

Номер 6

ISSN 0032-180X

Июнь 2023



ПОЧВОВЕДЕНИЕ

www.sciencejournals.ru

Журнал основан в январе 1899 г. На его страницах публикуются оригинальные статьи, обзоры; отражаются различные аспекты теоретических и экспериментальных исследований генезиса, географии, физики, химии, биологии, плодородия почв; освещаются результаты теоретических и экологических исследований в глобальном и региональном планах.



СОДЕРЖАНИЕ

Номер 6, 2023

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

Почвы земледельческих террас на глинистых сланцах в среднегорье Восточного Кавказа

В. Н. Пинской, И. А. Идрисов, Н. Н. Каширская, М. В. Ельцов, А. В. Борисов 691

ХИМИЯ ПОЧВ

Химическая структура органического вещества агрочерноземов разных позиций на склоне

*З. С. Артемьева, Н. Н. Данченко, Ю. Г. Колягин, Е. Б. Варламов,
Е. С. Засухина, Е. В. Цомаева, Б. М. Козут* 703

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

Микробиологические показатели дерново-подзолистой почвы и ее ризосферы в полувековом полевом опыте с применением разных систем удобрения

*М. В. Семенов, Н. А. Ксенофонтова, Д. А. Никитин,
А. К. Тхакахова, С. М. Лукин* 715

Обилие и разнообразие микроорганизмов в почвах и сопряженных субстратах (опаде и “подвешенной почве”) некоторых заповедников Вьетнама

А. В. Князева, Л. В. Лысак, Е. В. Лапыгина, А. В. Александрова 730

Влияние длительной и кратковременных засух на гидролитические ферменты серой почвы

А. В. Якушев, А. И. Журавлева, И. Н. Кузнецова 745

Дыхательная активность и биоразнообразие микробиомов подзолистых почв постпирогенных еловых лесов Красноярского края и Республики Коми

И. Д. Гродницкая, О. Э. Пашкеева, В. В. Старцев, А. А. Дымов 758

МИНЕРАЛОГИЯ И МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОЧВ

Количественная характеристика микростроения типичных черноземов при использовании разных агротехнологий

*С. А. Юдин, О. О. Плотникова, В. П. Белобров, М. П. Лебедева,
К. Н. Абросимов, Н. Р. Ермолаев* 774

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

Оценка изменения биологической активности горных лугово-степных почв пастбищ разных стадий дигрессии Центрального Кавказа

*Ф. В. Гедгафова, О. Н. Горбцова, Т. С. Улигова, Н. Л. Цепкова,
Е. М. Хакунова, К. Х. Даова, Р. Х. Темботов* 787

Contents

No. 6, 2023

Genesis and Geography of Soils

Soils of Agricultural Terraces on Clay Shales in the Mid-Mountain Zone of the Eastern Caucasus

*V. N. Pinskoy, I. A. Idrisov, N. N. Kashirskaya,
M. V. Yeltsov, and A. V. Borisov*

691

Soil Chemistry

Chemical Structure of Organic Matter of Agrochernozems of Different Alocalization on the Slope

*Z. S. Artemyeva, N. N. Danchenko, Yu. G. Kolyagin, E. B. Varlamov,
E. S. Zasukhina, E. V. Tsomaeva, and B. M. Kogut*

703

Soil Biology

Microbiological Parameters of Sod-Podzolic Soil and Rhizosphere in a Half-Century Field Experiment with Different Fertilizer Systems

M. V. Semenov, N. A. Ksenofontova, D. A. Nikitin, A. K. Tkhakakhova, and S. M. Lukin

715

Abundance and Diversity of Microorganisms in Soils and Associated Substrates (Leaf Litter and “Suspended Soil”) in Some Nature Reserves of Vietnam

A. V. Kniazeva, L. V. Lysak, E. V. Lapygina, and A. V. Aleksandrova

730

Effect of Long-Term and Short-Term Droughts on the Hydrolytic Enzymes in Haplic Luvisol

A. V. Yakushev, A. I. Zhuravleva, and I. N. Kuznetsova

745

Respiratory Activity and Biodiversity of Microbiomes in Podzolic Soils of Post-Pyrogenic Spruce Forests in the Krasnoyarsk Territory and the Komi Republic

I. D. Grodnitskaya, O. E. Pashkeeva, V. V. Startsev, and A. A. Dymov

758

Mineralogy and Micromorphology of Soils

Quantitative Characteristics of the Microstructure of Typical Chernozems Using Different Agricultural Technologies

*S. A. Yudin, O. O. Plotnikova, V. P. Belobrov, M. P. Lebedeva,
K. N. Abrosimov, and N. R. Ermolaev*

774

Degradation, Rehabilitation, and Conservation of Soils

Assessment of Changes in the Biological Activity of Mountain Meadow-Steppe Soils of Pastures of Different Stages of Digression in the Central Caucasus

*F. V. Gedgafova, O. N. Gorobtsova, T. S. Uligova, N. L. Tsepkova,
E. M. Khakunova, K. Kh. Daova, and R. Kh. Tembotov*

787

ГЕНЕЗИС И ГЕОГРАФИЯ ПОЧВ

УДК 631.46:631.48:930

ПОЧВЫ ЗЕМЛЕДЕЛЬЧЕСКИХ ТЕРРАС НА ГЛИНИСТЫХ СЛАНЦАХ В СРЕДНЕГОРЬЕ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

© 2023 г. В. Н. Пинской^а, *, И. А. Идрисов^б, Н. Н. Каширская^а,
М. В. Ельцов^а, А. В. Борисов^а

^аИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, 142290 Россия

^бИнститут геологии Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН,
ул. М. Ярагского, 75, Махачкала, 367025 Россия

*e-mail: pinskoy@inbox.ru

Поступила в редакцию 19.10.2022 г.

После доработки 13.01.2023 г.

Принята к публикации 18.01.2023 г.

Рассмотрены химические свойства и биологическая активность почв земледельческих террас на глинистых сланцах в среднегорной зоне Восточного Кавказа. Установлено, что площадь террасированных участков в южной зоне сланцевого Дагестана составляет около 264 км² территории. Эти почвы в настоящее время находятся в залежном состоянии, но представляют собой значительный резерв высокоплодородных устойчивых к эрозии земель. Изучено влияние экспозиции склона, крутизны, размеров террасы, длительности периода распашки на химические свойства и биологическую активность почв. Показано, что для фоновых почв за пределами зоны террасирования определяющее влияние оказывает экспозиция склона. Для террасированных участков влияние экспозиции менее выражено. Формирование стенки террасы привело к изменению теплового режима, в результате различия химических и микробиологических свойств почв на склонах северной и южной экспозиции стали менее выраженными. Нивелирующий эффект террасирования наиболее заметен на относительно менее крутых склонах (12°–18°), где ширина террасного полотна наибольшая. На крутых склонах (>20°) с узкими террасами влияние экспозиции склона на почвенные свойства сохраняется. В то же время такие факторы, как длительность функционирования почв и особенности землепользования, оказывают не менее значительное влияние на свойства почв. Установлены закономерности изменения почвенных свойств в пределах тела любой отдельно взятой террасы. Наиболее плодородной зоной в пределах одной террасы является прировочная часть, где мощность профиля наибольшая. По мере приближения к тыловому шву террасы наблюдается закономерное уменьшение величин биологических и химических показателей.

Ключевые слова: земледелие, горная зона Дагестана, экспозиция склона, химические и биологические свойства почв

DOI: 10.31857/S0032180X22601335, **EDN:** FFPVAMX

ВВЕДЕНИЕ

Террасирование почв в горной зоне является древнейшей формой антропогенного морфогенеза [2]. Есть мнение, что земледельческое освоение склоновых почв Кавказа и появление первых террас происходило в эпоху ранней бронзы и началось в Южной Грузии и Армении, что находит подтверждение в урартских клинописных источниках [18]. Известный исследователь террасного земледелия Дж. Спенсер считал, что технологии сооружений древних почвенных террас зародились на Восточном Средиземноморье и на Кавказе в раннебронзовую эпоху [41].

Вероятно, в этот период появляются первые следы аграрной деятельности и производящего

хозяйства на Восточном Кавказе [7, 5, 24]. Это прослеживается по появлению пыльцы культурных злаков и сорняков в споровопыльцевых спектрах торфяников в горной зоне Дагестана [37].

В последние годы возрастает интерес исследователей к вопросам функционирования почв земледельческих террас во всем мире. Активно ведутся исследования террасных почв Южной Америки [40], Средиземноморья [38, 39], Юго-Западной [30] и Восточной Азии [35, 43], Европы [31–33].

Что касается земледельческих террас в горной зоне Восточного Кавказа, их изученность остается недостаточной. Накоплен обширный массив этнографической информации по земледельче-

ским орудиям и агротехнике [16, 17, 19], есть представительная серия работ по фитоценозам террасированных склонов [13, 27, 42]. Что касается почвенных свойств, то в этой области до недавнего времени были известны лишь работы Залибекова [23] и Баламирзоева с соавт. [9]. В последние годы появились работы по более детальному изучению и сравнению почвенных свойств земледельческих террас [11, 12]. В своих работах авторы подчеркивают уникальность созданных антропогенным путем почв, которые следует выделять на уровне нового подтипа агростратифицированные в типе стратоземы [11].

Основной массив террасных почв расположен в центральной части известнякового Дагестана на высоте от 1000 до 1800 м со среднегодовым количеством осадков 600 мм. Почвы террас в таких условиях имеют мощный гумусовый горизонт и характеризуются высоким плодородием и эрозийной устойчивостью. Почвы именно этого района террасирования оказались в наибольшей степени исследованы [4, 6, 22]. Террасам на известняках и на известняковых песчаниках значительное внимание уделял известный дагестанский этнограф М.А. Агларов. В своих работах на данной территории он описал террасы с подпорными стенками (вблизи сел Арканы, Гоцатль, Ботлих) и без них (Левашинское, Хунзахское, Акушинское плато) [3].

При этом отдельный крупный ареал террасирования расположен в Южном Дагестане на выходах сланцевых пород. Следует отметить, что этот регион характеризуется наименьшим количеством осадков [5], поэтому почвы здесь развиваются в уникальной для Кавказа биоклиматической обстановке аридного среднегорья. В то же время именно здесь в условиях малого количества осадков и ксероморфного типа растительности широко представлены земледельческие террасы, которые возникают вокруг многочисленных поселений, основанных в XVI–XVII вв. В отличие от почв известнякового Дагестана, где выходы плотных пород ограничивают механизированную обработку, террасы на сланцах пригодны для обработки современной техникой, что обуславливает их возможность использования в будущем.

Цель работы – изучение почв террасовых полей южной зоны сланцевого Дагестана. Основная задача заключалась в оценке площади террасирования и изучении почвенных свойств на склонах разной экспозиции, крутизны, времени использования. Отдельной задачей было установление закономерностей изменения почвенных свойств в пределах террасы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Район исследований занимает самую южную часть зоны террасирования в Дагестане. В соот-

ветствии с имеющимися данными, на территории республики насчитывается около 2000 км² почв террасовых полей [10], из которых 7% (140 км²) находятся в южной части сланцевого Дагестана (рис. 1а).

При помощи анализа космических снимков открытого доступа (Яндекс, Google, Bing) проводили более детальную оценку реальных площадей террасных полей. Выполняли картографирование террас в окрестностях каждого селения на площади 3200 км². Установили, что реальная площадь террасовых полей южной части сланцевого Дагестана составляет 264 км². При этом около 20 км² террасированных участков расположено на аллювиальных отложениях. Таким образом, южная часть сланцевого Дагестана представляет собой важный резерв плодородных устойчивых к эрозии залежных почв пригодных для сельскохозяйственного использования в будущем.

Район исследования находится в умеренно континентальном климате. В сумме годовое количество осадков не превышает 400 мм, большая часть которых выпадает летом (апрель–октябрь 300 мм). Температура самого теплого месяца (август) достигает 16–21°C, самого холодного (январь) –5...–7°C, при среднегодовой температуре 6–8°C [5] (рис. 2). Террасированные участки располагаются на высотах от 1200 до 2100 м (рис. 1б).

Почвообразующие породы представлены глинистыми сланцами (аргиллитами) нижней и средней юры, которые вскрываются на площади более 16 тыс. км² в высокогорной и среднегорной зоне Дагестана (рис. 1с) в крупных котловинах (Гимринская, Ирганайская, Хиндахская и т.д.), и занимают большую часть бассейна р. Самур. Для работ выбрали участки с доминированием глинистых сланцев, где доля песчаников не превышала 5%.

Характерно, что большая часть террас южной зоны сланцевого Дагестана приходится на ареал распространения ксерофильных трагакантных сообществ (рис. 1д).

Ключевой участок исследования находится в 2 км к юго-востоку от с. Джаба (Ахтынский район Республики Дагестан). Абсолютные высоты 1680–1750 м. Для почв террас данного ключевого участка точно известно время начала террасирования (1940-е годы) и забрасывания (1990-е годы). На протяжении последних 30–40 лет террасы находятся в залежном состоянии, что привело к восстановлению зональной растительности.

Состав фитоценозов на северных и южных склонах характерно различался. По северным склонам в пределах высот 1700–2400 м развиваются высокотравные субальпийские мезофильные луга. В травостое чаще преобладает разнотравье, доминируют следующие виды: *Astrantia*

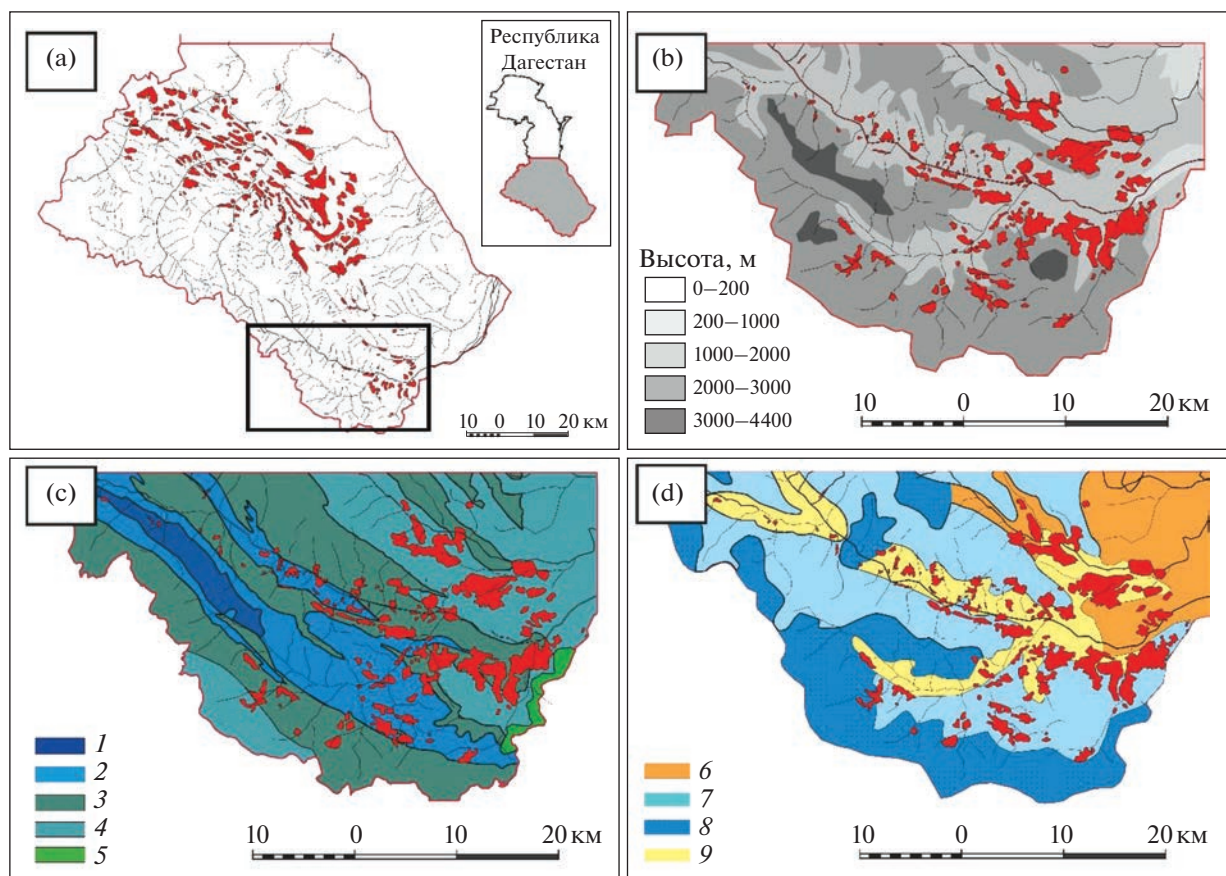


Рис. 1. Карта распространения сельскохозяйственных террас в Республике Дагестан [10] (а). Детальное расположение сельскохозяйственных террас в южной части сланцевого Дагестана на карте высотной поясности (б), на геологической карте (с) и на карте растительности [10] (д). 1 – глинистые сланцы домерского яруса, 2 – тоарского яруса, 3 – ааленского яруса, 4 – верхнего нерасчлененного отдела юрской системы, 5 – меловая система нижний отдел: 5 – среднегорные полидоминантные фритганоиды и среднегорные ковыльно-пырейные, 7 – субальпийские луга, 8 – альпийские луга, 9 – ксерофильные трагакантные сообщества.

major subsp. *biebersteinii* и *A. maxima*, *Betonica macrantha*, *Geranium platypetalum*, *Anemone fasciculata*, *Polygonum carneum*, *Inula orientalis*, *Psephellus dealbatus*, *Delphinium arcuatum* и др. Среди злаков отмечаются *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Briza elatior*.

По южным склонам травостой, более разреженный с преобладанием злаков *Festuca*, *Trisetum teberdense*, *T. rigidum*, *Avenella flexuosa*, *Agrostis balsansae*, *Koeleria caucasica* и др. Из разнотравья здесь отмечаются более засухоустойчивые виды: *Astragalus* (*A. onobrychioides*, *A. eugenii*, *A. cicer*), *Dianthus cretaceus*, *Thymus transcausicus*, *Achillea setacea*, *Salvia verticillata*, *Teucrium chamaedrys* и др. [1].

Разрезы закладывали на покатых (12° – 15°) и крутых ($>25^{\circ}$) участках склона северной и южной экспозиции. Ширина террасного полотна зависела от крутизны склона: на крутых склонах ширина не превышает 10 м, на покатых склонах возрастает до нескольких десятков метров. Уклон в пределах одной террасы на ключевых участках составлял 2° – 5° .

Также исследовали фоновые почвы на не террасированном склоне северной (разрез фон север¹) и южной экспозиций (разрез фон юг (рис. 3)).

На склоне северной экспозиции изучали почвы узких террас на крутом склоне (разрез 3) и широких террас на покатом склоне (разрез 4). На склоне южной экспозиции исследовали почвы террас в тех же геоморфологических условиях – узкие террасы на крутом склоне (разрез 1) и широкие террасы на покатом склоне (разрез 2).

Для изучения свойств почв в пределах одной террасы закладывали разрезы 3, 3-1 и 3-2 в прибровочной части террасы, средней части, и в области тылового шва (соответственно) на северном склоне.

Также исследовали свойства почв террас в непосредственной близости от села (разрез 5). Известно, что с. Джаба с начала XVI в. являлась столицей Докузпаринского вольного общества [20].

¹ Координаты разрезов указаны в дополнительных материалах.

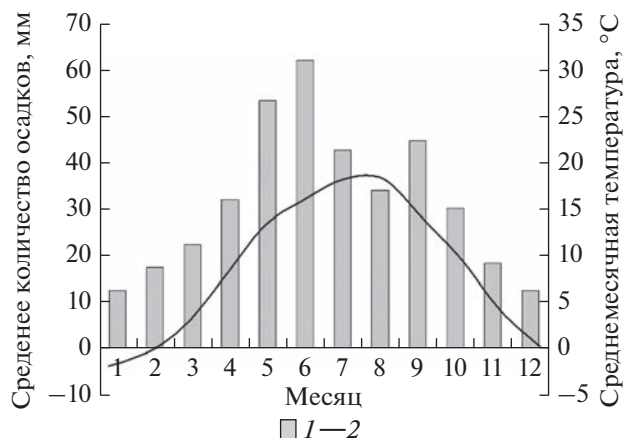


Рис. 2. Среднемесячное количество осадков (1) и среднемесячная температура (2) южной части сланцевого Дагестана.

По данным переписи на 1839 г. численность населения составляла 1387 человек [15]. Учитывая, что почвы вблизи поселений осваивались в первую очередь, возраст этих террас около 500 лет.

Перед началом работ проводили облет тестовых участков с помощью квадрокоптера Mavic-4 и по полученным фото выбрали наиболее репрезентативные участки для заложения разрезов. Строили 3D-модели участков исследования. В наиболее репрезентативных участках закладывали опорные почвенные разрезы. В разрезах проводили морфолого-генетическое описание профилей и отбор образцов на химические и микробиологические анализы.

