Sumatra (Indonesia affects active soil bacterial communities // Frontiers in Microbiology. 2018. V. 9. P. 2381. https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02381
16. *Bevivino A., Paganin P., Bacci G., Florio A., Pellicer M.S., Papaleo M.C., Mengoni A., Ledda L., Fani R., Benedetti A., Dalmastri C.* Soil bacterial community response to differences in agricultural management along with seasonal changes in a Mediterranean region // PLOS ONE. 2014. V. 9. № 8. P. e105515.
17. *Blagodatskaya E.V., Khokhlova O.S., Anderson T.H., Blagodatskii S.A.* Extractable microbial DNA pool and microbial activity in paleosols of Southern Urals // Microbiology. 2003. V. 72. № 6. P. 750–755.
18. *Brown S.P., Jumpponen A.* Contrasting primary successional trajectories of fungi and bacteria in retreating glacier soils // Molecular Ecology. 2014. V. 23. № 2. P. 481–497.
19. *Buckley D.H., Schmidt T.M.* Diversity and dynamics of microbial communities in soils from agro-ecosystems // Environ. Microbiol. 2003. V. 5. № 6. P. 441–452.
20. *Buscardo E., Geml J., Schmidt S.K., Freitas H., Cunha H.B., Nagy L.* Spatio-temporal dynamics of soil bacterial communities as a function of Amazon forest phenology // Scientific Rep. 2018. V. 8. № 1. P. 4382.
21. *Carini P., Marsden P.J., Leff J.W., Morgan E.E., Strickland M.S., Fierer N.* Relic DNA is abundant in soil and obscures estimates of soil microbial diversity // Nature Microbiol. 2017. V. 2. № 3. P. 16242.
22. *Castle S.C., Sullivan B.W., Knelman J., Hood E., Nemergut D.R., Schmidt S.K., Cleveland C.C.* Nutrient limitation of soil microbial activity during the earliest stages of ecosystem development // Oecologia. 2017. V. 185. № 3. P. 513–524.
23. *Chandler D.P., Brockman F.J., Bailey T.J., Fredrickson J.K.* Phylogenetic diversity of archaea and bacteria in a deep subsurface paleosol // Microbial Ecology. 1998. V. 36. № 1. P. 37–50.
24. *Chang C.C., Turner B.L.* Ecological succession in a changing world // J. Ecology. 2019. V. 107. № 2. P. 503–509. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132
25. *Ciccazzo S., Esposito A., Borruso L., Brusetti L.* Microbial communities and primary succession in high altitude mountain environments // Annals of Microbiology. 2016. V. 66. № 1. P. 43–60.
26. *Coolen M.J., van de Giessen J., Zhu E.Y., Wuchter C.* Bioavailability of soil organic matter and microbial community dynamics upon permafrost thaw // Environ. Microbiol. 2011. V. 13. № 8. P. 2299–2314.
27. *DeAngelis K.M., Pold G., Topçuoğlu B.D., van Diepen L.T., Varney R.M., Blanchard J.L., Melillo J., Frey S.D.* Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils // Frontiers in Microbiology. 2015. V. 6. P. 104.
28. *DeBruyn J.M., Nixon L.T., Fawaz M.N., Johnson A.M., Radosevich M.* Global biogeography and quantitative

seasonal dynamics of Gemmatimonadetes in soil // Appl. Environ. Microbiol. 2011. V. 77. P. 6295–6300.

29. *Delgado-Baquerizo M., Bardgett R.D., Vitousek P.M., Maestre F.T., Williams M.A., Eldridge D.J. et al.* Changes in belowground biodiversity during ecosystem development // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2019. V. 116. № 14. P. 201818400. https://doi.org/10.1073/pnas.1818400116
30. *Delgado-Baquerizo M., Oliverio A.M., Brewer T.E., Benavent-González A., Eldridge D.J., Bardgett R.D., Maestre F.T., Singh B.K., Fierer N.* A global atlas of the dominant bacteria found in soil // Science. 2018. V. 359. № 6373. P. 320–325.
31. *Deslippe J.R., Hartmann M., Simard S.W., Mohn W.W.* Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities // FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 82. № 2. P. 303–315.
32. *Devi N.B., Yadava P.S.* Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India // Appl. Soil Ecol. 2006. V. 31. № 3. P. 220–227.
33. *Edwards K.A., Jefferies R.L.* Inter-annual and seasonal dynamics of soil microbial biomass and nutrients in wet and dry low-Arctic sedge meadows // Soil Biol. Biochem. 2013. V. 57. P. 83–90.
34. *Epron D., Le Dantec V., Dufrene E., Granier A.* Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest // Tree Physiology. 2001. V. 21. № 2–3. P. 145–52.
35. *Esposito A., Ciccazzo S., Borruso L., Zerbe S., Daffonchio D., Brusetti L.* A three-scale analysis of bacterial communities involved in rocks colonization and soil formation in high mountain environments // Current Microbiology. 2013. V. 67. № 4. P. 472–479.
36. *Fierer N., Jackson R.B.* The diversity and biogeography of soil bacterial communities // Proc. Natl. Acad. Sci. 2006. V. 103. P. 626–631.
37. *Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L.* The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? // Soil Biol. Biochem. 2003. V. 35. № 6. P. 837–843.
38. *Frey S.D., Drijber R., Smith H., Melillo J.* Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming // Soil Biol. Biochem. 2008 V. 40. № 11. P. 2904–2907.
39. *Griffiths R.I., Thomson B.C., James P., Bell T., Bailey M., Whiteley A.S.* The bacterial biogeography of British soils // Environ. Microbiol. 2011. V. 13. P. 1642–1654.
40. *Gunapala N., Scow K.M.* Dynamics of soil microbial biomass and activity in conventional and organic farming systems // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. № 6. P. 805–816.
41. *Hartmann M., Howes C.G., VanInsberghe D., Yu H., Bachar D., Christen R., Henrik Nilsson R., Hallam S.J., Mohn W.W.* Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests // ISME J. 2012. V. 6. № 12. P. 2199–2218.
42. *Hartmann M., Lee S., Hallam S.J., Mohn W.W.* Bacterial, archaeal and eukaryal community structures throughout soil horizons of harvested and naturally disturbed forest stands // Environ. Microbiol. 2009. V. 11. № 12. P. 3045–3062.
43. *Hendershot J.N., Read Q.D., Henning J.A., Sanders N.J., Classen A.T.* Consistently inconsistent drivers of microbial diversity and abundance at macroecological scales // Ecology. 2017. V. 98. № 7. P. 1757–1763.
44. *Hofmann K., Illmer P.* Temporal patterns of prokaryotic abundance, community structure and microbial activity in glacier foreland soils // Antonie van Leeuwenhoek. 2015. V. 108. № 3. P. 793–799.
45. *Isobe K., Oka H., Watanabe T., Tateno R., Urakawa R., Liang C., Senoo K., Shibata H.* High soil microbial activity in the winter season enhances nitrogen cycling in a cool-temperate deciduous forest // Soil Biol. Biochem. 2018. V. 124. P. 90–100.
46. *Jangid K., Williams M.A., Franzluebbers A.J., Blair J.M., Coleman D.C., Whitman W.B.* Development of soil microbial communities during tallgrass prairie restoration // Soil Biol. Biochem. 2010. V. 42. № 2. P. 302–312.
47. *Jansson J.K., Taş N.* The microbial ecology of permafrost // Nature Rev. Microbiol. 2014. V. 12. № 6. P. 414.
48. *Kennedy N., Brodie E., Connolly J., Clipson N.* Seasonal influences on fungal community structure in unimproved and improved upland grassland soils // Can. J. Microbiol. 2006. V. 52. №. 7. P. 689–694.
49. *Kim D.G., Vargas R., Bond-Lamberty B., Turetsky M.R.* Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: a review of current literature and suggestions for future research // Biogeosciences. 2012. V. 9. № 7. P. 2459–2483.
50. *Kuhnert R., Oberkofler I., Peintner U.* Fungal growth and biomass development is boosted by plants in snow-covered soil // Microbial Ecology. 2012. V. 64(1). P. 79–90.
51. *Kuzyakov Y., Blagodatskaya E.* Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 1. № 83. P. 184–199 https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025
52. *Lacerda-Júnior G.V., Noronha M.F., Cabral L., Delforno T.P., de Sousa S.T., Fernandes-Júnior P.I., Melo I.S., Oliveira V.M.* Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a brazilian dry forest // Frontiers in Microbiology. 2019. V. 10. P. 548. https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00648
53. *Lauber C.L., Ramirez K.S., Aanderud Z., Lennon J. Fierer N.* Temporal variability in soil microbial communities across land-use types // ISME J. 2013. V. 7. № 8. P. 1641–1650.
54. *Lim P.P.J., Newsham K.K., Convey P., Gan H.M., Yew W.C., Tan G.Y.A.* Effects of field warming on a High Arctic soil bacterial community: a metagenomic analysis // Current Sci. 2018. V. 115. № 9. P. 1697–1700.
55. *Lin Y.T., Jangid K., Whitman W.B., Coleman D.C., Chiu C.Y.* Soil bacterial communities in native and regenerated perhumid montane forests // Appl. Soil Ecol. 2011. V. 47. № 2. P. 111–118. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.11.008
56. *Lipson D.A.* Relationships between temperature responses and bacterial community structure along seasonal and altitudinal gradients // FEMS Microbiol. Ecol. 2007. V. 59. P. 418–427.
57. *Liu Y., Lu M., Zhang X., Sun Q., Liu R., Lian B.* Shift of the microbial communities from exposed sandstone rocks to forest soils during pedogenesis // Int. Biodeterioration Biodegradation. 2019. V. 140. P. 21–28.
58. *Lupatini M., Suleiman A.K., Jacques R.J., Lemos L.N., Pylro V.S., Van Veen J.A., Kuramae E.E., Roesch L.F.* Moisture is more important than temperature for assembly of both potentially active and whole prokaryotic communities in subtropical grassland // Microbial Ecology. 2019. V. 77. № 2. P. 460–470.

59. *Makeev A., Aseyeva E., Rusakov A., Sorokina K., Puzanova T., Khokhlova O., Kust P., Kurbanova F., Chernov T., Kutovaya O., Lebedeva M.* The environment of the Early Iron Age at the southern fringe of the forest zone of the Russian plain // Quater. Int. 2019. V. 502. P. 218–237
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.04.002
60. *Manucharova N.A.* The microbial destruction of chitin, pectin, and cellulose in soils // Eurasian Soil Science. 2009. V. 42. № 13. P. 1526–1532.
61. *McClain M.E., Boyer E.W., Dent C.L., Gergel S.E., Grimm N.B., Groffman P.M., Hart S.C., Harvey J.W., Johnston C.A., Mayorga E., McDowell W.H.* Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems // Ecosystems. 2003. V. 6. № 4. P. 301–312.
62. *McGuire K.L., D'Angelo H., Brearley F.Q., Gedallovich S.M., Babar N., Yang N., Gillikin C.M., Gradoville R., Bateman C., Turner B.L., Mansor P., Leff J.W., Fierer N.* Responses of soil fungi to logging and oil palm agriculture in Southeast Asian tropical forests // Microbial Ecology. 2015. V. 69. № 4. P. 733–747.
https://doi.org/10.1007/s00248-014-0468-4
63. *Medeiros P.M., Fernandes M.F., Dick R.P., Simoneit B.R.T.* Seasonal variations in sugar contents and microbial community in a ryegrass soil // Chemosphere. 2006. V. 65. P. 832–839.
64. *Moche M., Gutknecht J., Schulz E., Langer U., Rinklebe J.* Monthly dynamics of microbial community structure and their controlling factors in three floodplain soils // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 90. P. 169–178.
65. *Navarrete A.A., Tsai S.M., Mendes L.W., Faust K., de Hollander M., Cassman N.A., Raes J., van Veen J.A., Kuramae E.E.* Soil microbiome responses to the short-term effects of Amazonian deforestation // Molecular Ecology. 2015. V. 24. № 10. P. 2433–2448.
https://doi.org/10.1111/mec.13172
66. *Naylor D., DeGraaf S., Purdom E., Coleman-Derr D.* Drought and host selection influence bacterial community dynamics in the grass root microbiome // ISME J. 2017. V. 11. № 12. P. 2691–2704.
67. *Ortiz-Álvarez R., Fierer N., de los Ríos A., Casamayor E.O., Barberán A.* Consistent changes in the taxonomic structure and functional attributes of bacterial communities during primary succession // ISME J. 2018. V. 12. № 7. P. 1658–1667.
68. *Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Gilichinsky D.A.* Fungi in permafrost // Permafrost soils / Ed. Margesin R. N.Y.: Springer, 2009. P. 85–95.
69. *Rasche F., Knapp D., Kaiser C., Koranda M., Kitzler B., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A., Sessitsch A.* Seasonality and resource availability control bacterial and archaeal communities in soils of a temperate beech forest // ISME J. 2011. V. 5. P. 389–402.
70. *Rinnan R., Michelsen A., Bååth E., Jonasson S.* Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem // Global. Change Biol. 2007. V. 13. № 1. P. 28–39.
71. *Rogers B.F., Tate R.L.* Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in Pineland soils // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1389–1401.
72. *Rusakov A., Makeev A., Khokhlova O., Kust P., Lebedeva M., Chernov T., Golyeva A., Popov A., Kurbanova F., Puzanova T.* Paleoenvironmental reconstruction based on soils buried under Scythian fortification in the southern forest-steppe area of the East European Plain // Quater. Int. 2019. V. 502. P. 197–217.
https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.05.016
73. *Schadt C.W., Martin A.P., Lipson D.A., Schmidt S.K.* Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils // Science. 2003. V. 301. № 5638. P. 1359–1361.
74. *Schmidt S.K., Costello E.K., Nemergut D.R., Cleveland C.C., Reed S.C., Weintraub M.N., Meyer A.F., Martin A.M.* Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil // Ecology. 2007. V. 88. № 6. P. 1379–1385.
75. *Schmidt S.K., Nemergut D.R., Darcy J.L., Lynch R.* Do bacterial and fungal communities assemble differently during primary succession? // Molecular Ecology. 2014. V. 23. № 2. P. 254–258.
76. *Schneider D., Engelhaupt M., Allen K., Kurniawan S., Krashevska V., Heinemann M., Nacke H., Wijayanti M., Meryandini A., Corre M.D., Scheu S.* Impact of lowland rainforest transformation on diversity and composition of soil prokaryotic communities in Sumatra (Indonesia) // Frontiers in Microbiology. 2015. V. 6. P. 1339.
https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01339
77. *Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V.* Distribution of prokaryotic communities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century // Appl. Soil Ecol. 2018. V. 127. P. 8–18.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.03.002
78. *Shade A., Caporaso J.G., Handelsman J., Knight R., Fierer N.* A meta-analysis of changes in bacterial and archaeal communities with time // ISME J. 2013. V. 7. № 8. P. 1493–1506.
79. *Shanmugam S.G., Kingery W.L.* Changes in soil microbial community structure in relation to plant succession and soil properties during 4000 years of pedogenesis // Eur. J. Soil Biol. 2018. V. 88. P. 80–88.
https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.07.003
80. *Shao P., Liang C., Rubert-Nason K., Li X., Xie H., Bao X.* Secondary successional forests undergo tightly-coupled changes in soil microbial community structure and soil organic matter // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 128. P. 56–65.
81. *Skogland T., Lomeland S., Goksøyr J.* Respiratory burst after freezing and thawing of soil: experiments with soil bacteria // Soil Biol. Biochem. 1988. V. 20. № 6. P. 851–856.
82. *Sun H., Wu Y., Zhou J., Bing H.* Variations of bacterial and fungal communities along a primary successional chronosequence in the Hailuogou glacier retreat area (Gongga Mountain, SW China) // J. Mountain Sci. 2016. V. 13. № 9. P. 1621–1631.
https://doi.org/10.1007/s11629-015-3570-2
83. *Susyan E.A., Wirth S., Ananyeva N.D., Stolnikova E.V.* Forest succession on abandoned arable soils in European Russia–Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO_2 respiration activity // Eur. J. Soil Biol. 2011. V. 47. № 3. P. 169–174.
84. *Terrat S., Horrigue W., Dequietd S., Saby N.P., Lelièvre M., Nowak V. et al.* Mapping and predictive variations of soil bacterial richness across France // PLOS ONE. 2017. V. 12. № 10. P. e0186766.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186766

85. *Tripathi B.M., Edwards D.P., Mendes L.W., Kim M., Dong K., Kim H., Adams J.M.* The impact of tropical forest logging and oil palm agriculture on the soil microbiome // Molecular Ecology. 2016. V. 25. № 10. P. 2244–2257.
86. *Upchurch R., Chiu C.Y., Everett K., Dyszynski G., Coleman D.C., Whitman W.B.* Differences in the composition and diversity of bacterial communities from agricultural and forest soils // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. № 6. P. 1294–1305.
87. *Uroz S., Tech J.J., Sawaya N.A., Frey-Klett P., Leveau J.H.* Structure and function of bacterial communities in ageing soils: insights from the Mendocino ecological staircase // Soil Biol. Biochem. 2014. V. 69. P. 265–274.
88. *Waldrop M.P., Firestone M.K.* Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions // Biogeochemistry. 2004. V. 67. P. 235–248.
89. *Welc M., Bünemann E.K., Fließbach A., Frossard E., Jansa J.* Soil bacterial and fungal communities along a soil chronosequence assessed by fatty acid profiling // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 49. P. 184–192.
90. *Wu H., Xiong D.H., Xiao L., Zhang S., Yuan Y., Su Z.A., Zhang B., Yang D.* Effects of vegetation coverage and seasonal change on soil microbial biomass and community structure in the dry-hot valley region // J. Mountain Sci. 2018. V. 15. № 7. P. 1546–1558.
91. *Wu X., Zhang W., Liu G., Yang X., Hu P., Chen T., Zhang G., Li Z.* Bacterial diversity in the foreland of the Tianshan No. 1 glacier, China // Environ. Res. Lett. 2012. V. 7. № 1. P. 14038. https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014038
92. *Xu B., Wang J., Wu N., Wu Y., Shi F.* Seasonal and interannual dynamics of soil microbial biomass and available nitrogen in an alpine meadow in the eastern part of Qinghai–Tibet Plateau, China // Biogeosciences. 2018. V. 15. № 2. P. 567–579.
93. *Yarwood S.A., Högberg M.N.* Soil bacteria and archaea change rapidly in the first century of Fennoscandian boreal forest development // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 114. P. 160–167.
94. *Zhang X., Wang W., Chen W., Zhang N., Zeng H.* Comparison of seasonal soil microbial process in snow-covered temperate ecosystems of northern China // PLOS ONE. 2014. V. 9. № 3. P. e92985. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092985
95. *Zhelezova A., Chernov T., Tkhakakhova A., Xenofontova N., Semenov M., Kutovaya O.* Prokaryotic community shifts during soil formation on sands in the tundra zone // PLOS ONE. 2019. V. 14. № 4. P. e0206777. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206777
96. *Zhou Z., Wang C., Jiang L., Luo Y.* Trends in soil microbial communities during secondary succession // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 115. P. 92–99.

Dynamics of Soil Microbial Communities on Different Timescales: a Review

T. I. Chernov[1, 2,*] and A. D. Zhelezova[1, 2]

[1]*Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia*
[2]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*
**e-mail: chern-off@mail.ru*

Soil microbial communities are subjected to significant changes over time. The dynamics of soil microorganisms on different timescales differ in nature and in the control factors. The most rapid changes are caused by abrupt changes in soil temperature and moisture or by the influx of fresh organic matter and occur within a few hours or days; they are mainly related to the activity of microorganisms. Seasonal dynamics are caused by annual variations in temperature and precipitation that affect the microbial community directly or indirectly through the regulation of plant life. The microbial biomass and the taxonomic composition of soil microbial communities vary significantly throughout the year, which should be taken into account when sampling for a comparative analysis of different soils. The long-term dynamics of microbial communities during primary soil formation or soil recovery after various disturbances lead to an increase in the total microbial biomass and the fungi/bacteria ratio, as well as to changes in the taxonomic composition of microbial communities. The main factors of the long-term dynamics are the accumulation of soil organic matter, plant successions, and changes in pH. The diversity of microbial communities during long-term dynamics can vary in different ways and does not follow a single trend. The longest dynamics of soil microbial communities are associated with changes in bioclimatic conditions. Information about soil microbial communities of the past can be obtained by studying buried and permafrost soils. The study of future changes in soil microbial communities is possible in experiments with artificial changes in climatic parameters. Plants are a significant factor in the dynamics of soil microbial communities on all timescales; in short periods, the activity of plants plays the main role; in long-term trends, the key role belongs to changes in the abundance and diversity of microbial communities.

Keywords: successions, seasonal dynamics, soil formation, paleosols, biomass, biodiversity

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 601–609

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.46

ВЛИЯНИЕ ЛИГНОГУМАТА НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ПОЧВЫ о. БАЛИ, ИНДОНЕЗИЯ

© 2020 г. Л. А. Поздняков[a, b, *], А. Л. Степанов[a], М. Э. Гасанов[a], М. В. Семенов[c], О. С. Якименко[a], А. К. Суада[d], А. Н. Рай[d], Н. М. Щеголькова[a, e]

[a]МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

[b]ВНИИ мелиорированных земель, п. Эммаусс, 27, Калининский р-н, Тверская область, 170530 Россия

[c]Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжевский пер., 7, Москва, 119017 Россия

[d]Университет Удаяна, Денпасар Бали, 80361 Индонезия

[e]Институт водных проблем РАН, ул. Губкина, 3, Москва, 117971 Россия

*e-mail: APL-223@mail.ru

Поступила в редакцию 20.07.2019 г.
После доработки 22.09.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Оценено воздействие гуминового препарата “Лигногумат” на биологическую активность латосоли (Latosol) о. Бали (Индонезия), находящейся в длительном сельскохозяйственном использовании с применением пестицидов. В модельных экспериментах показано, что внесение лигногумата в градиенте концентраций от 0.025 до 2.5 мг/г почвы приводит к возрастанию интенсивности дыхания почвенного микробного сообщества на 10–30%, пропорционально дозе внесенного препарата. По мере роста дозы внесенного лигногумата значительно (в 3 раза) увеличивалась интенсивность азотфиксации, вызванная активацией бактерий семейства *Oxalobacteriaceae*. В целом бактериальное сообщество латосоли на 85% состояло из представителей четырех филумов: *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Chloroflexi* и *Acidobacteria*. Присутствие лигногумата также повышало активность метаногенеза и сокращало газообразные потери азота за счет денитрификации при дозировке >0.025 мг/г. Сделан важный в практическом отношении вывод о снижении токсического эффекта пестицидов в присутствии лигногумата и его положительном влиянии на биологическую активность и баланс азота в почве интенсивного сельскохозяйственного использования о. Бали.

Ключевые слова: гуминовые вещества, почвенное микробное сообщество, эмиссия CO_2, метаногенез, азотфиксация, денитрификация

DOI: 10.31857/S0032180X20050111

ВВЕДЕНИЕ

Интерес к изучению действия коммерческих гуминовых продуктов (**ГП**) на биологическую активность почв определяется экологической безопасностью их использования (произведены из натурального сырья), низкой рыночной стоимостью и высокой эффективностью [17, 30].

На сегодняшний день опубликовано немало данных о позитивном влиянии гуминовых веществ на свойства почв, рост и развитие растений [9, 27, 28, 36]. В отношении почвенного микробного сообщества показано, что и коммерческие ГП, и природные гуминовые вещества, способны стимулировать его активность, что выражается в увеличении показателей численности почвенных микроорганизмов, активности ферментов, усилении эмиссии CO_2, азотфиксации и денитрификации [5, 16, 34]. Эти эффекты особенно выражены в условиях загрязнения почв [2, 3, 6, 11].

Вместе с тем особенности проявления этих эффектов, их механизмы, и, как следствие, дозировки ГП для эффективного и безопасного применения окончательно не ясны. Например, Куликова с соавт. [22] подчеркивали, что сложность структуры ГП и разнообразие условий экспериментов приводят к широкому спектру наблюдаемых биологических эффектов. Известно, что в широком диапазоне концентраций ГП проявляют зависимость доза–эффект [13, 39] и потенциально могут оказывать как стимулирующее, так и ингибирующее воздействие на бактерии, грибы, почвенную фауну и иметь определенное влияние на биологическую активность почвы в целом [35].

Большой интерес представляет оценка эффективности применения ГП на почвах интенсивного сельскохозяйственного использования с внесением агрохимикатов (пестицидов и других средств защиты растений). В частности, показа-

но, что ГП могут либо усиливать, либо уменьшать токсичность ксенобиотиков, оказывая синергетическое или антагонистическое воздействие на рост растений и устойчивость пестицидов в окружающей среде в зависимости от задействованных химических и физиологических механизмов [20, 23, 24, 31, 38].

Особую актуальность и перспективность эти исследования приобретают для стран Юго-Восточной Азии из-за высокой плотности населения в сельскохозяйственных районах, чрезвычайно малой посевной площади и, как следствие, необходимости использования интенсивных сельскохозяйственных технологий, предполагающих применение гербицидов, представляющих экологическую опасность их накопления в объектах окружающей среды, в почвах и сельскохозяйственной продукции.

На территории о. Бали (Индонезия) ранее проведен полевой опыт, показавший положительный эффект применения ГП на рост и развитие риса (*Oryza sativa* L.), а также продемонстрирован положительный эффект его совместного применения с пестицидами [10]. В этих исследованиях был использован гуминовый препарат марки “Лигногумат®” (**ЛГ**) (производство НПО “РЭТ”, Санкт-Петербург), химическая структура и некоторые проявления биологической активности которого частично охарактеризованы в предыдущих исследованиях [1, 5, 6, 13, 19, 33].

Цель настоящей работы – изучение влияния ЛГ в градиенте концентраций на процессы микробной трансформации углерода и азота в почве о. Бали, а также оценка его воздействия на эти процессы при совместном применении со средствами защиты растений в условиях модельного эксперимента.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования являлась почва, отобранная в летний сезон 2016 г. на рисовом поле о. Бали (Индонезия). Рисовое поле находится в южной части острова в 15 км от побережья. На опытном поле во влажный сезон выращивается рис, а в сухой – кукуруза. Определение типа почвы проводили сотрудники почвенной лаборатории университета Удаяны. Они отнесли ее к латосоли (Latosol) [10].

Образцы почвы отбирали с участка поля методом конверта с глубины 0–20 см (координаты отбора проб: 8°34′45″ S, 115°20′1″ E). Все образцы почв высушивали до воздушно-сухого состояния, усредняли методом квартования, перетирали и просеивали через сито с размером ячеек 2 мм. Из полученных образцов готовили среднюю пробу для проведения дальнейших исследований. Химические свойства почвы: pH 6.5, 1.3% $C_{общ}$, 0.13% $N_{общ}$, удельная электропроводность водной вытяжки 84 мСм/см (соотношение почвы и воды – 1 : 4).

Дальнейшие исследования проводили в двух модельных экспериментах. В обоих опытах в качестве гуминового препарата использовали коммерческий препарат “Лигногумат®” производства НПО “РЭТ” (Санкт-Петербург), полученный методом искусственной гумификации лигносульфоната. Свойства и элементный состав ЛГ: pH 1%-ного раствора 9.0, зольность 40%, 37.3% $C_{общ}$, 0.5% $N_{общ}$, 9% K, содержание гуминовых кислот составляет 58% от органического вещества.

Опыт 1: оценка влияния ЛГ в градиенте концентраций. Для проведения модельного эксперимента в стеклянные сосуды объемом 100 мл помещали 20 г подготовленной почвы, вносили ЛГ в виде растворов в концентрации 0.01, 0.05, 0.1, 0.25 и 1%, что соответствовало 0.025, 0.125, 0.250, 0.625 и 2.5 мг/г почвы. Сосуды с почвой закрывали пленкой и помещали в термостат с температурой 28°C. Влажность почвы контролировали весовым методом. Для проведения микробиологических анализов на 1, 7, 14 и 28 сут инкубации отбирали навески почвы (2 г) и помещали в пенициллиновые флаконы в трехкратной повторности для каждого варианта опыта.

Опыт 2: оценка влияния ЛГ при внесении пестицидов. Для модельных опытов выбрали применяемые на рисовых полях о. Бали инсектициды, относящиеся к группе неоникотиноидов: имидаклоприд, фипронил и тиаметоксам. У официальных производителей инсектицидов приобретали коммерческие препараты, применяемые на острове: “Конфидор Экстра” (Имидаклоприд 700 г/кг), “Регент” (Фипронил 800 г/кг), “Актара” (Тиаметоксам 250 г/кг). При постановке опыта дозы внесения инсектицидов рассчитывали в соответствии с рекомендациями производителя по их применению для рисовых культур: 350 мкг/кг имидаклоприда, 0.35 мг/кг фипронила и 425 мг/кг тиаметоксама. Растворы инсектицидов для модельного опыта готовили путем растворения точной навески коммерческих инсектицидов в 50 мл дистиллированной воды. Из основных растворов готовили рабочий раствор смеси трех инсектицидов. Концентрацию инсектицидов в образцах исходной почвы определяли при помощи прибора Agilent 6520 Q-TOF LC/MS, она составила для тиаметоксама 0.001 мг/кг, имидаклоприда 0.018 мг/кг и фипронила 0.019 мг/кг.

Модельный эксперимент проводили в стеклянных сосудах объемом 100 мл, куда помещали по 20 г подготовленной почвы и вносили 5 мл раствора смеси инсектицидов. Контрольные образцы в опыте увлажняли 5 мл дистиллированной воды. Через 24 ч вносили 5 мл 0.25%-ного раствора ЛГ (эквивалентно 0.625 г/кг). Сосуды с почвой

закрывали пленкой и помещали в термостат с температурой 28°С. Влажность почвы контролировали весовым методом. После 7, 14 и 28 сут инкубации снимали по три сосуда для каждого варианта опыта для проведения микробиологических анализов.

Оценка эффективности микробных процессов. В ходе обоих экспериментов определяли суммарную эффективность микробных процессов в соответствии с международной методикой, рекомендованной для изучения потенциального воздействия однократного внесения химических веществ на активность почвенных микроорганизмов [29] на основе оценки следующих микробиологических показателей: базального дыхания (**БД**), субстрат-индуцированного дыхания (**СИД**), активности метанообразования, азотфиксации и денитрификации. Наблюдение за динамикой показателей вели согласно протоколу в течение месяца, измерения проводили в первый день эксперимента, затем на 7, 14 и 28 сут. По окончании опыта вычисляли суммарную активность – общее количество выделившегося газа (CO_2, CH_4, N_2O, C_2H_4) за весь период наблюдения (28 дней). На каждом сроке измерения оценку показателей биологической активности проводили в трехкратной повторности, общее число измерений для вычисления суммарной величины составляло 12.

Для определения СИД в образцы предварительно вносили 0.25 мл раствора глюкозы из расчета 2.5 мг глюкозы на 1 г почвы [4]. Флаконы закрывали резиновыми пробками и через 3 ч инкубации определяли концентрацию CO_2 на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 5000.2 с детектором по теплопроводности. В качестве газа-носителя использовали аргон. Общая длина колонки составляла 2 м, внутренний диаметр 1 мм, наполнитель – Hayesep-D 80/100.

Для определения интенсивности образования метана во флаконы с почвой добавляли 2.5 мг глюкозы на 1 г почвы, после чего их закрывали резиновыми пробками и алюминиевыми зажимами, а газовую фазу флакона замещали на аргон [26]. Измерение концентрации выделившегося метана производили через сутки инкубации при температуре 28°С на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 5000.2 с пламенно-ионизационным детектором. Прочие параметры хроматографа идентичны используемым при определении CO_2.