Определение органического углерода проводили по Тюрину методом влажного окисления со спектрофотометрическим окончанием [14]. Содержание карбонатов, pH водной вытяжки, содержание подвижных P_2O_5 и K_2O , емкости катионного обмена определяли по традиционным методикам [8], гранулометрический состав – пипеточным методом по Качинскому [26].

Оценку микробной биомассы, дающей респираторный отклик на внесение глюкозы (С–СИД), проводили методом субстрат-индуцированного дыхания [29]. Уреазную активность определяли индофенольным методом [36]. Фосфатазную активность оценивали методом Галстяна–Арутюнян [28].

Для оценки индекса олиготрофности микробного сообщества [21, 34] проводили посевы на твердые питательные среды. Олиготрофных микроорганизмов, использующих элементы питания из рассеянного состояния, учитывали на почвенном агаре следующего состава (г/л): почва – 200, агар – 20.

Для учета микроорганизмов, разлагающих растительные остатки, использовали богатую органическую среду состава (г/л): сухой питательный агар – 3, пептон – 3, триптон – 1, дрожжевой экстракт – 1, глюкоза – 1, агар – 20. Индекс олиготрофности рассчитывали по формуле $ПА/БС \times 100$, где ПА – численность КОЕ микроорганизмов, растущих на почвенном агаре, БС – численность КОЕ микроорганизмов, растущих на богатой среде.

Статистическую обработку данных проводили методом построения точечных диаграмм и методом главных компонент в программе Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Строение тела террасы и особенности свойств почв. Во всех изученных террасах можно выделить 4 части: 1 – область тылового шва террасы, 2 – центральная часть, 3 – прибровочная часть, 4 – бровка и откос террасы.

В области тылового шва террасы (эрозионная зона) происходила ежегодная припашка материала почвообразующей породы, вовлечение ее в пахотный горизонт и перемещение почвенно-грунтового материала вниз по склону.

В центральной части террасы (транзитно-метаморфическая зона) происходило активное измельчение первичного элювия почвообразующей породы в результате механического разрушения

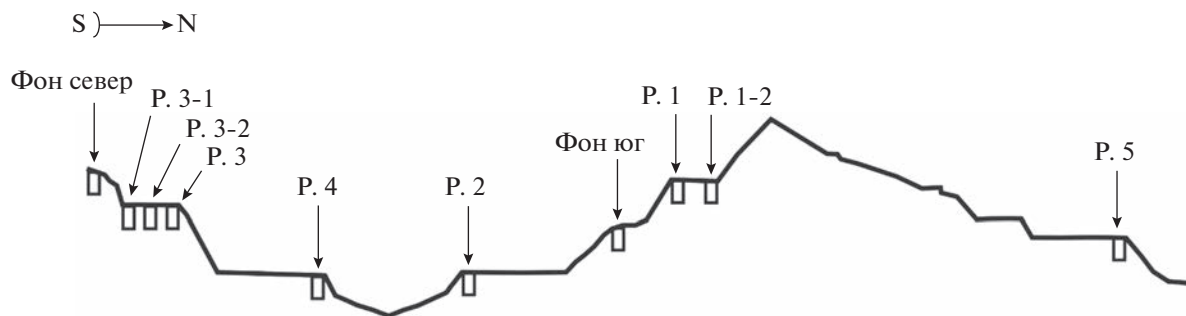


Рис. 3. Схема расположения почвенных разрезов.

пахотными орудиями и вследствие комплекса процессов выветривания. Здесь аккумулируется мелкозем, поступающий эоловым наносом и поверхностным стоком.

Основное скопление почвенно-грунтового материала находится в прибровочной части (аккумулятивная зона). В этой части террасы напашный материал хорошо гомогенизирован, однороден и обладает благоприятными водно-воздушными свойствами. Нередко сохраняется погребенная почва (не тронутая распахкой). Как правило, встречается археологический материал.

Бровка террасы (зона десерпции и почвенного крипа) представляет собой зону неустойчивого состояния почвы, где наблюдаются процессы солифлюкционной природы, которые нарушают естественное залегание материала тела террасы.

Таксономическая принадлежность почв террас. Ежегодное поступление материала почвообразующей породы в пахотный слой вследствие припашки позволяет отнести эти почвы к синлитогенному стволу [11]. При этом в пределах одной террасы можно выделить почвы двух отделов: в прибровочной части формируются стратоземы (тип темногумусовые), а в области тылового шва — агролитоземы (тип темногумусовые). Такие почвы, формирование стратифицированного профиля которых произошло в результате аграрной деятельности, было предложено выделять на новом подтиповом уровне — агростратифицированные [11]. Отметим, что таксономическая структура характерна для террас, почвы которых находятся в залежном состоянии: в настоящее время это относится к абсолютному большинству террасовых полей. В террасах, которые распахиваются в настоящее время, почвы в области тылового шва можно относить к стволу первичного почвообразования и диагностировать как агропетроземы, агрокарбоземы или переходные варианты.

Строение почвенных профилей террас. Исследуемые почвы имеют одинаковое строение профилей. Наиболее информативной частью террасы является прибровочная зона, где мощность почвенного профиля наибольшая. Здесь можно выделить горизонт AJrh, сформированный после прекращения распахки. Этот горизонт можно назвать *слоем запустения*. Вниз по профилю залегает серия пахотных горизонтов [RJ1pa], [RJ2pa], [RJ3pa] и т.д. Эти горизонты можно рассматривать как *слой функционирования* террасы. Под ними в отдельных случаях можно встретить верхний горизонт погребенной темногумусовой почвы [AU], существовавшей до момента возникновения террасы.

Морфологические свойства почв. Фоновые почвы. В качестве фоновых почв исследовали почвы нетеррасированных склонов северной и южной экспозиций. Во всех случаях профиль был пред-

ставлен темногумусовым горизонтом AU и переходным к породе горизонтом AC мощностью менее 10 см. На склонах северной экспозиции горизонт AU представлен средним суглинком темно-серого цвета мощностью 40–50 см. В нем может выделяться несколько подгоризонтов, отличающихся по цвету, структуре и сложению.

На склонах южной экспозиции горизонт AU более легкого гранулометрического состава светлого пепельно-серого цвета. Скелетность заметно выше. Встречаются крупные фрагменты сланца. Как правило, мощность почвенного профиля на склоне южной экспозиции менее 30 см.

Почвы террас. Морфологические свойства террасовых почв на склонах разной экспозиции заметно различались. На северных склонах в области тылового шва почвенный слой достигает 20 см, по мере приближения к прибровочной зоне его мощность увеличивается до 100 см и более. Выделяются следующие горизонты: AJrh мощностью до 10 см темно-серого цвета, комковатой структуры, постепенно переходящий в слабодифференцированную серию пахотных горизонтов [RJ1pa] и [RJ2pa]. На глубине 70–80 см в пахотном слое заметно возрастание темных тонов в окраске. Этот слой соответствует первому этапу распахки. С глубины 90–100 см залегает горизонт [AU] погребенной почвы, однородный, без крупных фрагментов сланца, темно-серый средний суглинок комковатой структуры.

Почвы склона южной экспозиции отличаются большей долей светлых тонов в окраске и слабой оструктуренностью. Горизонт AJrh (0–20 см) пепельно-серого цвета, легкосуглинистого гранулометрического состава, комковато-порошистой структуры. Слой функционирования имеет мощность до 150 см, в нем выделяется серия пахотных слоев [RJ1pa] и [RJ2pa]. Скелетность всех почв южных склонов превышает 50%. Почвообразующей породой во всех случаях являются глинистые сланцы с примесью известняка.

Химические и биологические свойства почв. Фоновые почвы. Свойства почв на склонах северной и южной экспозиции существенно различаются (рис. 4b). Это хорошо заметно по содержанию органического углерода (C_{org}), которое в верхнем горизонте северного склона достигает 5.1%, а на склоне южной экспозиции — 2.2% (табл. S1). Характерное различие в почвах северного и южного склонов наблюдается и по ряду других показателей. Так, на северном склоне значения микробной биомассы (МБ), емкость катионного обмена (ЕКО) и активность фермента уреазы (УА) больше в 2 раза, а значения фосфатазной активности (ФА) в 13 раз (табл. S1 и S3).

Значительный приход солнечной радиации на склон южной экспозиции вызывает более интенсивное выветривание и быстрое иссушение, что в

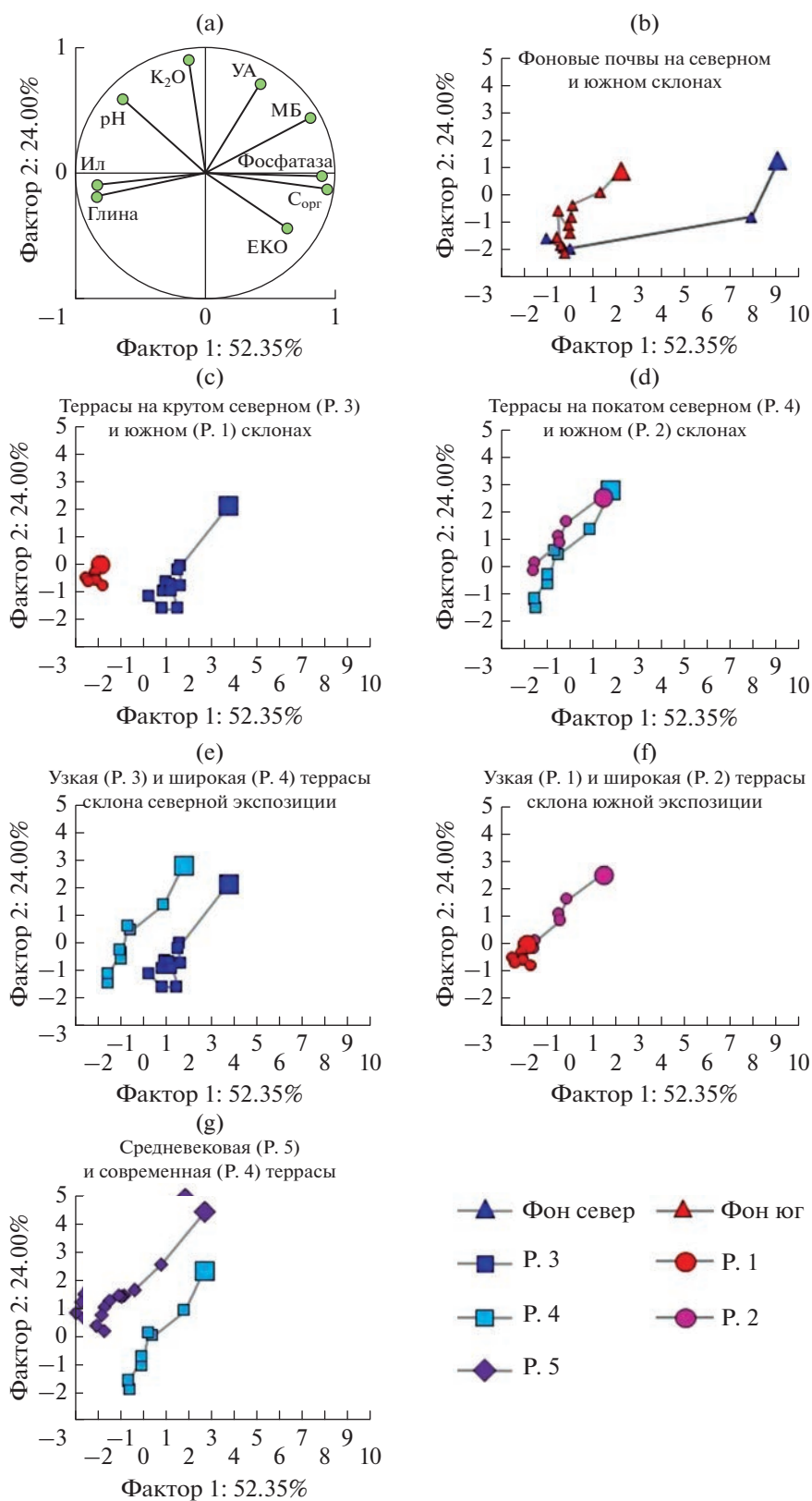


Рис. 4. Проекция химических и биологических характеристик почв (а) и диаграммы рассеивания для фоновых (b) и террасовых почв (c, d, e, f, g).

свою очередь приводит к повышенной щелочности (фон юг — рН 7.7, фон север — рН 6.6) и высокому содержанию подвижных форм P_2O_5 больше на 0.35 мг/100 г, и K_2O в 3 раза больше. Здесь доля илистых и глинистых частиц превышала в 1.5 раза значения северного склона (табл. S2).

Почвы террас. При создании террас всегда учитывался уклон местности. Расстояние между террасами вдоль склона выбиралось так, чтобы уклон поверхности террасы через несколько лет ее функционирования исключал возможность эрозионного размыва мелкозема. В результате на крутых склонах создавали узкие террасы, а на покатых более широкие. В этой связи представляется целесообразным рассмотреть отдельно эти два типа террас.

Террасы на крутых склонах северной и южной экспозиции. Террасирование склонов привело к изменению угла падения солнечных лучей, в результате изменился радиационный баланс почв [25] и связанный с этим комплекс почвенных свойств и процессов. При этом факт создания горизонтальной поверхности на склонах разных экспозиций привел к конвергенции ряда почвенных свойств, в то же время в ряде случаев увеличил дивергенцию по некоторым показателям, которая была до начала распахки и террасирования.

Сближение свойств террасовых почв относительно фоновых в значительной мере прослеживается по содержанию органического углерода, карбонатов и емкости катионного обмена. Также относительно фоновых почв террасирование склонов привело к повышению щелочности, причем как на северном, так и на южном склонах (на 0.3 рН).

В то же время различия некоторых показателей, таких как МБ, УА, ФА, в верхнем слое в результате террасирования увеличиваются (рис. 4с, табл. S4, S6). Особо следует отметить противоположную направленности изменений ряда почвенных свойств после террасирования. Так, интересная закономерность выявлена для подвижных форм фосфора и калия: вероятно, распахка как еще один фактор физического выветривания обусловила насыщение верхнего горизонта почв склона северной экспозиции подвижными формами P_2O_5 и K_2O . В результате значения этих показателей на склоне северной экспозиции стали больше, чем в фоновых почвах, тогда как в террасах на склоне южной экспозиции содержание P_2O_5 и K_2O стало меньше, чем было до террасирования.

В верхних слоях сельскохозяйственных террас на склонах разной экспозиции наблюдается значительная дивергенция по содержанию ила, в меньшей степени — по содержанию физической глины (относительно фоновых почв на разных экспозициях) (табл. S5).

Индекс олиготрофности, определяемый как отношение численности микроорганизмов, растущих на почвенном агаре к микроорганизмам, растущим на богатой среде, был выше в узких террасах на склоне южной экспозиции. Вероятно, это обусловлено более засушливыми условиями (чем суше, тем больше индекс олиготрофности [21, 32]), в таких условиях преобразование органического вещества происходит быстрее. Но в целом значения ПА и БС были выше на склоне северной экспозиции.

Различия свойств почв в слое функционирования террас менее выражены. В этот период происходило вовлечение в пахотный слой больших объемов минеральной массы, что повлияло на уменьшение большинства химических и микробиологических показателей в почвах, как северного, так и южного склонов.

Террасы на покатых склонах северной и южной экспозиции. В отличие от террас на крутых склонах, на участках со слабым уклоном наблюдается сближение почвенных свойств верхних горизонтов на склонах разных экспозиций (рис. 4d): происходит *конвергенция* свойств верхнего горизонта почв на склонах северной и южной экспозиции. Различия по большинству химических показателей ($C_{орг}$, рН, P_2O_5 , K_2O , ЕКО) и биологических свойств (МБ, УА, индекс олиготрофности) почв террас южного и северного склонов стали менее значительны. Единственным почвенным показателем, который унаследовал влияние экспозиции склона, оказалась фосфатазная активность, которая осталась больше в 3 раза на покатом склоне северной экспозиции.

В пахотных горизонтах большинство значений химических и биологических показателей уменьшается с глубиной. В отдельных горизонтах слоя функционирования террас нередко прослеживаются незначительные пики некоторых почвенных свойств (МБ, УА, рН, K_2O), вероятно, это связано с особенностями землепользования. При этом значения ЕКО, содержание ила, физической глины, индекса олиготрофности в слое функционирования часто больше, чем в слое запустения.

Варьирование почвенных свойств террас в пределах одной экспозиции склона. Почвы террас на крутых склонах северной экспозиции характеризуются высокими значениями ряда химических свойств (содержание $C_{орг}$, P_2O_5 , ЕКО) и биологической активности (значения МБ, УА, ФА). При этом в террасах на покатых склонах отмечены большие значения рН, содержания K_2O и индекса олиготрофности. В меньшей степени заметно превышение содержания ила и физической глины (рис. 4е).

Иная закономерность выявлена для почв террас южного склона (рис. 4f). Здесь узкие террасы

на крутом склоне характеризуются наименьшими значениями всех биологических показателей. Быстрое выветривание, обусловленное большим приходом солнечной радиации, отразилось на высоком содержании карбонатов, повышенной щелочности и высокой доле илистых и глинистых частиц. При сравнении содержание ила и глины в почвах установлено, что во всех случаях значения этих показателей были выше в почвах террас на крутых склонах, при этом профильная динамика была однотипной.

Террасы на разном удалении от села. Некоторые свойства почв сельскохозяйственных террас напрямую зависят от времени их использования и количества вносимых удобрений. В этом отношении весьма информативным оказалось изучение почв террасы на окраине села, которые, как предполагается, распаивались около 500 лет (рис. 4г). В слое заустения средневековой террасы отмечены повышенные значения некоторых показателей биологической активности, таких как МБ и УА. При этом значения последней были в 2.5 раза больше, чем в почвах террас, которые распаивались в XX в. Здесь наблюдаются высокие значения ЕКО (больше на 4.3 ммоль экв/100 г), подвижных форм фосфора (больше на 0.17 мг $P_2O_5/100$ г) и калия (больше на 16.7 мг $K_2O/100$ г), а также карбонатов (в 1.6 раза больше). Последнее обусловило увеличение щелочности (значения рН больше на одну единицу) (табл. S7). Отмечено некоторое превышение содержание илистой и глинистой фракций (табл. S8). Лишь значения фосфатазной активности в средневековой террасе были ниже, чем в современных террасах (в слое заустения меньше в 3 раза, а в слое функционирования в 4–6 раза) (табл. S9).

И в почвах средневековой террасы, и почвах современных террас в слое функционирования наблюдается закономерное уменьшение биологической активности и ряда химических показателей, за исключением содержания карбонатов, рН и ЕКО. В современных террасах в слое функционирования содержание $C_{орг}$ выше, что, вероятно, обусловлено меньшей выпаванностью почв. В то же время значения МБ и УА в средневековой террасе превышали аналогичные показатели почв современных террас, что свидетельствует о внесении органических удобрений. В слое функционирования средневековой террасы отмечены повышенные значения содержания K_2O , P_2O_5 , карбонатов и рН.

Пространственная неоднородность почв в пределах одной террасы. Результаты сравнительного анализа свойств почв тылового шва, центральной и прирвовочной частей террасы позволили выявить закономерности изменения основных химических свойств и биологической активности в пределах тела террасы (рис. 5).

В слое заустения наблюдается увеличение содержания органического углерода, P_2O_5 , K_2O , карбонатов и рН, активности ферментов фосфатазы и уреазы по мере приближения к прирвовочной части террасы (табл. S10 и S12).

Содержание $C_{орг}$ в почвах тылового шва террасы варьировало в пределах 1%. Здесь максимальное содержание зафиксировано в слое заустения (2.1%). В средней и прирвовочной части террасы максимальное содержание органического углерода было в погребенной почве и превышало 3%. Слой функционирования в этих зонах характеризуются наименьшими значениями $C_{орг}$. Аналогичная профильная динамика прослеживается по ЕКО, значениям микробной биомассы, активности фермента уреазы и, в меньшей мере, подвижных фосфатов. Повышенные значения перечисленных показателей на глубине 40–60 см в средней части и на глубине 100–120 см в прирвовочной части террасы соответствуют погребенной почве, а также первому этапу функционирования террасы.

Содержание илистых частиц и физической глины во случаях было больше в слоях функционирования террасы (табл. S11).

Содержание подвижного калия в слое заустения в прирвовочной зоне в 2 раза превышало аналогичный показатель в центральной части террасы и в 5 раз — в области тылового шва. Вниз по профилю этот показатель закономерно снижается, не имея характерных пиков, за исключением слоя в центральной части террасы на глубине 70 см.

Обратная закономерность выявлена для индекса олиготрофности: в слое заустения значения этого показателя были максимальны в области тылового шва террасы и снижались в 2 раза в центральной зоне и в 3 раза в прирвовочной зоне. В слое функционирования в большинстве случаев индекс олиготрофности был больше, чем в слое заустения. Максимальное значение данного показателя зафиксировано в центральной части террасы на глубине 10–20 см.