Интенсивность денитрификации оценивали по накоплению N_2O в газовой фазе флакона в присутствии ацетилена, блокирующего работу редуктазы закиси азота [14]. В почву также вносили 2.5 мг глюкозы на 1 г почвы и дополнительно 0.3 мг/г KNO_3. Воздух из флакона вытесняли аргоном, после чего шприцом вносили 1 мл ацетилена. Флаконы тщательно встряхивали и инкубировали сутки при температуре 28°С. Определение N_2O производили на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 5000.2 с детектором электронного захвата. Газ-носитель – азот.

Для определения скорости азотфиксации образцы почв инкубировали сутки с добавлением 20 мг/г глюкозы, после чего флаконы закрывали резиновыми крышками и вводили 0.5 мл ацетилена. Образцы инкубировали 2 ч при 28°С. Нитрогеназа катализирует реакцию превращения ацетилена в этилен, поэтому по количеству образовавшегося этилена может быть оценена ее активность. Для пересчета на азот полученный результат делили на 3, поскольку соотношение между количеством образовавшегося этилена и соответствующим количеством азота составляет 3 : 1 [25]. Измерение концентрации C_2H_4 производили на газовом хроматографе Хроматэк Кристалл 2000 с пламенно-ионизационным детектором. Длина колонки составляла 1 м, диаметр – 3 мм, наполнитель – Porapak N 80/100. Температура колонки – 60°С, детектора – 160°С, испарителя – 100°С, расход газа-носителя (N_2) – 50 мл/мин, воздуха – 280 мл/мин, водорода – 28 мл/мин.

ДНК-метабаркодинг. Почвенную ДНК экстрагировали с помощью набора MagNA Pure Compact Nucleic Acid Isolation Kit I (Roche), согласно инструкции производителя. Лизис клеток проводили с помощью MagNA Pure Bacteria Lysis Buffer (Roche), согласно инструкции для особенных образцов. Выделенные экстракты ДНК до анализа хранили при температуре –20°С.

Для анализа проводили амплификацию регионов V3–V4 гена 16S рРНК с использованием универсальных прямого и обратного праймеров 341F и 805R [21]. Результирующий пул библиотек проверяли на капиллярном электрофорезе и секвенировали на приборе Illumina MiSeq. Обработку данных, полученных в результате секвенирования ампликонов генов 16S рРНК, проводили при помощи программной среды QIIME [18]. Склеивание прямых и обратных нуклеотидных последовательностей осуществляли методом fastq-join. Операционные таксономические единицы идентифицировали с использованием алгоритма UCLUST на основе 97%-ного порога сходства сиквенсов по библиотеке реферативных сиквенсов базы данных Greengenes.

Построение таблиц и графиков осуществляли в программе Excel 2016 и при помощи пакета для анализа данных Plotly (Python 3.6). Финальные данные обрабатывали с применением метода главных компонент в программе Statistica 10 с учетом переменных: БД, СИД, интенсивность метаногенеза, азотфиксации и денитрификации.

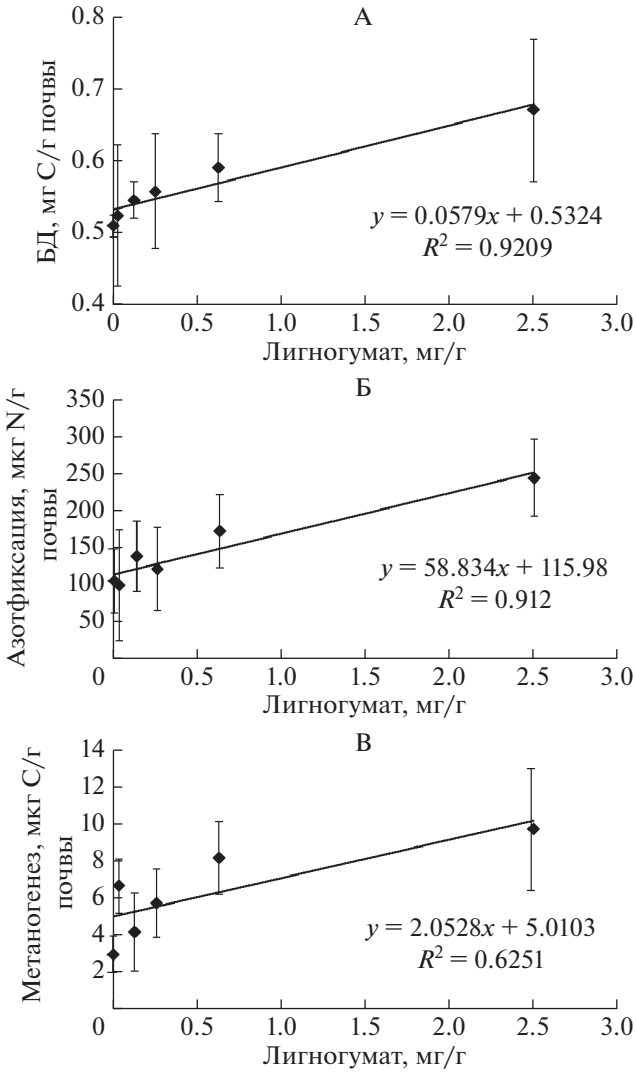

Рис. 1. Зависимость базального дыхания (А), потенциальной активности азотфиксации (Б) и метанообразования (В) от концентрации лигногумата.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследований показали тенденцию к увеличению базального дыхания, азотфиксации и метаногенеза при росте концентрации внесенного в почву ЛГ (рис. 1). Так, количество выделившегося за время эксперимента углекислого газа возросло при добавлении наиболее высоких доз препарата более чем на 30% (табл. 1). СИД, тесно связанное с показателем общей микробной биомассы, изменялось при добавлении гуминового препарата незначительно. Отсутствие влияния препарата на аэробные микроорганизмы в условиях избытка легкодоступного органического вещества заставляет предположить, что в данных почвах эффект ЛГ на микробное дыхание связан с его действием как питательного субстрата.

Количество образуемого в почве метана при добавлении наиболее высоких доз препарата (2.5 мг/г) выросло более чем в 3 раза, однако потери углерода в составе метана в анаэробных условиях оставались на два порядка ниже, чем в составе углекислого газа. Поскольку метаногенез осуществляется исключительно археями, полученные данные указывают на низкую активность анаэробных архей в исследованной почве.

Важно отметить, что при внесении максимальной концентрации ЛГ в 3 раза увеличилось и общее количество азота, который потенциально может быть усвоен азотфиксаторами. Неожиданные результаты были получены при оценке активности денитрификации. Доза препарата 0.025 мг/г стимулировала функционирование денитрификаторов одновременно с небольшим, статистически не достоверным подавлением активности азотфиксаторов. При более высоких концентрациях азотфиксация возрастала по сравнению с контролем, а денитрифкация, напротив, уменьшалась. Наряду с общей низкой ак-

Таблица 1. Продуктивность микробных процессов за все время эксперимента (28 сут) при внесении разных доз лигногумата (над чертой – абсолютные значения, под чертой – процент от контроля; ± стандартное отклонение)

Процесс	Концентрация ЛГ, мг/г					
	0 (контроль)	0.025	0.125	0.250	0.625	2.5
Базальное дыхание, мг С/г почвы	0.51 ± 0.02 / 100 ± 2.9	0.52 ± 0.10 / 102.8 ± 19.1	0.55 ± 0.03 / 107.1 ± 5.0	0.56 ± 0.08 / 109.5 ± 15.6	0.59 ± 0.05 / 116.0 ± 9.2	0.67 ± 0.10 / 131.5 ± 19.3
Субстрат-индуцированное дыхание, мг С/г почвы	1.50 ± 0.11 / 100 ± 7.4	1.56 ± 0.20 / 104.4 ± 13.1	1.31 ± 0.14 / 87.5 ± 9.2	1.57 ± 0.22 / 105.0 ± 14.5	1.47 ± 0.10 / 98.2 ± 6.7	1.52 ± 0.18 / 101.2 ± 11.7
Метаногенез, мкг С/г почвы	2.95 ± 0.97 / 100 ± 32.8	6.64 ± 1.45 / 225.2 ± 49.3	4.13 ± 2.12 / 140.1 ± 71.8	5.72 ± 1.84 / 194.0 ± 62.6	8.16 ± 1.96 / 276.6 ± 66.3	9.70 ± 3.30 / 328.8 ± 111.9
Азотфиксация, мкг N/г почвы	106.9 ± 43.4 / 100 ± 40.6	99.6 ± 74.5 / 89.3 ± 41.6	138.7 ± 47.6 / 148.1 ± 44.5	122.4 ± 56.5 / 127.4 ± 52.8	173.4 ± 49.4 / 200.4 ± 46.2	244.7 ± 51.8 / 308.3 ± 48.5
Денитрификация, мкг N/г почвы	915.6 ± 102.4 / 100 ± 11.2	1222.4 ± 90.0 / 133.5 ± 9.8	773.5 ± 46.2 / 84.5 ± 5.0	854.4 ± 190.4 / 93.3 ± 20.7	754.4 ± 77.0 / 82.4 ± 8.4	814.2 ± 104.9 / 88.9 ± 11.5

тивностью анаэробных метаногенных архей это позволяет сделать вывод о подавлении анаэробных процессов трансформации азота и углерода препаратом ЛГ.

Таким образом, использование ЛГ в концентрации более 0.025 мг/г оказывает положительное влияние на азотный баланс почв. Недостаточное внесение препарата, напротив, несет опасность увеличения газообразных потерь азота. Расчеты показывают, что количество азота, внесенного в почву с препаратом даже при применении максимальной его концентрации, составляет всего 20 мкг. Поэтому влияние ЛГ на микроорганизмы азотного цикла следует считать связанным с проявлением его специфической физиологической активности. Следует отметить, что соотношение C : N в ЛГ превышает 70 : 1. Поэтому использование его микроорганизмами и включение в состав микробной биомассы требует использования дополнительных источников азота.

Бактериальное сообщество рассматриваемой латосоли по данным ДНК-метабаркодинга (рис. 2) состояло преимущественно из представителей четырех филумов: *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Chloroflexi* и *Acidobacteria*, на долю которых приходилось более 85% от сообщества. Главной особенностью бактериального сообщества почвы была очень высокая доля филума *Firmicutes* (33%) и значительный вклад *Chloroflexi* (8%), что сильно контрастирует со структурой микробиома почв России [7, 12, 37]. Несмотря на близкую к нейтральной реакцию среды (pH 6.7), латосоль характеризовалась значительной представленностью ацидобактерий (почти 10%). Таким образом, можно сделать вывод об отсутствии приверженности данного филума к кислым условиям среды. Значительное присутствие филума *Acidobacteria* также свидетельствует о высокой биологической активности [8, 15, 35].

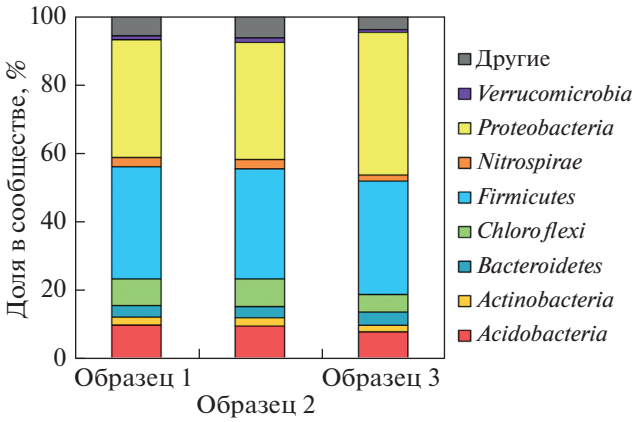

Рис. 2. Таксономическая структура бактериального сообщества латосоли о. Бали на уровне филумов.

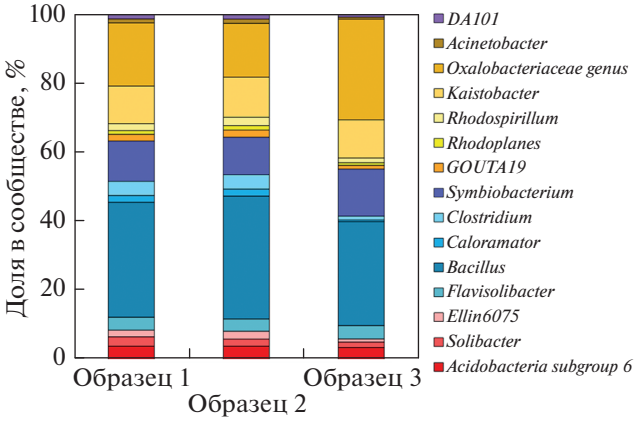

Рис. 3. Доминирующие роды в составе бактериального сообщества латосоли о. Бали (данные для родов с представленностью больше 0.5%).

На уровне классов наиболее представленными таксонами являлись *Bacilli* (22%) и *Clostridia* (10%) среди фирмикут, а также α-, β- и δ-*Proteobacteria*. Наиболее представленной группой в составе

Таблица 2. Продуктивность микробных процессов за все время эксперимента (28 сут) при внесении лигногумата, пестицидов и их сочетания (над чертой – абсолютные значения, под чертой – процент от контроля; ± стандартное отклонение)

Процесс	Вариант опыта			
	контроль	ЛГ	пестициды	ЛГ и пестициды
Базальное дыхание, мг C/г почвы	0.23 ± 0.04 / 100 ± 15.3	0.17 ± 0.02 / 75.6 ± 7.9	0.17 ± 0.01 / 75.5 ± 2.6	0.29 ± 0.06 / 127.2 ± 27.2
Субстрат-индуцированное дыхание, мг C/г почвы	1.46 ± 0.13 / 100 ± 9.1	2.15 ± 0.05 / 146.8 ± 3.3	2.35 ± 0.16 / 160.1 ± 10.9	1.06 ± 0.07 / 72.9 ± 5.1
Метаногенез, мкг C/г почвы	0.061 ± 0.005 / 100 ± 8.9	0.068 ± 0.011 / 111.5 ± 17.7	0.065 ± 0.019 / 107.4 ± 31.7	0.333 ± 0.153 / 550.0 ± 253.3
Азотфиксация, мкг N/г почвы	5.59 ± 1.13 / 100 ± 20.2	4.92 ± 1.08 / 88.2 ± 19.4	5.04 ± 0.32 / 90.2 ± 5.8	7.31 ± 2.10 / 130.8 ± 37.6
Денитрификация, мкг N/г почвы	731.1 ± 121.0 / 100 ± 16.6	866.6 ± 129.7 / 118.5 ± 17.7	745.2 ± 87.56 / 101.9 ± 12.0	739.5 ± 24.0 / 101.2 ± 3.3

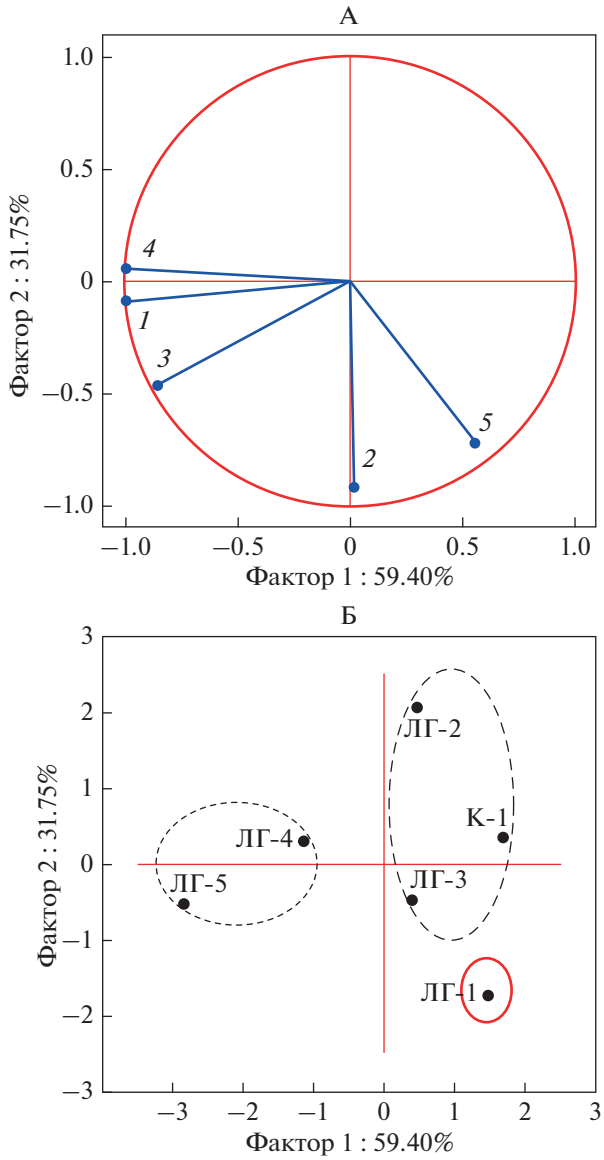

Рис. 4. Проекция переменных (А) и проекция наблюдений (Б) на первую и вторую главные компоненты. (А): *1* – базальное дыхание; *2* – субстрат-индуцированное дыхание; *3* – метаногенез; *4* – азотфиксация; *5* – денитрификация; (Б): К – контроль, ЛГ-1 – доза 0.025; ЛГ-2 – 0.125; ЛГ3 – 0.25; ЛГ-4 – 0.625 и ЛГ-5 – 2.5 мг/г.

Chloroflexi был класс *Anaerolineae*. На уровне рода (рис. 3) было выявлено 4 доминанта: *Bacillus* (19%), *Oxalobacteriaceae* gen. (12%), *Symbiobacterium* (7%) и *Kaistobacter* (6%). Представители *Oxalobacteriaceae* отличаются способностью к фиксации азота, поэтому большая их доля в составе сообщества латосоли указывает на высокий потенциал азотфиксации этих почв. С их активацией связано усиление нитрогеназной активности при внесении возрастающих доз ЛГ.

Указанные закономерности подтверждаются и анализом данных с применением метода главных компонент. Выявлено две главные компоненты с собственными значениями выше единицы. Главная компонента 1 объясняет 59% общей дисперсии и показывает факторные нагрузки более 0.7 для показателей БД, метаногенеза и азотфиксации, а главная компонента 2 – 32% общей дисперсии и дает сильную нагрузку по показателю СИД и денитрификации (рис. 4А).

Проекция наблюдений в пространстве главных компонент показывает, что главная компонента 1 разделяет пробы по внесенной дозе препарата (рис. 4Б) и отражает способность ЛГ выступать в качестве питательного субстрата для микроорганизмов, что также требует фиксации дополнительного количества азота из атмосферы. По главной компоненте 2 сходными оказались контроль и варианты с дозировкой препарата 0.250–2.5 мг/г в отличие от относительно низких доз (0.025 и 0.125). Таким образом, главная компонента 2 отражает действие ЛГ в качестве физиологически активного вещества.

По совокупности данных пробы разделились на три кластера: контроль и средние дозы (0.125–0.250 мг/г почвы), высокие дозы (0.625 и 2.5 мг/г), наименьшая доза (0.025 мг/г) (рис. 4Б). Эти факты позволяют утверждать, что ЛГ оказывает наиболее существенное воздействие на показатели биологической активности в дозах свыше 0.25 мг/кг, а эффект более низких доз отличается не только количественно, но и по своему характеру.

Исследование действия ЛГ в эксперименте с применением пестицидов показало (табл. 3), что их совместное внесение благоприятно отражается на показателе базального дыхания. Следует отметить, что ЛГ в данном случае стимулирует интенсивность СИД. Следовательно, в эксперименте были созданы условия для реализации действия гуминового препарата как физиологически активного вещества, а не питательного органического субстрата.

Совместное внесение ЛГ и пестицидов привело к увеличению активности азотфиксации по сравнению с вариантом, где был внесен только пестицид, а величина денитрификации оставалась неизменной. Таким образом, препарат может быть рекомендован для снижения неблагоприятного воздействия пестицидов на почвенное микробное сообщество. Следует подчеркнуть, что увеличение дыхания, образования метана и азотфиксации в варианте с совместным внесением препаратов по сравнению с их отдельным внесением указывает на формирование благоприятных условий для микробного разложения пестицида под влиянием ЛГ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом для аэробных микроорганизмов гуминовый препарат ЛГ выступает скорее как источник органического вещества, повышая базальное

дыхание почвы. В присутствии легкодоступных сахаров (глюкозы) он в большинстве случаев не оказывает никакого значимого эффекта. Аналогично ЛГ способствует активизации микроорганизмов в загрязненной пестицидами почве, и тем самым способствует их разложению.

ЛГ действует на микроорганизмы цикла азота: препарат благоприятно влияет на несимбиотических азотфиксаторов, усиливая их активность на большей части исследуемого диапазона концентраций. Стимулирование азотфиксации происходило и при внесении пестицидов в почву.

На денитрифицирующие микроорганизмы ЛГ оказывает неоднозначное воздействие, выступая в качестве физиологически активного вещества. При низких концентрациях и в неблагоприятных условиях (стресс, связанный с высушиванием образца) препарат способен усиливать газообразные потери азота посредством денитрификации. В прочих случаях препарат выступает ингибитором денитрификации.

В связи с этим ЛГ может рассматриваться как средство для улучшения азотного баланса почв, а также как препарат для активизации микробной составляющей агробиоценозов после стрессовых воздействий. Однако для определения эффективных доз препарата необходим учет конкретных почвенных условий, предварительное тестирование в лаборатории и дальнейшие исследования механизмов его воздействия на микроорганизмы. Следует также учитывать, что применение препарата может усиливать эмиссию из почв углекислого газа и метана, являющихся парниковыми газами, поэтому до внесения препарата необходимо проведение диагностики структуры и активности микробного сообщества почв.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность ООО “Научно-производственное объединение “Реализация Экологических Технологий” (ООО НПО “РЭТ”) за предоставленные образцы Лигногумата, а также сотрудникам Удаяна университета, принявшим участие в отборе проб и пробоподготовке.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены в рамках проекта 35/04-07-2017 “Научно-техническое сотрудничество Россия – АСЕАН по разработке и применению инновационных технологий земледелия с целью повышения устойчивости агро-экологических систем”, а также гранта 18-29-25027 Российского фонда фундаментальных исследований.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Баканова Н.Г., Калабин Г.А., Подгорский В.В.* Взаимосвязь молекулярного строения и рост стимулирующей активности гуминовых веществ из лигнина // Экология и безопасность жизнедеятельности. 2012. Т. 2. С. 13–18.
2. *Козлова Е.Н., Степанов А.Л., Лысак Л.В.* Применение бактериально-гумусовых препаратов в целях ремедиации почв, загрязненных дизельным топливом // Почвоведение. 2014. № 5. С. 580–583.
3. *Козлова Е.Н., Степанов А.Л., Лысак Л.В.* Влияние бактериально-гумусовых препаратов на биологическую активность почв, загрязненных нефтепродуктами и тяжелыми металлами // Почвоведение. 2015. № 4. С. 452–461.
4. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1992. 255 с.
5. *Пукальчик М.А., Панова М.И., Терехова В.А., Якименко О.С., Федосеева Е.В.* Действие гуминовых препаратов на активность почвенных ферментов в модельном опыте // Агрохимия. 2017. № 8. С. 94–101.
6. *Пукальчик М.А., Терехова В.А., Якименко О.С., Акулова М.И.* Сравнение ремедиационных эффектов биочара и лигногумата на почвы при полиметаллическом загрязнении // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 2. С. 79–85.
7. *Семенов М.В., Манучарова Н.А., Краснов Г.С., Никитин Д.А., Степанов А.Л.* Биомасса и таксономическая структура микробных сообществ в почвах правобережья р. Оки // Почвоведение. 2019. № 8. С. 974–985.
8. *Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М.* Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов серой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369.
9. *Степанов А.А., Якименко О.С., Госсе Д.Д., Смирнова М.Е.* Эффективность гуминового удобрения “Эдагум®СМ” как стимулятора роста и мелиоранта в полевых и вегетационных опытах с пшеницей // Агрохимия. 2018. № 6. С. 36–43. https://doi.org/10.7868/S0002188118060042
10. *Суада К., Рай Н., Будиаса В., Сантоса Н.Г., Сунарта Н., Геде Менака А., Щеголькова Н.М., Полоскин Р.Б., Гладков О.А., Якименко О.С.* Влияние гуминового препарата лигногумат на урожайность и качество зерна риса в условиях затопляемого культивирования на о. Бали, Индонезия // Вода: химия и экология. 2017. № 5. С. 3–11.
11. *Цыганова Е.Н., Звягинцев Д.Г., Лысак Л.В., Степанов А.Л.* Действие бактериально-гумусового препарата на биологическую активность почв // Почвоведение. 2013. № 7. С. 867–871.
12. *Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Иванова Е.А., Кутовая О.В., Турусов В.И.* Сезонная динамика почвенного микробиома многолетнего агрохимического опыта на черноземах Каменной Степи // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1483–1483.
13. *Якименко О.С., Терехова В.А., Пукальчик М.А., Горленко М.В., Попов А.И.* Сравнение двух интегральных биотических индексов при оценке эффектов гуминовых препаратов в модельном эксперименте // Почвоведение. 2019. № 7. С. 781–792.

14. *Ananyeva N.D., Ivashchenko K.V., Stolnikova E.V., Stepanov A.L., Kudeyarov V.N.* Specific features of determination of the net production of nitrous oxide by soils // Eurasian Soil Science. 2015. V. 48. № 6. P. 608–619.
15. *Belov A.A., Cheptsov V.S., Vorobyova E.A.* Soil bacterial communities of Sahara and Gibson deserts: Physiological and taxonomical characteristics // Aims Microbiol. 2018. V. 4. № 4. P. 685–710.
16. *Bezuglova O.S., Gorovtsov A.V., Polienko E.A. et al.* Effect of humic preparation on winter wheat productivity and rhizosphere microbial community under herbicide-induced stress // J. Soils Sediments. 2019. V. 19. P. 2665–2675. https://doi.org/10.1007/s11368-018-02240-z
17. *Canellas L.P., Olivares F.L., Aguiar N.O., Jones D.L., Nebbioso A., Mazzei P., Piccolo A.* Humic and fulvic acids as biostimulants in horticulture // Scientia Horticulturae. 2015. V. 196. P. 15–27.
18. *Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinger K., Bushman F.D., Costello E.K., Fierer N., Peña A.G., Goodrich J.K., Gordon J.I., Huttley G.A.* QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // Nat. Methods. 2010. V. 7. P. 335–336.
19. *Ertani A., Francioso O., Tugnoli V., Righi V., Nardi S.* Effect of commercial lignosulfonate-humate on *Zea mays* L. metabolism // J. Agric. Food Chem. 2011. V. 59. P. 11940–11948.
20. *Genevini P.L., Saxxhi G.A., Borio D.* Herbicide effect of atrazine, diuron, linuron and prometon after interaction with humic acids from coal // Humic substances in the global environment and implications on human health / Eds.: Senesi N., Miano T.M. Bari: HSS, 1994. P. 1291–1296.
21. *Klindworth A., Pruesse E., Schweer T., Peplies J., Quast C., Horn M., Glöckner F.O.* Evaluation of general 16S ribosomal RNA gene PCR primers for classical and next-generation sequencing-based diversity studies // Nucleic Acids Res. 2013. V. 41(1). P. e1–e1.
22. *Kulikova N.A., Stepanova E.V., Koroleva O.V.* Mitigating activity of humic substances: Direct influence on biota // Use of Humic Substances to Remediate Polluted Environments: From Theory to Practice. NATO Science Series (Series IV: Earth and Environmental Series) / Eds.: Perminova I.V., Hatfield K., Hertkorn N.V. Springer, 2005. P. 285–310.
23. *Kulikova N.A., Perminova I.V.* Binding of atrazine to humic substances from soil, peat, and coal related to their structure // Environ. Sci. Technol. 2002. V. 36. P. 720–724.
24. *Loffredo E., Senesi N., Ferrara G.* Anticlastogenic and antitoxic actions exerted by humic substances in seedlings of various plants // Soil mineral-microbe-organic interactions. theories and applications / Eds.: Q. Huang, P.M. Huang, A. Violante. Springer-Verlag, 2008. P. 281–301.
25. *Manucharova N.A., Stepanov A.L., Umarov M.M.* Microbial transformation of nitrogen in water-stable aggregates of various soil types // Eurasian Soil Science. 2001. V. 34. № 10. P. 1125–1131.
26. *Manucharova N.A., Yaroslavtsev A.A., Senchenko D.V., Stepanov A.L., Zvyagintsev D.G.* Microbial transformation of chitin in soil under anaerobic conditions // Biol. Bull. 2006. V. 33. № 2. P. 191–194.
27. *Morard P., Eyheraguibel B., Morard M., Silvestre J.* Direct effects of humic-like substance on growth, water, and mineral nutrition of various species // J. Plant. Nutr. 2011. V. 34. P. 46–59.
28. *Nardi S., Pizzeghelloa D., Muscolo A., Vianello A.* Physiological effects of humic substances on higher plants // Soil Biol. Biochem. 2002. V. 34. P. 1527–1536.
29. Oecd Guideline the Testing of Chemicals, 2000. www.oecd.org/chemicalsafety/risk-assessment/1948325.pdf
30. *Olk D.C., Dinnes D.L., Scoresby R.J. et al.* Humic products in agriculture: potential benefits and research challenges – a review // J. Soils Sediments. 2018. V. 18. № 8. P. 2881–2891. https://doi.org/10.1007/s11368-018-1916-4
31. *Perminova I.V., Kulikova N.A., Zhilin D.M., Grechischeva N.Y., Kovalevskii D.V., Lebedeva G.F., Matorin D.N., Venediktov P.S., Konstantinov A.I., Kholodov V.A., Petrosyan V.S.* Mediating effects of humic substances in the contaminated environments. Concepts, results, and prospects // Viable Methods of Soil and Water Pollution Monitoring, Protection and Remediation. Series IV: Earth and Environmental Sciences. Springer Netherlands, 2006. P. 249–274.
32. *Pinchuk I.P., Polyanskaya L.M., Kirillova N.P., Stepanov A.L.* Specific features of the microbial community development in soddy-podzolic soil in the course of barley (*Hordeum vulgare* L.) growing // Eurasian Soil Science. 2018. V. 51. № 12. P. 1480–1486.
33. *Poloskin R.B., Gladkov O.A., Osipova O.A., Yakimenko O.S.* Comparable evaluation of biological activity of new liquid and dry modifications of the humic product "Lignohumate" // Functions of Natural Organic Matter in Changing Environment / Eds.: Xu J., Wu J., He Y. Springer, Dordrecht. 2013. P. 1095–1099. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5634-2_203
34. *Puglisi E., Fragoulis G., Ricciuti P., Cappa F., Spaccini R., Piccolo A., Trevisan M., Crecchio C.* Effects of a humic acid and its size-fractions on the bacterial community of soil rhizosphere under maize (*Zea mays* L.) // Chemosphere. 2009. V. 77. P. 829–837.
35. *Pukalchik M., Kydralieva K., Yakimenko O., Fedoseeva E., Terekhova V.* Outlining the Potential Role of Humic Products in Modifying Biological Properties of the Soil – A Review // Frontiers Environ. Sci. 2019. V. 7. Art. 80. https://doi.org/10.3389/fenvs.2019.00080t
36. *Rose M.T., Patti A.F., Little K.R., Brown A.L., Jackson W.R., Cavagnaro T.R.* Meta-analysis and review of plant-growth response to humic substances: Practical implications for agriculture // Adv. Agronomy. 2014. V. 124. P. 37–89.
37. *Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V.* Distribution of prokaryotic communities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century // Appl. Soil Ecol. 2018. V. 127. P. 8–18.
38. *Senesi N., Loffredo E., Padovano G.* Effects of humic acid-herbicide interactions on the growth of *Pisum sativum* in nutrient solution // Plant and Soil. 1990. V. 127. № 1. P. 41–47.
39. *Yakimenko O.S., Terekhova V.A.* Humic preparations and the assessment of their biological activity for certification purposes // Eurasian Soil Sci. 2011. V. 44. P. 1222–1230. https://doi.org/10.1134/S1064229319070159

Effect of Lignohumate on Soil Biological Activity on the Bali Island, Indonesia

L. A. Pozdnyakov[1, 2, *], A. L. Stepanov[1], M. E. Gasanov[1], M. V. Semenov[3], O. S. Yakimenko[1], I. K. Suada[4], I. N. Rai[4], and N. M. Shchegolkova[1, 5]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*
[2]*All-Russian Research Institute of Reclaimed Lands, Emmaus, 170530 Russia*
[3]*Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia*
[4]*Faculty of Agriculture, Udayana University, Denpasar, 80361 Indonesia*
[5]*Institute of Water Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117971 Russia*
**e-mail: APL-223@mail.ru*

The effect of commercial humic product Lignohumate® on the biological activity of Latosol under long-term agricultural use with application of pesticides at the Bali Island (Indonesia) was evaluated in model experiments. It was shown that the application of lignohumate in a concentration gradient 0.025–2.5 mg/g resulted in increase in soil microbial community respiration rate by 10–30%, proportionally to the rate applied. As the application rate of Lignohumate increased, a significant threefold increase of nitrogen fixation intensity caused by the activation of bacteria of the Oxalobacteriaceae family was observed. In general, the bacterial community of Latosol consisted of more than 85% of the representatives of four phyla: Proteobacteria, Firmicutes, Chloroflexi, and Acidobacteria. Lignohumate at application rates higher than 0.025 mg/g promoted an increase of methane formation, whereas gaseous nitrogen losses due to denitrification reduced. An important practical conclusion on the reduction of a toxic effect of pesticides in the presence of lignohumate and its positive effect on soil biological activity and nitrogen balance in the Latosol under intensive agricultural use was made.