Интересная закономерность выявлена в верхнем горизонте почв тылового шва террасы. Здесь отмечено повышенные значения ЕКО индекса олиготрофности и микробной биомассы, что, вероятно, обусловлено поступлением материала гумусового горизонта почвы склона вышерасположенной террасы в результате плоскостного смыва.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Свойства почв террас на глинистых сланцах определяются тремя факторами: экспозиция склона, крутизна склона и особенности землепользования.

Влияние экспозиции склона в значительной мере нивелируется при террасировании, в результате происходит конвергенция почвенных свойств,

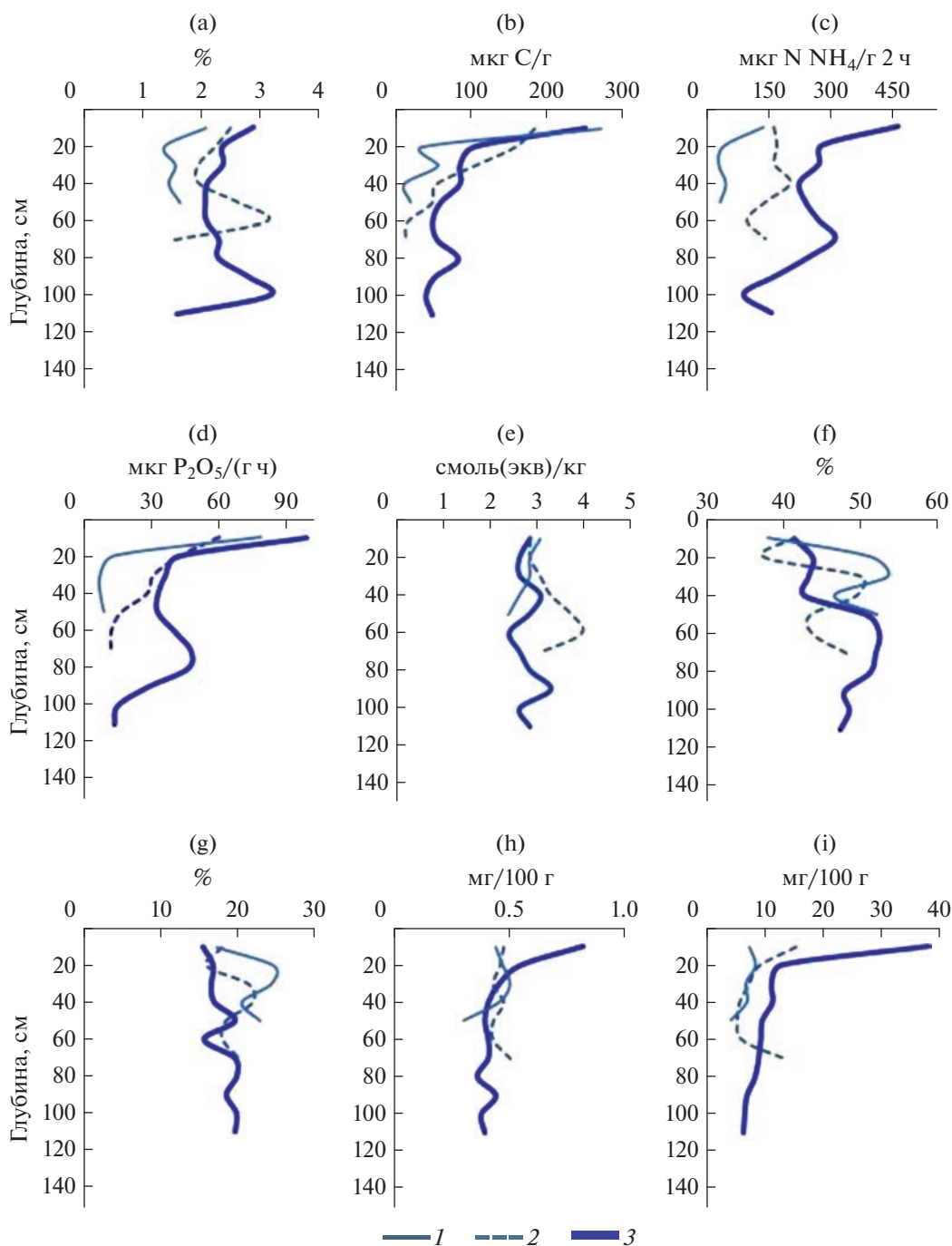


Рис. 5. Пространственная неоднородность свойств почв в пределах одной террасы: а – органический углерод, б – микробная биомасса (С–СИД), с – активность фермента уреазы, д – активность фермента фосфатазы, е – емкость катионного обмена, ф – содержание физической глины, г – содержание ила, h – подвижные фосфаты, i – подвижный калий, зоны: 1 – тыловой шов, 2 – центральная, 3 – прировочная.

однако этот эффект проявляется по-разному на склонах разной крутизны.

В большей степени конвергенция почвенных свойств проявилась в широких террасах на покатых склонах (до 15°): здесь большинство химиче-

ских и микробиологических показателей почв на северном и южном склонах различаются незначительно, за исключением фосфатазой активности. Таким образом, можно отметить следующую закономерность: чем шире полотно террасы, тем меньше влияние экспозиции.

В узких террасах, сформированных на крутых ($>20^\circ$) противоположных склонах, эффект экспозиции не только сохраняется, как и в почвах фона, но и в ряде случаев, усиливается при террасировании. Это видно по таким параметрам, как МБ, УА, ФА, содержание ила и физической глины.

Незначительная конвергенция почвенных свойств узких террас на разных склонах прослеживается лишь по содержанию $C_{орг}$, карбонатам и ЕКО.

Помимо экспозиции и крутизны склона, еще одним важным фактором, определяющим почвенные свойства террас, является продолжительность периода их функционирования и характер землепользования. В частности, земледельческие террасы, период использования которых около 500 лет, характеризуются высокими значениями химических свойств (ЕКО, подвижные P_2O_5 и K_2O) и биологической активности (МБ, УА), что свидетельствует о высоких нормах удобрений. В то же время эффект выпаванности здесь проявляется в виде низких значений $C_{орг}$ и фосфатазной активности.

Выявлены закономерности варьирования почвенных свойств в пределах тела одной террасы. Часть террасы, прилегающая к области тылового шва, характеризуется самыми низкими значениями $C_{орг}$, подвижных P_2O_5 и K_2O , активности уреазы и фосфатазы. В центральной части отмечено возрастание перечисленных химических и биологических показателей, а наибольшие из значений зафиксированы в слое запустения в прибровочной зоне. Исключением стали ЕКО и МБ, которые были больше в области тылового шва террасы. Вероятно, максимальные значения этих показателей связаны с поступлением материала гумусового горизонта почвы склона вышерасположенной террасы в результате плоскостного смыва.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Химические и микробиологические анализы выполняли при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-29-05205мк. Полевые работы в 2018 г. проводили в рамках госзадания № 0191-2019-0046.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Химические свойства почв и гранулометрический состав представлены в дополнительном файле ESM_Pinskoy, доступном по <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601335>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абдулаев К.А., Атаев З.В., Братков В.В. Современные ландшафты Горного Дагестана / Отв. ред. Абдурахманов Г.М. Махачкала: ДГПУ, 2011. 115 с.
2. Агларов М.А. Структурные метаморфозы в обществе как следствие адаптации к антропогенным ландшафтам: Восточный Кавказ // Вестник Дагестанского научного центра. 2010. № 46. С. 56–60.
3. Агларов М.А. Террасное земледелие в Нагорном Дагестане // Природа. 2008. № 12. С. 30–35.
4. Агларов М.А. Техника сооружения террасных полей и вопросы эволюции форм собственности у аварцев (до XX в.) // Учен. зап. ИИЯЛ Даг. филиала АН СССР. Т. 13. Махачкала, 1964. С. 193–205.
5. Акаев Б.А., Атаев З.В., Гаджиев Б.С., Гаджиева З.Х., Ганиев М.И., Гасангусейнов М.Г., Залибеков З.М., Исмаилов Ш.И. и др. Физическая география Дагестана / Ответственный редактор Акаев Б.А. Махачкала: Учебное пособие, 1996. 392 с.
6. Аличаев М.М., Казиев М.А., Султанова М.Г. Террасное земледелие Дагестана — история, и перспективы // Махачкала, 2018. С. 20–26.
7. Амирханов Х.А. Начало земледелия в Дагестане // Природа. 1983. № 2. С. 52–57.
8. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1970. 490 с.
9. Баламирзоев М.А., Мирзоев Э.Р., Аджиев А.М., Муфараджев К.Г. Почвы Дагестана. Экологические аспекты их рационального использования. Махачкала: Дагестанское книжное изд-во, 2008. 336 с.
10. Борисов А.В., Идрисов И.А., Коробов Д.С., Ельцов М.В., Савицкий Н.М., Плеханова Л.Н. Земледельческие террасы с межевыми откосами в горном Дагестане // Известия ДГПУ. Естественные и точные науки. 2016. Т. 10. № 4. С. 70–83.
11. Борисов А.В., Каширская Н.Н., Ельцов М.В., Пинской В.Н., Плеханова Л.Н., Идрисов И.А. Почвы древних земледельческих террас Восточного Кавказа // Почвоведение. 2021. № 5. С. 1–16.
12. Борисов А.В., Коробов Д.С., Идрисов И.А., Калинин П.И. Почвы земледельческих террас с подпорными стенками в горном Дагестане // Почвоведение. 2018. № 1. С. 26–36. <https://doi.org/10.7868/S0032180X17010038>
13. Виноградова В.В., Белоновская Е.А., Грачева Р.Г. Динамика альбедо, температуры поверхности и растительности в межгорных котловинах северного Кавказа по спутниковым данным // Четырнадцатая всерос. открытая конф. “Современные проблемы дистанционного зондирования земли из космоса”. М., 2016. С. 335.
14. Воробьева Л.А. Химический анализ почв. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1998. 272 с.
15. Воронов Н.И. Сборник статистических сведений о Кавказе, издаваемый Кавказским отделом Императорского географического общества М., 1869. Т. I. 653 с.
16. Гаглоева З.Д. Земледельческие орудия у Южных Осетин // Известия Юго-Осетинского научно-исследовательского института. 1957. № 8. С. 204–223.

17. Гаджиев М.С. К изучению земледелия Кавказской Албании // Проблемы истории, филологии, культуры выпуск VIII. Магнитогорск, 2000. С. 332–343.
18. Гегешидзе М.К. Террасное орошаемое земледелие в Грузии (опыт историко-этнографического исследования). Тбилиси: Мецниереба, 1990. 294 с.
19. Гмыря Л.Б. Орудия труда Паласа-Сыртского поселения // Горы и равнины северо-восточного Кавказа в древности и средние века. Махачкала, 1991. С. 182–188.
20. Давыдов О.М. Археология, этнография и фольклористика Кавказа: новейшие археологические и этнографические исследования на Кавказе. Мат-лы Междунар. научн. конф. М., 2010. С. 305–413.
21. Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Стретович И.В., Демкин В.А. Характеристика микробных сообществ степных подкурганов палеопочв Сарматского времени (I–IV вв. н.э.) // Почвоведение. 2009. № 7. С. 836–846.
22. Залибеков З.Г. Классификации и диагностика почв Дагестана. Махачкала: Изд-во Дагестанского центра АН СССР, 1982. 84 с.
23. Залибеков З.Г. Почвы Дагестана. Махачкала: ДНЦ РАН, 1998. 243 с.
24. Котович В.М. Верхнегунибское поселение — памятник эпохи бронзы горного Дагестана. Махачкала, 1965. С. 50, 60.
25. Пинской В.Н., Идрисов И.А., Каширская Н.Н., Ельцов М.В., Потапова А.В., Борисов А.В. Влияние экспозиции на химические и биологические свойства почв земледельческих террас Восточного Кавказа // Аридные экосистемы. 2022. Т. 28. № 2(91). С. 113–121.
26. Практикум по почвоведению / Под ред. Кауричева И.С. М.: Колос, 1973. 279 с.
27. Савинецкий А.Б. Вековая динамика пастбищных экосистем Центральной части Северного Кавказа за последние тысячелетия // Историческая экология диких и домашних копытных. История пастбищных экосистем. М., 1992. С. 165–166.
28. Хазиев Ф.Х. Методы почвенной энзимологии / Под ред. Киреевой Н.А., Мелентьева А.И. М.: Наука, 2005. 252 с.
29. Anderson J.P.E., Domsch K.H.A. Physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. V. 10(3). P. 215–221.
30. Azaiez N., Alleoua A., Baazaoui N., Qhtani N. Assessment of Soil Loss in the Mirabah Basin: An Overview of the Potential of Agricultural Terraces as Ancestral Practices (Saudi Arabia) // Open J. Soil Sci. 2020. V. 10(05). P. 100065.
31. Brown A.G., Fallu D., Walsh K., Cucchiaro S., Tarolli P., Zhao P., Pears B.R., Oost K., Snape L., Lang A., Albert R.M., Alsos I.G., Waddington C. Ending the Cinderella status of terraces and lynchets in Europe: The geomorphology of agricultural terraces and implications for ecosystem services and climate adaptation // Geomorphology. 2021. V. 379. P. 20.
32. Cambi M., Giambastiani Y., Giannetti F., Nuti E., Dani A., Preti F. Integrated Low-Cost Approach for Measuring the State of Conservation of Agricultural Terraces in Tuscany, Italy // Water. 2021. V. 13(2). P. 113. <https://doi.org/10.3390/w13020113>
33. Cucchiaro S., Paliaga G., Fallu D.J., Pears B.R., Walsh K., Zhao P., Van Oost K. et al. Volume estimation of soil stored in agricultural terrace systems: A geomorphometric approach // Catena. 2021. V. 207. P. 105687 p. 20.
34. Demkina T.S., Popova I.V., Demkin V.A. Characterization of the microbial communities in the modern and buried under kurgans soils of solonchik complexes in the dry steppes of the Lower Volga Region // Eurasian Soil Science. 2013. V. 7. P. 768–777. <https://doi.org/10.1134/S106422931307003X>
35. Die C., Wei W., Liding C. Effects of terracing on soil properties in three key mountainous regions of China // Geography and Sustainability. 202. V. 12(3). P. 195–206. <https://doi.org/10.1016/j.geosus.2021.08.002>
36. Kandeler E., Gerber H. Short-term assay of urease activity using colorimetric determination of ammonium // Biol. Fertile. Soils. 1988. V. 6(1). P. 68–72.
37. Ryabogina N., Borisov A., Idrisov I., Bakushev M. Holocene environmental history and populating of mountainous Dagestan (Eastern Caucasus, Russia) // Quater. Int. 2019. V. 516. P. 111–126. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.06.020>
38. Sabir M. The Terraces of the Anti-Atlas: From Abandonment to the Risk of Degradation of a Landscape Heritage // Water. 2021. V. 13(510). <https://doi.org/10.3390/w13040510>
39. Sam Turner, Tim Kinnaird, Gündar Varinlioğlu, Tevfik Emre Şerifoğlu, Elif Koparal, Volkan Demirciler, Dimitris Athanasoulis et al. Agricultural terraces in the Mediterranean: medieval intensification revealed by OSL profiling and dating // Antiquity. 2021. V. 95(381). P. 773–790. <https://doi.org/10.15184/aqy.2020.187>
40. Sando J.A., Huckleberry G., Hayashida F.M., Parcerro-Oubiña C., Salazar D., Troncoso A., Ferro-Vázquez C. Soils in ancient irrigated agricultural terraces in the Atacama Desert, Chile // Geoarchaeology. 2021. V. 37. P. 96–119. <https://doi.org/10.1002/gea.21834>
41. Spenser J.E., Hale G.A. The origin, nature, and distribution of agricultural terracing // Pacific Viewpoint. 1961. V 2(1). P. 1–121.
42. Stavi I., Rozenberg T., Al-Ashhab A., Argaman E., Groner E. Failure and Collapse of Ancient Agricultural Stone Terraces: On-Site Effects on Soil and Vegetation // Water. 2018. V. 10(10). P. 1400. <https://doi.org/10.3390/w10101400>
43. Yanru Wen, Till Kasielke, Hao Li, Bin Zhang, Haral Zepp. May agricultural terraces induce gully erosion? A case study from the Black Soil Region of Northeast China // Sci. Total Environ. 2021. V. 750. P. 141517. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141715>

Soils of Agricultural Terraces on Clay Shales in the Mid-Mountain Zone of the Eastern Caucasus

V. N. Pinskoy^{1, *}, I. A. Idrisov², N. N. Kashirskaya¹, M. V. Yeltsov¹, and A. V. Borisov¹

¹Institute of Physical, Chemical and Biological Problems of Soil Science, Russian Academy of Sciences, Pushchino, 142290 Russia

²Institute of Geology of the DNC, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, 375000 Russia

**e-mail: pinskoy@inbox.ru*

The article considers the chemical properties and biological activity of soils of agricultural terraces on clay shales in the mid-mountain zone of the Eastern Caucasus. It is established that the area of terraced plots in the southern zone of Shale Dagestan is about 264 km² of the territory. These soils are currently in a fallow state but represent a significant reserve of highly fertile erosion-resistant soils, the cultivation of which, unlike soils on consolidated rocks, is possible with the help of modern technology. The influence of slope exposure, steepness, terrace size, duration of the plowing period on the chemical properties and biological activity of soils has been studied. It is shown that for background soils outside the terracing zone, the slope exposure has a decisive influence. For terraced areas, the impact of exposure is less pronounced. The formation of a vertical terraced surface led to a change in the thermal regime, as a result of which the differences in chemical and microbiological properties of soils on the slopes of the northern and southern exposures became less pronounced. The leveling effect of terracing is most noticeable on relatively gentle slopes (12°–18°), where the width of the terraced canvas is greatest. On steep slopes (>20°) with narrow terraces, the influence of slope exposure on soil properties remains. At the same time, factors such as the duration of soil functioning and the features of agricultural technology have no less significant impact on soil properties. The regularities of changes in soil properties within the body of any single terrace have been established. The most fertile area within one terrace is the instrument part, where the profile depth is greatest. As we approach the rear seam of the terrace, a natural decrease in a number of biological and chemical indicators is observed.

Keywords: agricultural terraces, slope exposure, chemical composition, biological activity

УДК 631.4

ХИМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА АГРОЧЕРНОЗЕМОВ РАЗНЫХ ПОЗИЦИЙ НА СКЛОНЕ

© 2023 г. З. С. Артемьева^{a, *}, Н. Н. Данченко^a, Ю. Г. Колягин^b, Е. Б. Варламов^a,
Е. С. Засухина^c, Е. В. Цомаева^a, Б. М. Когут^a

^aПочвенный институт им. В.В. Докучаева,
Пыжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

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

^cФедеральный исследовательский центр “Информатика и управление” РАН,
ул. Вавилова, 44, корп. 2, Москва, 119333 Россия

*e-mail: artemyevazs@mail.ru

Поступила в редакцию 08.12.2022 г.

После доработки 23.12.2022 г.

Принята к публикации 24.12.2022 г.

Методом твердотельной ^{13}C -ЯМР-спектроскопии изучена химическая структура пулов органического вещества (ОВ) пахотных горизонтов полнопрофильного, эродированного и намытого агрочерноземов. Выявлено, что в эрозионной зоне имеют место два конкурирующих процесса, протекающих одновременно: разложение ОВ обнажившегося в результате эрозии ранее нижележащего горизонта и стабилизация вновь поступившего с растительными остатками культурных растений свежего ОВ (динамическое замещение ОВ). Аналитические данные позволяют утверждать, что процессы динамического замещения ОВ в эрозионной зоне эффективно компенсируют процессы разложения ОВ, о чем свидетельствуют максимально высокие величины отношения C/N всех исследованных пулов ОВ эродированного агрочернозема, наряду с отсутствием значимых различий в интегральных показателях их химической структуры. Постоянный вынос верхнего слоя почвы из эродированного агрочернозема с каждым эрозионным событием не позволяет полностью компенсировать потерю количества ОВ в нем. Во время транспортировки эродированного материала в аккумулятивную зону наиболее лабильная часть ОВ может быть минерализована. Соответственно, вновь поступающее в аккумулятивную зону ОВ более трансформировано по сравнению с таковым эродированного агрочернозема. Намытый агрочернозем характеризуется повышенным уровнем накопления органического углерода в почве в целом и во всех исследованных пулах ОВ. Следовательно, постоянное поступление ОВ с эродированной позиции склона с последующим его захоронением после каждого следующего эрозионного события, а также переупаковка/агрегирование вновь отложенного ОВ эффективно способствуют депонированию органического углерода в аккумулятивной зоне.