Keywords: humic substances, soil microbial community, CO_2 emission, methanogenesis, nitrogen fixation, denitrification

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 610–617

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.421.2+631.465

ВЛИЯНИЕ НОНИЛФЕНОЛОВ НА БИОЛОГИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ

© 2020 г. Т. Б. Зайцева[a], *, С. В. Зиновьева[a], И. Л. Кузикова[a], А. Д. Руссу[a], М. В. Чугунова[a], Н. Г. Медведева[a]

[a]*Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН, ул. Корпусная, 18, Санкт-Петербург, 197110 Россия*

**e-mail: zaytseva.62@list.ru*

Поступила в редакцию 09.07.2019 г.
После доработки 29.09.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

В условиях модельных экспериментов изучено влияние гормоноподобного ксенобиотика нонилфенола на биологическую активность дерново-подзолистой суглинистой почвы (Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Aric, Ochric)). Объектом исследования являлись верхние горизонты дерново-подзолистой суглинистой почвы, отобранные в Ленинградской области. Численность почвенной микробиоты, активность почвенных ферментов и почвенное дыхание определяли общепринятыми в почвенной микробиологии и биохимии методами. Содержание нонилфенола в почвенных образцах исследовали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Установлено, что загрязнение почвы нонилфенолом вызывает время- и дозозависимые изменения в активности пула ферментов азотного, углеводного циклов и окислительно-восстановительных ферментов, приводит к усилению базального дыхания. Полученные результаты являются важным этапом, необходимым для прогнозирования состояния почв, загрязненных алкилфенолами, и могут быть использованы при разработке методологии ремедиации почв, контаминированных гормоноподобными соединениями.

Ключевые слова: Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Aric, Ocric), активность почвенных ферментов, почвенное дыхание, Retisol

DOI: 10.31857/S0032180X20050172

ВВЕДЕНИЕ

Нонилфенолы (**НФ**) являются основными продуктами неполной деградации нонилфенол-этоксилатов – неионогенных поверхностно-активных веществ, широко используемых в промышленности и быту. В окружающую среду НФ попадают в основном с бытовыми и промышленными сточными водами и обнаруживаются во всех экосистемах: воде, воздухе, почве [9, 15]. Содержание НФ в почвах варьирует в широких пределах – от нанограммов до сотен миллиграммов в 1 кг почвы в зависимости от количества внесенных органических удобрений и осадков сточных вод [15, 16].

При попадании в почву НФ накапливаются в почвенных организмах и растениях, оказывают на них токсическое действие [15, 24, 25]. Продвигаясь по пищевой цепи, НФ попадают в организм человека, что представляет серьезную угрозу для здоровья, поскольку, являясь гормоноподобными соединениями, вызывают нарушения эндокринных функций организма, а также могут приводить к развитию онкологических заболеваний [20, 30, 31]. В силу этих причин в ряде стран (США, страны ЕС) введены ограничения на производство и использование НФ, их содержание в окружающей среде строго регламентируется [14, 18, 23]. Однако в Российской Федерации и ряде других стран, в частности в Китае, Индии и странах Южной Америки, ограничений на его производство и использование в настоящее время нет.

При загрязнении почв НФ происходят дозо- и времязависимые изменения численности основных физиологических групп почвенных микроорганизмов. В присутствии НФ наблюдается значительное увеличение количества гетеротрофных и олиготрофных микроорганизмов, а также бактерий, толерантных к НФ. Наиболее чувствительными к НФ являются актиномицеты и спорообразующие бактерии [2]. Под воздействием НФ отмечено уменьшение видового разнообразия бактериоценозов в почвах различных типов. В таксономической структуре микробного сообщества загрязненных НФ почв доминирующим филумом становится *Proteobacteria*, доля которого значительно возрастает по сравнению с контрольными незагрязненными почвами. Изменения филогенетической структуры почвенных мик-

робоценозов сопровождаются снижением интенсивности минерализации азотсодержащих органических веществ, замедлением процессов иммобилизации азота, увеличением фитотоксичности почвы [2, 21].

При попадании в почву НФ могут имитировать функции природных микробных ауторегуляторов, вмешиваясь в процесс коммуникации микробных клеток в популяции, что может негативно сказываться на сукцессии и стабильности функционирования микробных сообществ [1].

Наряду с воздействием на микробные системы почв НФ могут оказывать определенное влияние и на происходящие в них биохимические процессы. Важнейшую роль в сохранении биохимического равновесия в почве при ее различных загрязнениях играют ферменты системы микроорганизмы–почва. Ферментный пул почв участвует на всех этапах трансформации поступающих в почву органических и неорганических веществ, является важнейшим регулятором биохимического гомеостаза почв. Благодаря ферментному пулу метаболизм почвы может сохраняться стабильным, даже если условия окружающей среды неблагоприятны для жизнедеятельности микроорганизмов.

Известно, что на ферментативную активность почв существенное влияние оказывают различные поллютанты как неорганической, так и органической природы: тяжелые металлы, нефтепродукты, пестициды и др. Воздействие поллютантов на активность почвенных ферментов разнонаправлено, характер и степень влияния зависят от типа фермента, природы поллютанта и его содержания в почве, типа почвы и продолжительности инкубирования контаминированных почв [3, 10, 12, 17, 32].

Однако вопрос о влиянии на активность почвенных ферментов алкилфенолов, в частности НФ, в настоящее время остается открытым.

Цель настоящего исследования – изучение влияния гормоноподобного ксенобиотика нонилфенола на биологическую активность дерново-подзолистой суглинистой почвы Ленинградской области.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали верхние горизонты (0–20 см) дерново-подзолистой суглинистой почвы (Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Aric, Ochric)), отобранной с опытного поля Санкт-Петербургского государственного аграрного университета (г. Пушкин). Воздушно-сухую почву просеивали через сито с диаметром отверстий 2 мм и увлажняли до 60% от полной влагоемкости.

Для обработки почвенных образцов в модельном эксперименте технический нонилфенол (CAS: 84852-15-3, Sigma-Aldrich (США)) предварительно растворяли в ацетоне и добавляли к 10 г стерильного кварцевого песка. После выпаривания ацетона (в течение 1 ч) обработанный НФ кварцевый песок смешивали с увлажненной почвой (60% от полной влагоемкости), создавая концентрации НФ 30 и 300 мг/кг абсолютно сухой почвы (а. с. п.). В качестве контроля использовали дерново-подзолистую суглинистую почву с добавлением кварцевого песка (с предварительно выпаренным ацетоном, не содержащим НФ). Почвенные образцы инкубировали при комнатной температуре в течение 90 сут и влажности почвы 60% от полной влагоемкости.

Численность целлюлозоразрушающих бактерий и микромицетов определяли общепринятыми в почвенной микробиологии методами на стандартных питательных средах: Гетчинсона и Чапека соответственно [5]. Для десорбции микроорганизмов с почвенных частиц водно-почвенные суспензии обрабатывали ультразвуком (частота 40 КГц) в ультразвуковой ванне DA-963 (KHP) в течение 10 мин, а затем встряхивали на шейкере Certomat BS-1 (180 об./мин) в течение 10 мин.

Уреазную активность почвенных образцов определяли колориметрически по методу, основанному на измерении количества аммиака, образующегося при гидролизе мочевины за 24 ч. Интенсивность окраски образующихся продуктов реакции аммиака с реактивом Несслера определяли на спектрофотометре Genesys 10uv scanning (Thermo Spectronic, США) при длине волны 400 нм. В качестве контрольных вариантов использовали реактивы без почвы и с почвами без субстрата (мочевины). Уреазную активность выражали в миллиграммах $N–NH_4$/г а. с. п. [8].

Уровень протеолитической активности оценивали методом, основанном на способности протеолитических ферментов почвы расщеплять белковый субстрат до аминокислот с последующим определением их количества с помощью нингидрина. В качестве субстрата использовали желатин. По количеству образующихся за 24 ч из желатина аминокислот судили о протеолитической активности почвы, которую выражали в мг глицина/г а. с. п. [8].

Уровень амилазной активности оценивали по количеству редуцирующих сахаров, образующихся при гидролизе крахмала в почве за 24 ч [8]. Содержание редуцирующих сахаров определяли антроновым методом [15] с использованием спектрофотометра Genesys 10uv scanning (Thermo Spectronic, США). Амилазную активность выражали в миллиграммах мальтозы/г а. с. п.

Целлюлазную активность определяли колориметрически по количеству глюкозы, образующейся при гидролизе целлюлозы в почве за 24 ч, и выражали в мг глюкозы/г а. с. п. [8].

Уровни дегидрогеназной активности определяли по интенсивности окрашивания трифенил-

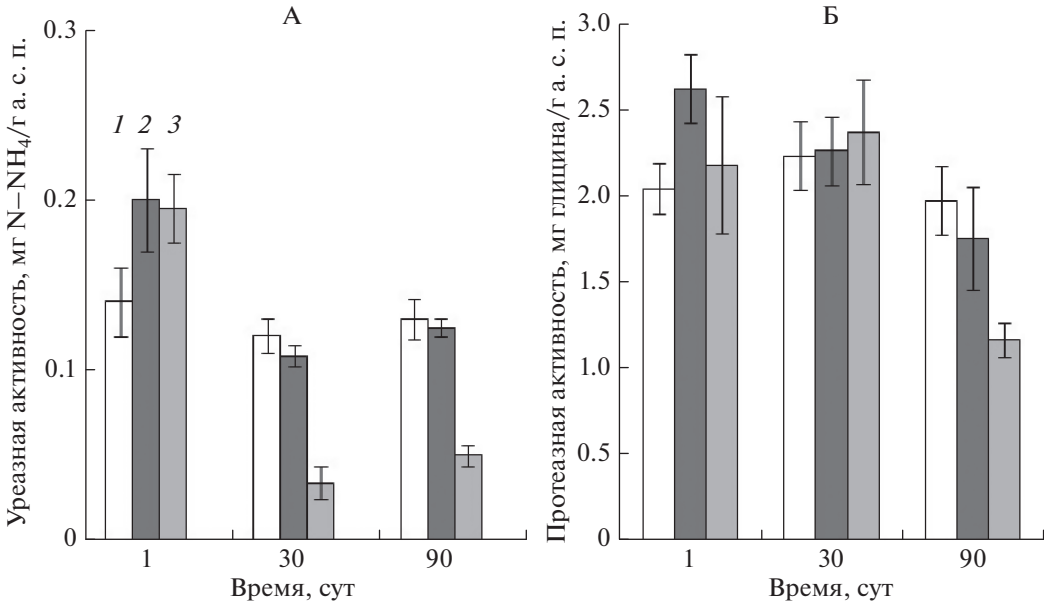

Рис. 1. Влияние нонилфенола на активность гидролитических ферментов азотного цикла: А – уреазная активность, Б – протеазная активность. Исходное содержание НФ в почве: *1* – контроль, *2* – 30, *3* – 300 мг/кг а. с. п.

формазана (ТФФ) при 540 нм на спектрофотометре Genesys 10uv scanning (Thermo Spectronic, США) и выражали в мг ТФФ/10 г а. с. п. [8].

Каталазную активность определяли с использованием перманганатометрического титрования и выражали в мл 0.1 н. $KMnO_4$/г а. с. п. [8].

Почвенное дыхание определяли с использованием модифицированного адсорбционного метода по интенсивности выделения почвой углекислого газа и выражали в мг CO_2/100 г а. с. п. [11].

Экстракцию НФ из лиофильно высушенных почвенных образцов проводили гексаном по методике, описанной ранее [2].

Анализ содержания НФ проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии на приборе HP1090 (“Hewlett-Packard”, США) с диодно-матричным детектором при длине волны 278 нм с разрешением 1.2 нм. Условия хроматографирования: колонка Discovery HS C18 (7.5 см × × 2.1 мм, 3 мкм) производства Supelco (США), температура колонки – 35°С, скорость потока элюента – 0.4 мл/мин, объем пробы – 200 мкл. В качестве элюента использовали 70%-ный водный раствор ацетонитрила, содержащий 0.1% трифторуксусной кислоты. Степень извлечения НФ из почвенных образцов составляла 98 ± 1%.

Полученные данные представлены как среднее значение ± стандартное отклонение трех независимых повторов каждого варианта с тремя параллельными повторностями в каждом. Значимость различий между вариантами выявляли при использовании критерия Стьюдента. Различия считались значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внесение НФ в почву вызывает время- и дозозависимые изменения в активности пула ферментов азотного (уреазной и протеазной активностей), углеводного (амилазной и целлюлазной активностей) циклов и окислительно-восстановительных ферментов (дегидрогеназной и каталазной активностей).

Через сутки после начала инкубирования в образцах почвы, загрязненных НФ в концентрации 30 и 300 мг/кг а. с. п., происходила стимуляция уреазной активности на 40% (рис. 1, А).

При дальнейшем инкубировании (до 30 сут) активность фермента в почвенных вариантах, содержащих 30 мг НФ/кг почвы, снизилась до уровня незагрязненной почвы и в дальнейшем не отличалась от контрольного варианта. Однако в варианте, загрязненном НФ в высокой концентрации 300 мг НФ/кг почвы, после 30 сут инкубирования происходило значительное – до 72% ингибирование активности фермента. Причем восстановление уреазной активности в этом варианте до контрольного уровня не происходило и после 90 сут эксперимента.

На протеолитическую активность почвы НФ в концентрации 30 мг/кг почвы оказывал аналогичное влияние: через сутки инкубирования НФ стимулировал протеазную активность на 30%, при последующем инкубировании – до 30 и далее до 90 сут активность протеаз в этом варианте не отличалась от таковой в контрольной, не обработанной ксенобиотиком почве. Внесение в почву повышенной дозы НФ (300 мг/кг почвы) в тече-

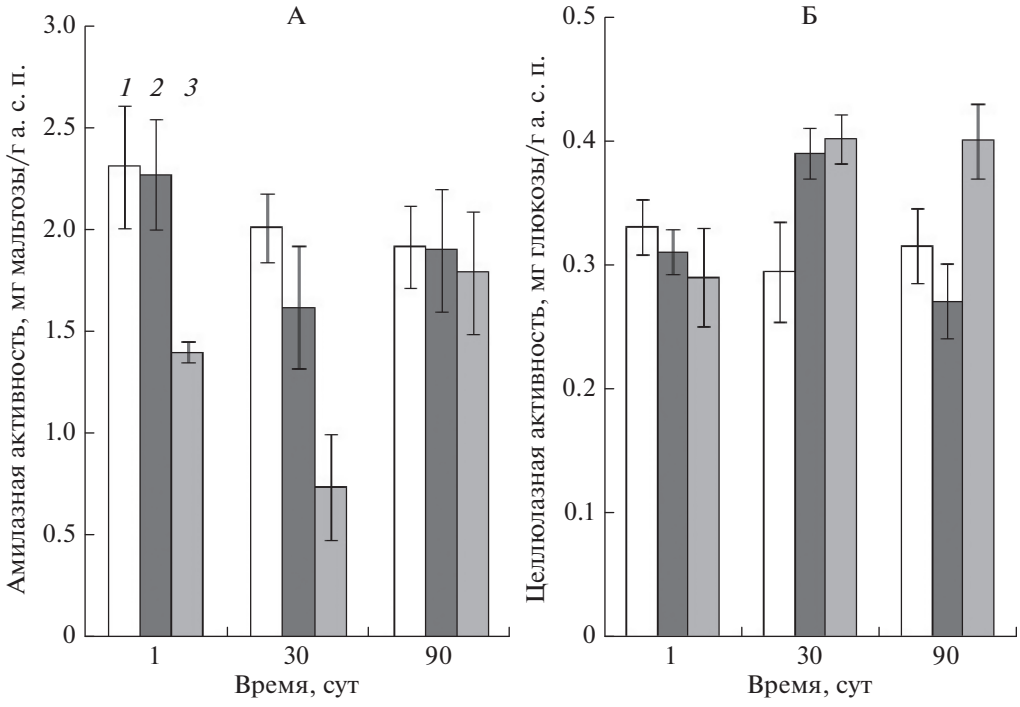

Рис. 2. Влияние нонилфенола на активность почвенных карбогидраз: А – амилазная активность, Б – целлюлазная активность. Исходное содержание НФ в почве: *1* – контроль, *2* – 30, *3* – 300 мг/кг а. с. п.

ние 30 сут не приводило к каким-либо изменениям в протеолитической активности. Однако через 90 сут инкубирования отмечалось значительное (в 1.7 раза) уменьшение активности протеаз по сравнению с контрольным вариантом (рис. 1, Б).

Характер и степень воздействия НФ на карбогидразы (амилазы, целлюлазы) – гидролитические ферменты, участвующие в круговороте углерода и расщепляющие углеводы различной природы – зависят от типа фермента и содержания НФ.

На активность амилаз, осуществляющих гидролиз крахмала, входящего в состав органических остатков, попадающих в почву, НФ в концентрации 30 мг/кг почвы не оказывал влияния на протяжении всего периода инкубирования. При загрязнении почвы НФ в дозе 300 мг/кг уже через сутки активность амилаз была ингибирована на 40%. Причем ингибирующий эффект нарастал с течением времени, достигая максимума 63% через 30 сут инкубирования. Однако через 90 сут наблюдалось восстановление амилазной активности до контрольного уровня (рис. 2А).

Следует отметить, что наибольшая степень ингибирования уреазной, протеолитической и амилазной активностей в загрязненных НФ образцах почвы выявлена после значительного (более чем на 50%) снижения содержания поллютанта вследствие его биодеструкции, а именно после 15 и 23 сут инкубирования – периодов полуразложения НФ в концентрации 30 и 300 мг/кг почвы соответственно (рис. 3).

Полученные результаты могут свидетельствовать о том, что ингибиторами уреазной, протеазной и амилазной активностей в почве является не только сам НФ, но и, возможно, продукты его деградации в почве, в частности алкилрезорцины. Известно, что алкилрезорцины, а именно гексилрезорцин, являющийся химическим аналогом ауторегуляторных факторов микроорганизмов, обладают свойствами посттрансляционной модификации структуры ферментных белков за счет образования межмолекулярных водородных связей, ионных и гидрофобных взаимодействий, что сопровождается ингибированием их каталитической активности [4, 6].

Изучение влияния НФ на целлюлазную активность показало, что в концентрации 30 и 300 мг/кг а. с. п. через 30 сут инкубирования он вызывал увеличение целлюлазной активности более чем на 30%, которое сохранялось в варианте, содержащем 300 мг/кг, до 90 сут (рис. 2Б).

Известно, что целлюлазная активность коррелирует с численностью грибной и бактериальной популяции в почве [22]. Возможно, повышение целлюлазной активности при содержании НФ в почве 30 и 300 мг/кг через 30 сут эксперимента связано со значительным (на 90 и 110% соответственно) увеличением численности целлюлозоразрушающих бактерий (рис. 4А), в то время как

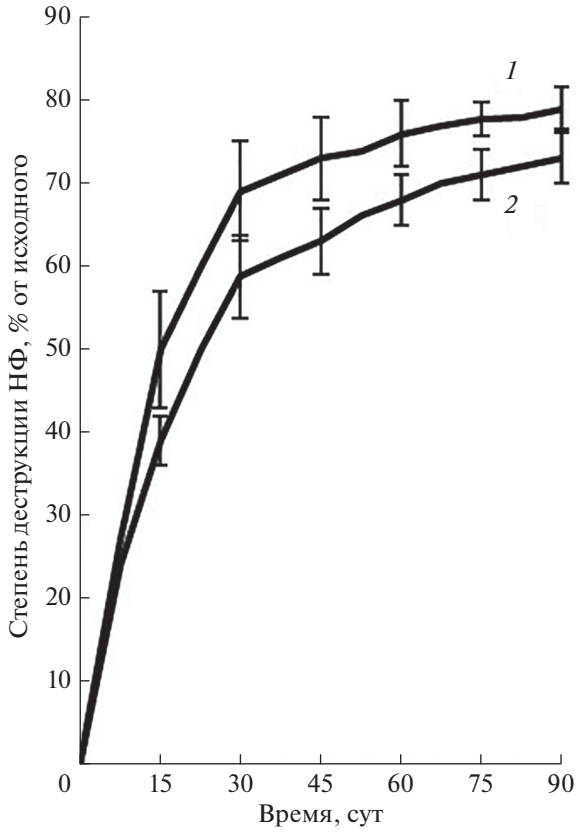

Рис. 3. Деструкция НФ в дерново-подзолистой суглинистой почве: *1* – 30, *2* – 300 мг/кг а. с. п.

повышение целлюлозолитической активности после 90 сут инкубирования коррелирует с ростом числа микромицетов (в 1.4 раза по сравнению с контрольной почвой) (рис. 4Б).

В обмене веществ и энергии в почве важное место принадлежит окислительно-восстановительным ферментам. Известно, что ферменты окислительно-восстановительной системы вовлечены в процессы микробиологической деструкции алкилфенолов и являются элементом системы защиты клеток от алкилфенольного стресса [1, 28, 29].

Влияние НФ на активность окислительно-восстановительных ферментов дерново-подзолистой почвы – дегидрогеназную и каталазную активности – носит однотипный характер (рис. 5): под воздействием НФ в изученных концентрациях в течение 30 сут инкубирования не наблюдалось статистически достоверных различий. Однако через 90 сут при повышенном содержании ксенобиотика 300 мг/кг почвы выявлена стимуляция дегидрогеназой и каталазной активности на 66 и 14% соответственно.

Так как дегидрогеназная и каталазная активности тесно связаны с общей численностью почвенных микроорганизмов и их активностью [13], повышение активности этих окислительно-восстановительных ферментов в варианте с 300 мг НФ/кг а. с. п. через 90 сут инкубирования, возможно, вызвано значительным (до 5 раз) увеличением численности гетеротрофных бактерий, в том числе толерантных к НФ, выявленным нами ранее [2], и ростом количества микромицетов.

В результате изменения активности ферментов и численности микроорганизмов в почве происходит изменение скорости эмиссии CO_2 [27]. Так как скорость выделения CO_2 с поверхности почвы интегрально характеризует интенсивность продукционных (дыхание автотрофов) и деструкционных (дыхание гетеротрофов) процессов, почвенное дыхание широко используется как для оценки продуктивности экосистем, так и для анализа активности почвенного микробоценоза [7].

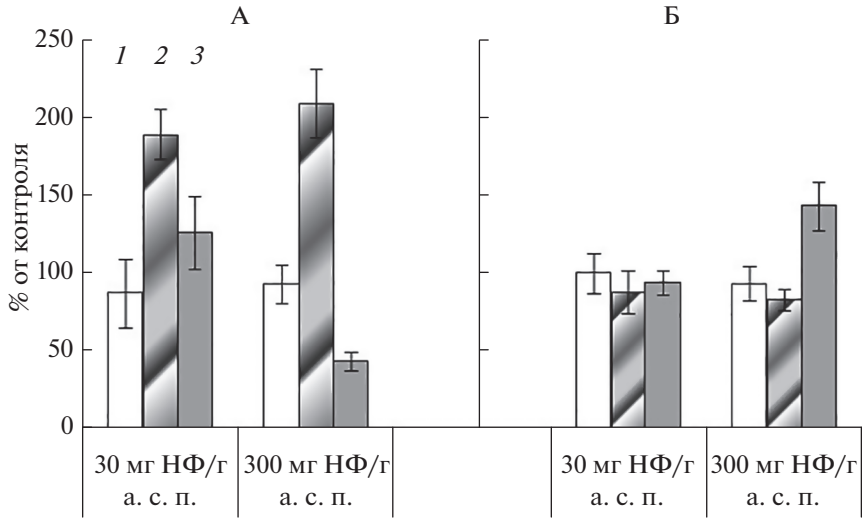

Рис. 4. Влияние нонилфенола на численность целлюлозоразрушающих бактерий (А) и микромицетов (Б) в дерново-подзолистой почве после инкубирования в течение: *1* – 1, *2* – 30, *3* – 90 сут.

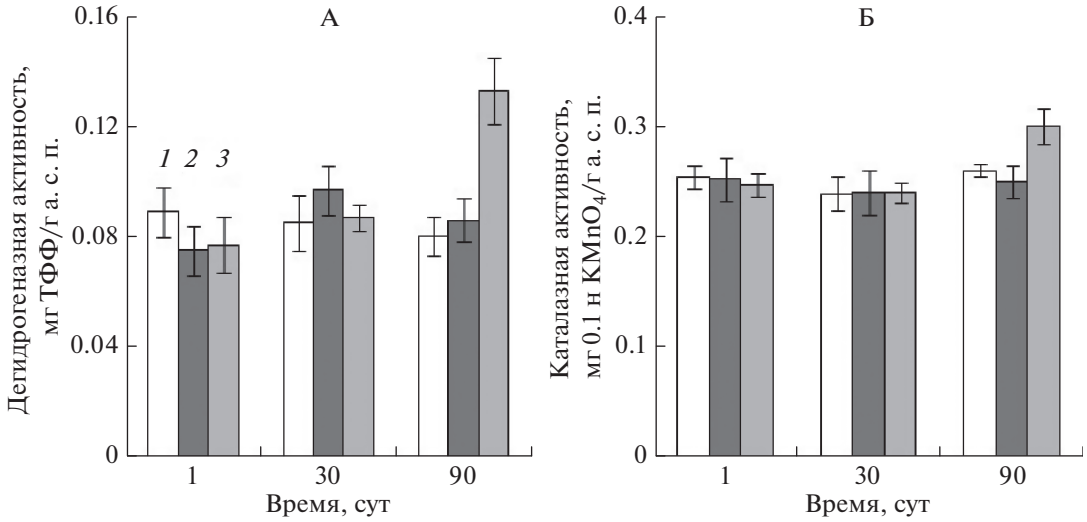

Рис. 5. Влияние нонилфенола на активность окислительно-восстановительных ферментов в дерново-подзолистой суглинистой почве: А – дегидрогеназная активность; Б – каталазная активность. Исходное содержание НФ в почве: *1* – контроль, *2* – 30, *3* – 300 мг/кг а. с. п.

Изучение влияния НФ на дыхание дерново-подзолистой почвы показало отсутствие достоверно значимых различий в интенсивности выделения CO_2 между контрольным вариантом и загрязненными НФ образцами почвы (30 и 300 мг/кг) через сутки инкубирования. После 30 сут в почвах, загрязненных НФ, выявлено увеличение эмиссии CO_2 на 30% по сравнению с контрольной почвой, сохранявшееся до конца эксперимента (90 сут).

Так как количество выделенного из почвы CO_2 зависит от количества микроорганизмов и интенсивности обмена веществ, можно предположить, что установленное в нашем исследовании увеличение эмиссии углекислого газа в присутствии НФ связано со значительным (в 1.8–5 раз) ростом численности гетеротрофных микроорганизмов [2].

Увеличение эмиссии углекислого газа из почвы в присутствии НФ может указывать на снижение эффективности усвоения углерода почвенной микробиотой, так как микроорганизмам загрязненных ксенобиотиками почв в отличие от неконтаминированных почв требуется больше энергии для выживания в неблагоприятных условиях, вследствие чего большая часть потребляемого углерода выделяется в виде CO_2, а меньшая – ассимилируется в органические компоненты [26].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Загрязнение дерново-подзолистой почвы НФ приводит не только к значительным сдвигам в составе почвенного микробного сообщества, но и к существенным изменениям ее биологической активности.

Внесение НФ в почву вызывает время- и дозозависимые изменения в активности пула ферментов азотного, углеводного циклов и окислительно-восстановительных ферментов. Наибольшие изменения ферментативной активности выявлены при высоком содержании НФ в почве 300 мг/кг.

Через сутки после внесения НФ в загрязненных образцах почвы отмечена стимуляция активности ферментов азотного цикла (уреазной и протеазной активностей), а при дальнейшем инкубировании в почве, содержавшей 300 мг НФ/кг, наблюдалось уменьшение активности этих ферментов по сравнению с контрольной почвой до 3.6 и 1.7 раз соответственно.

Характер и степень воздействия НФ на карбогидразы – гидролитические ферменты, участвующие в круговороте углерода и расщепляющие углеводы различной природы – зависят от типа фермента и содержания НФ. На амилазную активность НФ в концентрации 30 мг/кг почвы не оказывал влияния, а в высокой концентрации (300 мг/кг почвы) вызывал ее уменьшение с максимальной степенью ингибирования – на 63% через 30 сут инкубирования. С течением времени (после 90 сут инкубирования) наблюдалось восстановление ферментативной активности до контрольного уровня.

В отличие от активностей ферментов азотного цикла и амилазной активности целлюлазная активность почвы при внесении НФ возрастала, что положительно коррелировало с увеличением в загрязненной почве численности целлюлозоразрушающих бактерий (после 30 сут инкубирования) и микромицетов (после 90 сут инкубирования).

Повышение дегидрогеназной и каталазной активности, а также базального дыхания загрязненных НФ почв, возможно, обусловлено поступлением дополнительного источника углерода и значительным (до 5 раз) увеличением численности гетеротрофных микроорганизмов за счет развития толерантных к НФ микроорганизмов.