Ключевые слова: эрозия, стабилизация углерода, гранулоденсиметрическое фракционирование

DOI: 10.31857/S0032180X22601517, **EDN:** FQDGYL

ВВЕДЕНИЕ

Эрозия считается наиболее распространенной формой деградации почв, приводящей к чистой потере углерода (C) из почвенной системы [32]. В последние годы прошлого века было показано, что часть эродированного C может быть эффективно захоронена в местах отложения, а часть замещается на эрозионных формах рельефа [27, 37]. Стабилизация C изменяется на разных этапах эрозии почвы (отрыв, перенос, осаждение) в силу физических, химических и биологических факторов, а также меняющихся условий окружающей

среды (например, повышенной влажности в местах отложения) [19].

Считается, что, если скорость эрозии недостаточно велика, чтобы значительно замедлить продуктивность растений на эродирующих склонах, то часть удаленного в результате эрозии C замещается новым [15, 27]. В 1999 г. Харден с соавт. впервые ввели термин “динамическое замещение” для описания замещения C в эрозионных водосборных бассейнах на фоне его непрерывной потери. С тех пор термин “динамическое замещение” используется для обозначения замены C, потерянного в результате эрозии.

Эрозия и осаждение эродированного материала могут внести чистый положительный вклад в секвестрацию С, если (а) динамическое замещение эродированного С [26] и (б) снижение скорости разложения ОВ, отложенного на аккумулятивных участках по сравнению с эрозионными, в совокупности компенсируют потери с эрозионных позиций рельефа данного водораздела [15, 37].

Для оценки вероятности секвестрации С в денудационно-аккумулятивном ландшафте необходимо исследовать качественный состав ОВ почв, приуроченных к разным позициям на склоне. С этой точки зрения наиболее ценную и корректную информацию может предоставить твердотельная ^{13}C -ЯМР-спектроскопия [6, 10]. На данный момент в мире исследования химической структуры ОВ почв, подверженных эрозии, единичны [14, 23, 33], а в России — отсутствуют.

Объектами исследования послужили типичные черноземы [8], согласно международной классификации *Haplic Chernozem* [39], многофакторного полевого опыта ВНИИ земледелия и защиты почв от эрозии (Курская область, Медвенский район, с. Панино) на водораздельном плато и склоне северной экспозиции крутизной до 3° в слое 0–25 см после уборки урожая сельскохозяйственных культур.

На склоне выделяли следующие зоны: 1) отсутствие эрозии ($51^\circ 31' 744''$ N, $36^\circ 07' 272''$ E); 2) эрозионная (эрозионно-активная) ($51^\circ 32' 000''$ N; $36^\circ 07' 063''$ E); 3) преобладающей аккумуляции ($51^\circ 31' 807''$ N; $36^\circ 06' 004''$ E) [7]. Ранее установлено, что различные их сочетания приурочены к определенным формам рельефа, где формируются специфические элементарные почвенные структуры [1–4, 8]. Исследованы пахотные горизонты: полнопрофильного (1); эродированного (2); намытого агрочерноземов (3). Вариант 1 на водораздельном плато в условиях зернопаропропашного севооборота (чистый пар — озимая пшеница — кукуруза — ячмень), в год отбора образцов участок был под чистым паром. Вариант 2 — на склоне северной экспозиции 3° в условиях зернотравяного севооборота (озимая пшеница — ячмень + травы — многолетние травы — многолетние травы), в год отбора образцов участок был под озимой пшеницей. Вариант 3 — внизу склона северной экспозиции в условиях зернотравяного севооборота (озимая пшеница — ячмень + травы — многолетние травы — многолетние травы), в год отбора образцов участок был под озимой пшеницей.

Для выделения разных пулов ОВ применяли модифицированный вариант гранулоденсиметрического фракционирования, полная схема которого представлена ранее [12]. С помощью бромформ-этанольной смеси выделяли свободное ОВ ($\text{ЛФ}_{\text{СВ}}$ — легкие фракции (плотность $< 1.8 \text{ г/см}^3$). Да-

лее для разрушения агрегатов использовали ультразвуковой диспергатор зондового типа ЛУЗД-0.5К-02-00000 ПС (Криамид, Россия). Озвучивание (71 Дж/мл) образца почвы ($10 \text{ г} + 50 \text{ мл}$ деионизированной воды) осуществляли в течение 1 мин с последующим центрифугированием. Процедуру повторяли 15 раз. После удаления илистых частиц, с помощью бромформ-этанольной смеси выделяли агрегированное ОВ ($\text{ЛФ}_{\text{АГР}}$ — легкие фракции (плотность $< 1.8 \text{ г/см}^3$)). Все процедуры выделения выполняли в трехкратной повторности.

Соответственно, были выделены 4 пула ОВ: неагрегированное, свободное ($\text{ЛФ}_{\text{СВ}}$); агрегированное ($\text{ЛФ}_{\text{АГР}}$); ОВ илистой фракции (ил) и ОВ фракции остатка.

Содержание углерода (ТС) и азота (ТН) определяли методом каталитического сжигания на анализаторе *TOC Analyzer* (Shimadzu, Япония). Все измерения выполняли в трехкратной повторности.

Рентгендифрактометрический анализ илистых фракций проводили на анализаторе *HZG-4A X-ray* (Carl Zeiss Jena, Германия). Сметиты (индивидуальный смектитовый компонент) диагностировали по широким отражениям с пиками 1.45 нм на дифрактограммах воздушно-сухих образцов и $1.7\text{--}1.8 \text{ нм}$ на дифрактограммах образцов, сольватированных этиленгликолем.

Иллит (гидрослюдистый компонент) был диагностирован по наличию рефлексов в области 1.0 , 0.5 и 0.334 нм образцов, снятых в трех состояниях.

Каолинит диагностировали по наличию рефлексов в области 0.715 и 0.357 нм , не изменяющих параметров при сольватации образцов этиленгликолем и исчезающих при прокаливании при 550°C в течение 2 ч. В образцах каолинит представлен совершенной формой.

Хлорит диагностировали по наличию рефлексов в области в области 1.4 , 0.474 и 0.354 нм .

Для получения спектров пулов ОВ проводили пробоподготовку. Все образцы, кроме $\text{ЛФ}_{\text{СВ}}$, обрабатывали 10%-ной HF для удаления соединений железа, ухудшающих качество спектра, и концентрирования ОВ. К образцу добавляли раствор HF ($1 \text{ г} : 50 \text{ мл}$), встряхивали на шейкере (20 мин), настаивали 12 ч и центрифугировали, надосадочную жидкость отбрасывали. Количество обработок: $\text{ЛФ}_{\text{АГР}}$ — 2; ил — 3; остаток — 4. Осадок отмывали от кислоты дистиллированной водой до нейтрального pH супернатанта и сушили (60°C). Выход по С и N после деминерализации рассчитывали по формуле:

$$\text{Выход C(N)(\%)} = \frac{m_{\text{обр}} C(N)_{\text{обр}}}{m_{\text{необр}} C(N)_{\text{необр}}} \times 100\%,$$

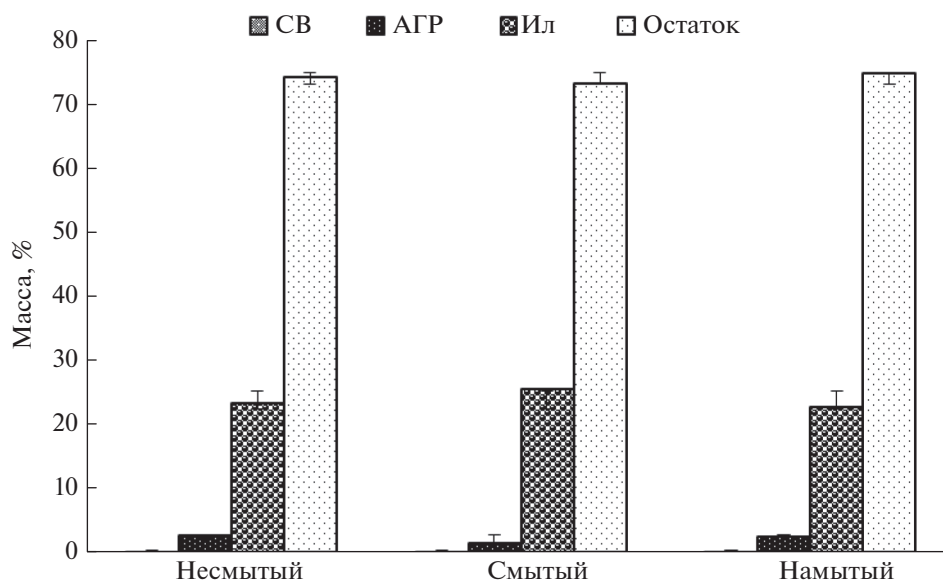


Рис. 1. Распределение массы разных пулов ОВ (мас. %) в агрочерноземах разной позиции на склоне. Здесь и далее: $n = 3$, “усики” — стандартная ошибка.

где $m_{\text{необр}}$ и $m_{\text{обр}}$ — масса необработанного и обработанного образцов, г; $C(N)_{\text{необр}}$ и $C(N)_{\text{обр}}$ — концентрация $C(N)$ в необработанном и обработанном образцах, г/г образца. Более подробно процедура пробоподготовки описана в работе [5].

Твердотельные CP-MAS ^{13}C -ЯМР-спектры образцов регистрировали на спектрометре Bruker Avance-II 400 WB (США) на частоте 100.4 МГц с использованием 4 мм датчика. Образцы помещали в циркониевый ротор диаметром 4 мм и вращали под “магическим” углом с частотой 12 кГц. Для получения спектров использовали импульсную последовательность с линейным изменением амплитуды радиочастотного поля при переносе поляризации, линейным снижением мощности 1H-канала от 100 до 70% и временем контакта 2 мс. Время задержки между импульсами 2 с. Шкалу химических сдвигов строили относительно сигнала CH_2 -группы твердого адмантана (38, 48 м.д.), который использовали в качестве вторичного внешнего стандарта.

Выделяли области, соответствующие следующим химическим типам углерода: алкильный Alk-C (0–47 м.д.), О-алкильный O-Alk-C (47–113 м.д.), ароматический Ar-C (113–160 м.д.), карбоксильный и карбонильный (160–214 м.д.). Рассчитывали следующие показатели ОВ: величину отношения $\text{Alk}/\Sigma\text{O-Alk}$ — интегральный показатель разложения/переработки ОВ [13], величину отношения $\Sigma\text{Ar}/\Sigma\text{Alk} + \text{O-Alk} + \Sigma\text{Ar}$ — характеризует степень ароматичности ОВ [28], индекс гидрофобности ОВ ($\text{HI}) = ((\text{Alk} + \text{Ar})/(\text{O-Me} + \Sigma\text{O-Alkyl} + \text{Carboxyl} + \text{Carbonyl} + \text{Phenolic}))$ [40].

Статистическую обработку результатов выполняли с использованием статистического пакета Microsoft Excel 2010. Выбранный уровень значимости $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Распределение массы разных пулов ОВ в агрочерноземах разной позиции на склоне представлено на рис. 1. Для дискретного ОВ (ЛФ_{CB} и $\text{ЛФ}_{\text{АГР}}$) и фракции остатка наблюдалась единая тенденция к уменьшению массы при переходе от полнопрофильной почвы к эродированной и далее к увеличению в намытом варианте.

Для илистой фракции наблюдалась иная тенденция: ее масса увеличивалась при переходе от полнопрофильной почвы к эродированной и далее уменьшалась в намытом варианте (рис. 2).

Увеличение количества илистой фракции в эродированном агрочерноземе сопровождалось увеличением в нем доли глинистых минералов с расширяющейся кристаллической решеткой (Sm). Наблюдалась отчетливая корреляционная зависимость между этими параметрами, которая носила линейный характер $R^2 = 0.69$.

Содержание C и N , а также отношения C/N представлены на рис. 3. Максимальные значения отношения C/N для всех исследованных пулов ОВ отмечены в эродированном агрочерноземе, что предполагает наличие в нем наиболее свежего ОВ.

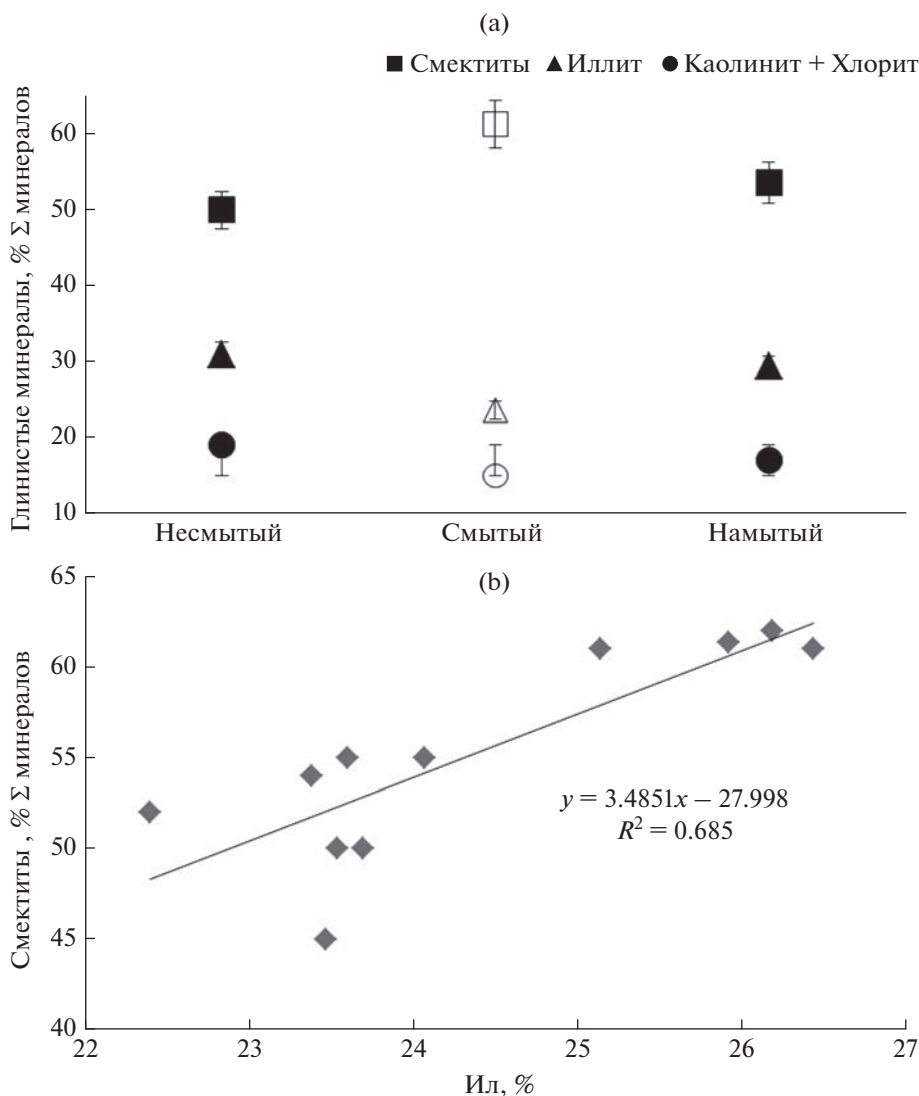


Рис. 2. Состав глинистых минералов (а) и зависимость между количеством илистой фракции и содержанием минералов с разбухающей фазой (Sm, % Σ глинистых минералов) (б) в илистой фракции агрочерноземов разной позиции на склоне.

КАЧЕСТВЕННЫЙ СОСТАВ ПУЛОВ ОВ В АГРОЧЕРНОЗЕМАХ РАЗНОЙ ПОЗИЦИИ НА СКЛОНЕ

Легкогидролизуемая часть ОВ

Наименьший выход по С и N (ЛФ_{АГР} и ил) наблюдался в эродированном агрочерноземе (табл. 1). Это может быть косвенным свидетельством “динамического замещения” ОВ на эрозионном участке склона [15, 17, 20, 27, 37]. Новообразованное в результате “динамического замещения” ОВ, по-видимому, обогащено, легко мобилизуемыми в кислой среде соединениями (лабильными фрагментами, например углеводами), о чем свидетельствуют максимально высокие величины отношения С/Н гидролизуемых частей ЛФ_{АГР} и илистой фракции, что предполагает наибольшую

степень “свежести” ОВ в эродированном агрочерноземе. Это согласуется с литературными данными, согласно которым поверхностные горизонты эрозионных позиций склона содержат более новое ОВ по сравнению с незэродированными и аккумулятивными позициями [14].

Можно предполагать, что степень физической защиты этого свежего ОВ неустойчивых в УЗ-поле микроагрегатов (ЛФ_{АГР} + ил) в эродированном агрочерноземе выше таковой в полнопрофильном и намытом вариантах за счет большего количества продуцируемых микроорганизмами клеящих и стабилизирующих агентов, что обеспечивает их большую стабильность. Об этом косвенно свидетельствует максимальное количество неустойчивых в УЗ-поле микроагрегатов именно в

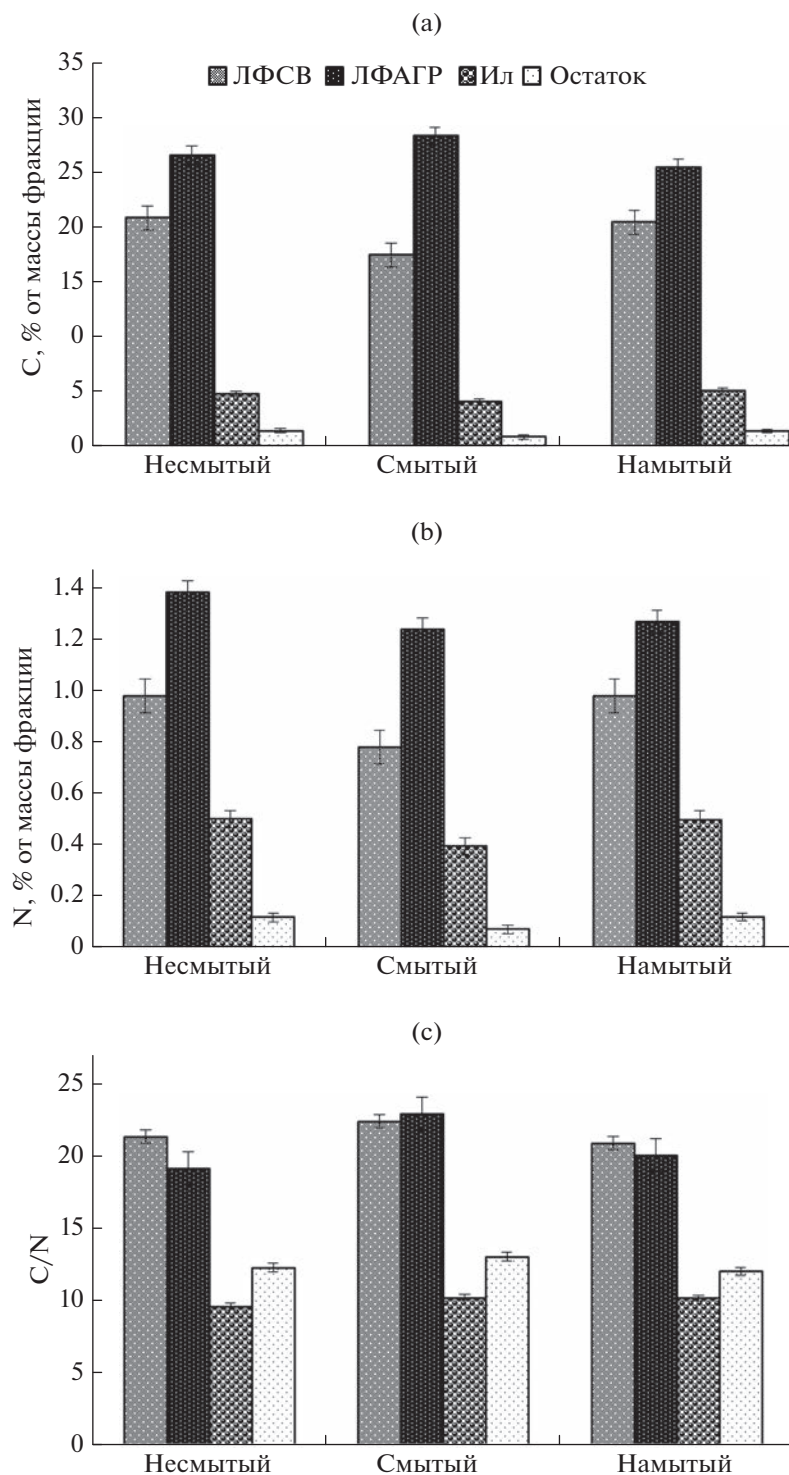


Рис. 3. Содержание С (а) и N (b) и отношение C/N (c).

эродированном агрочерноземе по сравнению с полнопрофильным и намытым вариантами (26.8 против 25.7 и 25.0 соответственно). Различия статистически достоверны ($t = 3.42$ для пары несмытый/смытый и $t = 4.94$ для пары смытый/намытый при $t_{\text{теор}} = 2.78$).

Аналогично компонентам неустойчивых в УЗ-поле микроагрегатов (ЛФАГР и ил), наименьший выход по С и N во фракции остатка, где локализуются устойчивые в УЗ-поле микроагрегаты, наблюдается в эродированном агрочерноземе. Видимо, это также является следствием

Таблица 1. Выход по массе, С и N после обработки 10%-ной HF

Образец	Вариант	Выход по			Фактор обогащения		C/N		
		массе	С	N	С	N	до HF-обработки	после HF-обработки	гидролизуемое ОВ
		%							
ЛФ _{АГР}	Несмытый	57	75	83	1.3	1.4	19.1	17.3	27.6
	Смытый	59	64	75	1.1	1.3	22.9	19.4	33.6
	Намытый	55	70	79	1.3	1.4	20.1	17.9	28.3
Ил	Несмытый	15	68	60	4.5	3.9	9.6	10.9	7.6
	Смытый	13	42	40	3.3	3.1	10.3	10.8	9.9
	Намытый	14	45	41	3.3	3.0	10.2	11.0	9.6
Остаток	Несмытый	14	72	72	5.1	5.2	12.3	12.2	12.5
	Смытый	7	56	49	7.6	6.6	13.0	14.8	11.2
	Намытый	13	75	61	5.6	4.6	12.0	14.7	8.7

динамического замещения ОВ на эродированной позиции склона, способствующего интенсивному обновлению устойчивых в УЗ-поле микроагрегатов, что подтверждается максимальной величиной отношения C/N в эродированном агрочерноземе по сравнению с таковой в полнопрофильном и намытом вариантах: 13 против 12.4 и 12 соответственно. В отличие от ОВ илистой фракции величина отношения C/N гидролизующей части ОВ фракции остатка уменьшалась в ряду: полнопрофильный > эродированный > намытый, и это предполагает: 1) частичный вынос наиболее лабильных компонентов ОВ фракции остатка из эродированного агрочернозема, который полностью не компенсируется за счет “динамического замещения” ОВ; 2) минерализацию части лабильных компонентов ОВ фракции остатка в процессе ее транспортировки в аккумулятивную зону.

Стабильная (негидролизующая) часть ОВ

Агрегированное ОВ (ЛФ_{АГР}). Спектры ЛФ_{АГР} агрочерноземов, приуроченных к разным позициям на склоне, различаются (табл. 2, рис. 4). Это проявляется, в первую очередь, в снижении количества О-Алк фрагментов в эродированном агрочерноземе (в 1.3 раза) относительно такового полнопрофильного агрочернозема, которое затем увеличивается на такую же величину в намытом агрочерноземе.

Величины вкладов доминирующих в О-Алк области спектра спиртовых групп имеют тенденцию к снижению в эродированном агрочерноземе (в 1.3 раза) с дальнейшим повышением в намытом (в 1.4 раза), что может указывать на частичный вынос из эрозионной зоны лабильных компонен-

тов, таких как углеводы и соединения N, вниз по склону и их отложение в аккумулятивной зоне.

Количество ароматических фрагментов в эродированном агрочерноземе увеличивается на 5% относительно такового полнопрофильного и затем снижается на такую же величину в намытом агрочерноземе.

Количество Алк фрагментов в эродированном агрочерноземе снижается в 1.3 раза относительно такового полнопрофильного, что согласуется с уменьшением количества липидов (в 1.4 раза).

Тем не менее, значимых различий в интегральных показателях химической структуры ЛФ_{АГР} в агрочерноземах разной позиции на склоне, за исключением степени ароматичности ОВ (ARI), не наблюдалось: степень разложения ОВ (DI) в эродированном агрочерноземе практически аналогична таковой полнопрофильного варианта (~0.63), что обусловлено одинаковой величиной потерь Алк и О-Алк фрагментов (в 1.3 раза), с незначительной тенденцией к ее уменьшению в намытом агрочерноземе (в 1.3 раза). Однако одинаковые величины DI в эродированном и полнопрофильном агрочерноземах не согласуются с максимальными величинами отношения C/N в эродированном агрочерноземе, как для ЛФ_{АГР} в целом (23 против 19 соответственно), так и его гидролизующей и негидролизующей частей: 34 против 28, и 19 против 17 соответственно. Это предполагает присутствие более свежего и менее разложенного ЛФ_{АГР} в эродированном агрочерноземе по сравнению с полнопрофильным вариантом, что согласуется с литературными данными [13].

ОВ илистой фракции. Спектры ОВ илистой фракции агрочерноземов, приуроченных к разным позициям на склоне в отличие от таковых ЛФ_{АГР}, различаются незначительно. Можно отметить незначительное снижение вклада Алк-фраг-

Таблица 2. Относительная интенсивность сигналов в ^{13}C -ЯМР-спектрах исследованных пулов ОВ, C/N, DI ($\text{Alk}/\Sigma\text{O-Alk}$) – индекс разложенности ОВ; ARI ($\Sigma\text{Ar}/\Sigma\text{Alk} + \text{O-Alk} + \Sigma\text{Ar}$) – индекс ароматичности ОВ; HI ($(\text{Alk} + \text{Ar})/(\text{O-Me} + \Sigma\text{O-Alk} + \text{COO} + \text{CHO} + \text{Ar-O})$) – индекс гидрофобности ОВ, а также количество липидов и пептидов

Вариант	Alk	$\Sigma\text{CH-O}$	$\Sigma\text{O-Alk}$	Ar	Ar-O	ΣAr	COO	CHO	DI	ARI	HI	C/N	Липиды	Полипептиды
Агрегированное ОВ (ЛФ _{АГР})														
Несмытый	12.2	10.1	19.2	37.9	11.6	49.5	15.7	3.4	0.63	0.61	1.00	19.2	5.9	15.8
Смытый	9.7	8.1	15.4	42.4	12.3	54.7	16.2	4.1	0.63	0.69	1.09	22.9	4.1	14.1
Намытый	9.7	11.6	20.9	38.0	11.8	49.8	16.5	3.2	0.46	0.62	0.91	20.1	3.6	15.3
ОВ илстой фракции														
Несмытый	25.6	16.6	28.0	22.3	6.6	28.9	16.6	0.9	0.91	0.35	0.92	9.7	15.7	25.0
Смытый	21.8	16.3	27.1	22.9	7.2	30.1	19.7	1.4	0.80	0.38	0.81	10.4	11.8	25.2
Намытый	22.5	16.4	27.7	22.3	7.1	29.4	19.3	1.0	0.81	0.37	0.81	10.2	12.7	24.8
ОВ фракции остатка														
Несмытый	20.3	13.6	24.7	27.3	8.3	35.6	18.5	1.0	0.82	0.44	0.91	12.40	11.4	22.5
Смытый	15.6	13.9	23.7	28.5	9.3	37.8	19.1	3.8	0.66	0.49	0.79	12.50	8.3	18.4
Намытый	17.3	14.6	24.9	28.2	9.2	37.4	18.8	1.5	0.70	0.47	0.84	11.80	9.4	20.0

ментов (в 1.2 раза), что согласуется с уменьшением количества липидов (в 1.3 раза). Уменьшение количества Alk-фрагментов и увеличение доли в них короткоцепочечных структур в эродированном агрочерноземе отражается в понижении индекса гидрофобности ОВ (HI) с 0.92 в полнопрофильном агрочерноземе до 0.81 в эродированном варианте, который не меняется в намытом варианте.

Фракция остатка. Спектры фракции остатка агрочерноземов, приуроченных к разным позициям на склоне, различаются. Это проявляется, в первую очередь, в снижении количества Alk-фрагментов в эродированном агрочерноземе (в 1.3 раза) относительно такового полнопрофильного, которое затем незначительно увеличивается в намытом варианте (в 1.1 раза). Снижение количества Alk-фрагментов согласуется с уменьшением количества липидов в эродированном агрочерноземе (в 1.4 раза).

Количество O-Alk в эродированном агрочерноземе практически не меняется относительно полнопрофильного, с незначительной тенденцией к уменьшению (23.7 против 24.7 соответственно).

Количество ароматических фрагментов в эродированном агрочерноземе увеличивается на 2% относительно такового полнопрофильного и остается практически на том же уровне в намытом агрочерноземе.

Индекс разложенности ОВ (DI) фракции остатка эродированного агрочернозема снижается в 1.2 раза относительно полнопрофильного агрочернозема (0.66 против 0.82 соответственно), а затем незначительно увеличивается в намытом агрочерноземе (0.70). Это согласуется с максимально высокой величиной отношения C/N ОВ

фракции остатка в эродированном агрочерноземе (12.5 против 12.4 и 11.8 в полнопрофильном и намытом вариантах соответственно). Это может указывать на присутствие большего количества свежего ОВ во фракции остатка эродированного агрочернозема по сравнению с таковым полнопрофильного варианта.

Таким образом, можно утверждать, что ОВ выделенных фракций эродированного агрочернозема в целом менее зрелое по сравнению с таковым полнопрофильного варианта, что находит отражение в интегральных показателях его химической структуры.

Основываясь на полученной информации, можно сформулировать общие тенденции изменения химической структуры исследованных пулов ОВ в разных зонах денудации–аккумуляции на склоне.

ЭРОЗИОННАЯ ЗОНА

В эрозионной зоне фиксируется наличие двух конкурирующих процессов, протекающих одновременно:

- разложение более старого ОВ ранее нижележащего горизонта,
- “динамическое замещение” ОВ *in situ*.

Активизация процессов разложения в эрозионной зоне является следствием обнажения более глубоких слоев почвы в результате частичного удаления поверхностного слоя с водными потоками. Выход на поверхность почвы нижележащего слоя (адвекция) и его расщепка способствуют разрушению структурных отдельностей и, соответственно, высвобождению ОВ, ранее защищенного внутри агрегатов. Добавление свежего

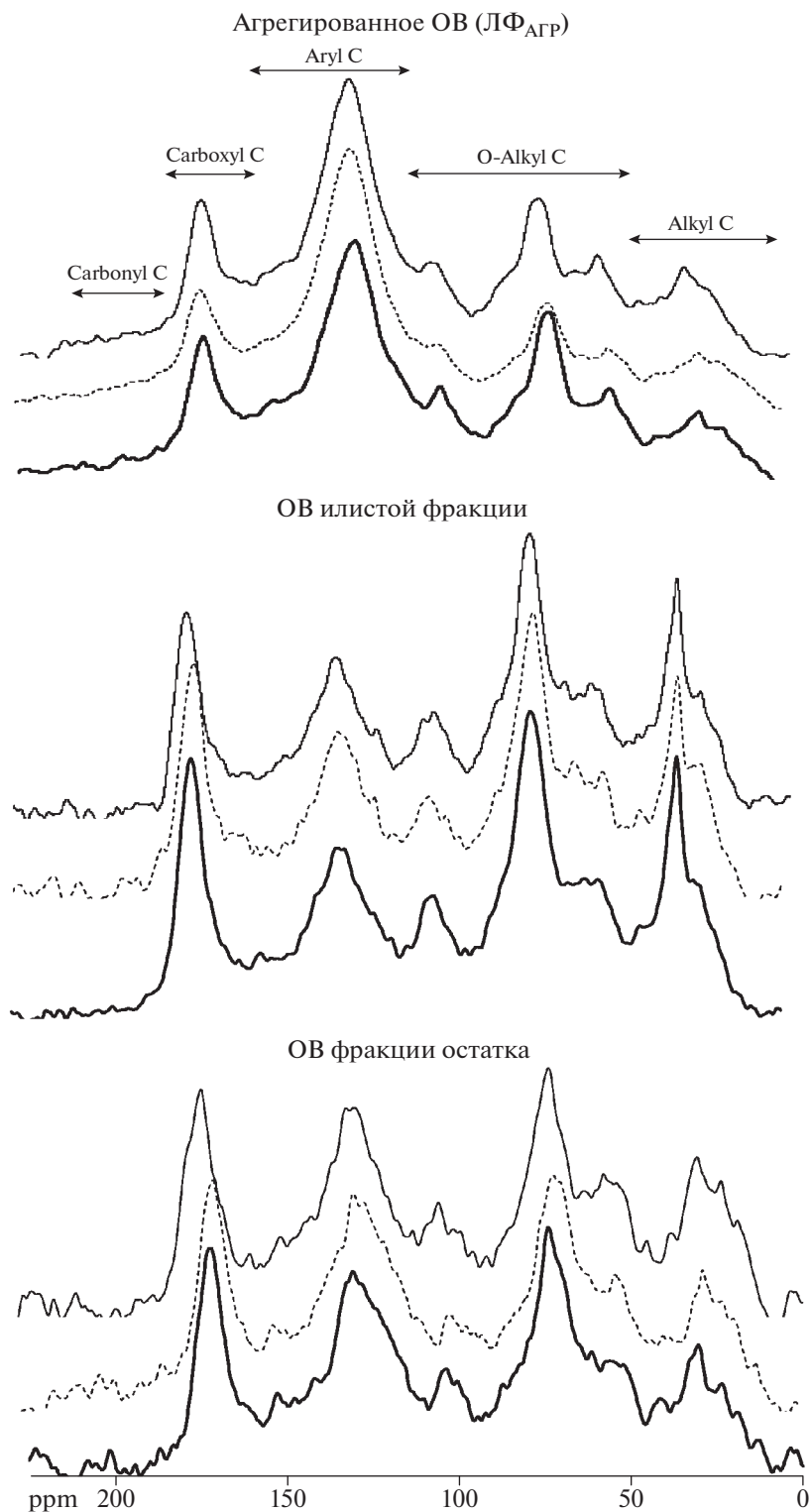


Рис. 4. Спектры твердофазной ^{13}C -ЯМР-спектроскопии, полученные для разных пулов ОВ (ЛФ_{АГР}, ил, остаток) в агрочерноземах разной позиции на склоне.

ОВ (культурные растения) и его смешивание с ОВ ранее нижележащего горизонта обеспечивает микробиоту легкодоступными энергетическими ресурсами и стимулирует разложение “старого”

ОВ, который до выхода на поверхность было инкапсулировано и физически защищено от микробной и ферментативной деградации внутри агрегатов и, соответственно, разлагалось более

медленными темпами [16, 18, 19, 21, 22, 31, 34]. Это находит отражение в уменьшении количества О-Alk фрагментов: ЛФ_{АГР} (в 1.3 раза), ил (в 1.03 раза), остаток (в 1.04 раза). Это сопровождается увеличением количества СООН- и СНО-групп: ЛФ_{АГР} (в 1.03 и 1.2 раза соответственно), ил (в 1.2 и 1.6 раза соответственно), остаток (в 1.03 и 3.8 раза соответственно).

Динамическое замещение ОВ на эрозионном участке склона, и как следствие, более “свежее” ОВ, подтверждается максимально высокими величинами отношения С/Н для всех исследованных пулов ОВ в эродированном агрочерноземе по сравнению с таковыми полнопрофильного и намытого вариантов: ЛФ_{АГР}: несмытый (19.2) < намытый (20.1) < смытый (22.9); ил: несмытый (9.7) < намытый (10.2) < смытый (10.4); остаток: намытый (11.8) < несмытый (12.4) < смытый (12.5).

Новообразованное ОВ обогащено лабильными фрагментами, о чем свидетельствуют максимально высокие величины С/Н гидролизуемых частей ЛФ_{АГР} и ОВ илистой фракции (компонентов неустойчивых в УЗ-поле микроагрегатов) в эродированном агрочерноземе по сравнению с таковыми в полнопрофильном и намытом вариантах: 34 против 28 (ЛФ_{АГР}), 9.9 против 7.6 и 9.6 (ил) соответственно.

Динамическое замещение ОВ в эродированном агрочерноземе эффективно компенсирует потерю качества ОВ в результате его частичного выноса из эрозионной зоны, о чем свидетельствуют интегральные показатели его химической структуры по сравнению с таковой полнопрофильного варианта: ЛФ_{АГР}: DI (0.63), HI (1.1 против 1.0 соответственно); ил: DI (0.80 против 0.91 соответственно), HI (0.81 против 0.92 соответственно); остаток: DI (0.66 против 0.82 соответственно), HI (0.79 против 0.91 соответственно).

Исключение отмечено лишь для ARI, которая чуть больше в эродированном агрочерноземе: ЛФ_{АГР}: 0.69 против 0.61 соответственно; ил: 0.38 против 0.35 соответственно; остаток: 0.49 против 0.44 соответственно, что может быть следствием выхода на поверхность почвенной массы более глубоких горизонтов.

АККУМУЛЯТИВНАЯ ЗОНА

В аккумулятивную зону поступает чуть более зрелое и переработанное ОВ, поскольку в процессе транспортировки эродированного материала из зоны денудации происходит его частичная минерализация, что подтверждается меньшей величиной отношения С/Н в намытом агрочерноземе по сравнению с таковой эродированного варианта: ЛФ_{АГР}: 20.1 против 22.9 соответственно; ил: 10.2 против 10.4 соответственно; остаток: 11.8 против 12.5 соответственно.

В аккумулятивной зоне в условиях постоянного захоронения поступающего ОВ с эродирующих позиций склона происходит активная переупаковка/агрегирование вновь отложенного ОВ в условиях поступления свежего ОВ растительных остатков культурных растений [14, 15, 26, 29, 30, 33, 35–37]. Известно, что большое количество свежего ОВ, в частности, растительных остатков способствует формированию агрегатов [11, 24, 25], что обеспечивает повышенную физическую защиту для ОВ [38], и, соответственно, способствует замедлению его оборота.