Полученные результаты являются важным этапом, необходимым для прогнозирования состояния почв, загрязненных алкилфенолами, и могут быть использованы при разработке методологии ремедиации почв, контаминированных гормоноподобными соединениями.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2019–2021 гг. в ходе реализации темы “Идентификация новых и малоизученных природных и антропогенных экотоксикантов в объектах окружающей среды, исследование механизмов их трансформации и воздействия на биоту”, регистрационный номер: АААА-А19-119020190099-1.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Зайцева Т.Б., Медведева Н.Г.* Молекулярные механизмы стрессового ответа цианобактерии *Planktothrix agardhii* на воздействие 4-*трет*-октилфенола // Микробиология. 2019. Т. 88. № 4. С. 417–425.
2. *Кузикова И.Л., Зайцева Т.Б., Кичко А.А., Зиновьева С.В., Руссу А.Д., Маячкина Н.В., Медведева Н.Г.* Влияние нонилфенолов на численность и таксономическую структуру почвенного микробного сообщества // Почвоведение. 2019. № 6. С. 724–735.
3. *Новосёлова Е.И., Киреева Н.А.* Ферментативная активность почв в условиях нефтяного загрязнения и ее биодиагностическое значение // Теоретическая и прикладная экология. 2009. № 2. С. 4–12.
4. *Мартиросова Е.И., Карпекина Т.А., Эль-Регистан Г.И.* Модификация ферментов естественными химическими шаперонами микроорганизмов // Микробиология. 2004. Т. 73. № 5. С. 708–715.
5. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
6. *Николаев Ю.А., Лойко Н.Г., Степаненко И.Ю., Шаненко Е.Ф., Мартиросова Е.И., Плакунов В.К., Козлова А.Н., Борзенков И.А., Коротина О.А., Родин Д.С., Крупянский Ю.Ф., Эль-Регистан Г.И.* Изменения физико-химических свойств белков, модифицированных алкилоксибензолами // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. Т. 44. № 2. С. 159–167.
7. *Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435.
8. *Хазиев Ф.Х.* Методы почвенной энзимологии. М.: Наука, 2005. 252 с.
9. *Acir I.-H., Guenther K.* Endocrine-disrupting metabolites of alkylphenol ethoxylates – A critical review of analytical methods, environmental occurrences, toxicity, and regulation (Review) // Sci. Total Environ. 2018. V. 635. P. 1530–1546. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.079
10. *Akimenko Y.V., Chuvaraeva O.V., Kazeev K.S., Kolesnikov S.I.* Assessment of changes in the biological indicators of brown forest soil when polluted with modern biocides // IJEAT. 2019. V. 8. P. 812–815.
11. *Alef K.* Soil respiration // Methods in applied soil microbiology and biochemistry. London: Academic Press Inc., 1995. P. 214–219.
12. *Borowik A., Wyszkowska J., Kucharski J., Baćmaga M., Tomkiel M.* Response of microorganisms and enzymes to soil contamination with a mixture of terbuthylazine, mesotrione, and S-metolachlor // Environ. Sci. Pollut. Res. 2017. V. 24. P. 1910–1925. https://doi.org/10.1007/s11356-016-7919-z
13. *Breza-Boruta B., Lemanowicz J., Bartkowiak A.* Variation in biological and physicochemical parameters of the soil affected by uncontrolled landfill sites // Environ Earth Sci. 2016. V. 75. P. 201. https://doi.org/10.1007/s12665-015-4955-9
14. *Brooke L., Thursby G.* Ambient aquatic life water quality criteria for nonylphenol. Washington DC, USA: Report for the United States EPA, Office of Water, Office of Science and Technology. 2005.
15. *Careghini A., Mastorgio A.F., Saponaro S., Sezenna E.* Bisphenol A, nonylphenols, benzophenones, and benzotriazoles in soils, groundwater, surface water, sediments, and food: a review // Environ. Sci. Pollut. Res. 2015. V. 22. P. 5711–5741. https://doi.org/10.1007/s11356-014-3974-5
16. *Das K.C., Xia K.* Transformation of 4-nonylphenol isomers during biosolids composting // Chemosphere. 2008. V. 70. P. 761–768. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2007.07.039
17. *Dotaniya M.L., Pipalde J.S.* Soil Enzymatic Activities as Influenced by Lead and Nickel Concentrations in a Vertisol of Central India // Environ. Contam. Tox. 2018. V. 101. P. 80–385. https://doi.org/10.1007/s00128-018-2402-9
18. *Feenstra L., Brignon J.M., Genty A., van Tongeren W., Lindeboom R., Oesterholt F., Vlaardingerboek A., Krupanek J., Zielonka U., Ullrich S.* An Inventory and Assessment of Options for Reducing Emissions: Nonylphenols. Work Package 3-D.3.1. 2009. 44 p.
19. *Herbert D., Phipps P.J., Stange R.E.* Chapter III. Chemical Analysis of Microbial Cells // Methods in Microbiology. 1971. V. 5. P. 209–344. https://doi.org/10.1016/S0580-9517(08)70641-X
20. *Kim S.H., Nam K.H., Hwang K.A., Choi K.C.* Influence of hexabromocyclododecane and 4-nonylphenol on the regulation of cell growth, apoptosis and migration in prostatic cancer cells // Toxicol. In Vitro. 2016. 32. P. 240–247. https://doi.org/10.1016/j.tiv.2016.01.008

21. *Ma W., Nie C., Su F., Cheng X., Yan Y., Chen B., Lun X.* Migration and biotransformation of three selected endocrine disrupting chemicals in different river-based aquifers media recharge with reclaimed water // Int. Biodeterior. Biodegradation. 2015. V. 102. P. 298–307. https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2015.03.022
22. *Ramgopal M., Balaji M., Sridevi A., Narasimha G.* Microbiological and enzymatic properties of soil contaminated with hydrocarbon industrial waste // Biotechnol. (Rajkot). 2012. V. 6. № 8. P. 272–281.
23. REACH – Regulation concerning the Registration, Evaluation, Authorisation and Restriction of Chemicals (REACH), establishing a European Chemicals Agency (ECHA) № 1907/2006. 18.12.2006.
24. *Roberts P., Roberts J.P., Jones D.L.* Behaviour of the endocrine disrupting chemical nonylphenol in soil: Assessing the risk associated with spreading contaminated waste to land // Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 1812–1822. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.12.006
25. *Silva A.L., Amorim M.J., Holmstrup M.* Salinity changes impact of hazardous chemicals in *Enchytraeus albidus* // Environ. Toxicol. Chem. 2015. V. 34. № 9. P. 2159–2166. https://doi.org/10.1002/etc.3058
26. *Šmejkalová M., Mikanová O., Borůvka L.* Effects of heavy metal concentrations on biological activity of soil micro-organisms // Plant soil environ. 2003. V. 49. № 7. P. 321–326. https://doi.org/10.17221/4131-PSE
27. *Song Y., Song C., Ren J., Ma X., Tan W., Wang X., Gao J., Hou A.* Short-Term response of the soil microbial abundances and enzyme activities to experimental warming in a boreal peatland in Northeast China // Sustainability. 2019. V. 11. P. 590–606. https://doi.org/10.3390/su11030590
28. *Szewczyk R., Sobon A., Pozalska S., Dzitko K., Waidelich D., Dlugonski J.* Intracellular proteome expression during 4-N–Nonylphenol biodegradation by the filamentous fungus Metarhizium robertsii // Int. Biodeterioration Biodegradation. 2014. V. 93. P. 44–53. https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2014.04.026
29. *Tuan N.N., Hsieh H.C., Lin Y.W., Huang S.L.* Analysis of bacterial degradation pathways for long-chain alkylphenols involving phenol hydroxylase, alkylphenol monooxygenase and catechol dioxygenase genes // Bioresource Technology. 2011. V. 102. P. 4232–4240. https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.12.067
30. *Uguz C., İşcan M., Togan İ.* Alkylphenols in the environment and their adverse effects on living organisms // Kocatepe Vet. J. 2009. V. 2. № 1. P. 49–58.
31. *Yang X., Huang H., Wang M., Zheng X., Xie M., Xu J.* Nonylphenol promotes the proliferation of colorectal cancer COLO205 cells by upregulating the expression of protein kinase C ζ // Oncology Lett. 2019. V. 17. P. 2498–2506. https://doi.org/10.3892/ol.2018.9846
32. *Zaborowska M., Kucharski J., Wyszkowska J.* Biochemical and microbiological activity of soil contaminated with o-cresol and biostimulated with *Perna canaliculus* mussel meal // Environ. Monit. Assess. 2018. V. 190. P. 602. https://doi.org/10.1007/s10661-018-6979-6

Impact of Nonylphenols on the Biological Activity of Soddy-Podzolic Loamy Soil

T. B. Zaytseva[1, *], S. V. Zinoveva[1], I. L. Kuzikova[1], A. D. Russu[1], M. V. Chugunova[1], and N. G. Medvedeva[1]

[1]*Institution of Russian Academy of Sciences Saint-Petersburg Scientific-Research Centre for Ecological Safety RAS, St. Petersburg, 197110 Russia*

**e-mail: zaytseva.62@list.ru*

The effect of the hormone-like xenobiotic nonylphenol on the biological activity of soddy-podzolic loamy soil (Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Aric, Ochric)) was studied under the conditions of model experiments. The upper horizons of soddy-podzolic loamy soil selected in the Leningrad region were the object of this study. The number of soil microbiota, the activity of soil enzymes and soil respiration were determined by methods commonly used in soil microbiology and biochemistry. The content of nonylphenol in soil samples was determined by high-performance liquid chromatography It has been established that soil contamination with nonylphenol causes time- and dose-dependent changes in the activity of the pool of nitrogen, carbohydrate and redox enzymes and leads to an increase in basal respiration. The results obtained are an important stage necessary for risk assessment of soil contamination with alkylphenols, and can be used in the development of a remediation methodology of soils contaminated with hormone-like compounds.

Keywords: soddy-podzolic loamy soil (Eutric Albic Retisol (Abruptic, Loamic, Aric, Ocric)), nonylphenol, activity of soil enzymes, soil respiration

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 618–626

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.46-576.8

СТРУКТУРА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ НЕМЕРЗЛОТНОГО РЕГРЕССИВНОГО БОЛОТА

© 2020 г. А. В. Головченко[a, *], Т. А. Семенова[b], О. В. Анисимова[a], Т. Г. Добровольская[b], Т. В. Глухова[c], А. Л. Степанов[a]

[a]МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

[b]Институт проблем эволюции и экологии РАН, Ленинский пр-т, 35, Москва, 117071 Россия

[c]Институт лесоведения РАН, ул. Советская, 21, с. Успенское, Московская область, 143030 Россия

*e-mail: golovchenko.alla@gmail.com

Поступила в редакцию 11.07.2019 г.
После доработки 17.09.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Широкое распространение регресса на болотах северного полушария дало основание выделить, наряду с общепринятыми низинным, переходным и верховым типами, регрессивный тип болот. Цель работы – выявление структурно-функциональной организации микробных сообществ почв регрессивного болота немерзлотного типа (пробная площадь Западнодвинского лесоболотного стационара Института лесоведения РАН, Тверская область). Регрессивные явления выражены в виде многочисленных (черных) пятен торфа без сфагнового очеса площадью от 0.05 до 1 м^2. Численность и биомассу микроорганизмов выявляли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии. Таксономический состав бактериальных и грибных сообществ определяли методом посева, альгологических – методом прямого микроскопирования. Эмиссию CO_2 и CH_4 анализировали камерным методом. Установлено, что в почвах под регрессивными пятнами суммарная биомасса выше, чем в почвах без признаков регрессии за счет биомассы регрессивной пленки, которая составляет 1/2 от суммарной биомассы деятельного слоя. В структуре биомассы пленки доминируют водоросли, на долю бактерий и грибов приходится от 13 до 26%. Регрессивные пленки характеризуются высокой численностью водорослей и бактерий. Все таксоны водорослей, обнаруженные в регрессивных пленках, являются характерными обитатели болот. Грибы в регрессивных пленках представлены мицелием и спорами. Обилие грибного мицелия во влажный период увеличивается на 1–2 порядка и составляет 2–4 км/г. Особенностью микромицетного комплекса регрессивных пленок является доминирование видов *Penicillium miczynskii* и *Umbelopsis vinacea*, входящих в комплекс доминантов низинного торфяника. Регрессивные пленки характеризуются большей скоростью минерализации растительных остатков вследствие аккумуляции азота, что ведет к увеличению эмиссии CO_2 с одной стороны и ингибированию метаногенеза – с другой.

Ключевые слова: Dystric Fibric Histosols, водоросли, бактерии, грибы, биомасса, таксономическая структура, эмиссия CO_2, эмиссия CH_4

DOI: 10.31857/S0032180X20050068

ВВЕДЕНИЕ

В жизни болотных массивов олиготрофного типа наступает регрессивная стадия, основным проявлением которой является локальное прекращение торфонакопления в связи с замещением мхов-торфообразователей видами растений, не образующими торф [13, 16]. Широкое распространение регресса на болотах северного полушария дало основание Брадис [6] выделить, наряду с общепринятыми низинным, переходным и верховым типами, регрессивный тип болот. К факторам, способствующим болотному регрессу, относят ухудшение водного режима, приводящее к усилению обводненности поверхности болот; появление растений, аккумулирующих азот, избыток которого является причиной исчезновения мохового покрова; истощение минеральных солей в торфе; выделение газов, разрушающих участки торфяной залежи и приводящих к отравлению растительности и т.д. [2, 5, 15, 16, 24, 28].

Вопросы диагностики и классификации почв регрессивных болот обсуждаются в литературе. Предлагается в рамках типа олиготрофных почв выделить новый подтип торфяных олиготрофных регрессивных почв, приуроченных к немерзлотным типам болотных биогеоценозов [22]. Однако отсутствуют данные по микробиологическому анализу почв этого типа.

Цель работы – выявление структурно-функциональной организации микробных сообществ почв регрессивного болота немерзлотного типа.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на пробной площади Западнодвинского лесоболотного стационара Института лесоведения РАН в Тверской области [7]. Анализируемый участок – часть грядово-мочажинного сфагнового безлесного болота "Большой Роговской Мох" (56°08′20″ N, 32°06′06″ E) на олиготрофной торфяной почве (Dystric Fibric Histosols). Отложения болота представлены торфом, возраст которого 8590 ± 179 тыс. лет; подстилаются органо-минеральным сапропелем. Залежь сложена до 2 м верховым торфом слаборазложившимся (степень разложения 3–15%); от 2 до 3 м – среднеразложившимся (25–35%). Значения pH_{KCl} варьируют сверху вниз по профилю от 2.7 до 4.3. Регрессивные явления выражены в виде многочисленных (черных) пятен торфа без сфагнового очеса преимущественно округлой, в меньшей степени вытянутой формы площадью от 0.05 до 1 м^2. Образцы отбирали в конце августа 2015 г. (характеризовался как сухой период: за месяц количество выпавших осадков составило 6.9 мм) и в конце августа 2017 г. (характеризовался как влажный период: за месяц количество выпавших осадков достигло 87.9 мм).

Образцы регрессивной пленки (ее толщина варьирует в пределах 2 см) отбирали из пяти пятен, удаленных друг от друга на расстоянии 3–7 м в 10-кратной повторности. Для сравнительного анализа дополнительно проводили отбор образцов очеса *Sphagnum magellanicum* Bird. с участков болота, не затронутых регрессией. Анализировали также трехметровые скважины непосредственно под регрессивными пятнами и на участках без регрессии (далее контрольные участки). Отбор образцов осуществляли с глубин 0–5, 5–20, 20–50, 50–100, 100–150, 150–200, 200–225, 225–250, 250–275, 275–300 см. Образцы пленок и верхних слоев (0–20 см) извлекали из торфяного массива вручную, все остальные – с помощью бура с пробоотборником. Затем образцы помещали в стерильные пластиковые чашки, которые в тот же день в охлажденном виде доставляли в лабораторию для дальнейших исследований.

Общую численность и биомассу микроорганизмов определяли прямым методом с использованием люминесцентной микроскопии [20]. Предварительно десорбировали клетки на ультразвуковом диспергаторе Bandelin Sonopuls HD 2070 (Германия) в течение 2 мин при мощности 50%. Для одного образца готовили 18 препаратов (6 – на грибы, 6 – на бактерии и 6 – на водоросли). При количественном учете клеток бактерий препараты окрашивали водным раствором акридина оранжевого (1 : 10000), для учета мицелия и спор грибов применяли калькофлуор белый (1 : 10000). Водоросли учитывали на стеклах без окрашивания. Препараты просматривали на люминесцентном микроскопе ЛЮМАМ-ИЗ (Россия) (светофильтры ЖС-19, ЖС-18, объектив ×90 Л, окуляры ×4 или ×5): по 50 полей зрения для учета грибов и водорослей и по 20 полей зрения – для учета бактерий.

Численность и биомассу микроорганизмов вычисляли по формулам, приведенным в статье [9]. Осуществляли пересчет показателей обилия микроорганизмов на 1 г сухого образца. Влажность определяли, высушивая образцы при 105°C в течение 6 ч.

Численность и таксономический состав бактерий сапротрофного блока определяли методом посева из серийных разведений на агаризованную глюкозо-пептонно-дрожжевую среду [12] в пятикратной повторности. Для ингибирования роста грибов в среду добавляли 50 мг нистатина на 0.5 л среды. Посевы инкубировали при комнатной температуре в течение 2–3 нед. Общую численность бактерий выражали в колониеобразующих единицах (**КОЕ**) на 1 г образца. Проводили дифференцированный учет колоний бактерий разных таксономических групп. Основных представителей бактерий выделяли в чистую культуру и идентифицировали до вида по результатам секвенирования нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК с использованием программы BLAST [18]. Доминирующими считали таксоны бактерий, колонии которых составляли более 30% от общего числа колоний на чашке [12].

Численность и видовой состав культивируемых микромицетов определяли методом посева из серийных разведений на среду Чапека и сусло-агар в пятикратной повторности [20]. Данные по общей численности микроскопических грибов выражали количеством КОЕ на 1 г субстрата. Видовую идентификацию грибов проводили по общепринятым определителям на основе культурально-морфологических признаков [26, 27, 29, 31, 36]. Наименование видов микромицетов и их систематическое положение даны по базам данных: The MycoBank Fungal databases (http:/www.mycobank.org) и GABI Bioscience Databases Index Fungorum (indexfungorum.org). Названия телеоморфной (половой) стадии грибов приведены для тех видов, которые формировали ее при культивировании, для остальных видов из отдела Ascomycota приведены названия анаморфной (бесполой) стадии [33]. Видовое разнообразие микромицетов оценивали по показателям пространственной частоты встречаемости и относительного обилия. Частоту встречаемости характеризовали числом образцов, в которых был

обнаружен данный вид грибов, к общему числу исследованных образцов. Для анализа сходства видового состава микромицетных комплексов исследуемых субстратов использовали коэффициент Серенсена [19].

Видовой состав водорослей определяли методом прямого микроскопирования свежих образцов и образцов из влажных камер после 5 и 30 сут инкубирования [8]. Идентификацию проводили по отечественным и зарубежным определителям [25, 32, 35]. Наименование видов водорослей и их систематическое положение даны по базе данных AlgaeBase [30].

Эмиссию CO_2 измеряли портативной фотосинтетической системой Li 6400 (Li COR Biosciences, Inc., USA), оснащенной штатной непрозрачной камерой для измерения потоков CO_2 из почвы.

Эмиссию CH_4 определяли камерным методом. Камеры, накопители метана из полиэтиленового материала, снабженные пробоотборниками с силиконовыми шлангами, емкостью 33 л и площадью основания 0.1075 м^2, устанавливали на металлические основания с гидрозатвором для герметизации. Отобранные шприцом пробы воздуха анализировали на газовом хроматографе Кристалл 2000 М (Россия). Измерения проводили еженедельно в первой половине дня.

Процентное содержание углерода и азота в различных вариантах опыта определяли на приборе Vario EL III (Elementar, Germany) в токе кислорода при 1150°С.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На первом этапе анализировали данные по численности и таксономическому составу водорослей, бактерий, грибов в регрессивных пленках и очесе сфагнового мха, отобранном с площадок без признаков регрессии.

Методом прямого счета в регрессивных пленках установлена высокая численность водорослей, которая с учетом пространственного фактора варьировала от 202 × 10^6 до 531 × 10^6 кл./г субстрата. В очесе сфагнового мха водоросли обнаружить не удалось.

Общее число видов водорослей, известных для почв болотных экосистем, приближается к 500 [8]. Наиболее распространены представители отделов Chlorophyta, Charophyta (конъюгаты), Ochrophyta (диатомовые и желто-зеленые), Euglenophyta и Cyanoprokaryota. В регрессивных пленках были обнаружены представители трех отделов: Charophyta, Ochrophyta и Euglenophyta. Основу биомассы составляли зеленые нитчатые водоросли (*Microspora floccosa* (Vaucher) Thuret), формирующие плотный войлок, и скопления коккоидных форм (*Mesotaenium chlamydosporum* De Bary и *Mesotaenium macrococcum* (Kützing ex Kützing) J. Roy & Bisset), образующие обильные студенистые обрастания на поверхности и внутри пленок. Найденные в пленках водоросли *Microspora floccosa* являются типичными представителями сфагновых болот. Коккоидные формы заселяют мелкие водоемы на болотах, поверхность скал, мертвой древесины, мхов; могут развиваться самостоятельно или в скоплении водорослей (*Mesotaenium macrococcum*). Некоторые из них считаются типичными аэрофитами [13], колонизируют обрастания мхов, образуют желатинообразные скопления на поверхности почвы в ацидных условиях (*Mesotaenium chlamydosporum*).

В качестве минорных представителей в альгологических сообществах исследуемых пленок встречались: *Penium polymorphum* (Perty) Perty (частый обитатель обводненных участков сплавин заболоченных озер разной трофности); *Actinotaenium crassiusculum* (De Bary) Teiling (ацидофил, олиготроф, часто встречающийся в сфагновых болотах); *Cylindtocystis brebissonii* (Ralfs) De Bary и *Cylindrocystis gracilis* I. Hirn (обитатели слабо- и сильнообводненных участков сфагновых болот); *Euglena mutabilis* F. Schmitz (представитель, обитающий на сыром торфянистом грунте окраин болот или на песчаных, богатых гумусом почвах при pH 4–4.8); *Kobayasiella parasubtilissima* (H. Kobayasi & T. Nagumo) Lange-Bertalot (типичный почвенный вид). Приуроченность этих видов к болотным местам обитания известна из литературы [1, 25, 32] и подтверждается настоящим исследованием.

Следует отметить низкое видовое разнообразие желто-зеленых водорослей и отсутствие цианобактерий в исследуемом субстрате. Очевидно, регрессивные пленки исследуемого торфяника не богаты питательными веществами, о чем свидетельствует бедность их альгологического сообщества. Известно, что с уменьшением трофности болот снижается видовое разнообразие водорослей и происходит переход от многодоминантного сообщества к малодоминантному [3, 4].

В регрессивных пленках выявлена высокая численность бактерий, которая с учетом пространственного фактора варьировала от 50 × 10^9 до 144 × 10^9 кл./г субстрата и была в 3–7 раз выше, чем в очесе сфагнового мха. Появление на поверхности пленок растений, аккумулирующих азот, создает благоприятные условия для развития бактерий, прежде всего, за счет подщелачивания среды. Численность бактерий, выявленная в регрессивных пленках, сравнима с таковой в низинных торфяниках [10, 11].

Диапазон численности сапротрофных бактерий (установленный методом посева) в пленках был широк и составил (13–92) × 10^4 КОЕ/г, что в 2–4 раза выше, чем в очесе мха – (7–21) × 10^4 КОЕ/г.

Таблица 1. Показатели обилия грибов в регрессивных пленках и в очесе сфагнума в сухой (СП) и влажный (ВП) периоды отбора образцов

Субстрат	Грибной мицелий, км/г		Споры грибов, 10^6 спор/г	
	СП	ВП	СП	ВП
Регрессивные пленки	0.05–0.1	2–4	141–314	43–50
Очес сфагнума	2–3	2–5	170–212	115–223

Максимальные показатели численности бактерий для обоих субстратов были выявлены во влажные периоды исследования.

Анализ таксономической структуры бактериальных комплексов регрессивных пленок выявил доминирование протеобактерий во влажный период и протеобактерий и бацилл – в сухой. На основании результатов секвенирования последовательностей гена 16S рРНК протеобактерии были отнесены к видам: *Chryseobacterium gregarium*, *Chryseobacterium yeoncheonense*, *Stenotrophomonas rhizophila*, *Pseudomonas koreensis*, *Chromobacterium vacinii*.

Представители изолированных из пленок родов протеобактерий являются типичными копиотрофами, ассоциированными с растениями и почвами. Они обладают способностью разлагать легкодоступные полимеры, а проводить деструкцию таких труднодоступных полимеров, как хитин и целлюлоза не могут [23, 34]. У бактерий вида *Stenotrophomonas rhizophila* выявлена способность стимулировать рост растений и подавлять рост фитопатогенных грибов [37]. Гидролитический бактериальный блок представлен в пленках преимущественно бациллами, частота доминирования которых высока в сухие периоды исследования.

В очесе мха обнаружены представители тех же родов бактерий, что в пленках: *Pseudomonas*, *Stenotrophomonas*, *Chryseobacterium*. Отличалась их видовая принадлежность – *Pseudomonas* sp. и *Chryseobacterium soli*, кроме *Stenotrophomonas rhizophila*.

В регрессивных пленках прямым методом обнаружены как мицелий, так и споры грибов. В сухой период длина грибного мицелия была минимальной и не превышала 50 м/г субстрата. Во влажный период его длина увеличивалась на 1–2 порядка и была сравнима с таковой в очесе сфагнума. Обратная тенденция была выявлена для спор грибов. В сухой период их численность характеризовалась максимальными значениями, в период повышенной влажности – минимальными (табл. 1). В очесе мха показатели обилия грибов характеризовались близкими значениями, как в сухой, так и влажный периоды. Длина грибного мицелия варьировала от 2 до 5 км/г, численность спор – от 115×10^6 до 223×10^6 спор/г.

Численность микромицетов (определена методом посева) в регрессивных пленках составила $(364 \pm 37) \times 10^3$ КОЕ/г субстрата и была в 2–3 раза ниже, чем в очесе сфагнума. Видовое разнообразие, напротив было выше в пленках: 12 видов, тогда как в очесе сфагнума – 7. Видовой состав микромицетов в исследуемых субстратах значительно различался, о чем свидетельствует коэффициент Серенсена, который составил всего 0.3. В очесе сфагнума доминировали *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx, *Penicillium thomii* Maire, *Talaromyces funiculosus* (Thom) Samson et al., в регрессивных пленках – *Penicillium miczynskii* Zal., *Umbelopsis vinacea* (Dixon-Stew.) Arx и тонкий стерильный светлый мицелий. В группе с частотой встречаемости 30–60% общими для исследуемых субстратов оказались *Mortierella* sp. и *P. aurantiogriseum*. В пленках к ним добавлялись *Phoma* sp. и *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams, а в очесе сфагнума – *Aureobasidium pullulans* (de Bary) Arnaud. Спектр редко встречающихся видов был шире в пленках и насчитывал четыре вида, тогда как в очесе сфагнума только один – *Trichoderma atroviride* P. Karst (табл. 2). Сравнивая видовой состав микромицетных комплексов регрессивных пленок с данными, полученными для верховых и низинных торфяников, следует отметить, что среди микромицетов, встречающихся в пленках, обнаружены виды (*P. miczynskii* и *Umbelopsis vinacea*), которые входят в группу, доминирующих в низинных торфяниках. Основным отличием микобиоты пленок от микобиоты низинных торфов является встречаемость грибов из рода *Trichoderma*. В пленках они входят в группу редко встречающихся, тогда как в низинных – в группу доминантов.

На втором этапе проанализируем целиком почвенные профили на контрольных участках и под регрессивными пятнами.

Биомасса в регрессивных пленках варьировала от 20 до 55 мг/г субстрата и была в 3–5 раза выше, чем в очесе сфагнума (табл. 3). В слое непосредственно под пленкой она характеризовалась меньшими величинами, чем в самой пленке. В слое 4–50 см запасы биомассы были несколько выше в контрольном торфянике. Нижние слои торфяных профилей (от 50 см до 3 м) по концентрации микробной биомассы не различались.

Таким образом, различия между торфяниками проявлялись только в верхней полуметровой тол-

Таблица 2. Таксономическая структура микобиоты в исследуемых субстратах

Классы обилия по частоте встречаемости	Регрессивные пленки	Очес сфагнума
Доминирующие (>60%)	*Penicillium miczynskii* Zal., *Penicillium dierckxii* Biourge, *Umbelopsis vinacea* (Dixon-Stew.) Arx, стерильный мицелий светлый	*Penicillium aurantiogriseum* Dierckx, *Penicillium thomii* Maire, *Talaromyces funiculosus* (Thom) Samson et al.
Часто встречающиеся (30–60%)	*Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare & W. Gams, *Mortierella* sp., *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx, *Phoma* sp.	*Aureobasidium pullulans* (de Bary) Arnaud, *Mortierella* sp., *Penicillium aurantiogriseum* Dierckx
Редко встречающиеся (10–30%)	*Mucor hiemalis* Wehmer, *Talaromyces purpureogenus* Samson et al., *Trichoderma atroviride* P. Karst., *Trichoderma koningii* Oud.	*Trichoderma atroviride* P. Karst.

Таблица 3. Запасы биомассы (мг/г) в профилях почв под регрессивными пятнами (А) и контрольными участками (Б) исследуемого болота

Глубина, см	А	Б
0–2	20–55	6–10
2–4	5–31	7–12
4–50	13–24	21–43
50–300	8–10	8–10

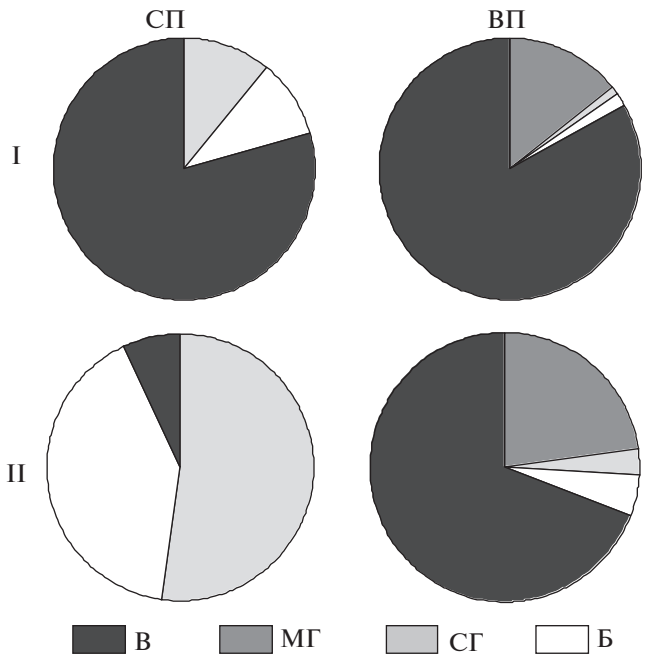

Рис. 1. Процентное соотношение компонентов биомассы в регрессивных пленках (I) и слое под пленками (II) в сухие (СП) и влажные периоды (ВП), В – водоросли; МГ – мицелий грибов; СГ – споры грибов; Б – бактерии.

ще (деятельном слое). В слое 0–50 см суммарная биомасса была выше под регрессивными пятнами за счет биомассы регрессивных пленок. Она составляла 50% от суммарного микробного пула, выявляемого в полуметровой толще.

В структуре биомассы регрессивных пленок во все периоды доминировала биомасса водорослей. Грибной компонент был представлен в сухие периоды – преимущественно спорами, во влажные – мицелием. Доля бактерий варьировала от 2 до 10%. Что касается слоя непосредственно под пленками, то он во влажные периоды не отличался от самой пленки. В сухие периоды в этом слое основными компонентами становились грибные споры и бактерии, доля водорослей не превышала 7% (рис. 1).

Иной была структура микробной биомассы в очесе сфагнового мха. Ее отличительной чертой было доминирование грибного мицелия, на долю грибных спор приходилось около 20%, бактерий – не более 8%. Структура микробной биомассы, выявленная для очеса сфагнума, сохранялась в слоях торфа до 50 см. В остальной толще преобладала бактериальная составляющая, на долю грибных спор приходилось около 30% (рис. 2).

Следует отметить, что верховые торфяники, дошедшие до регрессивной стадии, характеризуются низкими запасами микробной биомассы (300 г/м^2 – в метровой толще; 600 г/м^2 – в трехметровой толще), а в большей части их профиля доминирует бактериальная составляющая.