Следовательно, стабильная (негидролизуемая) часть ОВ в условиях осадконакопления меньше трансформируется и лучше сохраняется [14], что находит отражение в интегральных показателях химической структуры ОВ намытого агрочернозема по сравнению с таковым эродированного варианта: ЛФ_{АГР}: DI (0.46 против 0.63 соответственно), ARI (0.62 против 0.69 соответственно) и HI (0.91 против 1.1 соответственно), и практически идентичных показателях для илистой фракции: DI (0.81 против 0.80 соответственно); ARI (0.37 против 0.38) и HI (0.81). Исключение наблюдалось лишь для фракции остатка (устойчивые в УЗ-поле микроагрегаты), где интегральные показатели химической структуры отражают большую степень трансформации ОВ (например, DI: 0.70 против 0.66 соответственно; HI: 0.84 против 0.79 соответственно). Это свидетельствует в пользу минерализации наиболее лабильной части ОВ эродированного материала в процессе его транспортировки в аккумулятивную зону и, как следствие, относительного накопления более инертного ОВ, локализованного во фракции остатка [4].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные пионерные экспериментальные данные по химической структуре пулов ОВ агрочерноземов разной позиции на склоне позволили оценить вероятность секвестрации С в денудационно-аккумулятивном ландшафте. Анализ качественного состава легкогидролизуемой (лабильной) и негидролизуемой (стабильной) частей ОВ позволяет констатировать интенсивное новообразование ОВ *in situ* на эрозионной позиции склона (динамическое замещение), тем не менее, не компенсирующее количественные потери ОВ в результате эрозии; тогда как постоянное поступление ОВ с эрозионной позиции склона с последующим его захоронением с каждым следующим эрозионным событием, а также переупаковка/агрегирование вновь отложенного ОВ эффективно способствуют депонированию С в аккумулятивной зоне.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования проведены с привлечением оборудования Центра коллективного пользования “Функции и свойства почв и почвенного покрова” Почвенного института им. В.В. Докучаева.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Артемьева З.С.* Органические и органо-глинистые комплексы агрогенно-деградированных почв. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 48 с.
2. *Артемьева З.С.* Органическое вещество и гранулометрическая система почвы. М.: ГЕОС, 2010. 240 с.
3. *Артемьева З.С.* Органо-минеральные профили агрогенно-эрозионно-деградированных типичных черноземов Западной части Центрально-Черноземного района // *Агрохимия*. 2009. № 3. С. 1–8.
4. *Артемьева З.С., Зазовская Э.П., Засухина Е.С., Цомаева Е.В.* Изотопный состав углерода органического вещества водоустойчивых структурных отделностей типичного чернозема в контрастных вариантах землепользования // *Почвоведение*. 2023. № 3. С. 339–352.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X22601098>
5. *Данченко Н.Н., Артемьева З.С., Колягин Ю.Г., Когут Б.М.* Сравнительный анализ гумусовых веществ и органического вещества физических фракций чернозема типичного // *Почвоведение*. 2022. № 10. С. 1241–1254.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X22100033>
6. *Дымов А.А., Старцев В.В., Горбач Н.М., Паюсова И.В., Габов Д.Н., Доннерхак О.* Сравнение методов определения соединений углерода пирогенно измененных органических соединений // *Почвоведение*. 2021. № 11. С. 1332–1345.
<https://doi.org/10.31857/S0032180X2111006X>
7. *Ермолаев О.П.* Пояса эрозии в природно-антропогенных ландшафтах речных бассейнов. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1992. 147 с.
8. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с.
9. *Травникова Л.С., Артемьева З.С., Сорокина Н.П.* Распределение гранулоденсиметрических фракций в дерново-подзолистых почвах, подверженных плоскостной эрозии // *Почвоведение*. 2010. № 4. С. 495–504.
10. *Чуков С.Н., Лодыгин Е.Д., Абакумов Е.В.* Использование ¹³C ЯМР-спектроскопии в исследовании органического вещества почв (обзор) // *Почвоведение*. 2018. № 8. С. 952–964.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X18080026>
11. *Angers D.A., Giroux M.* Recently deposited organic matter in soil water-stable aggregates // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1996. V. 60. P. 1547–1551.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1996.03615995006000050037x>
12. *Artemyeva Z., Danchenko N., Kolyagin Yu., Kirillova N., Kogut B.* Chemical structure of soil organic matter and its role in aggregate formation in Haplic Chernozem under the contrasting land use variants // *Catena*. 2021. V. 204. P. 105403.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2021.105403>
13. *Baldock J.A., Oades J.M., Vassallo A.M., Wilson M.A.* Solid-state CP/MAS ¹³C NMR analysis of bacterial and fungal cultures isolated from a soil incubated with glucose // *Austr. J. Soil Res.* 1990. V. 28. P. 213–225.
<https://doi.org/10.1071/SR9900213>
14. *Berhe A.A., Harden J.W., Torn M.S., Kleber M., Burton S.D., Harte J.* Persistence of soil organic matter in eroding vs. depositional landform positions // *J. Geophys. Res. Biogeosciences*. 2012. V. 117. P. G02019.
<https://doi.org/10.1029/2011JG001790>
15. *Berhe A.A., Harte J., Harden J.W., Torn M.S.* The significance of the erosion induced terrestrial carbon sink // *BioScience*. 2007. V. 57. P. 337–346.
<https://doi.org/10.1641/B570408>
16. *Berhe A.A., Kleber M.* Erosion, deposition, and the persistence of soil organic matter: Mechanistic considerations and problems with terminology // *Earth Surf. Process. Landf.* 2013. V. 38. P. 908–912.
<https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2015.12.005>
17. *Billings S.A., Buddemeier R.W., Richter D.B., Van Oost K., Bohling G.* A simple method for estimating the influence of eroding soil profiles on atmospheric CO₂ // *Global Biogeochem. Cycles*. 2010. V. 24. P. GB2001.
<https://doi.org/10.1029/2009GB003560>
18. *Cheng W., Johnson D.W., Fu Sh.* Rhizosphere Effects on Decomposition // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 2003. V. 67(5). P. 1405–1417.
<https://doi.org/10.2136/sssaj2003.1418>
19. *Doetterl S., Berhe A.A., Nadeu E., Wang Z., Sommer M., Fiener P.* Erosion, deposition and soil carbon: A review of process-level controls, experimental tools and models to address C cycling in dynamic landscapes // *Earth-Science Rev.* 2016. V. 154. P. 102–122.
<https://doi.org/10.1016/J.EARSCIREV.2015.12.005>
20. *Fiener P., Dlugos V., Van Oost K.* Erosion-induced carbon redistribution, burial and mineralisation – Is the episodic nature of erosion processes important? // *Catena*. 2015. V. 133. P. 282–292.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.05.027>
21. *Fontaine S., Barot S.* Size and functional diversity of microbe populations control plant persistence and long-term soil carbon accumulation // *Ecol. Lett.* 2005. V. 7. P. 1075–1087.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00813.x>
22. *Fontaine S., Barot S., Barre P., Bdioui N., Mary B., Rumpel C.* Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply // *Nature*. 2007. V. 450. P. 277–280.
<https://doi.org/10.1038/nature06275>

23. *Jakab G., Szabó J., Szalai Z., Mészáros E., Madarász B., Centeri C., Szabó B., Németh T., Sipos P.* Changes in organic carbon concentration and organic matter compound of erosion-delivered soil aggregates // *Environ. Earth Sci.* 2016. V. 75. P. 144.
<https://doi.org/10.1007/s12665-015-5052-9>
24. *Jastrow J.D.* Soil aggregate formation and the accrual of particulate and mineral-associated organic matter // *Soil Biol. Biochem.* 1996. V. 28. P. 665–676.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(95\)00159-X](https://doi.org/10.1016/0038-0717(95)00159-X)
25. *Golchin A., Clarke P., Oades J.M.* The heterogeneous nature of microbial products as shown by solid-state C-13 CP/MAS NMR spectroscopy // *Biogeochem.* 1996. V. 34. P. 71–97.
<https://doi.org/10.1007/BF02180974>
26. *Gregorich E.G., Greer K.J., Anderson D.W., Liang B.C.* Carbon distribution and losses, erosion and deposition effects // *Soil Till. Res.* 1998. V. 47(3). P. 291–302.
[https://doi.org/10.1016/S0167-1987\(98\)00117-2](https://doi.org/10.1016/S0167-1987(98)00117-2)
27. *Harden J.W., Sharpe J.M., Parton W.J., Ojima D.S., Fries T.L., Huntington T.G., Dabney S.M.* Dynamic replacement and loss of soil carbon on eroding cropland // *Glob. Biogeochem. Cycles.* 1999. V. 13(4). P. 885–901.
<https://doi.org/10.1029/1999GB900061>
28. *Hatcher P.G., Schnitzer M., Dennis L.W., Maciel G.E.* Aromaticity of humic substances in soils // *Soil Sci. Soc. Am. J.* 1981. V. 45. P. 1089–1094.
<https://doi.org/10.2136/sssaj1981.03615995004500060016x>
29. *Kuhn N.J.* Erodibility of soil and organic matter, independence of organic matter resistance to interrill erosion // *Earth Surface Processes and Landforms.* 2007. V. 32(5). P. 794–802.
<https://doi.org/10.1002/esp.1486>
30. *Kuhn N.J., Hoffmann T., Schwanghart W., Dotterweich M.* Agricultural soil erosion and global carbon cycle, controversy over? // *Earth Surface Processes and Landforms.* 2009. V. 34. P. 1033–1038.
<https://doi.org/10.1002/esp.1796>
31. *Kuz'yakov Y., Friedel J.K., Stahr K.* Review of mechanisms and quantification of priming effects // *Soil Biol. Biochem.* 2000. V. 32. P. 485–1498.
[https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(00\)00084-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(00)00084-5)
32. *Lal R.* Soil erosion and the global carbon budget // *Environ. Int.* 2003. V. 29(4). P. 437–450.
[https://doi.org/10.1016/S0160-4120\(02\)00192-7](https://doi.org/10.1016/S0160-4120(02)00192-7)
33. *Liu S., Bliss N., Sundquist E., Huntington T.G.* Modeling carbon dynamics in vegetation and soil under the impact of soil erosion and deposition // *Glob. Biogeochem. Cycles.* 2003. V. 17(2). P. 1074.
<https://doi.org/10.1029/2002GB002010>
34. *Masiello C.A., Chadwick O.A., Southon J., Torn M.S., Harden J.W.* Weathering controls on mechanisms of carbon storage in grassland soils // *Global Biogeochem. Cycles.* 2004. V. 18(4). P. GB4023.
<https://doi.org/10.1029/2004GB002219>
35. *McCarty G.W., Ritchie J.C.* Impact of soil movement on carbon sequestration in agricultural ecosystems // *Environ. Poll.* 2002. V. 116. P. 423–430.
[https://doi.org/10.1016/S0269-7491\(01\)00219-6](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(01)00219-6)
36. *Smith S.V., Renwick W.H., Buddemeier R.W., Crossland C.* Budgets of soil erosion and deposition for sediments and sedimentary organic carbon across the conterminous United States // *Glob. Biogeochem. Cycles.* 2001. V. 15. P. 697–707.
<https://doi.org/10.1029/2000GB001341>
37. *Stallard R.F.* Terrestrial sedimentation and the carbon cycle: Coupling weathering and erosion to carbon burial // *Glob. Biogeochem. Cycles.* 1998. V. 12. P. 231–257.
<https://doi.org/10.1029/98GB00741>
38. *van Veen J.A., Paul E.A.* Organic carbon dynamics in grassland soils. 1. Background information and computer simulation // *Can. J. Soil Sci.* 1981. V. 61. P. 185–201.
<https://doi.org/10.4141/CJSS81-024>
39. *World reference base for soil resources 2014.* A framework for international classification, correlation and communication, Word Soil Resource Report 106. FAO. Rome. 2014. 181 p.
40. *Xu S., Silveira M.L., Ngatia L.W., Normand A.E., Soltenberger L.E., Reddy K.R.* Carbon and nitrogen pools in aggregate size fractions as affected by sieving method and land use intensification // *Geoderma.* 2017. V. 305. P. 70–79.
<https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2017.05.044>

Chemical Structure of Organic Matter of Agrochernoze of Different Alocalization on the Slope

**Z. S. Artemyeva^{1,*}, N. N. Danchenko¹, Yu. G. Kolyagin², E. B. Varlamov¹,
E. S. Zasukhina³, E. V. Tsomaeva¹, and B. M. Kogut¹**

¹*Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

³*Federal Research Center "Computer Science and Control", Russian Academy of Sciences, Moscow, 119333 Russia*

*e-mail: artemyevaz@mail.ru

The chemical structure of organic matter (OM) pools in agrochernoze confined to different zones of denudation-accumulation has been studied by solid-state ¹³C-NMR spectroscopy. It was revealed that in the erosion zone there are two competing processes occurring simultaneously: the decomposition of the "old" OM of the earlier underlying horizon and the stabilization of the fresh OM that has arrived with plant remains

of cultivated plants (dynamic replacement of OM). Analytical data allow us to assert that the processes of dynamic replacement of eroded OM in the erosive zone quite effectively compensate for the processes of OM decomposition, as evidenced by the highest C/N ratio of all the studied OM pools in the eroding agrochernozem, along with the absence of significant differences in the integral indicators of their chemical structure. However, the constant removal of the upper soil layer from the eroding agrochernozem during each erosion event does not allow one to fully compensate for the OM quantitative losses in it. During the transportation of eroded material to the accumulative zone, the most labile part of OM can be mineralized. Accordingly, the OM again entering the accumulative zone is more transformed than that of the eroding agrochernozem. Nevertheless, the alluvial agrochernozem is characterized by an increased level of C accumulation in the soil as a whole and in all the studied OM pools. Accordingly, it can be stated that the constant OM inputs from the eroding position with its subsequent burial with each subsequent erosion event, as well as the repacking/aggregation of newly deposited OM, very effectively contribute to the deposition of C in the accumulative zone.

Keywords: erosion, carbon stabilization, granulo-densitometric fractionation

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДЕРНОВО-ПОДЗОЛИСТОЙ ПОЧВЫ И ЕЕ РИЗОСФЕРЫ В ПОЛУВЕКОВОМ ПОЛЕВОМ ОПЫТЕ С ПРИМЕНЕНИЕМ РАЗНЫХ СИСТЕМ УДОБРЕНИЯ

© 2023 г. М. В. Семенов^a, * (ORCID: 0000-0001-6811-5793),

Н. А. Ксенофонтова^a, Д. А. Никитин^a (ORCID: 0000-0002-8533-6536),

А. К. Тхакахова^a (ORCID: 0000-0001-9375-2364), С. М. Лукин^b (ORCID: 0000-0002-1643-8109)

^a Почвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

^b Всероссийский научно-исследовательский институт органических удобрений и торфа — филиал «Верхневолжский ФАНЦ», Прянишникова ул., 2, Вяткино, Судогодский р-н, Владимирская обл., 601390 Россия

*e-mail: mikhail.v.semenov@gmail.com

Поступила в редакцию 06.10.2022 г.

После доработки 30.12.2022 г.

Принята к публикации 09.01.2023 г.

Изучено влияние разных систем удобрения на количественные показатели различных групп микроорганизмов внекорневой агродерново-подзолистой почвы (Umbric Albic Retisol (Aric)) и ризосферы картофеля и ячменя. Исследование проводили на базе длительного полевого опыта, в котором с 1968 г. применяются минеральная (NPK), органическая (навоз) и органо-минеральная (NPK + навоз) системы удобрения. Внесение органических удобрений на 25–100% повышало содержание углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) в почве и ризосфере по сравнению с почвой без удобрений, а применение минеральных удобрений, наоборот, снижало на 10–30%. Базальное дыхание и дыхательный коэффициент ($q\text{CO}_2$) увеличивались в ряду: без удобрений < NPK < NPK + навоз < навоз. Численность копий генов бактерий, архей и грибов существенно, в 1.5–2.5 раза, повышалась в условиях применения органических удобрений и снижалась в 2–2.5 раза под воздействием NPK. Соотношение грибы/бактерии по методу люминесцентной микроскопии изменялось от 32 до 100, а по результатам количественной ПЦР — от 0.10 до 0.92, при этом наименьшие значения были характерны для вариантов с внесением NPK, а наибольшие — с навозом. Таким образом, в целях поддержания стабильности системы почва—микроорганизмы—растение применяемые дозы минеральных удобрений должны компенсироваться внесением свежего органического вещества.

Ключевые слова: углерод микробной биомассы, базальное дыхание, соотношение грибы/бактерии, количественная ПЦР, минеральные удобрения, органические удобрения, микробиом

DOI: 10.31857/S0032180X22601220, **EDN:** FPEBGH

ВВЕДЕНИЕ

Современная стратегия интенсификации земледелия предусматривает формирование не только высокопродуктивных, но и одновременно стабильных агроценозов, устойчивых к изменениям климата и антропогенным стрессам. Традиционно одним из обязательных компонентов интенсификации земледелия является применение удобрений, как правило, в повышенных дозах [6]. Почва является олиготрофной средой, в которой подавляющая часть микроорганизмов (95–99%) большую часть времени обитает в условиях дефицита субстрата и находится в неактивном состоянии [33]. Систематическое применение минеральных и органических удобрений приводит к эвтрофикации почвы — искусственному обогащению почвенной среды легкодоступными суб-

стратами и биофильными элементами [9, 17, 18, 42, 53]. В этом случае большая часть микроорганизмов переходит в активное состояние, поэтому эвтрофикация почвы является важнейшим агроэкологическим фактором модуляции почвенного микробиома [29, 45, 47].

Применение физиологически кислых минеральных и органических удобрений сопровождается значительными сдвигами pH почвы — главного фактора, определяющего таксономическое разнообразие почвенного микробиома [20, 25, 34, 38, 44]. Внесение азота повышает численность нитрификаторов и денитрификаторов [45], а также меняет метаболический потенциал микробиома по разложению разных компонентов почвенного органического вещества [43, 53]. С органическими удобрениями в почву привносится большое

количество доступного органического вещества, макро- и микроэлементов, а также экзогенная микрофлора, что также отражается на прокариотном и грибном сообществах почвы [30, 36, 46, 53]. В целом минеральная система удобрения может приводить к сокращению микробной биомассы и микробного разнообразия [17, 28, 38, 45, 57], а органическая система удобрения — к повышению этих показателей [28, 37, 45].

Отрицательные последствия минеральных удобрений на микробное сообщество могут быть устранены внесением в почву свежего органического вещества с навозом, компостом или с растительной биомассой (солома, сидераты и др.), как это предусматривается органо-минеральной системой удобрения [17, 54]. Однако подавляющее большинство исследований по влиянию систем удобрения на микробные сообщества почвы проводится для минеральных и органических систем по отдельности [15, 22, 37, 54]. При этом редко рассматриваются легкие по гранулометрическому составу почвы, на которых внесение органического вещества приобретает особую значимость для поддержания плодородия [5, 7].

Почвенным микроорганизмам принадлежит ключевая роль в процессах включения секвестрированного органического вещества в почвенного органического вещества [19]. В этой связи возрастает важность микробиологических индикаторов секвестрации углерода почвой, одним из которых является отношение грибы/бактерии [14, 40]. Преобладание микобиоты и высокие значения отношения грибы/бактерии выявляют в почвах с повышенной секвестрационной способностью и более низкими значениями C/N [40, 48, 49]. Уменьшение отношения грибы/бактерии связывают со снижением секвестрационной способности почв [40].

При длительном внесении удобрений в почву поступает гораздо больше субстрата, чем от корней растений [12, 45]. В результате микробиом ризосферы растений может переходить на преимущественное потребление питательных веществ, поступающих с удобрениями [12], что приводит к ослаблению растительно-микробных взаимодействий [32]. В связи с этим, агрогенная эвтрофикация может существенно изменять состав, разнообразие и функциональную активность микробных сообществ ризосферы растений [3, 12, 38, 45, 47]. Поскольку ризосферный микробиом играет важную роль в росте, развитии и здоровье растений [4, 16, 41], исследование влияния систем удобрения на микробиологические показатели необходимо проводить не только во внекорневой почве, но и в ризосфере сельскохозяйственных культур.

Цель исследования — изучение влияния минеральной, органической и органо-минеральной

систем удобрения на биомассу и численность разных групп микроорганизмов во внекорневой супесчаной агродерново-подзолистой почве и в ризосфере сельскохозяйственных культур. Предполагали, что органические удобрения будут увеличивать, а минеральные удобрения уменьшать биомассу, численность клеток и соотношение грибов/бактерий, как в почве, так и ризосфере сельскохозяйственных культур (ячмень, картофель).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Почва. Исследования проводили на базе длительного полевого опыта, заложенного в 1968 г., Всероссийского научно-исследовательского института органических удобрений и торфа (ВНИИОУ) — филиале ФГБНУ «Верхневолжский ФАНЦ» в Судогодском районе Владимирской области (56°3'16" N, 40°29'28" E) с разными системами удобрения. Почва — агродерново-подзолистая супесчаная (Umbric Albic Retisol (Aric)). Культуры севооборота: однолетний люпин — озимая пшеница — картофель — ячмень. Изучали 4 системы удобрения: 1) без удобрений, 2) минеральная система удобрения (N100P50K120), 3) органо-минеральная система удобрения (навоз 10 т/га + N50P25K60) и 4) органическая система удобрения (навоз 20 т/га).

Почвенные образцы для микробиологических и молекулярно-биологических анализов отбирали общепринятыми способами с соблюдением требований по контролю микробиологической контаминации. Вначале вырезали монолит почвы в междурядье («внекорневая почва») размером 5 × 5 × 10 см. Из него отбирали смешанный образец почвы. Затем вырезали почвенный монолит с вегетирующим растением и отделяли крупные комки почвы. После обнажения корневой системы стряхивали присоединенную к корням массу почвы — ризосферу. Для выявления динамики и влияния физиологической стадии растений на ризосферный микробиом отбор образцов проводили дважды: 1) в третьей декаде июня, что соответствует началу колошения ячменя и началу бутонизации картофеля, 2) в начале августа (фаза молочной спелости ячменя и начало клубнеобразования картофеля). Всего отобрали 72 образца ризосферы и внекорневой почвы. Образцы всех вариантов отбирали в трехкратной повторности. Образцы почвы для определения микробной биомассы хранили в стерильных пакетах в течение месяца в холодильнике при температуре +4°C, для молекулярно-генетических анализов — в морозильной камере при –70°C. Для определения химических свойств почв использовали воздушно-сухие образцы.

Все почвенные образцы индексировали по схеме растение—ниша—система удобрений—срок отбора. Использовали следующие индексы для

вида культуры: W – ячмень, Р – картофель, ниши: В – почва, R – ризосфера, системы удобрений: N – без удобрений, M – минеральные удобрения, O – органические удобрения, X – органо-минеральные удобрения, срока отбора: 1 – июнь, 2 – август.

Химические свойства почвы. Содержание органического углерода ($C_{орг}$) и общего азота ($N_{общ}$) в почве определяли на автоматическом HCNS-анализаторе Leco 932 (США). Величины водного pH почвы измеряли потенциометрическим способом при соотношении почва : вода, равном 1 : 2.5. Содержание подвижных соединений фосфора и калия определяли по методу Кирсанова в вытяжке 0.2 М HCl.

Определение углерода микробной биомассы, базального дыхания и метаболического коэффициента. Углерод микробной биомассы ($C_{мик}$) определяли с помощью метода субстрат-индуцированного дыхания (СИД) [1]. К навеске почвы добавляли водный раствор глюкозы и через 3.5–5 ч после инкубации при 22°C измеряли концентрацию CO_2 в газовой фазе на газовом хроматографе Кристал Люкс 4000М (Россия). Скорость СИД выражали в мкл $C-CO_2/(г\text{ почвы ч})$. Углерод микробной биомассы рассчитывали по формуле:

$$C_{мик} (\text{мкг C/г почвы}) = \\ = \text{СИД (мкл C-CO}_2/(\text{г почвы ч}) \times 40.04 + 0.37.$$

Базальное дыхание (БД) определяли как СИД, только вместо раствора глюкозы в почву добавляли воду. Время инкубации флаконов с почвой составляло 24 ч. Скорость БД выражали в мкг $C-CO_2/(г\text{ почвы ч})$.

Удельное дыхание микробной биомассы (микробный метаболический коэффициент, qCO_2) рассчитывали как отношение скорости базального дыхания к микробной биомассе: $БД/C_{мик} = qCO_2 (\text{мкг C-CO}_2/(\text{мг } C_{мик} \text{ ч}))$.

Биомассу прокариот оценивали с помощью метода люминесцентной микроскопии с применением флуоресцентного красителя акридина оранжевого (микроскоп Биомед 5 ПР ЛЮМ (Россия)) при увеличении 1000× с масляной иммерсией [8]. Десорбцию клеток с почвы проводили при помощи ультразвуковой установки УЗДН-1 (2 мин, сила тока 0.40 А, частота 22 кГц). Число клеток прокариот на 1 г субстрата рассчитывали по формуле:

$$N = S_1 an / VS_2 C,$$

где N – число клеток на 1 г субстрата; S_1 – площадь препарата, $мкм^2$; a – количество клеток в одном поле зрения (усреднение производится по всем препаратам); n – показатель разведения бактериальной смеси, мл; V – объем капли, наноси-

мой на стекло, мл; S_2 – площадь поля зрения микроскопа, $мкм^2$; C – навеска субстрата, г. Длину актиномицетного мицелия в 1 г образца, NMA, определяли по формуле:

$$NMA = S_1 an / v S_2 c \times 10^6,$$

где S_1 – площадь препарата, $мкм^2$; a – средняя длина фрагментов актиномицетного мицелия в поле зрения, $мкм$; n – показатель разведения суспензии, мл; v – объем капли, наносимой на стекло, мл; S_2 – площадь поля зрения микроскопа, $мкм^2$; c – навеска образца, г.

Биомассу грибов определяли методом люминесцентной микроскопии с применением флуоресцентного красителя калькофлуора белого [8]. Учет спор и длины мицелия осуществляли на люминесцентном микроскопе Биомед 5 ПР ЛЮМ (Россия) при увеличении 400×. Десорбцию клеток с почвы проводили при помощи вортекса MSV-3500 (Латвия) при скорости 3500 об./мин в течение 10 мин. Количество грибных спор на 1 г субстрата рассчитывали по формуле:

$$M = [(4an) / p] \times 10^{10},$$

где M – количество спор в 1 г почвы; a – среднее число спор в поле зрения; p – площадь поля зрения, $мкм^2$; n – показатель разведения. Длину грибного мицелия в 1 г образца, NMA, определяли по формуле:

$$NMA = S_1 an / v S_2 c \times 10^6,$$

где S_1 – площадь препарата, $мкм^2$; a – средняя длина фрагментов мицелия в поле зрения, $мкм$; n – показатель разведения суспензии, мл; v – объем капли, наносимой на стекло, мл; S_2 – площадь поля зрения микроскопа, $мкм^2$; c – навеска образца, г. Грибную биомассу (мг/г почвы) рассчитывали, полагая, что плотность спор равна 0.837 г/см³, а плотность мицелия – 0.628 г/см³ [11]. Содержание грибной биомассы на грамм сухой почвы рассчитывали с учетом ее влажности.

Экстракция тотальной ДНК из почвы и количественная ПЦР. Тотальную ДНК выделяли с помощью набора DNeasy PowerSoil ProKit (Qiagen, Германия) и гомогенизатора Precellys 24 (Bertin Technologies, Франция) при скорости 6500 об./мин (40 с). Количественную оценку содержания рибосомальных генов микроорганизмов осуществляли методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в реальном времени. Для амплификации целевых участков ДНК разных групп микроорганизмов использовали следующие праймеры: Eub338/Eub518 – для бактерий, arc915f/arc1059r – для архей, ITS1f/5.8 S – для грибов [45]. Проводили калибровку зависимости интенсивности флуоресценции от логарифма концентрации ДНК стандарт-

ных растворов, по которой определяли численность копий генов в образцах с помощью программного обеспечения CFX Manager. В качестве контроля для бактерий использовали растворы клонированных фрагментов рибосомального оперона *Escherichia coli*, для архей — штамма FG-07 *Halobacterium salinarum*, для грибов — *Saccharomyces cerevisiae* Meyen 1 B-D1606. Реакцию проводили по следующему протоколу: 1) 95°C — 3 мин, 2) денатурация двухцепочечной ДНК при 95°C — 10 с, 3) отжиг праймеров на матрице при 50°C — 10 с, 4) удлинение цепи ДНК при 72°C — 20 с, 5) считывание значений флуоресценции, 49-кратное повторение этапов 2–5. Анализ кривых плавления проводили для проверки размера амплифицированных продуктов. ПЦР проводили для трех повторностей образца с пересчетом на средние значения содержания копий генов.

Статистический анализ данных и визуализацию экспериментальных значений проводили с помощью R 4.2.1. Соответствие экспериментальных данных нормальному распределению проверяли критерием Шапиро–Уилка ($p > 0.05$). Для оценки различий между средними значениями разных вариантов эксперимента проводили дисперсионный анализ методом One-Way ANOVA с проверкой нормальности распределения ошибок, гомогенности дисперсий и идентичности размера выборок. Поправку на множественные сравнения делали с помощью post-hoc — теста Тьюки. Тесноту и достоверность связей между химическими и микробиологическими свойствами почв оценивали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. В качестве поправки на множественные сравнения применяли поправку Холма–Бонферрони. Для многомерного анализа данных использовали метод главных компонент.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Химические свойства почвы. Значения pH образцов агродерново-подзолистой почвы находились в диапазоне от 4.96 до 7.07 (табл. 1). В почве с внесением органических удобрений величины pH были выше по сравнению с другими вариантами. Отмечалось увеличение pH в образцах второго срока отбора под ячменем во внекорневой почве и в ризосфере. Содержание органического углерода ($C_{орг}$) варьировало в диапазоне от 0.6 до 1.26%, увеличиваясь в ряду: без удобрений < NPK < NPK + навоз < навоз. Содержание общего азота в почве вариантов находилось в пределах от 0.07% в варианте без удобрений до 0.12% в варианте с внесением органических удобрений. Отношение C/N в почве вариантов варьировало в диапазоне от 8.2 до 11.9. Наименьшие значения C/N соответствовали образцам с минеральной системой удобрения, наибольшие — с органической системой. Вне зависимости от системы удобрения, в

ризосфере сельскохозяйственных культур отмечалось снижение содержания NO_3^- и увеличение содержания NH_4^+ по сравнению с внекорневой почвой. Внесение удобрений для всех систем приводило к увеличению содержания подвижного калия и фосфора в 2–4 раза по сравнению с почвой без удобрений.

Углерод микробной биомассы ($C_{мик}$). Содержание $C_{мик}$ варьировало от 104 до 509 мкг/г почвы (рис. 1а). Отмечался существенный рост на 25–100% значений $C_{мик}$ в образцах с внесением органических удобрений. Длительное внесение минеральных удобрений, напротив, приводило к снижению $C_{мик}$ на 20–48% по сравнению с неудобренным контролем. Содержание углерода микробной биомассы при смешанной системе удобрения было выше, чем при минеральной системе, но ниже, чем при органической, занимая промежуточное положение. В ризосфере картофеля и ячменя наблюдался рост в 1.3–1.6 раз микробной биомассы по сравнению с внекорневой почвой, при этом ризосферный эффект был особенно значим на второй срок отбора. Определяющими факторами содержания углерода микробной биомассы были экологическая ниша ($F = 364, p < 0.0001$) и система удобрения ($F = 129, p < 0.0001$). Отношение $C_{мик}/C_{орг}$ находилось в диапазоне от 1.4 до 5.7%, с максимумом в ризосфере под ячменем (рис. 1б).

Влияние минеральных удобрений на углерод микробной биомассы зависит от многих факторов, прежде всего, от pH [28, 57]. В мета-анализе на основе 107 выборок 64 долгосрочных (в среднем 37 лет) полевых испытаний было показано, что при значениях pH почвы < 5.0 внесение минеральных удобрений негативно влияло на $C_{мик}$ [28]. В настоящем исследовании применение минеральных удобрений понижало pH до 4.96–5.30, что в условиях кислых почв может служить основной причиной уменьшения содержания углерода микробной биомассы ($C_{мик}$). Для других типов почв с кислой реакцией среды также наблюдался негативный эффект минеральных удобрений на $C_{мик}$ [10, 13, 29, 39, 45].

В предыдущих исследованиях отмечалось, что внесение органических удобрений приводит к росту значений $C_{мик}$ в 1.5–2.5 раза [7, 10, 39, 45]. Данный эффект вызван активацией и ростом потенциально активных либо покоящихся почвенных микроорганизмов при поступлении свежего органического вещества, в то время как большинство привнесенных с навозом экзогенных микроорганизмов погибает спустя несколько недель [21, 39, 46, 56].

В отличие от предыдущих исследований [29, 45], принадлежность к разной экологической нише (внекорневая почва или ризосфера) оказывала

Таблица 1. Основные химические свойства почвы внекорневой зоны и ризосферы

Индекс образца	pH _{H₂O}	C _{орг}	N _{общ}	C/N	NO ₃ ⁻	NH ₄ ⁺	P ₂ O ₅ подв	K ₂ O _{подв}
		%			мкг/г			
PBN1	5.74	0.61	0.07	9.2	52.5	8.2	31.0	68.9
PBM1	5.17	0.71	0.09	8.2	55.0	28.4	123.0	312.3
PBO1	5.86	1.11	0.11	10.6	23.4	14.7	165.0	303.9
PBX1	5.65	0.82	0.08	10.0	27.5	9.0	130.0	223.5
PRN1	5.97	0.66	0.07	9.7	3.2	12.2	30.0	143.6
PRM1	5.35	0.81	0.09	8.5	11.2	17.4	82.0	194.9
PRO1	6.28	1.23	0.12	11.5	6.8	26.8	158.0	323.1
PRX1	5.71	0.89	0.09	10.2	3.5	17.1	99.0	205.1
WBN1	6.12	0.64	0.07	10.6	2.8	6.7	46.0	71.8
WBM1	5.05	0.73	0.09	9.5	24.0	25.6	129.0	257.7
WBO1	6.11	1.12	0.11	9.7	4.6	9.4	125.0	183.8
WBX1	5.80	0.81	0.08	8.6	5.4	6.1	150.0	192.6
WRN1	6.30	0.70	0.07	11.5	3.7	13.9	39.0	212.5
WRM1	5.53	0.80	0.09	9.9	6.6	28.1	153.0	291.3
WRO1	6.35	1.26	0.12	10.9	4.0	11.7	121.5	297.2
WRX1	5.89	0.93	0.09	8.7	7.8	26.5	121.0	398.7
PBN2	6.00	0.60	0.07	9.3	52.5	8.2	31.0	68.9
PBM2	5.25	0.69	0.08	8.6	55.0	28.4	123.0	312.3
PBO2	5.90	1.13	0.10	11.4	23.4	14.7	165.0	303.9
PBX2	5.95	0.81	0.08	9.8	27.5	9.0	130.0	223.5
PRN2	6.25	0.71	0.07	9.8	3.2	12.2	30.0	143.6
PRM2	5.43	0.78	0.09	8.8	11.2	17.4	82.0	194.9
PRO2	6.24	1.23	0.10	11.9	6.8	26.8	158.0	323.1
PRX2	6.11	0.91	0.09	10.4	3.5	17.1	99.0	205.1
WBN2	6.32	0.63	0.07	9.8	2.8	6.7	46.0	71.8
WBM2	4.96	0.72	0.08	8.7	24.0	25.6	129.0	257.6
WBO2	6.89	1.13	0.11	10.3	4.6	9.4	125.0	183.8
WBX2	5.88	0.79	0.08	9.8	5.4	6.1	150.0	192.6
WRN2	6.41	0.67	0.07	10.0	3.7	13.9	39.0	212.5
WRM2	5.30	0.75	0.09	8.7	6.6	28.1	153.0	291.3
WRO2	7.07	1.24	0.12	10.7	4.0	11.7	121.5	297.2
WRX2	5.94	0.88	0.09	10.2	7.8	26.5	121.0	398.7

даже большее влияние на распределение углерода микробной биомассы, чем система удобрения. Это вызвано тем, что в настоящем исследовании дозы минеральных и органических удобрений были в среднем в 2 раза ниже, чем в предыдущих работах. Кроме того, площадь экспериментальных делянок в данном эксперименте была значительно больше, чем в упомянутых исследованиях, что не позволяло провести идентичное и равномерное распределение удобрений по всей поверхности участков. Как следствие, создавались участки с повышенными и пониженными дозами

удобрений, что приводило к неравномерному влиянию удобрений на микробиом почвы и ризосферы на разных участках полей. В результате этого ризосферный эффект оказывался очень сильным даже при длительном внесении удобрений в почву.

Структура микробной биомассы. Биомасса прокариот составляла от 1.38 до 5.56 мкг/г почвы, а численность их клеток — от 5.60×10^8 до 2.37×10^9 кл./г почвы соответственно (табл. S1). Минимальные значения биомассы и численности прокариот выявлены в почве без удобрений под ячменем, а

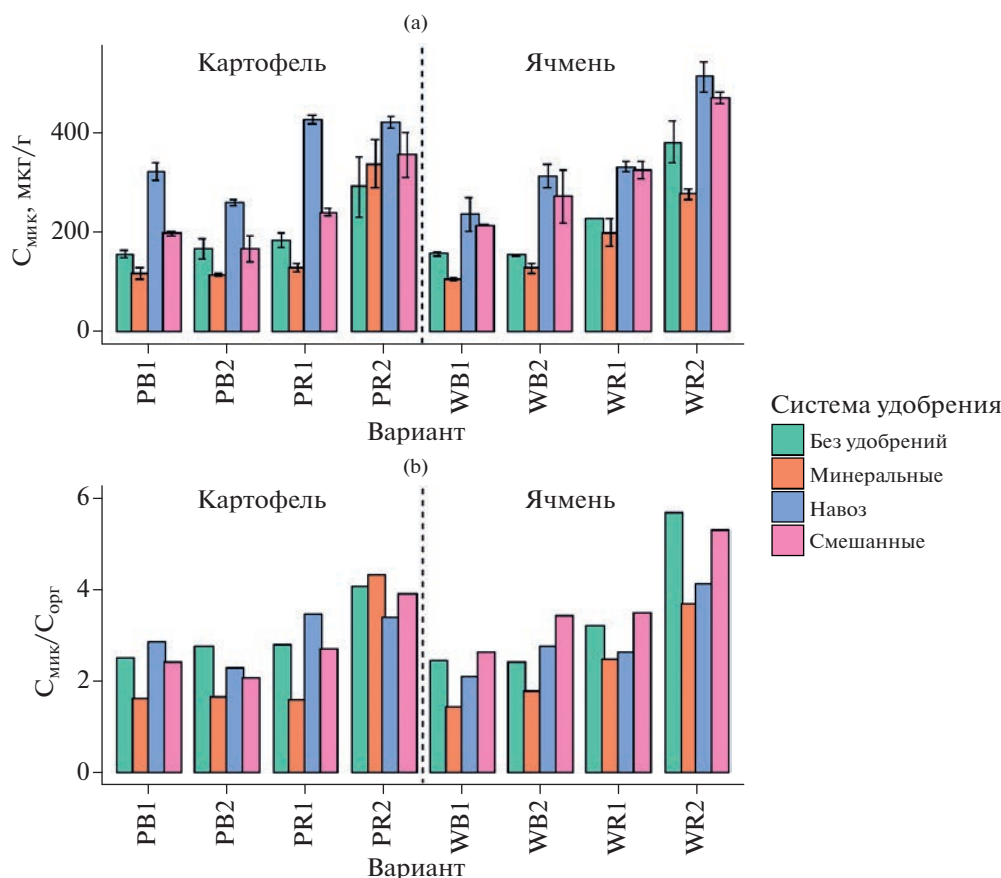


Рис. 1. Углерод микробной биомассы (а) и его доля в общем органическом углероде (б) почвы. Здесь и далее: культуры: W – ячмень, P – картофель, ниши: В – почва, R – ризосфера, срока отбора: 1 – июнь, 2 – август.

максимальные – в ризосфере картофеля с органо-минеральными удобрениями. Доля мицелия актиномицетов в биомассе прокариот варьировала от 4% в ризосфере ячменя с органо-минеральными удобрениями до 30% в почве с органическими удобрениями под картофелем. Биомасса прокариот была представлена преимущественно одноклеточными формами. Длина актиномицетных гиф коррелировала с его долей в биомассе прокариот и составляла от 3.14 до 31.33 м/г почвы.

Биомасса грибов варьировала в диапазоне от 65 до 474 мкг/г почвы (табл. S2). Минимальные значения грибной биомассы выявлены в почве с минеральными удобрениями, а максимальные – в ризосфере ячменя с органическими удобрениями. Доля мицелия – активного компонента грибной биомассы – варьировала от 12 до 81%. Наименьшая длина грибных гиф (14.5 м/г почвы) выявлена в почве с минеральными удобрениями, а наибольшая (193.6 м/г почвы) отмечена в ризосфере с органическими удобрениями под ячменем. Все показатели, характеризующие биомассу грибов, повышались ко второму сроку отбора. При внесении минеральных удобрений отмеча-

лось уменьшение биомассы грибов и длины мицелия, а при органической системе удобрения происходило увеличение этих показателей. Во всех образцах ризосферы биомасса грибов была больше по сравнению с внекорневой почвой. Численность одноклеточных грибных propagул (спор и дрожжей) в образцах составляла 10^5 – 10^6 кл./г почвы. Большая часть (85–100%) propagул микобиоты представлена мелкими формами 2–3 мкм, а численность крупных propagул не превышала 10^3 кл./г почвы.

Базальное дыхание и дыхательный коэффициент $q\text{CO}_2$. Интенсивность БД варьировала от 0.17 до 0.67 мкг С– CO_2 /(г ч) (рис. 2а). Наибольшие значения БД отмечались в ризосфере картофеля и ячменя с внесением органических удобрений для обоих сроков отбора. Высокие величины БД были характерны для образцов со смешанной системой удобрения. Наименьшие значения БД отмечались во внекорневой почве и в ризосфере картофеля и ячменя без удобрений. Факторами, определяющими интенсивность базального дыхания, были ниша ($F = 412$, $p < 0.0001$) и система удобрений ($F = 159$, $p < 0.0001$).

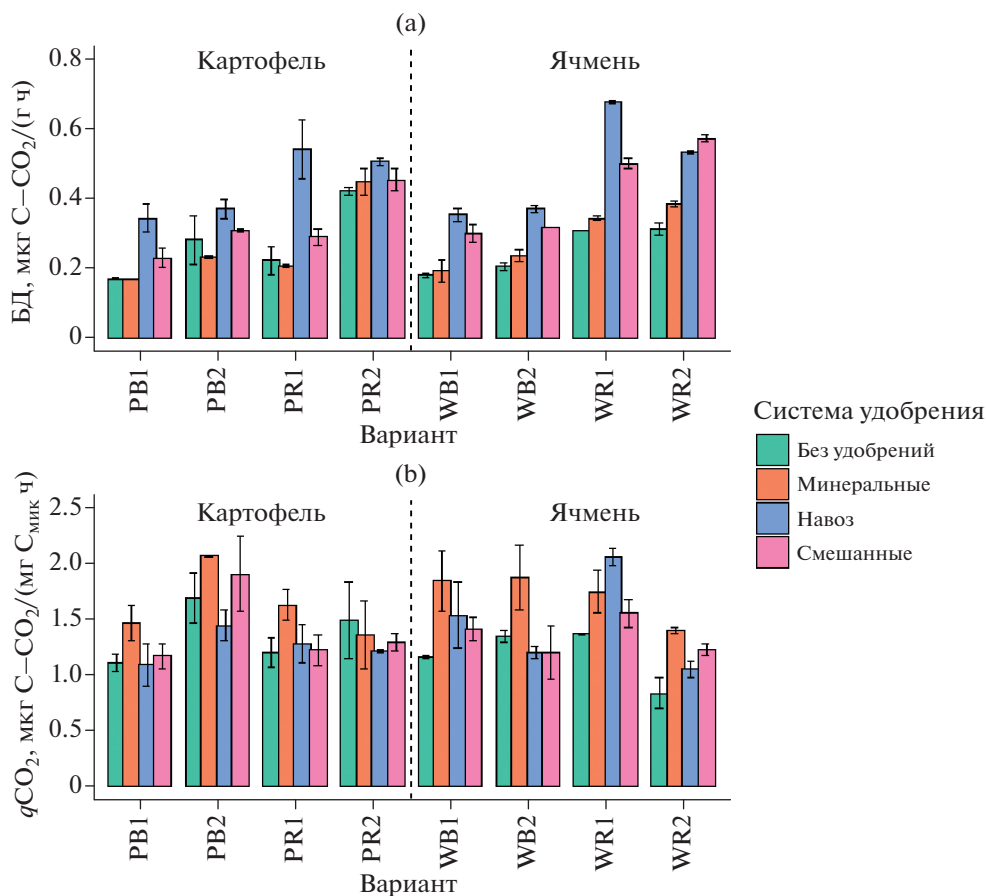


Рис. 2. Базальное дыхание почвы (а) и величины дыхательного коэффициента $q\text{CO}_2$ (б).