Эмиссия CO_2 с поверхности регрессивных пятен с учетом сезонной динамики колебалась от 17 до 207 мгС/(м^2 ч), с контрольных участков – от 9 до 177 мгС/(м^2 ч) (табл. 4). Среднемесячная эмиссия CH_4 с поверхности регрессивных пятен варьировала в широком диапазоне: от 0.01 до 2 мгС/(м^2 ч), тогда как с контрольных участков – в пределах

Таблица 4. Среднемесячная эмиссия CO_2 и CH_4 с поверхности регрессивных пятен и контрольных участков исследуемого болота, мг С/(м^2 ч) ± ошибка среднего

Участок	Месяц 2017 г.						Сумма
	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	
Эмиссия CO_2							
Под пятнами	16.5 ± 1.8	133.6 ± 4.1	206.5 ± 3.6	156.9 ± 2.7	19.0 ± 2.9	11.4 ± 1.9	401.0
Контрольные	33.7 ± 2.1	87.4 ± 3.0	177.3 ± 4.8	110.7 ± 4.9	17.3 ± 1.9	8.8 ± 1.3	321.3
Эмиссия CH_4							
Под пятнами	1.87 ± 0.03	0.52 ± 0.02	1.34 ± 0.03	0.56 ± 0.02	0.02 ± 0.004	0.01 ± 0.003	3.21
Контрольные	1.94 ± 0.04	0.23 ± 0.02	1.73 ± 0.03	2.50 ± 0.05	2.00 ± 0.04	2.28 ± 0.04	7.90

0.2–2.5 мгС/(м^2 ч). Поток метана и диоксида углерода из регрессивных пятен подчиняется общим закономерностям сезонной динамики парниковых газов. Величина эмиссии CO_2, низкая в весенний период, постепенно возрастала, достигая наибольших значений в июле, после чего поток диоксида углерода снижался до минимальных значений в октябре. Эмиссия метана достигала максимальных величин в весенне-летний период наблюдений и снижалась в осенние месяцы. Важно отметить, что на участках под регрессивными пятнами, суммарная величина потока CO_2 оказалась выше, чем на контрольных участках. Это можно объяснить большей скоростью минерализации растительных остатков вследствие аккумуляции азота в регрессивных пленках (табл. 5). Дополнительный азот позволяет ассимилировать большее количество углерода в микробной биомассе, что неизбежно сопровождается ростом потока конечных продуктов микробного окисления органического вещества – диоксида углерода. С другой стороны, аккумуляция азота оказывает совершенно иной характер на процесс метаногенеза. По данным Кравченко и Сирина [14], нитраты выступают ингибиторами метаногенеза, а изменение их концентрации имеет ведущее значение в регуляции потока метана из болотных экосистем. Накопление азота в регрессивных пленках ингибирует процесс метаногенеза, что приводит к снижению суммарной величины годового потока

Таблица 5. Содержание C, N и атомное отношение C/N в регрессивных пленках (А) и в слое торфа (0–4 см) контрольных участков (Б) исследуемого болота

№ участка	Вариант	C	N	C/N
1	А	3.71	0.12	32
	Б	3.83	0.04	101
2	А	3.78	0.11	33
	Б	3.81	0.04	97
3	А	3.98	0.12	34
	Б	3.69	0.04	83
4	А	3.91	0.12	33
	Б	3.86	0.05	84
5	А	3.86	0.12	31
	Б	3.81	0.04	97

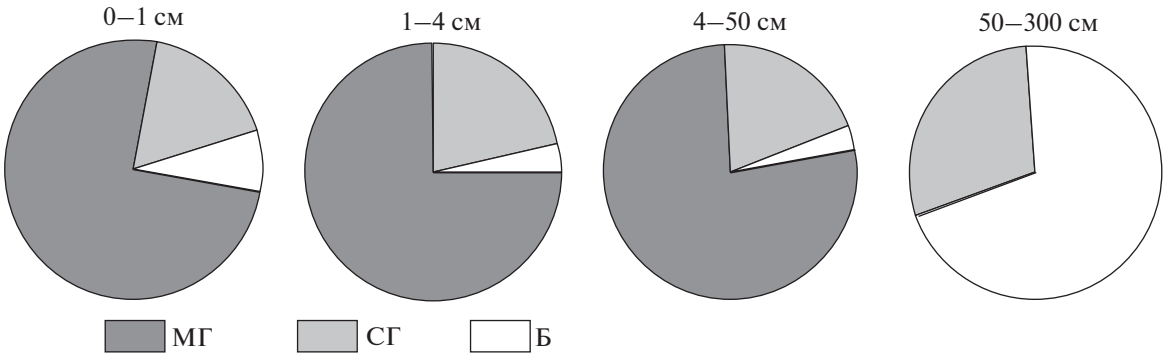

Рис. 2. Процентное соотношение компонентов микробной биомассы в почве контрольных участков. МГ – мицелий грибов; СГ – споры грибов; Б – бактерии.

метана из регрессивных пятен по сравнению с участками без признаков регрессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ почв регрессивного болота немерзлотного типа показал, что если разделить профиль под регрессивным пятном на три части: регрессивная пленка, слой непосредственно под пленкой и нижележащие слои – то от образцов с контрольных участков по микробиологическим показателям будет резко отличаться только регрессивная пленка. Для нее характерны высокие запасы биомассы, которые составляют 1/2 от суммарной биомассы деятельного слоя. В структуре биомассы регрессивной пленки доминируют водоросли, на долю микроорганизмов приходится от 13 до 26%.

Регрессивные пленки характеризуются высокой численностью и низким видовым разнообразием водорослей. Все таксоны водорослей, обнаруженные в пленках – характерные обитатели болот.

Регрессивная пленка – это благоприятный субстрат не только для водорослей, но и для бактерий. О чем свидетельствует высокая численность бактерий, сравнимая с таковой в низинных торфяниках. Гидролитический бактериальный блок представлен бациллами.

В регрессивной пленке грибы представлены как мицелием, так и спорами. Численность и соотношение компонентов грибного комплекса зависит от влажности субстрата. Так, в увлажненной пленке в грибной биомассе доминирует мицелий, в подсохшей – споры. Показатели обилия грибного мицелия достигают максимальных значений во влажные периоды исследования.

Структура микобиоты регрессивной пленки имеет схожие черты с низинным торфом: низкая численность микромицетов, высокое видовое разнообразие, общие виды среди доминантов.

Поскольку в регрессивных пленках степень разложения, pH_{KCl}, содержание азота выше, чем в слоях верхового торфа, в них складываются условия, близкие к низинным торфам. Это обстоятельство находит отражение в полученных результатах. Ряд микробиологических характеристик, выявленных для регрессивной пленки, имеет общие черты с низинными торфами.

Вследствие аккумуляции азота регрессивная пленка характеризуются большей скоростью минерализации растительных остатков, что ведет к увеличению эмиссии CO_2, с одной стороны, и ингибированию метаногенеза – с другой.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа А.В. Головченко, А.Л. Степанова выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-29-05197, работа О.В. Анисимовой – в рамках государственного задания, части 2 п. 01 10 (тема № АААА-А16-116021660063-6).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анисимова О.В.* Десмидиевые водоросли сфагновых болот Московской области: видовое разнообразие и экологическая приуроченность // Тр. ИБВВ РАН. 2017. Вып. 79(82). С. 10–18.
2. *Бахнов В.К.* Биогеохимические аспекты болотообразовательного процесса. Новосибирск: Наука, 1986. 192 с.
3. *Благодатнова А.Г.* Структура группировок почвенных водорослей как возможный показатель состояния олиготрофного болота // Тр. междунар. форума по проблемам науки, техники и образования. М.: Акад. наук о Земле, 2009. С. 78–80.
4. *Благодатнова А.Г.* Тенденции изменения организации альгогруппировок // ДОСиГИК. Т. 7. 2016. № 1(13). С. 5–17.
5. *Боч М.С., Мазинг В.В.* Экосистемы болот СССР. Л.: Наука, 1979. 188 с.
6. *Брадис Е.М.* Растительный покров болот как показатель их типа по условиям питания // Основные принципы изучения болотных биогеоценозов. Л.: Наука, 1972. С. 29–38.
7. *Вомперский С.Э., Сирин А.А., Глухов А.И.* Формирование и режим стока при гидролесомелиорации. М.: Наука, 1988. 168 с.
8. *Голлербах М.М., Штина Э.А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 142 с.
9. *Головченко А.В., Волкова Е.М.* Запасы и структура микробной биомассы в торфяниках карстовых ландшафтов Тульской области // Почвоведение. 2019. № 3. С. 370–376.
10. *Головченко А.В., Тихонова Е.Ю., Звягинцев Д.Г.* Численность, биомасса, структура и активность микробных комплексов низинных и верховых торфяников // Микробиология. 2007. Т. 76. № 5. С. 711–719.
11. *Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Кухаренко О.С., Якушев А.В., Семенова Т.А., Инишева Л.И.* Структура микробных сообществ верховых и низинных торфяников Томской области // Почвоведение. 2012. № 3. С. 317–326.
12. *Добровольская Т.Г., Головченко А.В., Лысак Л.В., Зенова Г.М.* Физикохимия и биология торфа. Методы оценки численности и разнообразия бактериальных и актиномицетных комплексов торфяных почв. Томск: Изд-во ТГПУ, 2010. 100 с.
13. *Косинская Е.К.* Конъюгаты или сцеплянки (1). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 2. Ч. 1. 164 с.
14. *Кравченко И.К., Сирин А.А.* Активность и метаболическая регуляция метанообразования в глубоких

торфяных профилях бореальных болот // Микробиология. 2007. Т. 76. № 6. С. 888–895.

15. *Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А. и др.* Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение. Тула: Гриф и К, 2001. 584 с.
16. *Лопатин В.Д.* О наиболее существенных экологических особенностях болот // Экология. 1997. № 6. С. 419–422.
17. *Лопатин В.Д.* О новой трактовке определения болот // Экология. 1986. № 1. С. 70–72.
18. *Манучарова Н.А., Власенко А.Н., Турова Т.П., Пантелеева А.Н., Степанов А.Л., Зенова Г.М.* Термофильные хитинолитические микроорганизмы бурой полупустынной почвы // Микробиология. 2008. Т. 77. № 5. С. 683–688.
19. *Мегарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
20. Методы почвенной биохимии и микробиологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 304 с.
21. *Ниценко А.А.* Краткий курс болотоведения. М.: Высшая школа, 1967. 148 с.
22. *Шишконакова Е.А., Аветов Н.А., Толпышева Т.Ю.* Торфяные почвы регрессивных болот Западной Сибири: проблемы биологической диагностики и систематики // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2016. Вып. 84. С. 61–74.
23. *Behrendt U., Ulrich A., Schumann P. Chryseobacterium gregarium* sp. nov., isolated from decaying plant material // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2008. V. 58. P. 1069–1074.
24. *Belyea L.R., Lancaster J.* Inferring landscape dynamics of bog pools from scaling relationship and spatial patterns // J. Ecology. 2002. V. 90. P. 223–234.
25. *Coesel P.F.M., Meesters K.J.* Desmids of the Lowlands Mesotaeniaceae and Desmidaceae of the European Lowlands. Zeist: KNNV Publishing, 2007. 351 p.
26. *Domsch K.H., Gams W., Anderson T.* Compendium of Soil Fungi. V. 1. IHW-Verlag. 1993. 860 p.
27. *Ellis M.B.* Dematiaceous Hyphomycetes. Kew: Commonw. Mycol. Inst., 1971. 607 p.
28. *Foster D.R., Fritz S.C.* Mire development, pool formation and landscape processes on patterned fens in Dalarna, central Sweden // J. Ecology. 2002. V. 75. P. 409–437.
29. *Gams W. von.* Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Stuttgart: Fischer, 1971. 262 p.
30. *Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2019. http://www.algaebase.org
31. *Hoog G.S. de.* The genera Beauveria, Isaria, *Tritirachium* and *Acrodontium* gen. nov. // Studies in Mycology. 1972. V. 1. 41 p.
32. *John D.M.* Phylum Chlorophyta. Orders Chaetophorales, Microsporales, Ulotrichales // The freshwater algal flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae / Eds.: John D.M., Whitton B.A., Brook A.J. Cambridge: Cambridge University Press, 2011. P. 524–554.
33. *Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. et al.* Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. CAB International, 2008. 771 p.
34. *Kwon S.W., Kim J.S., Park I.C., Yoon S.H., Park D.H., Lim C.K., Go S.J. Pseudomonas koreensis* sp. nov., *Pseudomonas umsongensis* sp. nov. and *Pseudomonas jinjuensis* sp. nov., novel species from farm soils in Korea // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2003. № 53. P. 21–27.
35. *Lange-Bertalot H., Hofmann G., Werum M., Cantonati M.* Freshwater benthic diatoms of Central Europe: over 800 common species used in ecological assessments. Schmitten-Oberreifenberg: Koeltz Botanical Books, 2017. 942 p.
36. *Pitt J.I.* The Genus Penicillium and its teleomorphic states Eupenicillium and Talaromyces. L.: Acad. press, 1979. 634 p.
37. *Wolf A., Fritze A., Hagemann M., Berg G. Stenotrophomonas rhizophila* sp. nov., a novel plant-associated bacterium with antifungal properties // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002. V. 52. P. 1937–1944.

The Structure of Microbial Communities in the Soils of Regressive Noncryosolic Bog

A. V. Golovchenko[1, *], T. A. Semenova[2], O. V. Anisimova[1], T. G. Dobrovolskaya[1], T. V. Glukhova[3], and A. L. Stepanov[1]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[2]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, 117071 Russia*

[3]*Institute of Forest Science RAS, Uspenskoe, 143030 Russia*

**e-mail: golovchenko.alla@gmail.com*

Regressive development is widespread in peatlands of the northern hemisphere; a new type of peatlands—regressive bogs—can be introduced in addition to the traditional peatland types, such as fen, transitional mire, and bog. Diagnostic features and classification position of soils typical of regressive bogs have already been discussed in relevant scientific literature. However, there are virtually no data on the microbiological analysis of the aforementioned soil types. The aim of this study is to identify structural and functional organization of the microbial communities in the soils of a regressive noncryosolic bog (sampling area of the West Dvina Forest Station of the Institute of Forest Science, Russian Academy of Sciences in Tver Region, Russia). Numerous black peat bare circles without sphagnum mats covering an area from 0.05 to 1 m^2 demonstrate the high degree of regression at the studied bog. Data on the number and biomass of microorganisms were obtained by direct method of fluorescence microscopy. The taxonomic composition of bacterial and fungal commu-

nities was determined by plate method, while direct microscopy was used for algological communities. The CO_2 and CH_4 emissions were analyzed using chamber method. It was found that the total biomass in the soils under bare peat circles is higher than in the soils without any features of regression; the regressive peat mat had its own biomass reaching up to 50% of the total biomass in the active layer. Algae predominate in the biomass of regressive peat mats. Bacteria and fungi constitute 13–26% of the total biomass of regressive peat mats. Regressive mats are characterized by a high number of algae and bacteria. It should be noted that all the algae genera found in the regressive peat mats represent the species characteristic of peatlands. Fungi of regressive peat mats were represented by mycelium and spores. During the wet period, the length of fungal mycelium rapidly increased by one–two orders of magnitude and reached 2–4 km/g. The domination of *Penicillium miczynskii* and *Umbelopsis vinacea* genera, which typically predominate in fen peatlands, can be considered a specific feature of the micromycetal complex of the regressive peat mat. Regressive peat mats are characterized by higher rates of mineralization of plant residues because of the accumulation of nitrogen. This this leads to an increase in the carbon dioxide emission, on the one hand, and to to an inhibition of methanogenesis, on the other hand.

Keywords: Dystric Fibric Histosols, regressive bogs, algae, bacteria, fungi, biomass, taxonomic structure, carbon dioxide emission, methane emission

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 627–638

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 633.2.03:631.467.2:631.4

ИЗМЕНЕНИЯ СООБЩЕСТВ ПОЧВООБИТАЮЩИХ НЕМАТОД ПРИ ПОСТАГРОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ ТОРФЯНЫХ ПОЧВ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ

© 2020 г. М. Г. Юркевич[a], *, А. А. Сущук[a], Е. М. Матвеева[a], Д. С. Калинкина[a]

[a] *Институт биологии КарНЦ РАН, ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, 185910 Россия*

**e-mail: svirinka@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.08.2019 г.
После доработки 30.11.2019 г.
Принята к публикации 29.12.2019 г.

Представлены результаты изучения долгосрочных изменений почв, растительности и их влияния на сообщества почвообитающих нематод в ходе постагрогенного развития сеяных лугов, сформированных на мелиорированных торфяных почвах (Eutric Histosols). Исследования проведены на модельном полигоне “Корзинская низина” (Республика Карелия), на опытных площадках с посевом многолетних трав, внесением удобрений, с наблюдением за сработкой торфяной залежи и изменениями растительных сообществ. В почвенных образцах определяли содержание общего углерода, общего азота и подвижного фосфора, pH солевой вытяжки. Описание растительности экспериментального участка проведено с использованием подхода Браун–Бланке; для определения ботанического состава и урожайности травостоя дополнительно использовали весовой метод. Для сообществ нематод оценивали таксономическое разнообразие, плотность популяций и эколого-трофическую структуру. Анализ почвенных профилей показал, что за последние 40 лет (1974–2015 гг.) произошло уменьшение общей мощности торфяной залежи. Установлено, что направление сукцессии фитоценоза в ходе постагрогенного развития сеяных лугов определяется видом вносимых в почву удобрений при сельскохозяйственном использовании земель: происходит становление двух типов растительных сообществ – дернистощучника влажноразнотравного (*Deschampsieta caespitosae humidiherbosum*) при внесении минеральных удобрений и пырейно-крупнозлаково-разнотравного травостоя (*Elytrigeto magnograminosoherbosum*) на фоне минеральных и органических удобрений. Это, в свою очередь, оказало влияние на две трофические группы почвобитающих нематод: ассоциированных с растениями, относительное обилие которых снижалось, и паразитов растений, доля которых в сообществе увеличивалась. Выявлено, что видовая структура травостоя определяет экологическую специализацию доминирующих таксонов фитопаразитических нематод.

Ключевые слова: сукцессия, почвенные нематоды, фитоценоз, мелиорированные почвы, торф, Eutric Histosols, почвенные свойства, паразиты растений, таксономическое разнообразие

DOI: 10.31857/S0032180X20050160

ВВЕДЕНИЕ

В условиях глобальных изменений природной среды все более актуальны комплексные исследования растительности с учетом ее прошлого, современного состояния и прогнозирования будущего. Составной частью таких исследований является моделирование постагрогенных сукцессий экосистем. Современные построения в теоретической фитоценологии и экологии сводятся к пониманию того, что необходимо создание моделей целостных характеристик любых систем: сообществ, биогеоценозов, экосистем [13]. В нашем понимании это анализ существующих процессов, в частности, в растительном покрове, требующий выявления всех изменений в сообществах для конкретных природных условий на определенный период времени. В последнее время высказываются мнения об усилении процессов экотонизации биоты, в целом, и растительности, в частности. Восстановительные сукцессии в старовозрастных посевах трав играют большую роль в поддержании и восстановлении биологического разнообразия экосистемы [18]. В то же время высокопродуктивные луговые угодья являются основой сельскохозяйственного животноводства. Общая продуктивность луговых экосистем находится в центре внимания большинства исследователей поскольку напрямую связана с проблемами сельскохозяйственного производства. Существуют работы, показывающие связь видового разнообразия и продуктивности лугов [12, 31]. Однако биологическое разнообразие лугов в про-

цессе постагрогенного развития зависит от целого ряда эдафических и других факторов [11]. Например, луговые экосистемы Республики Карелия развиваются в условиях дефицита солнечной энергии, поэтому весь ход восстановительной сукцессии может быть растянут в пространстве и во времени, иметь специфику, связанную с природно-климатическими особенностями территории.

Вопросы оценки влияния режима использования на луговые сообщества рассматриваются в ряде работ [8, 19, 20], где выявлены закономерности формирования и агрогенной динамики лугов с различным гидрологическим режимом в зависимости от характера их использования: сенокосы, пастбища, неиспользуемые угодья. В настоящее время большие площади ранее залуженных многолетними травами сельскохозяйственных земель в агропромышленном секторе не используются. В связи с этим в агрофитоценозах происходит смена растительности, сопровождающаяся изменением биоразнообразия травянистой растительности, в том числе за счет адвентивных видов.

На территории Республики Карелия существует большое количество заброшенных лугов как автоморфных, так и на торфяных мелиорированных почвах, в связи с этим изучение трансформации фитоценозов и экосистем в ходе постагрогенного развития этих ландшафтов имеет высокую актуальность для региона. Несмотря на то, что отдельные территории были изучены, районы Южной Карелии, ранее наиболее активно используемые в сельском хозяйстве, остались неисследованными.

Для реализации подхода целостного анализа состояния экосистемы и более полного понимания процессов, происходящих в ряду долгосрочных изменений, фитоценологические исследования могут быть дополнены почвенно-зоологическими. Так, почвообитающие нематоды являются одной из наиболее многочисленных и разнообразных групп педобионтов в северных экосистемах [15]. Вместе с другими организмами они участвуют в трансформации веществ, включаясь в различные звенья цепей питания; часть видов паразитирует на сельскохозяйственных культурах, оказывая влияние на рост и развитие растений, нанося существенный ущерб урожаю. Повсеместное распространение, высокое разнообразие и разработанный инструментарий (эколого-популяционные индексы, основанные на анализе фауны) придают почвенным нематодам высокую значимость в экологических исследованиях при оценке изменений почвенных условий и функционального состояния почв.

Исследование фауны нематод луговых почв в ряду долгосрочных сукцессионных изменений в условиях Севера ранее не проводилось. Имеются немногочисленные литературные данные об изменениях структуры сообществ почвенных нематод лугов на осушенных торфяниках в Польше [33], о динамике сообществ почвенных нематод сеяных лугов в условиях полевого эксперимента [32], о состоянии почв и почвенной биоты в ходе вторичной сукцессии агроэкосистем после прекращения обработки почвы [21, 27]. Таким образом, сведения об изменениях нематодофауны северных луговых почв в срезе длительных временных периодов ограничены, не раскрывают многие аспекты организации их сообществ.

Целью настоящего исследования являлось изучение долгосрочных изменений торфяных почв, растительности и их влияния на сообщества почвообитающих нематод в ходе постагрогенного развития сеяных лугов Южной Карелии, а также выявление роли внесения органических и минеральных удобрений в установлении направления сукцессионных изменений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Характеристика модельного полигона. Мониторинговые исследования постагрогенных лугов Южной Карелии, ранее мелиорированных закрытой дренажной сетью, проводили на модельном полигоне “Корзинская низина” (Республика Карелия, 61°49′52.25″ N, 33°11′30.98″ E). Первые исследования агрохимических, биохимических свойств и плодородия торфяников, их изменения под влиянием осушения проведены в 1963–1966 гг. В результате этих исследований показано, что наиболее рентабельной культурой для освоенных торфяников являются многолетние травы [1]. Это послужило началом большого блока работ по изучению формирования луговых агрофитоценозов на мелиорированных землях. Исследовали структуру и динамику биогеоценозов сеяных лугов разного возраста и состава, развивающихся в различных экологических и агротехнических условиях, влияние почвенно-мелиоративных и биотических факторов на продуктивность многолетних трав [4].

Исследуемая стационарная площадка находится на полосе третьего глубокооторфованного участка, осушенного в 1962 г. Это старопахотный хорошо окультуренный участок с ежегодным внесением минеральных удобрений. Предшествующие культуры: с 1967 по 1972 г. многолетние травы, 1972 г. – турнепс, 1973 г. – горох-овес на зеленую массу. В 1974 г. здесь была выделена стационарная площадка для биогеоценологических исследований при создании сеяного луга и систематических наблюдений за интенсивностью сработки торфяной залежи. Проведен посев многолетних трав (тимофеевка луговая *Phleum pratense* L. и овсяница луговая *Festuca pratensis* Huds.) на фоне ежегодного внесения минеральных удобрений по всему участку и органических удобрений только на одной его половине. Период интенсивного

сельскохозяйственного использования продлился до 1995 г., после чего участок был перезалужен моновидовым посевом *P. pratense*, а затем в 1997 г. он был изъят из сельскохозяйственного оборота и не подвергался антропогенному воздействию.

В 1974 г. на стационарной площадке был заложен почвенный разрез для наблюдений за интенсивностью сработки торфяной залежи. Общая мощность торфяной залежи составляла 250 см с подстиланием озерно-ледниковыми ленточными глинами и грунтовыми водами на глубине 130 см. Определение мощности торфяной залежи проводилось с периодичностью в 20 лет (1974, 1995, 2015 гг.) с помощью торфяного щупа минимум в пяти точках, а описание почвенного разреза – с периодичностью в 40 лет (1974 и 2015 гг.). Таксономическую принадлежность почв устанавливали на основе критериев классификаций [6, 7, 26]. В полученных почвенных образцах выполняли следующие определения: pH водный и солевой потенциометрически, содержание общего азота по Кьельдалю, подвижного фосфора по Кирсанову [17], общего углерода методом высокотемпературного каталитического сжигания на анализаторе TOC-L CPN Shimadzu. Анализ почвенных параметров и описание почвенного разреза выполняли без учета фактора внесения органических и минеральных удобрений.

Описание растительности экспериментального участка проводили с использованием подхода Браун–Бланке [30] для характеристики постагрогенной сукцессии луговой растительности. Дополнительно применяли весовой метод определения ботанического состава и урожайности травостоя, разработанный в ВНИИ кормов [10]. При геоботаническом анализе участка использовали архивные данные лаборатории геоботаники ИБ КарНЦ РАН.

Для изучения фауны почвообитающих нематод в ходе постагрогенного развития сеяных лугов в 2015 г. выполняли полевые исследования на двух участках модельного полигона с различной историей применения удобрений (минеральные удобрения/минеральные и органические удобрения). Отбор образцов почвы проводили с использованием почвенного бура на глубину 0–15 см в девяти повторностях. Выделение нематод из почвы выполняли по модифицированному методу Бермана с экспозицией 48 ч, фиксатор ТАФ (триэтаноламин : формалин : вода в соотношении 2 : 7 : 91) [22]. Идентификацию нематод осуществляли на временных глицериновых препаратах. Эколого-трофическое группирование нематод вели на основе классификации Йейтса с соавт. [36, 37], адаптированной на русский язык авторами статьи с выделением шести трофических групп: бактериотрофы (Б), микотрофы (М), политрофы (П), хищники (Х), нематоды, ассоциированные с растениями (Аср), и паразиты растений (Пр).

Для анализа фаунистического материала проводили сравнение относительного обилия выявленных таксонов, которое представляет собой долю (%) нематод отдельного вида или рода в общем числе особей всех таксонов в данном сообществе. По относительному обилию выделяли пять групп нематод: эудоминанты (10% от всех обнаруженных особей), доминанты (5.1–10.0%), субдоминанты (2.1–5.0%), рецеденты (1.1–2.0%) и субрецеденты (менее 1.1%) [15]. В настоящей статье роды нематод, относительное обилие которых составляло 10% и более, отнесены к доминирующим таксонам.

Для оценки состояния сообществ нематод использовали следующие параметры: таксономическое разнообразие (количество родов), индекс Шеннона *H'*, плотность популяций (численность) нематод (количество экз./100 г сырой почвы), эколого-трофическая структура сообществ. Таксоны нематод с различными экологическими стратегиями распределяли в группы, выраженные в *c-p*-значениях по шкале Бонгерса: от колонизаторов (*c-p* = 1), устойчивых к неблагоприятным условиям существования с быстрыми темпами размножения (*r*-стратеги в широком смысле), до персистеров (*c-p* = 5) с низкой репродуктивной способностью и повышенной чувствительностью к факторам окружающей среды (*K*-стратеги в широком смысле) [23]. Также проанализированы эколого-популяционные индексы, характеризующие почвенную трофическую сеть: индексы структурирования (Structure index, SI) и обогащения (Enrichment index, EI) почвенной трофической сети, индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве (Channel index, CI) [24]. Детально расчет экологических индексов и их интерпретация рассмотрены ранее [2, 9].

Для оценки изменений сообществ почвенных нематод лугового биоценоза в ходе восстановительной сукцессии привлечены архивные данные лаборатории паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН (нематологические сборы 1974 г.). Статистическую обработку данных проводили с использованием *H*-критерия Краскела–Уоллиса для малого числа повторностей. Различия между группами считали достоверными при $p < 0.05$. Числовые данные представлены в форме $M \pm SE$ (среднее значение ± стандартная ошибка среднего). Для выявления различий между локальными сообществами почвенных нематод проводили ординацию луговых биоценозов методом главных компонент на основе относительного обилия доминирующих таксонов нематод. Расчеты выполнены при помощи программы PAST 1.68 [25].

Для выполнения исследования почвенных нематод использовали научное оборудование Цен-

тра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Почва исследованного участка в 1974 г. характеризовалась как перегнойно-торфяная, низинного типа (Eutric Histosols), на торфяной залежи мощностью 250 см, сложенной древесно-осоковым торфом и подстилаемой озерно-ледниковыми ленточными глинами и грунтовыми водами на глубине 130 см. По описанию почвенного разреза 1974 г. пахотный горизонт сложен темно-коричневым хорошо разложившимся торфом со степенью разложения 30–35%. Экспериментальный участок имел следующие почвенные характеристики без учета фактора внесения удобрений: pH_{KCl} 5.06, C 54.99%, N 2.92%, P_2O_5 0.66% для глубины 0–15 см.

По результатам обследования 1995 г. усадка торфа составила 29 см (в среднем мощность торфяной залежи уменьшилась с 250 до 221 см). После прекращения использования участка мощность торфяной залежи составила 224 см (2015 г.), наблюдалось небольшое ее увеличение (на 3 см), что связано с процессом торфонакопления, обусловленного изъятием участка из сельскохозяйственного оборота.

По результатам почвенного обследования 2015 г. почва участка характеризуется как торфозем агроминеральный (Eutric Histosols), почвенные параметры изменились следующим образом: pH_{KCl} 5.29; C 33.72%; N 2.21%; P_2O_5 0.56% для глубины 0–15 см.

Анализ результатов флористического обследования территории в 70-е годы показал, что при интенсивном использовании травостоев в фитоценозах длительное время сохранялась высокая доля участия сеяных видов (на девятый год пользования доля *Phleum pratense* – до 60%). При перезалужении участка в 1995 г. трансформация фитоценоза на исследуемом участке во многом зависела от неравномерной усадки торфа и неравномерного разброса удобрений. Из-за данных обстоятельств уже на второй год использования травостой *Phleum pratense* характеризовался высокой степенью мозаичности (доля сеяного вида не превышала 40%); были отмечены крупные куртины пырея ползучего *Elytrigia repens* L. и разнотравья. При дефиците минерального питания и появлении понижений микрорельефа отмечены крупные куртины луговика дернистого *Deschampsia cespitosa* L. Фактический урожай фитоценоза на второй год использования составил 2.90 т/га.

В период последнего десятилетия на территории опытного полигона при отсутствии агрогенного воздействия сформировались два типа растительных сообществ: мелкозлаково-разнотравный луг с высокой степенью мозаичности (на участке, где ранее производилось внесение минеральных удобрений) и крупнозлаково-разнотравный луг (на участке, где ранее производилось совместное внесение органических и минеральных удобрений).

Геоботаническое описание участков показало, что в первом случае – это дернистощучковый влажноразнотравный (*Deschampsieta caespitosae humidiherbosum*) травостой с явно выраженными куртинами видов различных экологических групп, что указывает на то, что данный участок характеризуется варьированием условий плодородия, кислотности, увлажнения почв. Так, отмечены крупные куртины требовательных к плодородию почв видов: подмаренника мягкого *Galium mollugo* L., крапивы двудомной *Urtica dioica* L. и ясколки дернистой *Cerastium holosteoides* Fr. На части полигона кислотность почвы заметно отличается от сопредельных участков, на что указывает произрастание фитоиндикатора (щавель кислый *Rumex acetosa* L.). Травостой дополняют как мезофитные кормовые злаки (*Phleum pratense*, полевица тонкая *Agrostis tenuis* Sibth.), так и гидрофитный вид двукисточник тростниковый *Phalaroides arundinacea* L. Урожайность травостоя – крайне низкая (0.9 т/га сухого вещества).

Второй участок – пырейно-крупнозлаково-разнотравный луг является более плодородным из-за достаточного внесения органических удобрений, что подтверждается доминированием в травостое *Elytrigia repens* с небольшими куртинами *Urtica dioica*. Участок более выровнен и по увлажненности, в связи с чем куртины влаголюбивого *Phalaroides arundinacea* незначительны. Урожайность травостоя существенно выше – 3.74 т/га сухого вещества.

Почвообитающие нематоды. В почве исследуемых участков обнаружено 47 видов нематод во все сроки наблюдений и при различных типах луговой растительности (табл. 1). Сравнительный анализ разнообразия фауны почвообитающих нематод по данным 1974 г. и 2015 г. показал увеличение числа выявленных видов (39 против 30) и индекса разнообразия Шеннона в ходе восстановительной сукцессии (табл. 2), а также снижение количества пионерных видов, быстро реагирующих на внесение органического вещества, и появление видов с высокими значениями по *c-p*-шкале Бонгерса [23]. Так, если в почве сеяного луга доля нематод-бактериотрофов с *c-p* = 1 составляет 11.8%, то в ходе сукцессии она снижается (3.2–5.5%) и, наоборот, доля высокоспециализированных таксонов бактериотрофов (*c-p* = 3–4) увеличивается с 3.1 до 9.9–12.9% от общей численности нематод. Кроме того, таксоны, тяготеющие к влажным условиям среды обитания

Таблица 1. Таксономическое разнообразие и относительное обилие нематод в почве луговых биоценозов, сформированных на торфяных почвах в ходе постагрогенной сукцессии

Таксон	Значение по *c-p* шкале	Относительное обилие, %		
		тимофеевка и овсяница (1974 г.), $n = 6$	дернистощучник влажноразнотравный (2015 г.), $n = 9$	пырейный травостой (2015 г.), $n = 9$
		Бактериотрофы		
Mesorhabditis sp.	1	**7.84** ± 4.59	–	–
Panagrobelus sp.	1	–	–	0.45 ± 0.35
Panagrolaimus rigidus	1	3.01 ± 1.53	3.62 ± 0.86	2.21 ± 0.80
Protorhabditis sp.	1	0.17 ± 0.17	–	–
Rhabditis sp.	1	0.74 ± 0.47	1.86 ± 0.57	0.54 ± 0.27
Acrobeles sp.	2	0.19 ± 0.19	0.39 ± 0.26	1.31 ± 0.50
Acrobeloides buetschlii	2	**21.72** ± 6.60	3.40 ± 0.69	2.18 ± 0.79
Anaplectus granulosus	2	–	0.17 ± 0.17	**10.59** ± 2.57
Cephalobus persegnis	2	**10.22** ± 6.21	–	0.56 ± 0.41
Ceratoplectus sp.	2	0.19 ± 0.19	–	–
Cervidellus sp.	2	–	0.78 ± 0.45	2.94 ± 0.84
Chiloplacus sp.	2	0.49 ± 0.49	**7.63** ± 1.59	3.30 ± 0.66
Eucephalobus sp.	2	–	**6.56** ± 1.45	**12.87** ± 2.11
Eumonhystera sp.	2	–	0.55 ± 0.28	0.77 ± 0.31
Heterocephalobus elongatus	2	4.85 ± 2.25	0.13 ± 0.13	–
Monhystrella plectoides	2	–	0.85 ± 0.37	1.51 ± 0.52
Plectus sp.	2	2.27 ± 0.73	**5.55** ± 1.44	2.32 ± 0.84
Prodesmodora sp.	2	–	**5.24** ± 1.86	**8.64** ± 2.39
Tylocephalus sp.	2	–	–	0.39 ± 0.26
Wilsonema sp.	2	1.07 ± 0.56	1.57 ± 0.59	0.82 ± 0.55
Cylindrolaimus sp.	3	–	0.77 ± 0.64	1.09 ± 0.37
Metateratocephalus sp.	3	–	1.04 ± 0.43	0.11 ± 0.11
Odontolaimus sp.	3	–	–	0.64 ± 0.27
Prismatolaimus sp.	3	2.93 ± 1.57	**6.93** ± 1.94	**10.15** ± 2.08
Teratocephalus sp.	3	–	0.97 ± 0.45	0.94 ± 0.39
Alaimus primitivus	4	0.19 ± 0.19	0.21 ± 0.21	–
		Микотрофы		
Aphelenchoides sp.	2	2.54 ± 0.69	4.34 ± 1.23	1.12 ± 0.49
Aphelenchus avenae	2	–	0.84 ± 0.38	1.57 ± 0.56
Ditylenchus sp.	2	2.39 ± 1.05	1.49 ± 0.65	1.72 ± 0.51
Paraphelenchus sp.	2	0.16 ± 0.16	–	–
Tylencholaimus sp.	4	–	–	0.38 ± 0.25
		Политрофы		
Dorylaimus sp.	5	0.19 ± 0.19	–	–
Eudorylaimus sp.	5	1.96 ± 0.79	3.46 ± 1.19	2.57 ± 0.54
Laimydorus sp.	5	0.18 ± 0.18	–	–
Mesodorylaimus sp.	5	0.35 ± 0.22	0.22 ± 0.22	1.84 ± 0.75
		Хищники		
Clarkus papillatus	4	0.55 ± 0.55	0.21 ± 0.21	–

Таблица 1. Окончание

Таксон	Значение по *c-p* шкале	Относительное обилие, %		
		тимофеевка и овсяница (1974 г.), $n = 6$	дернистощучник влажноразнотравный (2015 г.), $n = 9$	пырейный травостой (2015 г.), $n = 9$
Нематоды, ассоциированные с растениями				
Aglenchus agricola	2	**20.06** ± 1.93	0.22 ± 0.22	0.33 ± 0.22
Coslenchus sp.	2	0.58 ± 0.39	0.54 ± 0.27	0.38 ± 0.25
Filenchus sp.	2	**5.79** ± 1.51	0.97 ± 0.64	1.89 ± 0.84
Lelenchus leptosoma	2	0.66 ± 0.66	–	0.75 ± 0.29
Malenchus sp.	2	3.36 ± 1.42	0.68 ± 0.27	0.17 ± 0.17
Tylenchus sp.	2	0.56 ± 0.25	–	–
Паразиты растений				
Paratylenchus	2	4.63 ± 4.63	**27.39** ± 3.21	1.15 ± 0.45
Helicotylenchus sp.	3	0.17 ± 0.17	–	–
Pratylenchus sp.	3	–	**5.88** ± 1.03	**21.83** ± 1.82
Tylenchorhynchus sp.	3	–	**5.32** ± 1.48	–
Паразиты беспозвоночных*				
Steinernema sp.	–	–	0.22 ± 0.22	–
Всего таксонов		30	33	34

* Паразиты беспозвоночных, личинки которых обитают в почве. Жирным шрифтом выделено относительное обилие видов-доминантов и эудоминантов. Примечание. n – объем выборки. Данные представлены в форме $M \pm$ SE (среднее значение ± ± стандартная ошибка среднего).

Таблица 2. Характеристики сообществ почвенных нематод луговых биоценозов в ходе постагрогенной сукцессии

Параметр	Сеяный луг, 1974 г. (тимофеевка и овсяница), $n = 6$	Земли, выведенные из сельскохозяйственного оборота, 2015 г.	
		дернистощучник влажноразнотравный, $n = 9$	пырейный травостой, $n = 9$
Численность, экз./100 г почвы	2704 ± 340^{a}	4978 ± 398^{b}	2581 ± 252^{a}
Количество видов	30	33	34
H', индекс Шеннона	3.4 ± 0.2^{a}	4.2 ± 0.1^{b}	4.0 ± 0.1^{b}
Эколого-трофические группы, %			
Бактериотрофы	53.5 ± 6.6^{ab}	46.9 ± 2.8^{a}	65.6 ± 2.4^{b}
Микотрофы	5.0 ± 1.2^{a}	7.5 ± 1.5^{a}	4.7 ± 0.7^{a}
Политрофы	2.9 ± 0.9^{a}	3.7 ± 1.2^{a}	4.3 ± 0.9^{a}
Хищные нематоды	0.7 ± 0.6^{a}	0.2 ± 0.2^{a}	0
Нематоды, ассоциированные с растениями	32.2 ± 4.2^{a}	2.5 ± 0.8^{b}	3.2 ± 0.7^{b}
Паразиты растений	5.7 ± 4.6^{a}	39.2 ± 2.2^{b}	22.2 ± 1.9^{c}

Примечание. n – объем выборки. Значения в строке с различными буквенными обозначениями статистически различаются ($p < 0.05$).

(*Eumonhystera, Monhystrella, Prodesmodora*, *Cylindrolaimus*, *Prismatolaimus* и др.) в почве лугов (2015 г.), представлены в большей степени по сравнению с сеяным лугом.

Современные участки с различным составом растительного покрова (2015 г.) не имели заметных различий в таксономическом разнообразии и относительном обилии нематод. Дернистощучник

Таблица 3. Эколого-популяционные индексы сообществ почвенных нематод луговых биоценозов в ходе постагрогенной сукцессии

Параметр	Сеяный луг, 1974 г. (тимофеевка и овсяница), $n = 6$	Земли, выведенные из сельскохозяйственного оборота, 2015 г.	
		дернистощучник влажноразнотравный, $n = 9$	пырейный травостой, $n = 9$
SI	40.0 ± 10.7^{a}	53.4 ± 3.9^{a}	53.0 ± 4.1^{a}
EI	51.4 ± 9.6^{ab}	43.6 ± 3.6^{b}	25.6 ± 3.6^{a}
CI	10.7 ± 2.2^{a}	24.8 ± 5.6^{a}	23.6 ± 12.1^{a}

Примечание. n – объем выборки; SI – индекс структурирования почвенной трофической сети, EI – индекс обогащения почвенной трофической сети, CI – индекс преобладающего пути разложения органического вещества в почве. Значения в строке с разными буквенными обозначениями статистически различаются ($p < 0.05$).

влажноразнотравный – луг, сформировавшийся на участке с внесением минеральных удобрений – выделялся значимо более высоким показателем общей численности (табл. 2).

По характеру доминирования таксоны, входящие в состав фауны нематод исследованных луговых биоценозов, группируются следующим образом: в почве сеяного луга (1974 г.) эудоминанты и доминанты представлены пятью видами (три из трофической группы бактериотрофов и два – из группы нематод, ассоциированных с растением). В почве современного пырейного травостоя и дернистощучника эудоминантами и доминантами являются представители нематод-бактериотрофов и паразитов растений. На долю субдоминантов в почве сеяного луга приходится около 27% от общего числа таксонов, в ходе восстановительной сукцессии вклад группы уменьшается (12–18%). С другой стороны, рецеденты сеяного луга были представлены одним таксоном, а на землях, выведенных из сельскохозяйственного оборота, разнообразие данной группы возрастает (3–8 таксонов). Субрецеденты – самая многочисленная группа таксонов в исследованных почвах независимо от года наблюдений (15–18 таксонов или 44–54% от общего количества таксонов каждого из сообществ). Так, если общая структура фауны зависит в первую очередь от доминирующих таксонов, то именно массовые группы субрецедентов определяют ее разнообразие.

В целом, рассмотрение характера доминирования таксонов, входящих в состав фауны нематод, показало, что специфичность состава как доминирующих, так и редких видов зависит, в первую очередь, от характера использования луга (интенсивное использование в сельском хозяйстве и длительность заброшенности луга), а затем уже от формирования особенностей условий обитания (тип удобрения и растительности).

В ходе восстановительной сукцессии претерпела изменения и эколого-трофическая структура сообществ нематод. В почве исходного сеяного луга (1974 г.) сообщество представлено всеми шестью трофическими группами с доминированием бактериотрофов и нематод, ассоциированных с растением (Аср). Земли, выведенные из сельскохозяйственного оборота, характеризовались снижением относительного обилия нематод группы Аср и возрастанием популяций паразитов растений (Пр). Сообщество нематод луга, сформировавшегося на участке, где ранее вносилось органическое вещество (пырейный травостой), имеет специфические черты: высокий вклад бактериотрофов в фауну и меньшая доля нематод Пр по сравнению с дернистощучником влажноразнотравным.

Ординация луговых биоценозов методом главных компонент на основе доминирующих таксонов позволила установить роды нематод, количественно преобладающие в фауне и определяющие различия между локальными сообществами почвенных нематод (рис. 1). Сеяный луг, находящийся в сельскохозяйственном использовании (тимофеевка и овсяница, 1974), выделяется по роду *Aglenchus* (Аср) и двум родам нематод-бактериотрофов (*Acrobeloides* и *Cephalobus*). Снятие антропогенного вмешательства имело следствием формирование различного естественного травостоя на исследованных участках, что сказалось на доминирующих в фауне таксонах, в основном из группы фитопаразитов: дернистощучник влажноразнотравный обособляется за счет высокого обилия нематод р. *Paratylenchus* (эктопаразит), пырейный травостой – р. *Pratylenchus* (мигрирующий эндопаразит).

Анализ эколого-популяционных индексов, основанных на фауне нематод и характеризующих состояние почвенной экосистемы, показал уменьшение индекса обогащения почвенной трофической сети (EI) и увеличение индекса преобладающего пути разложения органического вещества в почве (CI) в ходе постагрогенного развития лугов, однако различия статистически незначимы. Индекс структурирования почвенной трофической сети (SI) имел средние значения (табл. 3). Соотношение индексов SI и EI позволяет оценить поч-

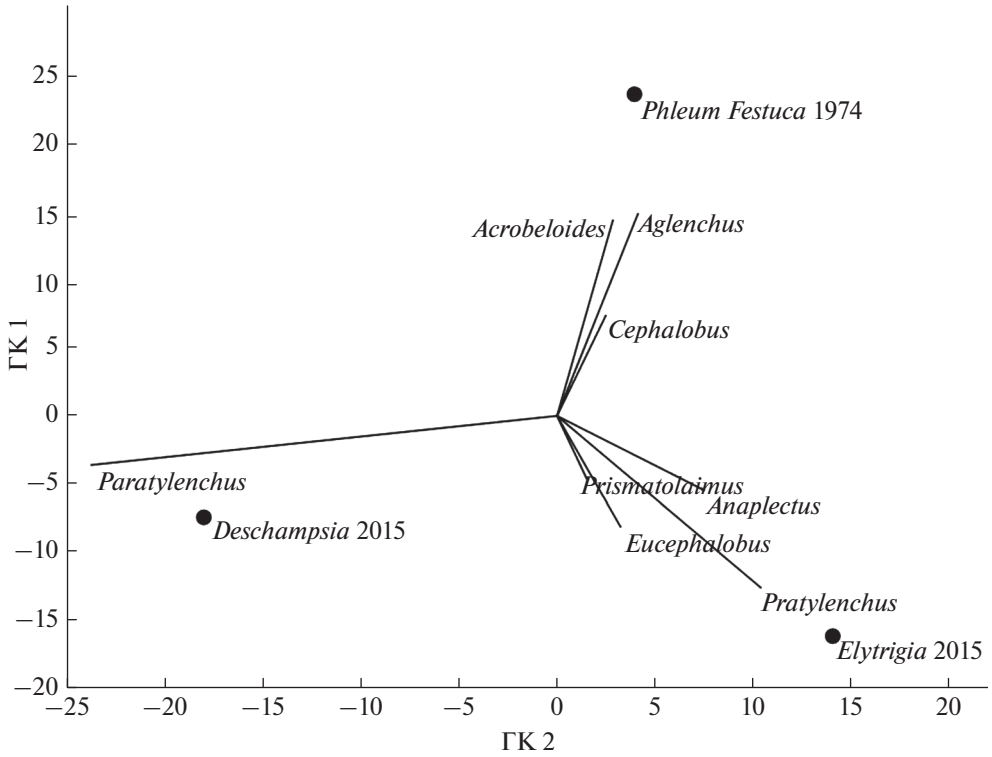

Рис. 1. Ординация луговых биоценозов на основе относительного обилия доминирующих таксонов нематод (с долей в структуре сообщества более 10%) в осях первой и второй главных компонент (ГК1 и ГК2): *Phleum Festuca* 1974 – сеяный луг (тимофеевка и овсяница), 1974 г.; *Deschampsia* 2015 – дернистощучник влажноразнотравный, 2015 г.; *Elytrigia* 2015 – пырейный травостой, 2015 г.

венные экосистемы современных луговых биоценозов (2015 г.) как ненарушенные со сложными трофическими сетями и умеренным уровнем обогащения почв органическим веществом. Сеяный луг (1974 г.), напротив, характеризуется значениями индексов, свидетельствующими об упрощенной и нестабильной трофической сети, приуроченной к высоконарушенной почвенной экосистеме (индекс SI меньше 50, EI больше 50).

Сообщества нематод, сформировавшиеся к 2015 г., имели значимые различия индекса EI, зависящие от состава растительного покрова лугов: на участке с дернистощучником обогащение почвенной трофической сети органическим веществом больше, чем в пырейном травостое.

ОБСУЖДЕНИЕ

Торфяные почвы Севера с легкостью подвергаются деградации при нерациональном использовании. Деградация почв может привести к тяжелым последствиям для биогеоценозов, которые отличаются низким биологическим разнообразием, и потеря каждого вида влечет за собой нарушения функционирования всей экосистемы. Большую роль в обеспечении неоднородности растительности играет почвенная мозаичность. Исследования, проведенные на торфяных почвах, показали повсеместную горизонтальную неоднородность травостоя, возникающую на первоначально хорошо подготовленной и спланированной поверхности полей. Основная причина образования куртин – неравномерная осадка торфяной залежи, происходящая из-за микрокомплексности растительности болот, благодаря чему накапливается торф разной влагоемкости, степени разложения и уплотнения при осушении [14, 28, 29].

На осушенных торфяных почвах, богатых органическим веществом, в процессе их эксплуатации происходит минерализация этого вещества и переход азота из труднодоступных в легкодоступные формы. Экспериментальный участок в целом характеризовался потерей органического углерода в силу минерализации торфа. Запасы общего азота в исследуемых почвах также снизились, но изменения были незначительны. Согласно литературным данным, изменения, происходящие в течение 20-летнего окультуривания торфяных низинных почв, способствуют снижению кислотности почв, увеличению количества обменных оснований, подвижного фосфора, уменьшению содержания аммиачного азота [16]. В результате длительного окультуривания не наблюдается сни-

жения пространственной вариабельности агрохимических показателей торфяных низинных почв.

Об изменении агрохимических показателей почв в луговых биоценозах, сформированных на месте заброшенных экспериментальных участков, свидетельствуют и нематологические данные: снижение в 2015 г. по сравнению с 1974 г. численности нематод-бактериотрофов со значением 1 по *c-p*-шкале Бонгерса [23]. Данная группа относится к типичным колонизаторам, указывает на всплеск бактериальной активности в почве, быстро увеличивает численность после резких изменений или нарушений среды обитания (внесение удобрений, вспашка и т.д.), а затем замещается нематодами со значением 2 по *c-p*-шкале, которые обычно преобладают в сообществах, формируя базальную трофическую сеть, и за счет широкой экологической пластичности являются стабильным компонентом почв [24]. Тенденцию подтверждают и значения индекса обогащения EI почвенной трофической сети, связанного с количеством доступного органического вещества в почве, который имел более низкие значения в сборах 2015 г.

Луговые фитоценозы относятся к категории высокоподвижных неустойчивых сообществ. В них обычно наблюдается выраженное пятнистое или мозаичное сложение растительности. Горизонтальная неоднородность травостоя, как правило, является следствием эколого-фитоценотических процессов, протекающих в растительном сообществе, главным образом, в связи с неоднородностью экотопа. Наряду с неравномерной осадкой торфяной залежи отмечены нарушения агротехники, влияющие на урожайность трав. Таким образом, на основе анализа геоботанического описания растительности показано, что виды применяемых удобрений на фоне различных нарушений агротехники (невыровненность полей, неравномерное внесение удобрений, отсутствие интенсивного использования травостоя) существенно влияют на направление растительной сукцессии фитоценоза при прекращении антропогенной нагрузки.

Сравнительное исследование лугов позволило выявить особенности изменений эколого-трофической структуры сообществ почвообитающих нематод в ходе постагрогенной сукцессии биоценоза. Одна из наиболее важных реакций сообществ нематод, показанная в ряду долгосрочных изменений – это уменьшение обилия нематод, ассоциированных с растениями, и увеличение популяций паразитов растений.

Ранее при изучении тенденций восстановления сообществ нематод после полной деградации почвы и растительного покрова было установлено, что на ранних сроках доминируют виды, устойчивые к неблагоприятным условиям среды (бактериотрофы), на более поздних стадиях восстановления почвенных экосистем увеличивается численность хищных и фитопаразитических нематод, что свидетельствует о расширении и усложнении почвенной трофической сети, и является показателем процесса регенерации биоценоза в целом [3]. Известно, что нематоды, ассоциированные с растениями, имеют более широкие трофические возможности: они питаются как за счет эпидермальных клеток корней, так и содержимым гифов грибов. Можно предположить, что нематоды данной группы, благодаря факультативной связи с растениями, получают большие преимущества в сообществах с нестабильной растительной группировкой. По мере формирования сложившегося растительного сообщества возрастает обилие нематод-паразитов растений, более специализированной трофической группы, облигатно связанной с растением-хозяином.

Сходная закономерность была получена в злаково-разнотравных фитоценозах при прекращении использования сеяных лугов и, следовательно, при отсутствии агротехнических мероприятий: без внесения минеральных удобрений сеяные виды злаков на осушенных торфяниках постепенно выпадали, их место занимали дикорастущие травы, что влекло за собой увеличение численности нематод, связанных с растениями [2, 5]. Кроме того, высокая численность и доля в фауне нематод-фитопаразитов наблюдались на осушенных торфяниках при их сравнении с естественными, неосушенными лугами [33], при этом эффект сохранялся в течение 100 лет после мелиорации [34].

При общем высоком обилии фитопаразитических нематод в почве лугов, установившемся к 2015 г., выявлены различия в составе доминирующих родов нематод, связанные с особенностями растительного покрова. Так, дернистощучник характеризовался высоким обилием нематод р. *Paratylenchus* (идентифицированы два вида – *Paratylenchus microdorus* (15.6%) и *P. nanus* (11.8%)), являющихся эктопаразитами корневой системы широкого круга травянистых растений. В пырейном травостое доминировали мигрирующие эндопаразитические нематод р. *Pratylenchus* (21.8%).

Согласно литературным данным, нематоды рода *Paratylenchus* имеют значение 2 по *c-p*-шкале (*r*-стратеги среди фитопаразитов), обладают высокой экологической пластичностью и могут выступать как супердоминанты при различных нарушениях окружающей среды [33, 35]. В большей степени описанная закономерность свойственна нематодам вида *Paratylenchus nanus*.

Нематоды рода *Pratylenchus*, преобладающие в пырейном травостое, имеют значение 3 по *c-p*-шкале и более требовательны к состоянию почвенной среды. В настоящее время данный фитоценоз сформирован с внедрением *Phalaroides arundinacea*, высокопродуктивного злака и ценного кормо-

вого растения, который расселился после его посева на соседнем участке в 1998 г. В сочетании с пыреем они сформировали быстроразрастающийся и долговечный травостой (10–15 лет), в котором созданы благоприятные условия (мощная корневая система растений) для обитания пратиленхов. В литературе отмечается, что увеличение численности фитопаразитических нематод с высокими (3–5) значениями по *c-p*-шкале (персистеры или *K*-стратеги), к которым относится и р. *Pratylenchus*, указывает на более поздние стадии сукцессии и стабильность среды обитания [33].

Известно, что виды растений, входящие в состав фитоценоза, зачастую являются индикаторами экологических условий. Так, анализ геоботанических описаний растительности позволил охарактеризовать участок с пырейным травостоем как более плодородный и выровненный по уровню увлажнения, отличающийся высокой урожайностью, что согласуется с полученными нематологическими данными.

Таким образом, установлено, что видовая структура травостоя, сформированного в зависимости от характера предшествующих обработок (внесение удобрений), определяет экологическую специализацию доминирующих таксонов фитопаразитических нематод (экто- или эндопаразиты). Показано, что в ходе долгосрочной постагрогенной сукцессии наблюдаются увеличение индекса Шеннона, характеризующего разнообразие фауны нематод, и перестройка структуры сообществ – снижается обилие нематод, ассоциированных с растениями, и возрастает количество паразитов растений, т.е. происходит замещение группы нематод, факультативно связанных с растениями, на более специализированную трофическую группу, имеющую облигатную связь с растением-хозяином, что указывает на поздние стадии сукцессии и сложившееся растительное сообщество, обеспечивающее стабильность среды обитания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволило выявить основные тренды динамики сеяных лугов, сформированных на мелиорированных торфяных почвах, в ходе постагрогенной сукцессии. Анализ почвенных профилей показал, что на землях, изъятых из сельскохозяйственного оборота, за последние 40 лет (1974–2015 гг.) произошло уменьшение общей мощности торфяной залежи. Прекращение сельскохозяйственного использования лугов привело к смене видового состава фитоценоза. На основе анализа геоботанического описания растительности показано, что виды применяемых удобрений на фоне различных нарушений агротехники существенно влияют на направление растительной сукцессии фитоценоза; происходит становление двух типов растительных сообществ в зависимости от типа удобрений: дернистощучника влажноразнотравного при внесении минеральных удобрений и пырейно-крупнозлаково-разнотравного на фоне минеральных и органических удобрений травостоя. Это, в свою очередь, оказало влияние на сообщества почвообитающих нематод. Наибольшие изменения структуры сообществ почвенных нематод связаны с относительным обилием трофических групп нематод, связанных с растениями: уменьшением доли нематод, ассоциированных с растениями, и увеличением доли паразитов растений. Установлено, что видовая структура травостоя определяет экологическую специализацию фитопаразитических нематод; выявлена связь между составом растительного покрова и доминированием отдельных таксонов. Так, в дернистощучнике преобладали эктопаразиты р. *Paratylenchus*, в пырейном травостое – эндопаразиты р. *Pratylenchus*. Такие особенности трофической структуры сообществ почвообитающих нематод указывают на поздние стадии сукцессии фитоценозов и сложившееся растительное сообщество, обеспечивающее стабильность среды обитания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ИБ КарНЦ РАН (темы № 0218-2019-0075, 0218-2019-0079).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бухман В.А., Цыба М.М.* Агрохимические свойства и плодородие торфяных почв Карелии. Петрозаводск, 1967. 105 с.
2. *Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е.* Изменения в комплексах почвенных нематод под влиянием удобрений // Почвоведение. 2007. № 6. С. 756–768.
3. *Груздева Л.И., Сущук А.А.* Тенденции восстановления сообществ нематод после деградации почвенного покрова // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2010. № 6. С. 750–755.
4. *Дубровина И.А., Богданова Т.В.* Корзинский научный стационар – полвека на службе науке // Труды Карельского научного центра РАН. 2016. № 6. С. 3–15.
5. *Елисеева Т.С., Козлов Л.Г.* Видовой состав травостоя сеяных лугов на осушенных торфяника // Строение и продуктивность природных и сеяных лугов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. С. 19–28.
6. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.

7. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 224 с.
8. *Кокорина Н.В.* Оценка биоразнообразия пойменных фитоценозов // Вестник Югорского гос. ун-та. 2009. № 3(14). С. 44–51.
9. *Матвеева Е.М., Сущук А.А.* Особенности сообществ почвенных нематод в различных типах естественных биоценозов: информативность параметров оценки // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2016. № 5. С. 551–560. https://doi.org/10.7868/S0002332916040093
10. Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. М.: ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса, 1961. 287 с.
11. *Миркин Б.М., Хасанова Г.Р., Абрамова Л.М., Суюндуков Я.Т.* Сукцессии в посевах многолетних трав: закономерности, вклад в биоразнообразие и устойчивость агроэкосистем // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. 2002. Т. 107. Вып. 4. С. 39–45.
12. *Панченкова И.А.* История изучения и современное состояние лугов Приволжской возвышенности // Вестник Оренбургского гос. ун-та. 2010. № 6(112). С. 16–18.
13. *Сизых А.П., Воронин В.И.* Почвенно-геоботаническое профилирование в изучении сообществ контакта “лес-экстразональная степь” и зональной лесостепи (Байкальский регион) // Экология. 2013. № 2. С. 83–89.
14. *Синькевич Е.И.* Эволюция и плодородие осушенных торфяных почв Европейского Севера России. Автореф. дис. ... д. с.-х. наук. СПб., 1997. 73 с.
15. *Соловьева Г.И.* Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. С. 5–14.
16. *Стрелкова А.А., Марченкова Н.Е., Перевозчикова Е.М., Кябелева Г.К., Амозова М.П., Павлова Н.Н.* Пространственное варьирование агрохимических свойств пахотных торфяных низинных почв // Почвы Карелии и вопросы их мелиорации. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1982. С. 49–62.
17. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
18. *Шварц Е.А.* Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 111 с.
19. *Шушпанникова Г.С.* Формирование и деградация лугов под влиянием сенокошения и выпаса в поймах рек Вычегды и Печоры // Экология. 2014. № 1. С. 40–44.
20. *Юркевич М.Г.* Горизонтальная структура агроценозов южной Карелии // Экология и география почв. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2009. С. 105–116.
21. *Adl S.M., Coleman D.C., Read F.* Slow recovery of soil biodiversity in sandy loam soils of Georgia after 25 years of no-tillage management // Agriculture, Ecosystems and Environment. 2006. V. 114. P. 323–334. https://doi.org/10.1016/j.agee.2005.11.019
22. *van Bezooijen J.* Methods and techniques for nematology. Wageningen: The Netherlands, Wageningen University Press, 2006. 112 p.
23. *Bongers T.* The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia. 1990. V. 83. P. 14–19. https://doi.org/10.1007/BF00324627
24. *Ferris H., Bongers T., de Goede R.G.M.* A framework for soil food web diagnostics: extension of the nematode faunal analysis concept // Appl. Soil Ecology. 2001. V. 18. P. 13–29. https://doi.org/10.1016/S0929-1393(01)00152-4
25. *Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* Past: paleontological statistics software package for education and data analysis // Paleontological Electronica. 2001. 4(1). P. 1–9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
26. IUSS Working Group WRB. 2014. World Reference Base for Soil Resources 2014. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.
27. *Kardol P., Bezemer T.M., van der Wal A., van der Putten W.H.* Successional trajectories of soil nematode and plant communities in a chronosequence of ex-arable lands // Biological Conservation. 2005. V. 126. P. 317–327. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.005
28. *Kempen B., Brus D.J., Stoorvogel J.J.* Three-dimensional mapping of soil organic matter content using soil type-specific depth functions // Geoderma. 2011. V. 162. P. 107–123.
29. *Kõlli R., Ellermäe O., Köster T., Lemetti I., Asi E., Kauer K.* Stocks of organic carbon in Estonian soils // Estonian J. Earth Sci. 2009. V. 58. P. 95–108.
30. *Raabe U., Brandes D.* Flora und Vegetation der Dörfer im nordöstlichen Burgenland // Phytocoenologia. 1988. V. 16. № 2. P. 225–258.
31. *Robertson T., Rosenzweig C., Benson V., Williams J.R.* Projected impacts of carbon dioxide and climate change on agriculture in the Great Plains // Challenges in Dryland Agriculture. 1993. № 1. P. 675–677.
32. *Viketoft M., Sohlenius B., Boström S., Palmborg C., Bengtsson J., Berg M.P., Huss-Danell K.* Temporal dynamics of soil nematode communities in a grassland plant diversity experiment // Soil Biol. Biochem. 2011. V. 43. P. 1063–1070. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.01.027
33. *Wasilewska L.* Changes in the structure of the soil nematode community over long-term secondary grassland succession in drained fen peat // Appl. Soil Ecology. 2006. V. 32. № 2. P. 165–179.
34. *Wasilewska L.* Impact of human activities on nematode communities in terrestrial ecosystems // Ecology of arable land – perspectives and challenges. Kluwer Academic Publishers, 1989. P. 123–132.
35. *Wasilewska L.* Soil invertebrates as bioindicators, with special reference to soil-inhabiting nematodes // Russ. J. Nematology. 1997. V. 5. № 2. P. 113–126.
36. *Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S.* Feeding habits in soil nematode families and genera: An outlain for soil ecologists // J. Nematology. 1993. V. 25. № 3. P. 315–331.
37. *Yeates G.W., Wardle D.A., Watson R.N.* Relationships between nematodes, soil microbial biomass and weed-management strategies in maize and asparagus cropping systems // Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25. № 7. P. 869–876. https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90089-t

Changes of Soil Nematode Communities under Postagrogenic Transformation of Peat Soils and Vegetation

M. G. Yurkevich[1, *], A. A. Sushchuk[1], E. M. Matveeva[1], and D. S. Kalinkina[1]

[1]*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 185910 Russia*

**e-mail: svirinka@mail.ru*

The results of long-term study of changes in soils and vegetation in the course of postagrogenic succession of sown meadows on reclaimed peat soils (Eutric Histosols) are presented. The study was performed on experimental plots of the Korzinskaya Lowland (Karelia); the sowing of perennial grasses was accompanied by the application of mineral and organic fertilizers. In the course of the succession, observations over changes in the vegetation communities and over the reduction of the peat thickness were performed. The soil samples were analyzed for the organic carbon, total nitrogen, available phosphorus contents and for the pH (KCl). Vegetation was described using the Braun-Blanquet approach; the botanical composition and yield of herbs were assessed their cutting and weighing. Nematode communities were characterized by their taxonomic diversity, population density, and eco-trophic structure. The analysis of soil profiles demonstrated that the thickness of the peat deposits decreased over 40 years of observation (1974–2015). The direction of vegetation succession on sown meadows was determined by the type of fertilization. Two plant communities were formed: *Deschampsieta caespitosae humidiherbosum* developed on the plots treated with mineral fertilizers, and *Elytrigeto magnograminosoherbosum* community developed on the plots treated with mineral and organic fertilizers. The main changes in soil nematode communities during the long-term succession were related to their eco-trophic structure. Two trophic groups exhibited the obvious response: the relative abundance of nematodes associated with plants decreased, whereas the share of plant-parasitic nematodes increased. In addition, it was found that the species composition of herbage predetermined the ecological specialization of dominant plant-parasitic nematode taxa.

Keywords: succession, phytocenosis, reclaimed soils, peat, Eutric Histosols, soil properties, plant parasites, taxonomic diversity

ПОЧВОВЕДЕНИЕ, 2020, № 5, с. 639–650

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 631.46

ВЛИЯНИЕ ПЕСТИЦИДНОЙ НАГРУЗКИ НА МИКРОБНОЕ СООБЩЕСТВО АГРОДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ

© 2020 г.
А. А. Астайкина[a, b, *], Р. А. Стрелецкий[a], М. Н. Маслов[a], А. А. Белов[a], В. С. Горбатов[b], А. Л. Степанов[a]

[a] *МГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия*

[b] *Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, ул. Институт, вл. 5, Московская область, Одинцовский район, р.п. Большие Вяземы, 143050 Россия*

**e-mail: astaikina-anzhel@mail.ru*

Поступила в редакцию 13.06.2019 г.
После доработки 31.07.2019 г.
Принята к публикации 27.12.2019 г.

Методом высокопроизводительного секвенирования (NGS) проведена оценка влияния трех пестицидов (гербицида метрибузина, инсектицида имидаклоприда и фунгицида беномила) при раздельном и совместном внесении в одно- и десятикратной нормах применения на структуру микробных комплексов и показатели биологической активности почвы. Установлено, что пестициды оказывают наибольшее влияние на грибное сообщество по сравнению с прокариотным, для которого показано изменение только обилия филумов актинобактерий и протеобактерий. Исследование грибных сообществ по результатам молекулярно-генетического анализа во всех почвенных образцах выявило два доминирующих отдела грибов: *Ascomycota* (72.6 ± 8.0%) и *Basidiomycota* (26.0 ± 7.7%). При этом в образцах с 10-кратными нормами применения пестицидов (как в смеси, так и по отдельности) обнаружено увеличение численности представителей отдела *Basidiomycota*. Внесение пестицидов оказывает краткосрочное стимулирующее действие на содержание углерода микробной биомассы. Показано, что инсектицид имидаклоприд стимулирует азотфиксацию, в то время как другие пестициды не оказывают влияния на этот показатель.

Ключевые слова: гербицид метрибузин, инсектицид имидаклоприд, фунгицид беномил, высокопроизводительное секвенирование, Albic Retisols (Aric, Cutanic, Ochric)

DOI: 10.31857/S0032180X20050032

ВВЕДЕНИЕ

На современном этапе развития сельского хозяйства получение устойчиво высоких уровней урожая невозможно без применения пестицидов, т.е. веществ химической или биологической природы, используемых для уничтожения или отпугивания вредителей. Несмотря на то, что большинство пестицидов применяется для опрыскивания вегетирующих растений, они могут проникать в почвенную среду при использовании в начале вегетационного сезона или после сбора урожая, при выщелачивании из растительных остатков [50]. Основная проблема, связанная с загрязнением почвы пестицидами, заключается в их воздействии на структуру и активность микробных сообществ [7, 18].

Ранее установлено, что микробные сообщества почвы в целом могут быть устойчивыми к пестицидной нагрузке [35], хотя результаты исследований противоречивы. Существенные различия в оценке влияния пестицидов на почвенную микробиоту характерны даже для одного из самых изученных действующих веществ гербицидов – глифосата. С одной стороны, установлено отсутствие значимого воздействия на биоразнообразие микробного сообщества лесных и окультуренных почв, или выявлены только кратковременные эффекты – обеднение видового состава [12, 39]. Исследование хронической токсичности глифосата не показало значимых различий физиологического профиля бактериальных сообществ почв контрольных участков и полей с многолетним применением глифосата и контрольных участков [5]. С другой стороны, при изучении влияния глифосата на ризосферные бактерии кукурузы и генномодифицированной сои зафиксировано уменьшение числа псевдомонад, бактерий, окисляющих марганец и ауксин-продуцирующих ризобактерий [9, 50].

Для других действующих веществ пестицидов также имеется противоречивая информация об их влиянии на почвенную микробиоту. Например, при помощи градиентного гель-электрофо-

реза в денатурирующих условиях (DDGE) показано влияние диурона, линурона, хлоротолурона на структуру микробного сообщества почвы в случае их длительного применения (10 лет), проявляющегося в уменьшении биоразнообразия [39]. В двухнедельном эксперименте обнаружено воздействие хлороталонила на почвенные бактерии родов *Cytophaga*, *Flavobacterium*, *Bacteroides* и грибы из классов аскомицетов и зигомицетов [44]. Бутахлор и карбофуран при содержании 2 мкг/г оказывали негативное воздействие на анаэробных азотфиксаторов в рисовых чеках, однако при более высоком содержании был зафиксирован положительный эффект [28]. Для атразина показано, что высокие нормы применения (10–1000 мг/кг) вызывают обеднение видового состава бактерий, при одновременном увеличении числа культивируемых форм [41].

Для грибных сообществ почвы наибольшее количество данных получено для арбускулярной микоризы, жизненно важной для роста и развития большинства сельскохозяйственных растений. Наиболее существенно влияние фунгицидов, которые воздействуют не только на фитопатогенные, но и на сапротрофные почвенные грибы [33]. Методом ПЦР-анализа и DGGE установлено, что карбендазим практически полностью подавляет рост арбускулярной микоризы в лабораторных экспериментах, но в полевых условиях этот эффект имеет лишь временный характер [24]. Выявлено, что такие фунгициды, как манкоцеб и беномил, ингибируют рост и образование спор *Rhizophagus fasciculatus*, являющегося доминантом среди микоризных грибов, ассоциированных с просом [14]. Беномил может ингибировать микоризные грибы гороха *Glomus etunicaturn* и *Gigaspora rosea* [43], причем ингибирующий эффект наблюдается вплоть до 82 сут после применения пестицида. Имеются данные [18], указывающие на то, что применение глифосата снижает жизнеспособность спор арбускулярной микоризы и уменьшает колонизацию корней уже при низких нормах применения. С помощью пиросеквенирования показано, что такие пестициды, как каптан, металаксил, флудиоксонил, тирам и трифлоксистробин, вызывают обеднение видового разнообразия микоризных грибов гороха и нута в условиях тепличного эксперимента [29].

Внесение пестицидов может влиять на микробный метаболизм [7], воздействуя на процесс утилизации углеродных субстратов и нитрификацию [26]. Большинство исследований свидетельствует о том, что пестициды оказывают минимальное влияние на микробную активность почвы в полевых условиях [11, 12], что может быть связано с комплексностью и избыточностью пула почвенных микроорганизмов, т.е. потери функций не происходит из-за высоких темпов физиологической адаптации микроорганизмов к нарушениям. С другой стороны, существует вероятность того, что незначительные изменения в структуре или функционировании сообщества могут все же уменьшить способность к дальнейшей адаптации или устойчивости к другим стрессовым воздействиям [42]. Этот факт, в частности, указывает на необходимость более тщательного изучения влияния пестицидов на показатели биоразнообразия микробных сообществ, в том числе с применением современных методов. В целом несмотря на то, что сам факт негативного воздействия пестицидов на бактерии и грибы установлен, масштабы этого явления, наличие и длительность хронических эффектов, последствия системного применения пестицидов для микробного сообщества почв, так и не определены [33]. На данный момент задача оценки влияния пестицидов на почвенную микробиоту осложнена тем, что классические культуральные методы не в состоянии зафиксировать происходящие изменения. Поэтому необходимы исследования с привлечением молекулярно-генетических и биомаркерных методов в сочетании с классическими [23, 33]. В данной работе проведена оценка влияния пестицидов на микробиоту с помощью высокопроизводительного секвенирования (NGS), а также методов оценки биологической активности почвенных микроорганизмов.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Образцы агрогумусового горизонта агродерново-подзолистой типичной почвы [2] (Albic Retisols (Aric, Cutanic, Ochric) [49]) отбирали на экспериментальном участке в Одинцовском районе Московской области (55°34′42″ N, 36°34′32″ E). В течение последних пяти лет данный участок находился под паром и не обрабатывался пестицидами и агрохимикатами. Содержание $C_{орг}$ в почве составляет 1.5%, pH водной вытяжки 5.6, плотность почвы – 1.13 г/см^3, по гранулометрическому составу исследуемая почва относится к среднему суглинку. Образцы почвы высушивали на воздухе и просеивали через сито 1 мм.

В лабораторном инкубационном эксперименте использовали три препарата пестицидов: Лазурит, СП (700 г/кг метрибузина) – гербицид, Танрек, ВРК (200 г/л имидаклоприда) – инсектицид и Бенорад, СП (500 г/кг беномила) – фунгицид. Все препараты любезно предоставлены компанией АО “Август”. Метрибузин отличается низкой сорбционной способностью (константа сорбции органическим веществом, K_{oc} = 38) и высокой растворимостью (~5 г/л), что обусловливает его потенциально высокую биодоступность. Имидаклоприд и основной метаболит беномила – карбендазим из-за своей высокой устойчивости в почве (период полуразложения, DT_{50} > 60–120 сут)

могут длительно воздействовать на почвенные микроорганизмы.

Препараты пестицидов вносили в соответствии со средней рекомендованной для применения в Российской Федерации и 10-кратной нормой применения. Норма применения составила для гербицида – 1.4 л/га (0.98 кг/га метрибузина), для инсектицида – 0.1 л/га (0.02 кг/га имидаклоприда), для фунгицида 3 кг/га (1.5 кг/га беномила). Перед началом инкубационного эксперимента образцы почвы (100 г) перемешивали в ступке с 20 мл дистиллированной воды (контрольный вариант) или с 20 мл водного раствора препарата. Подготовленные образцы помещали в стеклянные сосуды объемом 250 мл, закрывали пленкой Parafilm® M, препятствующей испарению воды, и инкубировали в термостате при температуре +25°C. Для активизации гидролитического комплекса почвенных микроорганизмов одну из серий эксперимента проводили с внесением в почву крахмало-минеральной смеси (5 г/кг крахмала + 1 г/кг K_2HPO_4 и $(NH_4)_2SO_4$). Все этапы лабораторного эксперимента проводили в трехкратной повторности. Схема инкубационного опыта приведена в табл. 1.

Таблица 1. Схема проведения инкубационного эксперимента

Рекомендованная норма	Внесение крахмало-минеральной смеси	Срок инкубации, сут
Индивидуальное внесение пестицидов		
Контроль	–	7, 14, 28, 56
1-кратная	–	14
10-кратная	–	14
1-кратная	+	14
10-кратная	+	14
Смесь пестицидов		
Контроль	+	7, 14, 28, 56
1-кратная	–	7, 14, 28, 56
10-кратная	–	7, 14, 28, 56
1-кратная	+	7, 14, 28, 56
10-кратная	+	7, 14, 28, 56

Для определения динамики разложения действующих веществ в образцах почвы определяли содержание их остаточных количеств на 0, 7, 14, 28, 56 сут инкубации. Экстракцию пестицидов проводили смесью ацетонитрила и воды (95 : 5) в течение 15 мин на вибрационной платформе (скорость 2400 об./мин, амплитуда – 4 мм), и далее в течение 5 мин в ультразвуковой ванне (160 Гц). Для повышения эффективности экстракции на платформе в пробирки добавляли три металлических шарика диаметром 5 мм. Далее экстракты центрифугировали в течение 5 мин при 13400 g, надосадочную жидкость дополнительно пропускали через фильтр с диаметром пор 0.45 мкм. Экстракцию проводили дважды, экстракты объединяли, общий объем доводили до 40 мл ацетонитрилом, затем 10 мл экстракта упаривали на роторном испарителе (40°C) до объема <0.5 мл. Остаток почвы переносили в хроматографические виалы и обрабатывали двумя порциями ацетонитрила по 0.5 мл в ультразвуковой ванне в течение 30 с. Объем экстракта в виалах доводили до 1.5 мл ацетонитрилом, если это было необходимо. Анализ проводили при помощи ВЭЖХ Agilent 1200 series с квадруполь-времяпролетным масс-спектрометрическим детектором (6520 Accurate-Mass Q-TOF LC/MS Agilent Technologies, источник ионизации – электроспрей (+), колонка Phenomenex Hydro-RP C18 4 мкм 4.6 × 100 мм, подвижная фаза – вода и метанол с добавкой муравьиной кислоты (10 мМ), объем вводимой пробы – 5 мкл). Наиболее активное разложение пестицидов происходит в течение первых 7 сут (рис. 1), что связано с повышением активности микробиоты после увлажнения высушенной почвы. В последующий период скорость разложения пестицидов замедляется, что может быть объяснено их сорбцией органическим веществом и минеральной матрицей почвы. Таким образом, влияние пестицидов в проведенных экспериментах со временем ослабевает из-за перехода действующих веществ в недоступную для микроорганизмов форму.

Для проведения анализа нуклеотидных последовательностей 16S рРНК почвенную микроколонку (0.3–0.4 г) извлекали при помощи бура и хранили до анализа при температуре –70°C. Тотальную ДНК выделяли при помощи набора реагентов FastDNA® SPIN Kit for Soil (MP Biomedicals, Irvine, CA) согласно рекомендациям производителя. Образцы выделенной ДНК разбавляли 500-кратно. Амплификацию вариабельного участка V4 гена 16S рРНК проводили в 1 раунд с использованием системы праймеров с двухиндексным мультиплексированием образцов, описанной в [20]. Амплификацию вариабельного участка ITS1 проводили с использованием следующих праймеров: BITS (5'–CTACCTGCGGARGGATCA–3') и B58S3 (5'–GAGATCCRTTGYTRAAAGTT–3') как описано в [36]. ПЦР продукты очищали с помощью набора Cleanup Mini kit (ЗАО Евроген, Россия) для выделения ДНК из реакционных смесей. Концентрацию полученных библиотек 16S рРНК и ITS-1 в растворе измеряли с помощью флуориметра Qubit® (Invitrogen, USA) с применением Quant-iT™ dsDNA High-Sensitivity Assay Kit. Очищенные ампликоны смешивали эквимолярно в соответствии с полученными концентрациями. Качество полученной библиотеки, подготовленной

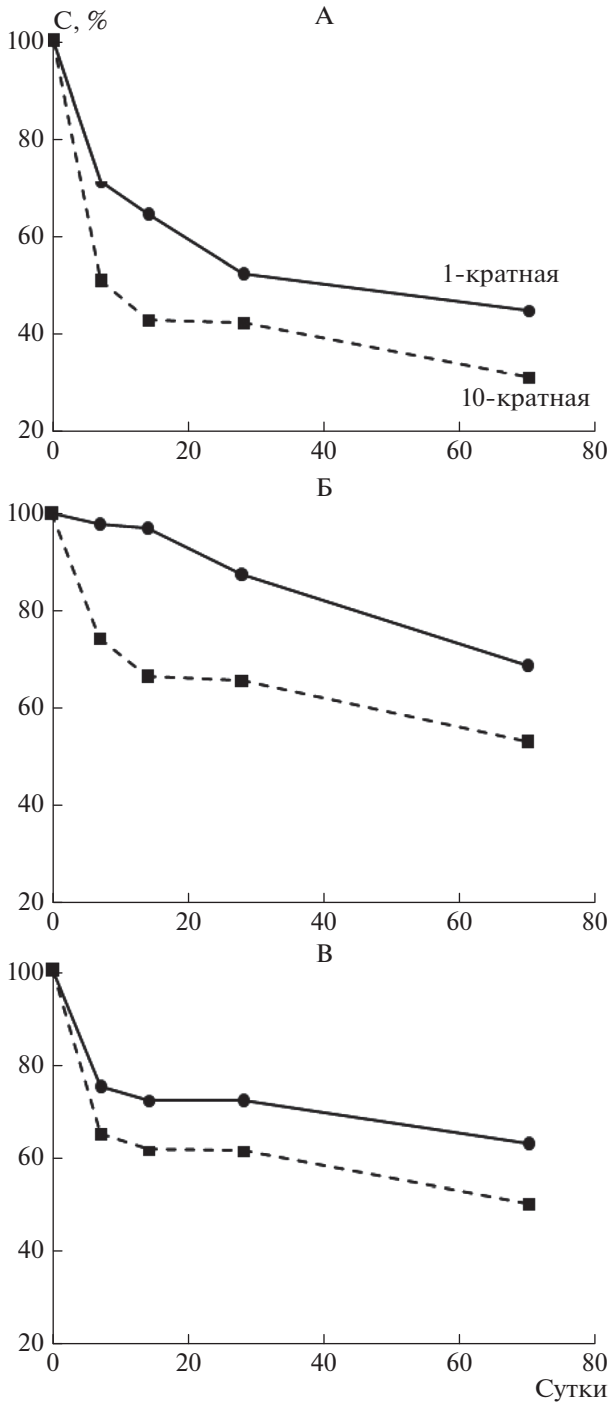

Рис. 1. Динамика разложения метрибузина (А), имидаклоприда (Б) и беномила (по карбендазиму) (В) в образцах почвы за период инкубации.

для секвенирования, оценивали с помощью электрофореза в агарозном геле. Дальнейшую пробоподготовку и секвенирование пулированного образца проводили с помощью MiSeq Reagent Kit v2 (500 циклов) и секвенатора MiSeq (Illumina, USA). Первичный анализ (демультиплексирование) проводили в соответствии с описанием в [20] с использованием программы QIIME версии 1.9.1. Итоговая длина ридов составила 252 пар нуклеотид. Анализ состава грибного сообщества проводили только для вариантов обработки почвы фунгицидом беномилом, а также смесью пестицидов.

Биоинформатический и статистический анализы проводили в онлайн-системе для обработки метагеномных данных Knomics-Biota [19]. Таксономический состав образцов оценивали путем классификации по базе данных последовательностей гена 16S и ITS-1 pPHK Greengenes версии 13.5 с помощью классификатора RDP. α-Разнообразие (таксономическое богатство сообществ) оценивали с помощью программы QIIME версии 1.9.1. Для определения достоверности попарного различия сообществ по составу микробиоты и вклада исследуемых факторов в данное различие использовали непараметрический дисперсионный анализ (функция ADONIS пакета VEGAN языка R) с оценкой достоверности.

Углерод микробной биомассы почвы ($C_{микр}$) рассчитывали методом субстрат-индуцированного дыхания согласно [8]. Скорость субстрат-индуцированного дыхания определяли по продукции $C–CO_2$ через 3 ч после внесения в почву 0.2 мл 10%-ного раствора глюкозы. Для определения нитрогеназной активности использовали метод восстановления ацетилена в этилен с пересчетом количества образовавшегося этилена в количество фиксированного азота в соотношении 1 : 3. Скорость образования закиси азота оценивали в анаэробных условиях (после продувки флаконов аргоном) с внесением ацетилена в качестве ингибитора редуктазы закиси азота. Все измерения проводили в пятикратной повторности. Суммарную потенциальную продукцию азотфиксации и денитрификации рассчитывали для всего периода инкубации образцов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Структура почвенных прокариотных сообществ. В контрольной почве среди прокариот доминируют представители филогенетических групп *Proteobacteria* и *Actinobacteria* (рис. 2). Представители других филумов составляют не более 15% от общей численности прокариот. В вариантах опыта с внесением гербицида, инсектицида и фунгицида по отдельности наблюдается возрастание доли актинобактерий. Наиболее массовое развитие представителей этого филума отмечено при внесении 10-кратной нормы фунгицида. Эта тенденция прослеживается на протяжении всего инкубационного эксперимента, что позволяет предполагать значимое участие актинобактерий в разложении пестицидов в исследованной почве. Изменения относительного обилия представителей других филумов

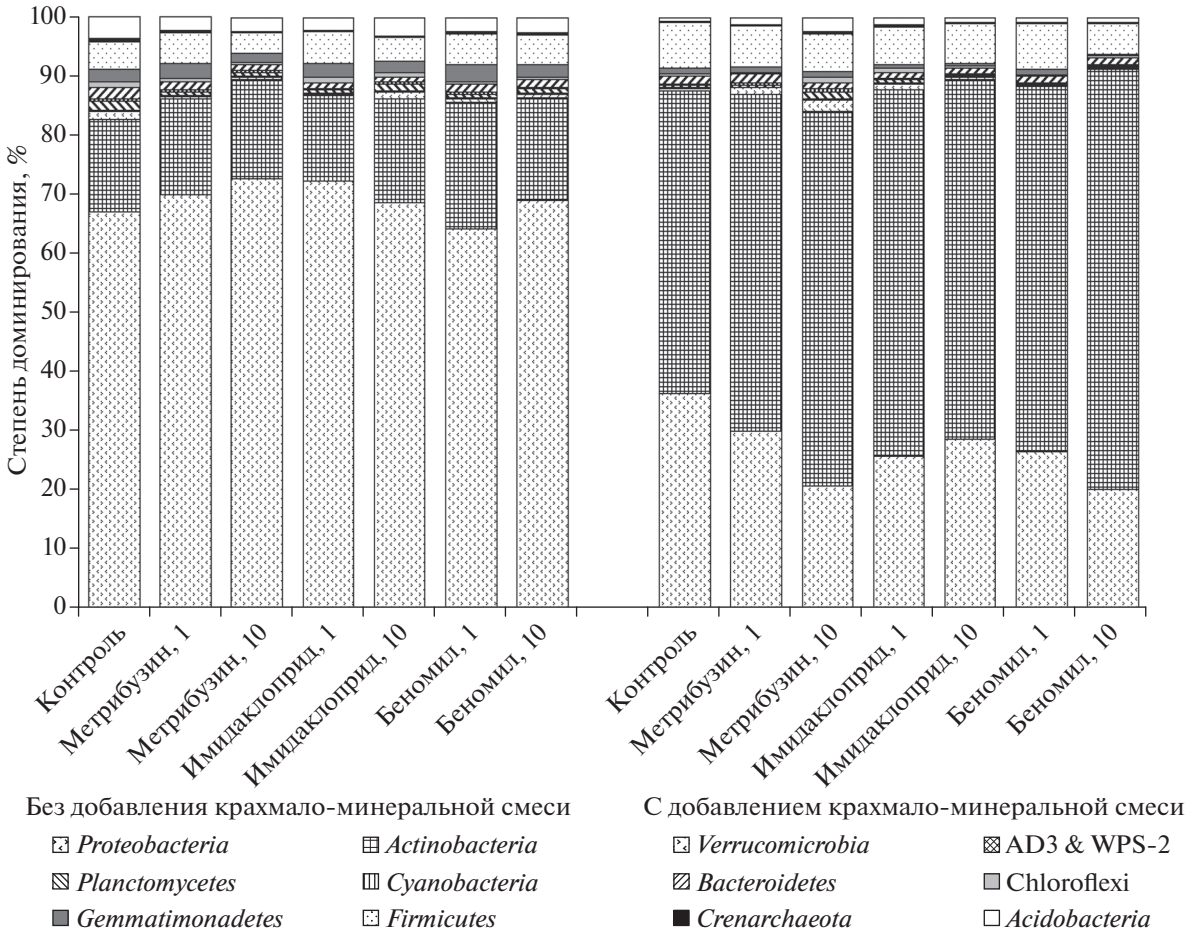

Рис. 2. Структура прокариотных сообществ в почвах на 14-е сут после индивидуального внесения пестицидов. Обозначения здесь и далее: 1 — 1-кратная норма внесения препаратов, 10 — 10-кратная норма внесения препаратов.

(*Verrucomicrobia*, *Planctomycetes*, *Cyanobacteria*, *Bacteroidetes*, *Gemmatimonadetes*, *Firmicutes*, *Crenarchaeota*, *Acidobacteria* и кандидатов групп AD3,WPS-2) носят статистически недостоверный характер. В варианте опыта с совместным внесением трех пестицидов и без добавления крахмало-минеральной смеси во всех образцах наблюдается доминирование представителей филогенетической группы *Proteobacteria* (рис. 3). В то же время возрастание доли актинобактерий в составе сообществ по мере увеличения времени инкубации достоверно не отличается от контрольного варианта.

В варианте опыта с добавлением крахмала и смеси пестицидов выявлено увеличение относительного обилия актинобактерий уже на самых ранних стадиях сукцессии. При единовременном внесении трех пестицидов в 1-кратной норме происходит резкое сокращение относительного обилия представителей филума *Proteobacteria*, численность, которых постепенно возрастает на более поздних сроках сукцессии. При внесении однократной нормы смеси трех пестицидов установлено увеличение доли актинобактерий в составе прокариотных сообществ на 15% по сравнению с контрольным вариантом на седьмые сутки инкубирования, но в последующем рост численности этой группы замедляется и на 28- и 56-е сут сукцессии уже не отличается от контроля. Внесение 10-кратной дозы смеси пестицидов приводит к проявлению тех же перестроек в структуре прокариотного сообщества, за исключением поздних сроков сукцессии: на 56-е сут инкубации актинобактерии составляют более 80% всего регистрируемого бактериального сообщества.

Оценка α-разнообразия бактериального сообщества выявила различия по вариантам опыта. Интересным является тот факт, что при внесении 10-кратной нормы применения пестицидов, как в смеси из трех препаратов, так и по отдельности, в почву без крахмала отмечается сходство индекса Шеннона бактериального сообщества. В целом, общее разнообразие прокариот по индексу Шеннона выше в почвенных образцах без добавления крахмала (табл. 2). При внесении 10-кратной нормы применения пестицидов отмечается снижение α-разнообразия бактериального комплек-

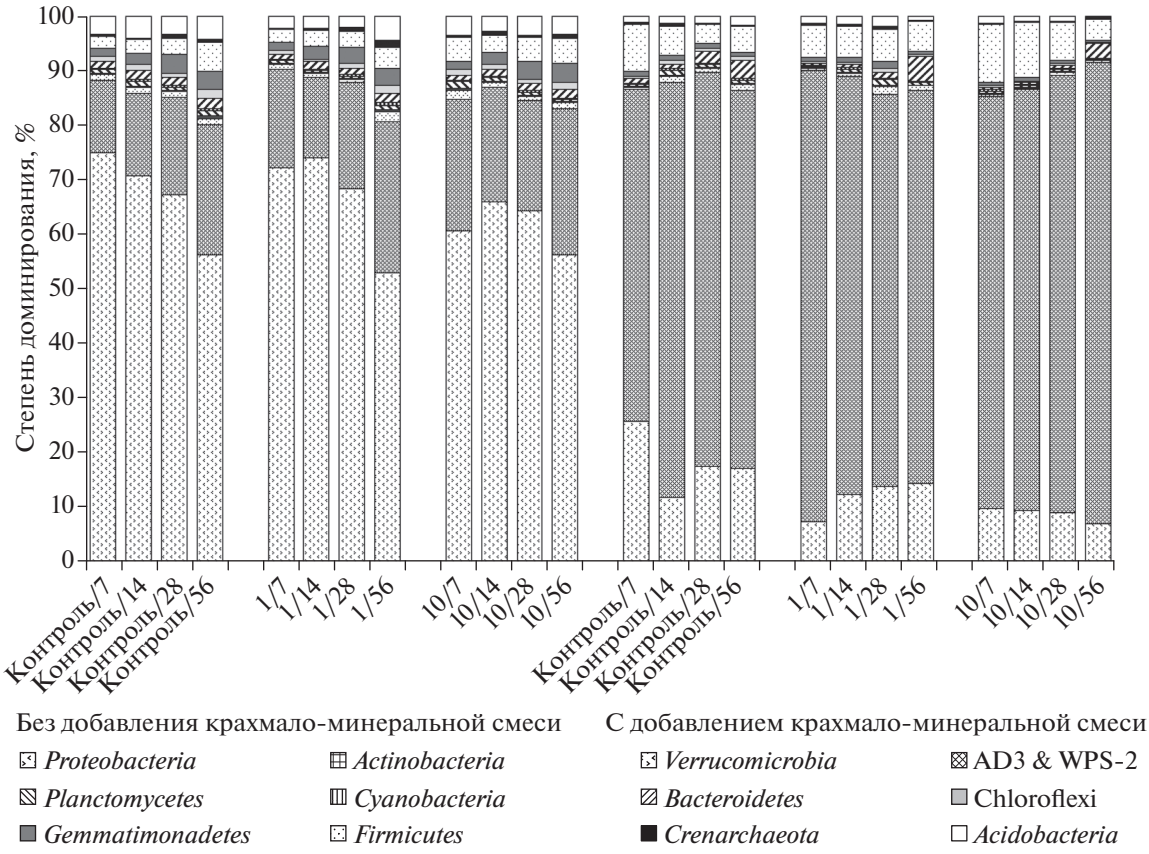

Рис. 3. Структура прокариотных сообществ в почвах после внесения смеси из трех пестицидов (через дробь указаны сутки сукцессии).

са агродерново-подзолистой почвы, что указывает на развитие специфической микробной группировки, специализирующейся на разложении внесенных ксенобиотиков. Установлено, что на структуру бактериального сообщества статистически значимое воздействие ($p < 0.05$) оказывает только внесение крахмало-минеральной смеси. Увеличение относительного обилия представителей филума *Actinobacteria* во всех почвах на 56-е сут инкубации, с добавлением дополнительного источника углерода в виде крахмала, вероятно, обусловлено преимущественной ассимиляцией этого источника углерода данной группой бактерий, из-за широко распространенной среди них способности к гидролизу различных полимерных соединений [3]. Увеличение доли актинобактерий, особенно в вариантах без добавления дополнительного источника углерода может быть обусловлено ассимиляцией бактериями данного филума внесенных препаратов, что было показано ранее [6].

Резкое сокращение относительного обилия протеобактерий в варианте опыта с одновременным применением трех препаратов, независимо от внесения дополнительного источника углерода, а также сокращение доли бактерий данной группы во всех остальных вариантах опыта, особенно при применении 10-кратных доз препаратов, хорошо согласуется с ранее проведенными исследованиями [26, 30]. Наблюдаемое восстановление популяции бактерий данной группы на поздних сроках сукцессии свидетельствует о компенсаторных перестройках в сообществе, возможно, при участии видов, способных к гидролизу внесенных препаратов [13].

Структура почвенных грибных сообществ. Исследование грибных сообществ по результатам молекулярно-генетического анализа во всех почвенных образцах выявило два доминирующих отдела грибов: *Ascomycota* (72.6 ± 8.0%) и *Basidiomycota* (26.0 ± 7.7%), остальные отделы занимают минорные позиции (рис. 4). Представители отделов *Ascomycota* и *Basidiomycota* являются важными деструкторами в углеродном цикле почв, выделяющими ферменты разрушающие органические полимеры. Показано [48], что увеличение доли представителей *Basidiomycota* способствует более быстрому разложению растительных остатков в почве. При внесении 10-кратной нормы пестицидов без добавления крахмало-минеральной смеси

Таблица 2. Показатели α-разнообразия бактериального сообщества

Вариант опыта*	Количество OTE	Индекс Шеннона	Индекс Chao 1
Без добавления крахмало-минеральной смеси			
Контроль	784	5.20	774
Метрибузин, 1	396	4.29	397
Метрибузин, 10	264	4.00	265
Имидаклоприд, 1	368	3.86	369
Имидаклоприд, 10	198	3.89	198
Беномил, 1	383	4.33	382
Беномил, 10	415	4.36	417
Смесь, 1	1131	4.34	1084
Смесь, 10	1240	4.86	1168
С добавлением крахмало-минеральной смеси			
Контроль	997	4.43	895
Метрибузин, 1	608	4.42	608
Метрибузин, 10	500	4.33	488
Имидаклоприд, 1	391	4.08	399
Имидаклоприд, 10	420	4.22	418
Беномил, 1	428	4.11	426
Беномил, 10	391	3.84	395
Смесь, 1	454	3.58	453
Смесь, 10	598	3.20	518

* 1 – 1-кратная норма внесения препаратов, 10 – 10-кратная норма внесения препаратов.

происходит увеличение доли представителей отдела *Mortierellomycota*. В образцах без добавления крахмало-минеральной смеси численность *Mortierellomycota* увеличивается более, чем в 5 раз. Добавление крахмала и минеральных солей в почву приводит к увеличению численности представителей отдела *Ascomycota*, а при внесении смеси из трех пестицидов в 10-кратной норме применения на 7- и 14-е сут в структуре грибного сообщества появляется отдел *Mortierellomycota*. Кроме того, в образцах с 10-кратными нормами применения пестицидов (как в смеси, так и по отдельности) выявлено увеличение численности представителей отдела *Basidiomycota*.

Общее разнообразие грибов по индексу Шеннона больше в почвенных образцах без добавления крахмала. Этот показатель возрастал в вариантах с 10-кратной нормой применения смеси пестицидов и отдельно фунгицида (табл. 3). Установлено, что внесение пестицидов оказывает на структуру грибного сообщества статистически значимое воздействие ($p < 0.05$). Увеличение доли представителей отделов *Mortierellomycota* и *Basidiomycota* при внесении 10-кратной нормы пестицидов независимо от наличия дополнительного источника углерода может быть обусловлено тем, что среди представителей этих отделов известны виды, характеризующиеся высокой гидролитической активностью, в частности, способные использовать составные компоненты ксенобиотиков в качестве питательного субстрата [32].

Углерод микробной биомассы и биологическая активность почвы. В контрольном варианте опыта без внесения пестицидов и крахмало-минеральной смеси содержание углерода микробной биомассы составляет 500–750 мг/кг (рис. 5). В варианте опыта без добавления крахмало-минеральной смеси при внесении суммы трех пестицидов как в 1-кратной, так и в 10-кратной норме применения зафиксировано увеличение содержания $C_{микр}$ на ранних сроках инкубации (к 7–28 сут). В то же время к концу эксперимента (56-е сут) статистически значимого увеличения содержания $C_{микр}$ по сравнению с контролем не установлено. Прирост углерода микробной биомассы в почве после обработки препаратами пестицидов связан с использованием микроорганизмами инертных компонентов и действующих веществ пестицидов (при их биодеградации), а также некромассы микромицетов (после обработки фунгицидом) в качестве источников углерода и энергии. Увеличение численности и биомассы микроорганизмов после обработки почвы пестицидами показано в работах [17, 22, 27] и связывается в первую очередь с увеличением численности бактерий [21, 39] и со способностью микроорганизмов ассимили-

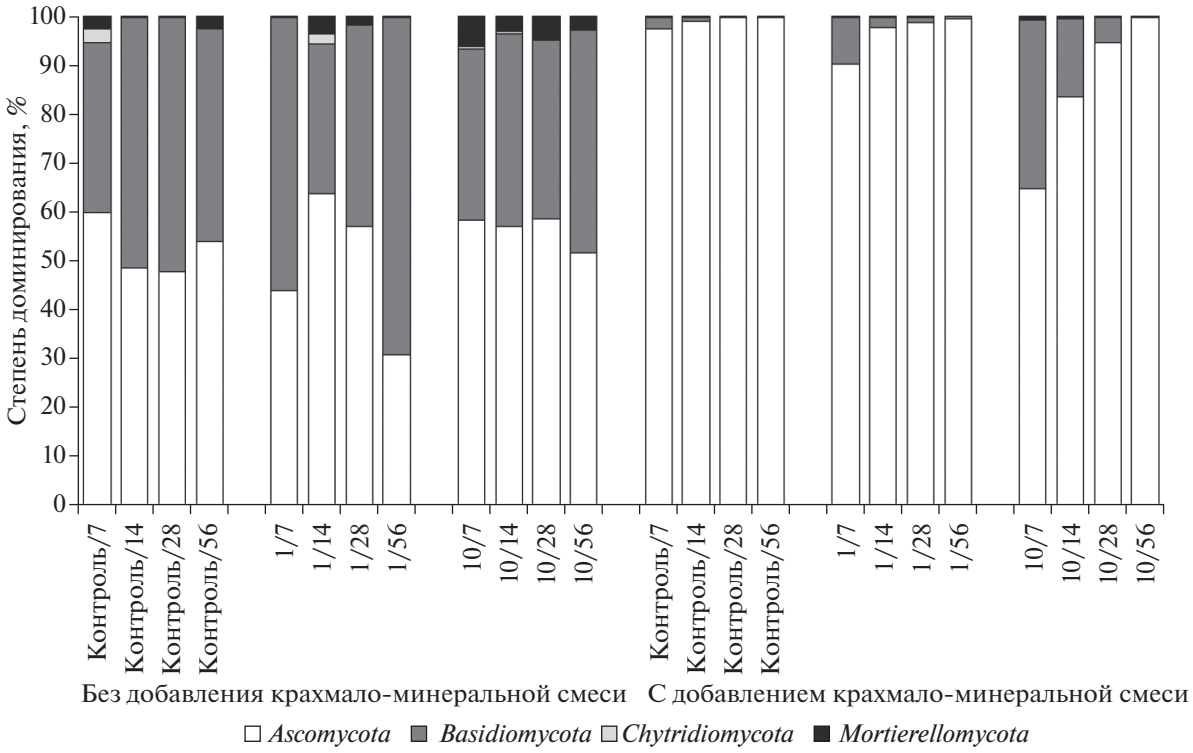

Рис. 4. Структура грибных сообществ в почвах после внесения смеси из трех пестицидов (через дробь указаны сутки сукцессии).

ровать продукты разложения составляющих компонентов препаратов пестицидов [46]. Чен с соавт. [15] показали, что обработка почвы фунгицидом приводит к гибели или ингибированию активности микромицетов, но способствует быстрому увеличению активности бактерий. При этом увеличение численности микроорганизмов возможно даже при относительно низком уровне внесения пестицидов. Эффект стимулирования численности микроорганизмов при содержании пестицидов в интервале 10–50 мг/кг показан после применения смеси фунгицидов и инсектицидов (циперметрин + манкоцеб и хлорпирифос + + карбендазим) на почвах томатных плантаций Эквадора [45]. Увеличение численности бактерий было показано при применении инсектици-

Таблица 3. Показатели α-разнообразия грибного сообщества

Вариант опыта*	Количество OTE	Индекс Шеннона	Индекс Chao 1
Без добавления крахмало-минеральной смеси			
Контроль	204	4.12	205
Беномил, 1	132	3.28	132
Беномил, 10	205	3.67	207
Смесь, 1	141	3.09	142
Смесь, 10	164	3.53	168
С добавлением крахмало-минеральной смеси			
Контроль	33	0.73	33
Беномил, 1	118	2.24	118
Беномил, 10	308	4.00	309
Смесь, 1	51	0.85	53
Смесь, 10	38	2.61	38

* 1 – 1-кратная норма внесения препаратов, 10 – 10-кратная норма внесения препаратов.

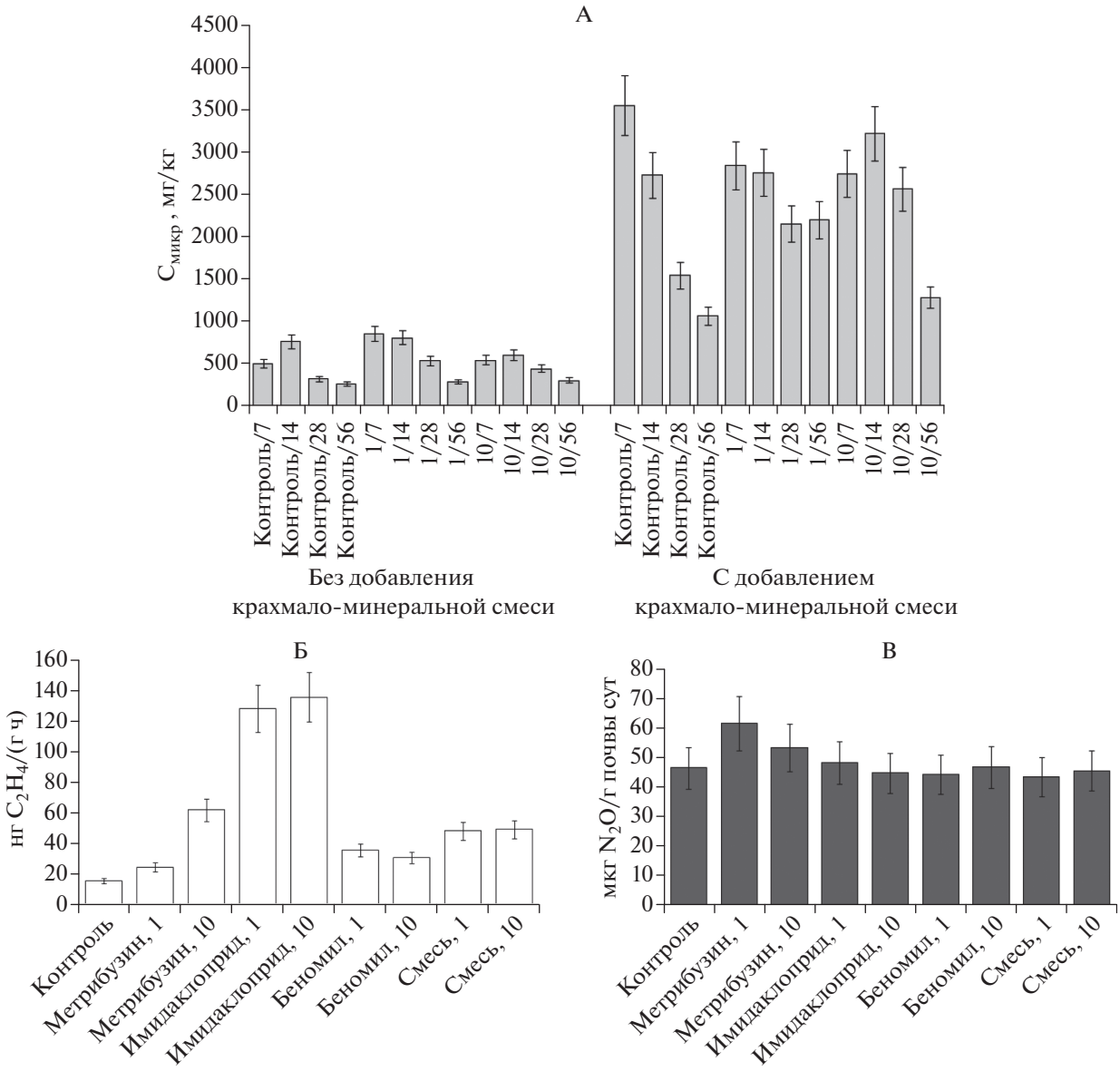

Рис. 5. Содержание углерода микробной биомассы (А), потенциальная продуктивность азотфиксации (Б) и денитрификации (В) в образцах почвы после внесения пестицидов.

да профенофоса на суглинистой почве в норме 10–300 мг/кг [34], а также других инсектицидов [4, 16, 47]. Увеличение микробной биомассы почвы отмечено при внесении гербицида глифосата в соответствии с однократной рекомендованной нормой [21, 36, 48].

Внесение крахмало-минеральной смеси приводит к существенному увеличению содержания углерода микробной биомассы в образцах агродерново-подзолистой почвы. В этом случае внесение пестицидов не оказывает влияния на содержание $C_{микр}$, поскольку микроорганизмы переключаются на потребление крахмала как более легкодоступного источника углерода и энергии. Общей тенденцией является уменьшение содержания углерода микробной биомассы со временем, что связано с расходованием доступных источников органического углерода, необходимых для роста микроорганизмов. Минимальные значения $C_{микр}$ характерны для образцов почвы через 56 дней после начала эксперимента.

Максимальная активность азотфиксации во всех вариантах опыта наблюдалась в первые сутки инкубации. При применении 1- и 10-кратной нормы расхода препаратов фунгицид, гербицид, а также сумма фунгицид + гербицид + инсектицид не оказывают значимого влияния на процесс связывания атмосферного азота. В то же время для

инсектицида как при 1-кратной, так и при 10-кратной норме применения зафиксировано стимулирование азотфиксации. Из литературных данных известно разнонаправленное воздействие гербицидов на чистые культуры азотфиксаторов *in vitro*, а также азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий сои [1]. В зависимости от вида и концентрации гербицида, срока применения (до- или послевсходовая обработка), а также почвенных условий возможно как увеличение азотфиксирующей активности, численности и массы клубеньков, так и уменьшение этих показателей. Ранее показано [31], что при применении гербицида глифосата на посевах устойчивых у глифосату сортов сои наблюдается уменьшение интенсивности симбиотической азотфиксации. Схожие результаты получены и другими исследователями [10, 52]. В то же время в условиях полевого эксперимента по применению глифосата ассимиляция атмосферного азота снижалась только при обработке высокими дозами гербицида [51]. Применение глифосата также не оказало воздействия на интенсивность симбиотической азотфиксации генномодифицированных растений сои [38]. Наши данные показывают, что свободноживущие азотфиксаторы *in situ* проявляют устойчивость к пестицидной нагрузке, не только по отношению к гербицидам, но и к другим группам препаратов. В то же время применение пестицидов как в 1-кратной, так в 10-кратной дозе препаратов не оказывает значимого воздействия на активность денитрификаторов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что внесение исследуемых препаратов (гербицида метрибузина, инсектицида имидаклоприда и фунгицида беномила) оказывает краткосрочное влияние на таксономическую структуру и активность почвенного микробного комплекса. Обнаружено стимулирующее действие пестицидов на содержание углерода микробной биомассы в первые недели после обработки, что свидетельствует об активной микробной трансформации пестицидов в почве. При этом наибольшие изменения наблюдались в грибном сообществе по сравнению с прокариотным, для которого показана динамика только обилия филумов актинобактерий и протеобактерий. Исследование грибных сообществ по результатам молекулярно-генетического анализа во всех почвенных образцах выявило два доминирующих отдела грибов: *Ascomycota* (72.6 ± 8.0%) и *Basidiomycota* (26.0 ± 7.7%). При этом в образцах с 10-кратными нормами применения пестицидов (как в смеси, так и по отдельности) обнаружено увеличение численности представителей отдела *Basidiomycota*. Свободноживущие азотфиксаторы *in situ* проявляют относительную устойчивость к пестицидной нагрузке, причем не только по отношению к гербицидам, но и к другим группам препаратов. Применение пестицидов как в 1-кратной, так и 10-кратной дозе препаратов, не оказывает значимого воздействия и на денитрификаторов, активность которых определяется концентрацией нитратов и легкодоступного органического вещества в почве.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 18-016-00130А и 18-316-00054мол_а).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Дряхлов А.И.* Влияние почвенного гербицида трифлюрекса и ризоторфина на азотфиксирующую активность и урожай семян сои // Масличные культуры. 2012. Вып. 1(150). С. 1–5.
2. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
3. *Манучарова Н.А.* Гидролитические прокариотные комплексы наземных экосистем. М.: Университетская книга, 2014. 272 с.
4. *Adebayo T.A., Ojo O.A., Olaniran O.A.* Effects of two insecticides Karate1 and Thiodan1 on population dynamics of four different soil microorganisms // Res. J. Biologic. Sci. 2007. V. 2. P. 557–560.
5. *Allegrini M., Zabaloy M.C., Gómez E. del V.* Ecotoxicological assessment of soil microbial community tolerance to glyphosate // Sci. Total Environ. 2015. V. 533. P. 60–68. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.096
6. *Alvarez A., Saez J.M., Davila Costa J.S., Colin V.L., Fuentes M.S., Cuozzo S.A., Amoroso M.J.* Actinobacteria: Current research and perspectives for bioremediation of pesticides and heavy metals // Chemosphere. 2017. V. 166. P. 41–62. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2016.09.070
7. *Alvarez-Martin A., Hilton S.L., Bending G.D., Rodriguez-Cruz M.S., Sanchez-Martin M.J.* Changes in activity and structure of the soil microbial community after application of azoxystrobin or pirimicarb and an organic amendment to an agricultural soil // Appl. Soil Ecol. 2016. V. 106. P. 47–57. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.05.00
8. *Anderson J.P.E., Domsch K.H.* A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biol. Biochem. 1978. V. 10. P. 215–221. https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8
9. *Barriuso J., Marin S., Mellado R.P.* Effect of the herbicide glyphosate on glyphosate-tolerant maize rhizobacterial communities: a comparison with pre-emergency applied herbicide consisting of a combination of acetochlor and terbuthylazine // Environ. Microbiol. 2010. V. 12. № 4. P. 1021–1030. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02146.x
10. *Bohm G.M.B., Alves B.J.R., Urquiaga S., Boddey R.M., Xavier G.R., Hax F., Rombaldi C.V.* Glyphosate- and

imazethapyr-induced effects on yield, nodule mass and biological nitrogen fixation in field-grown glyphosate-resistant soybean // Soil Biol. Biochem. 2009. V. 41. P. 420–422.
https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2008.11.002

11. *Bromilow R.H., Evans A.A., Nicholls P.H., Todd A.D., Briggs G.G.* The effect on soil fertility of repeated applications of pesticides over 20 years // Pesticide Science. 1996. V. 48. P. 63–72.
https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9063(199609)48:1<63::AID-PS442>3.0.CO;2-I
12. *Busse M.D., Ratcliff A.W., Shestak C.J., Powers R.F.* Glyphosate toxicity and the effects of long-term vegetation control on soil microbial communities // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1777–1789.
https://doi.org/10.1016/S0038-0717(01)00103-1
13. *Chanika E., Georgiadou D., Soueref E., Karas P., Karanasios E., Tsiropoulos N.G., Karpouzas D.G.* Isolation of soil bacteria able to hydrolyze both organophosphate and carbamate pesticides // Bioresource Technology. 2011. V. 102. P. 3184–3192.
https://doi.org/10.1016/j.biortech.2010.10.145
14. *Channabasava A., Lakshman H.C., Jorquera M.A.* Effect of fungicides on association of arbuscular mycorrhiza fungus *Rhizophagus fasciculatus* and growth of *Proso millet* (*Panicum miliaceum* L.) // J. Soil Sci. Plant Nutrition. 2015. V. 15. № 1. P. 35–45.
https://doi.org/10.4067/S0718-95162015005000004
15. *Chen S.K., Edwards C.A., Subler S.* Effect of fungicides benomyl, captan and chlorothalonil on soil microbial activity and nitrogen dynamics in laboratory incubations // Soil Biol. Biochem. 2001. V. 33. P. 1971–1980.
16. *Cycon M., Piotrowska-Seget Z., Kaczynska A., Kozdroj J.* Microbiological characteristics of a loamy sand soil exposed to tebuconazole and λ-cyhalothrin under laboratory conditions // Ecotoxicol. 2006. V.15. № 8. P. 639–646.
17. *Das A.C., Mukherjee D.* Soil application of insecticides influences microorganisms and plant nutrients // Appl. Soil Ecol. 2000. V. 14. P. 55–62.
18. *Druille M., Omacini M., Golluscio R.A., Cabello M.N.* Arbuscular mycorrhizal fungi are directly and indirectly affected by glyphosate application // Appl. Soil Ecol. 2013. V. 72. P. 143–149.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.06.011
19. *Efimova D., Tyakht A., Popenko A., Vasilyev A., Altukhov I., Dovidchenko N., Alexeev D.* Knomics-Biota – a system for exploratory analysis of human gut microbiota data // BioData Mining. 2018. V. 11. P. 1–7.
https://doi.org/10.1186/s13040-018-0187-3
20. *Fadrosh D.W., Ma B., Gajer P., Sengamalay N., Ott S., Brotman R.M., Ravel J.* An improved dual-indexing approach for multiplexed 16S rRNA gene sequencing on the Illumina MiSeq platform // Microbiome. 2014. V. 2. P. 6.
https://doi.org/10.1186/2049-2618-2-6
21. *Haney R.L., Senseman S.A., Hons F.M.* Effect of roundup ultra on microbial activity and biomass from selected soils // J. Environ. Quality. 2000. V. 31. P. 730–735.
https://doi.org/10.2134/jeq2002.7300
22. *Hussain S., Siddique T., Saleem M., Arshad M., Khalid A.* Impact of pesticides on soil microbial diversity, enzymes, and biochemical reactions // Advances in Agronomy. Academic Press, 2009. P. 159–200.
23. *Imfeld G., Vuilleumier S.* Measuring the effects of pesticides on bacterial communities in soil: A critical review // Eur. J. Soil Biol. 2012. V. 49. P. 22–30.
https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2011.11.010
24. *Ipsilantis I., Samourelis C., Karpouzas D.G.* The impact of biological pesticides on arbuscular mycorrhizal fungi // Soil Biol. Biochem. 2012. V. 45. P. 147–155.
https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.08.007
25. IUSS Working Group WRB. World reference base for soil resources. World Soil Resources Reports № 103. FAO, Rome, 2006.
26. *Jacobsen C.S., Hjelmsø M.H.* Agricultural soils, pesticides and microbial diversity // Current Opinion in Biotechnology. 2014. V. 27. P. 15–20.
https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.003
27. *Jana T.K., Debnath N.C., Basak R.K.* Effect of insecticides on decomposition of organic matter, ammonification and nitrification in a fluventic Ustochrept // J. Indian Soc. Soil Sci. 1998. V. 46. P. 133–134.
28. *Jena P.K., Adhya T.K., Rao R.V.* Influence of carbaryl on nitrogenase activity and combinations of butachlor and carbofuran on nitrogen-fixing micro-organisms in paddy soils // Pest Management Science. 1987. V. 19. P. 179–184.
https://doi.org/10.1002/ps.2780190303
29. *Jin H., Germida J.J., Walley F.L.* Suppressive effects of seed-applied fungicides on arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) differ with fungicide mode of action and AMF species // Appl. Soil Ecol. 2013. V. 72. № 10. P. 22–30.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2013.05.013
30. *Katayama A., Funasaka K., Fujie K.* Changes in the respiratory quinone profile of a soil treated with pesticides // Biol. Fertility Soils. 2001. V. 33. P. 454–459.
https://doi.org/10.1007/s003740100355
31. *Kremer R.J., Means N.E.* Glyphosate and glyphosate-resistant crop interactions with rhizosphere microorganisms // Eur. J. Agronomy. 2009. V. 31. P. 153–161.
https://doi.org/10.1016/j.eja.2009.06.004
32. *Li Y.* Treating wheat seeds with neonicotinoid insecticides does not harm the rhizosphere microbial community // PloS One. 2018. V. 13. № 12.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205200
33. *Lo C.-C.* Effect of pesticides on soil microbial community // J. Environ. Sci. Health. Part B. 2010. V. 45. P. 348–359.
https://doi.org/10.1080/03601231003799804
34. *Martinez-Toledo M.V., Salmeron V., Gonzalez-Lopez J.* Effect of an organophosphorus insecticide, profenofos, on agricultural soil microflora // Chemosphere. 1992. V. 24. P. 71–80.
35. *Moorman T.B.* A review of pesticide effects on microorganisms and microbial processes related to soil fertility // J. Production Agriculture. 1989. V. 2. P. 14–23.
https://doi.org/10.2134/jpa1989.0014
36. *Mukherjee P.K., Chandra J., Retuerto M., Sikaroodi M., Brown R.E., Jurevic R. et al.* Oral mycobiome analysis of HIV-infected patients: identification of Pichia as an antagonist of opportunistic fungi // PLoS Pathog. 2014. V. 10. P. e1003996.
https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1003996
37. *Panettieri M., Lazaro L., López-Garrido R., Murillo J.M., Madejón E.* Glyphosate effect on soil biochemical properties under conservation tillage // Soil Tillage Res. 2013. V. 133. P. 16–24.
https://doi.org/10.1016/j.still.2013.05.007
38. *Powell J.R., Campbell R.G., Dunfield K.E., Gulden R.H., Hart M.M., Levy-Booth D.J., Antunes P.M.* Effect of

glyphosate on the tripartite symbiosis formed by *Glomus intraradices, Bradyrhizobium japonicum*, and genetically modified soybean // Appl. Soil Ecol. 2009. V. 41. P. 128–136.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2008.10.002

39. *Ratcliff A.W., Busse M.D., Shestak C.J.* Changes in microbial community structure following herbicide (glyphosate) additions to forest soils // Appl. Soil Ecol. 2006. V. 34. P. 114–124.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.03.002
40. *Riah W., Laval K., Laroche-Ajzenberg E., Mougin C., Latour X., Trinsoutrot-Gattin I.* Effects of pesticides on soil enzymes: a review // Environ. Chem. Lett. 2014. V. 12. P. 257–273.
https://doi.org/10.1007/s10311-014-0458-2
41. *Ros M., Goberna M., Moreno J.L., Hernandez T., Garcia C., Insam H., Pascual J.A.* Molecular and physiological bacterial diversity of a semi-arid soil contaminated with different levels of formulated atrazine // Appl. Soil Ecol. 2006. V. 34. P. 93–102.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2006.03.010
42. *Rose M.T., Cavagnaro T.R., Scanlan C.A., Rose T.J., Vancov T., Kimber S., Van Zwieten L.* Impact of Herbicides on Soil Biology and Function // Advances in Agronomy. 2016. P. 133–220.
https://doi.org/10.1016/bs.agron.2015.11.005
43. *Schreiner R.P., Bethlenfalvay G.J.* Mycorrhizae, biocides, and biocontrol 3. Effects of three different fungicides on developmental stages of three AM fungi // Biol. Fertil. Soils. 1997. V. 24. P. 18–26.
https://doi.org/10.1007/BF01420215
44. *Sigler W.V., Turco R.F.* The impact of chlorothalonil application on soil bacterial and fungal populations as assessed by denaturing gradient gel electrophoresis // Appl. Soil Ecol. 2002. V. 21. P. 107–118.
https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00088-4
45. *Srinivasulu M., Ortiz D.R.* Effect of pesticides on bacterial and fungal populations in Ecuadorian tomato cultivated soils // Environ. Process. 2017. V. 4. P. 93–105.
46. *Tyess D.L., Shea P.J., Parkhurst A.M.* Mineralization potential of atrazine and degradation intermediates from clustered characteristics in inoculated soils // Soil Sed. Contam. 2006. V. 15. P. 87–102.
47. *Wang M., Liu Y., Wang Q., Gong M., Hua X.Y.P., Hu S., Yang Y.* Impacts of methamidophos on the biochemical, catabolic and genetic characteristics of soil microbial communities // Soil Biol. Biochem. 2008. V. 40. P. 778–788.
48. *Wang R., Zhang H., Sun L., Qi G., Chen S., Zhao X.* Microbial community composition is related to soil biological and chemical properties and bacterial wilt outbreak // Scientific Rep. 2017. V. 7. P. 1–10.
https://doi.org/10.1038/s41598-017-00472-6
49. WRB I. W. G. World reference base for soil resources 2014, update 2015. World soil resources reports. 2015. V. 106. P. 192.
50. *Zabaloy M.C. et al.* Herbicides in the soil environment: linkage between bioavailability and microbial ecology // Herbicides, Theory and Applications / Eds. Soloneski S. and Larramendy M.L. Rijeka. 2011. P. 161–192.
51. *Zablotowicz R.M., Reddy K.N.* Nitrogenase activity, nitrogen content, and yield responses to glyphosate in glyphosate-resistant soybean // Crop Protection. 2007. V. 26. P. 370–376.
https://doi.org/10.1016/j.cropro.2005.05.013
52. *Zobiole L.H.S., Kremer R.J., Oliveira R.S., Constantin J.* Glyphosate affects micro-organisms in rhizospheres of glyphosate-resistant soybeans // J. Appl. Microbiol. 2010. V. 110. P. 118–127.
https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2010.04864.x
53. *Zobiole L.H.S., Oliveira R.S., Kremer R.J., Constantin J., Yamada T., Castro C., Oliveira A.* Effect of glyphosate on symbiotic N_2 fixation and nickel concentration in glyphosate-resistant soybeans // Appl. Soil Ecol. 2010. V. 44. P. 176–180.
https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2009.12.003

Influence of Pesticides on the Microbial Diversity of Agrosoddy-Podzolic Soil

A. A. Astaykina[1, 2, *], R. A. Streletskii[1], M. N. Maslov[1], A. A. Belov[1], V. S. Gorbatov[2], and A. L. Stepanov[1]

[1]*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

[2]*All-Russia Research Institute of Phytopathology, Bol'shie Vyazemy, 143050 Russia*

**e-mail: astaikina-anzhel@mail.ru*

The assessment of the impact of pesticides (metribuzin, imidacloprid, and benomyl) applied separately or in combination at different rates on the diversity and biological activity of soil microbial community has been conducted using next generation sequencing (NGS). It is found that the influence of these pesticides on the fungal community is more significant than their influence on the prokaryotic community. In the latter, only changes in the abundances of the phyla of Proteobacteria and Actinobacteria have neem observed. According to the results of the ribosomal DNA internal transcribed spacer (ITS) molecular-genetic analysis, two phyla of fungi—Ascomycota (72.6 ± 8.0%) and Basidiomycota (26.0 ± 7.7%)—predominate in all soil samples. At the same time, in the soils treated with tenfold rates of pesticides (both in mixture and separately), the abundance of Basidiomycota fungi has increased. The presence of pesticides exerts a short-term stimulating effect on the carbon content of microbial biomass. It is shown that insecticide imidacloprid stimulates nitrogen fixation, while other pesticides do not affect this indicator.

Keywords: metribuzin, imidacloprid, benomyl, next generation sequencing, Albic Retisols (Aric, Cutanic, Ochric)