В ризосфере БД было в 1.3–1.6 раз больше, чем во внекорневых зонах почвы. Органические удобрения существенно (до 2.5 раз) повышали БД по сравнению с другими системами удобрения, особенно в первый срок отбора. Для обоих сроков отбора образцов отмечено повышение БД в ряду: без удобрений < NPK < NPK + навоз < навоз. В образцах ризосферы второго срока отбора с применением органической и смешанной систем удобрения отмечалось увеличение интенсивности БД по сравнению с первым сроком отбора.

Система удобрения зачастую является решающим фактором, определяющим микробиологическую активность пахотной почвы [15, 56]. Данные, полученные в исследовании, коррелируют с ранее опубликованными работами для дерново-подзолистых почв [2, 7] и серых почв [45]. Однако в некоторых исследованиях было отмечено положительное влияние минеральных удобрений на интенсивность БД [26, 31]. Поскольку БД и $\text{C}_{\text{мик}}$ коррелируют друг с другом, влияние минеральных удобрений на активность БД определяется, прежде всего, их воздействием на микробную биомассу [3, 13].

Величины коэффициента $q\text{CO}_2$ находились в пределах от 0.83 до 2.05 в зависимости от варианта (рис. 2b). Значения $q\text{CO}_2$ возрастали в образцах с внесением минеральных и органических удобрений по сравнению с контролем. Метаболический коэффициент был больше в первом сроке отбора по сравнению со вторым. Также можно отметить увеличение метаболического коэффициента в ризосфере ячменя. Значения коэффициента $q\text{CO}_2$ определялись в основном совместным влиянием срока отбора и вида сельскохозяйственной культуры ($F = 66, p < 0.0001$) и нишей ($F = 72, p < 0.0001$).

Численность копий генов бактерий варьировала от 1.3×10^9 до 3.3×10^{10} копий генов/г почвы (рис. 3a). Внесение минеральных удобрений резко снижало численность копий генов в 1.5–2.5 раза, а использование смешанной или органической систем, наоборот, существенно повышало в 2–2.5 раза количество бактериальных генов в почве. Этот результат подтверждается рядом исследований [24, 27, 45]. Срок отбора также был важным фактором, определяющим содержание генов бактерий. В образцах, отобранных в июне, количе-

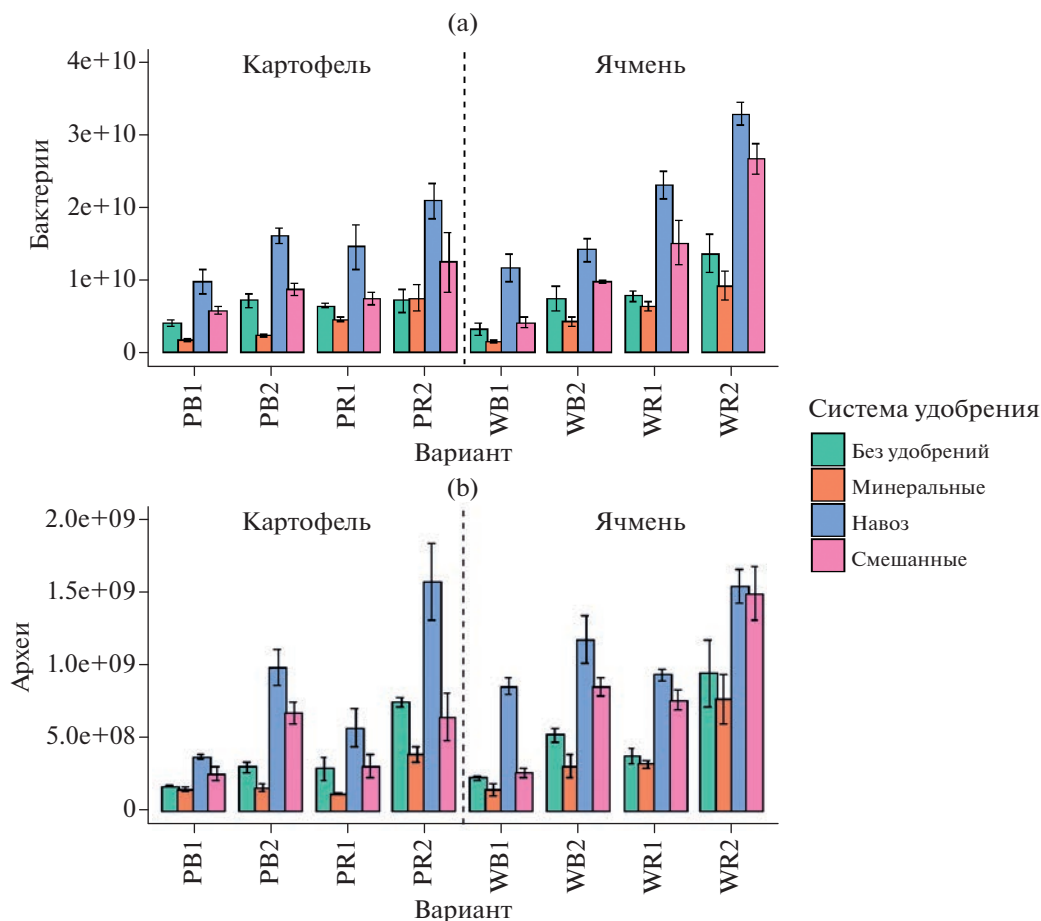


Рис. 3. Численность генов микроорганизмов в почве методом количественной ПЦР (копий генов/г): бактерии (а), археи (б).

ство бактериальных генов было меньше, чем в августе. Количество копий генов бактерий было больше в ризосфере по сравнению с внекорневой почвой. Такой результат закономерен, поскольку прикорневая зона является одной из главных “горячих точек” развития почвенных микроорганизмов [4, 33, 45]. В то же время в ризосфере ячменя численность бактериальных генов была значительно выше, чем в ризосфере картофеля. Факторами, оказывающими максимальное влияние на количество копий генов бактерий, были ниша ($F = 220, p < 0.0001$) и система удобрения ($F = 173, p < 0.0001$).

Схожая закономерность отмечена для архей, численность копий генов которых варьировала в диапазоне от 1.8×10^8 до 1.6×10^9 копий генов/г почвы, с ростом численности во второй срок отбора (рис. 3б). Удобрения также оказывали существенное влияние на увеличение численности архей. Наименьшие значения копий генов архей были выявлены при минеральной системе удобрения и без удобрений ($(1.7–9.5) \times 10^8$ копий генов/г почвы), наибольшие — при органической

системе удобрения. Данное явление может быть связано с тем, что преобладающие в почве археи (Thaumarchaeota) осуществляют олиготрофную стратегию и обычно развиваются в условиях дефицита аммония [9, 51]. В ризосфере количество копий генов архей было в 2–4 раза больше, чем во внекорневой почве, что подчеркивает важность ризосферного эффекта для данной группы прокариот [35]. Определяющими факторами для содержания архейных генов в исследуемых образцах были удобрения ($F = 110, p < 0.0001$) и срок отбора ($F = 222, p < 0.0001$).

В целом для обоих сроков отбора характерна тенденция к увеличению значений численности копий генов 16S рРНК бактерий и архей в ряду: $\text{NPK} < \text{без удобрений} < \text{NPK} + \text{навоз} < \text{навоз}$. Таким образом, минеральные удобрения существенно угнетают, а органические удобрения стимулируют развитие прокариот в исследованных почвах. Аналогичная тенденция показана в других работах [10, 21, 45].

Численность копий рибосомальных генов ITS рРНК грибов варьировала от 6.0×10^8 до 1.6×10^{10} ко-

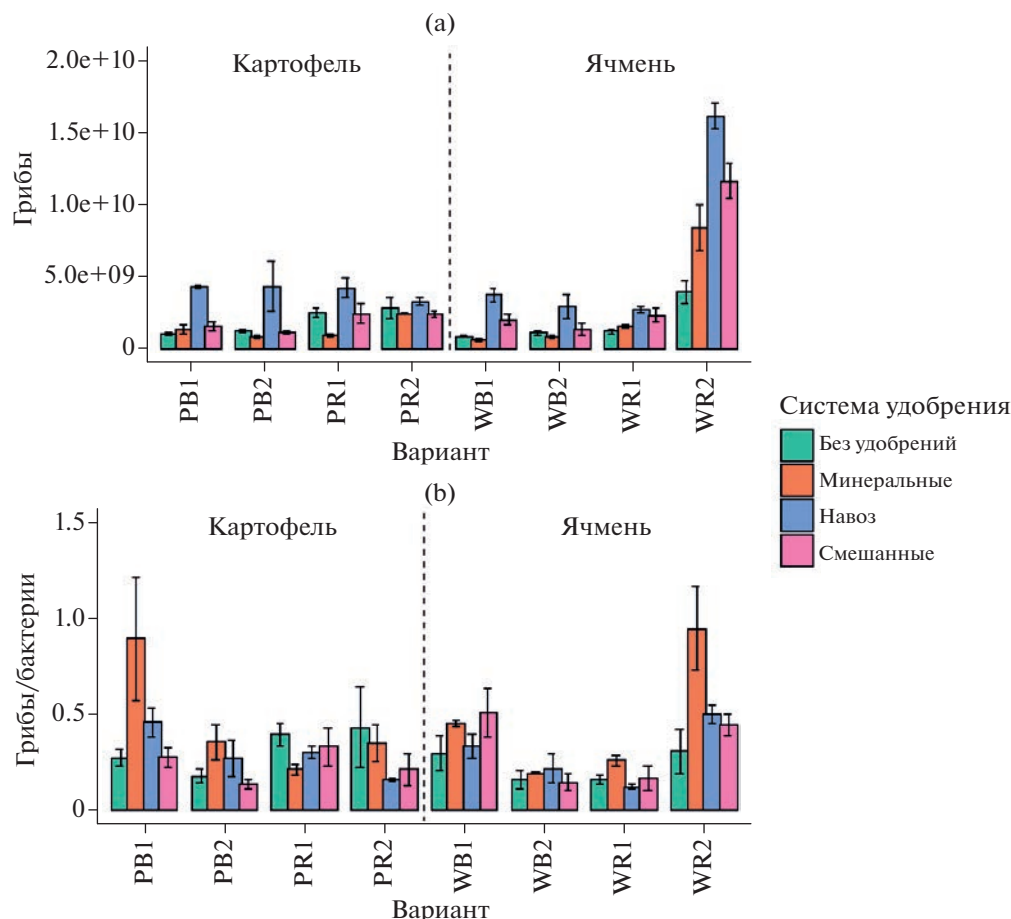


Рис. 4. Численность генов микроорганизмов в почве методом количественной ПЦР (копий генов/г): грибы (а), соотношение грибы/бактерии (б).

пий генов/г почвы (рис. 4а), что на 1–2 порядка меньше, чем для агрочерноземов Ставропольского края и серых лесных почв юга Московской области [11]. Наименьшие значения численности генов ITS рРНК выявлены для вариантов без удобрений и с минеральными удобрениями во внекорневой почве. В целом влияние минеральных удобрений на количество копий генов грибов разнонаправлено: в некоторых исследованиях отмечается положительный эффект [50], в других – отрицательный или нейтральный [24]. Это вызвано тем, что изменение рН влияет на грибы в меньшей степени, чем на бактерии [44]. Наибольшие значения численности генов ITS рРНК выявлены в вариантах с внесением органических и органо-минеральных удобрений. Отмечено увеличение численности грибов при внесении органических удобрений, поскольку они являются одним из ведущих факторов, способствующих росту микробиоты [23, 47, 55]. Для грибов было сложно проследить закономерность распределения генов в системе почва–ризосфера. Однако отмечался значительный рост (от 13 до 26 раз) численности

генов грибов в ризосфере ячменя, отобранной в августе, где значения были на порядок больше по сравнению с другими вариантами. Определяющими факторами были ниша отбора ($F = 49$, $p < 0.0001$) и ее комбинация со сроком отбора ($F = 38$, $p < 0.0001$).

Для обоих сроков отбора характерна тенденция к увеличению значений численности копий генов ITS рРНК грибов в ряду: $\text{NPK} < \text{без удобрений} < \text{NPK} + \text{навоз} < \text{навоз}$. Таким образом, минеральные удобрения существенно угнетают, а органические – стимулируют развитие грибов в агродерново-подзолистом почве.

Соотношение грибов и бактерий. По результатам люминесцентной микроскопии в микробной биомассе разноудобренной агродерново-подзолистом почве доминировали грибы, доля которых колебалась от 97% для внекорневой зоны почвы с минеральными удобрениями до 99% в ризосфере с органическими удобрениями. Соотношение грибы/бактерии по методу люминесцентной микроскопии варьировало от 32 до 110. По результатам количественной ПЦР соотношение грибы/бакте-

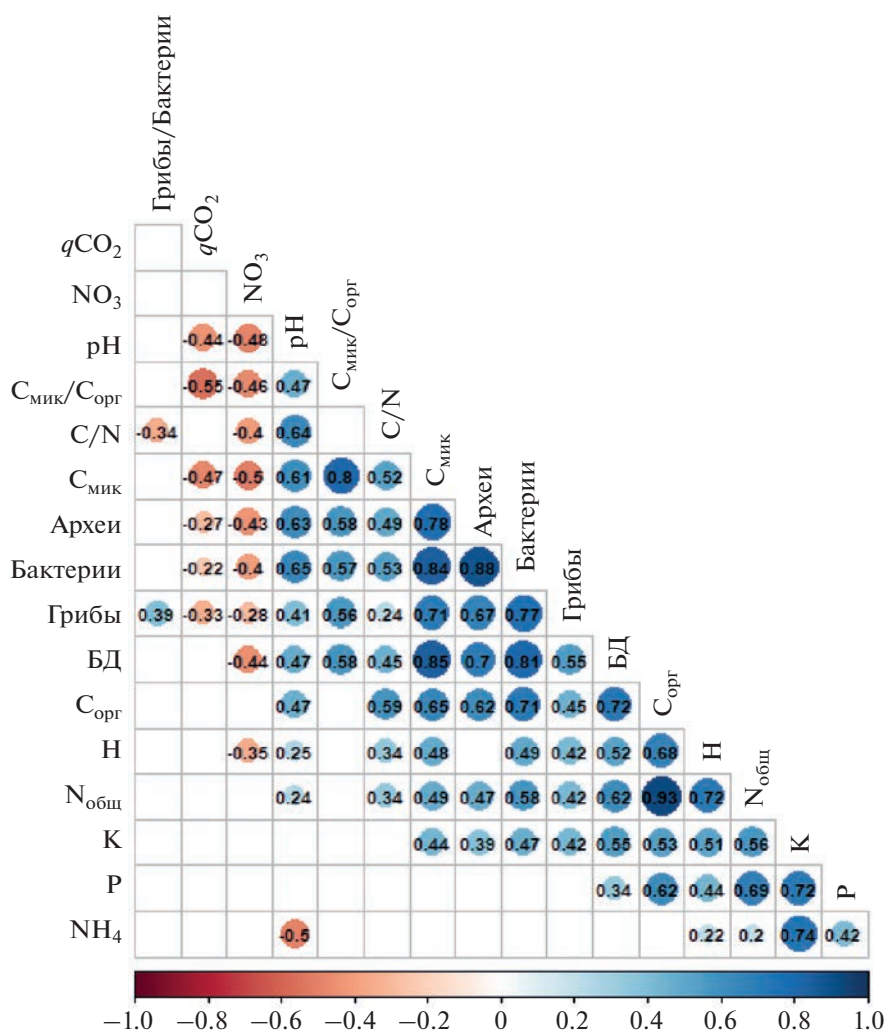


Рис. 5. Матрица корреляций между химическими и микробиологическими свойствами почв. Примечание: числами указаны коэффициенты корреляции. Значения указаны только для коэффициентов корреляции с $p < 0.05$.

рии варьировало в диапазоне от 0.10 до 0.92 (рис. 4б). В большинстве случаев отмечался рост соотношения в вариантах с внесением минеральных удобрений, особенно для второго срока отбора образцов. Фактором, в наибольшей степени определяющим соотношение грибов/бактерии, была комбинация срока отбора и ниши ($F = 39$, $p < 0.0001$).

Таким образом, по двум примененным методам (люминесцентная микроскопия и количественная ПЦР) получены сильно отличающиеся значения соотношений грибов/бактерии в почвах. В первую очередь это обусловлено тем, что в отличие от метода люминесцентной микроскопии количественная ПЦР не отражает информацию о количестве клеток и биомассе микроорганизмов [10]. Для разных таксонов содержание рибосомальных генов неодинаково и может варьировать в диапазоне от 1 до 16 [10]. Кроме того, за счет мицелиального строения в клетках грибов содержится

гораздо меньше ДНК на единицу биомассы по сравнению с прокариотами [11].

Матрица корреляций между химическими и биологическими свойствами почвы. В матрицу включены коэффициенты корреляций со значением $p < 0.05$ (рис. 5). Отношение $\text{C}_{\text{мик}}/\text{C}_{\text{орг}}$ отрицательно коррелировало с $q\text{CO}_2$ ($r = -0.55$), что характерно для многих сельскохозяйственных почв [13]. Интенсивность БД характеризовалась высокой положительной корреляцией с такими показателями, как $\text{C}_{\text{мик}}/\text{C}_{\text{орг}}$ ($r = 0.58$), $\text{C}_{\text{мик}}$ ($r = 0.85$), количество копий генов архей ($r = 0.70$), бактерий ($r = 0.81$) и грибов ($r = 0.55$). Вероятно, влияние минеральных удобрений на БД определяется посредством их воздействия на микробную биомассу [13, 26]. Получена положительная корреляция $\text{C}_{\text{орг}}$ с C/N ($r = 0.59$), $\text{C}_{\text{мик}}$ ($r = 0.65$) и БД ($r = 0.72$). Количество копий генов архей положительно коррелировало со значениями pH ($r = 0.63$) и $\text{C}_{\text{мик}}$

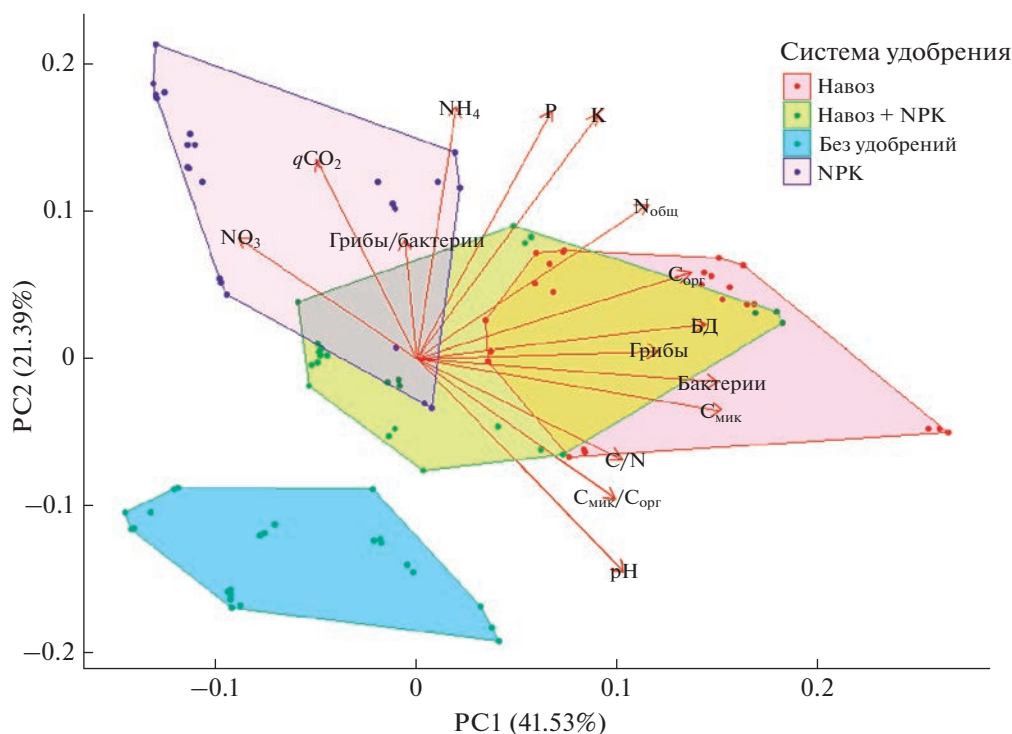


Рис. 6. Многомерный анализ данных по методу главных компонент.

($r = 0.78$). Численность бактерий положительно коррелировала с pH ($r = 0.65$), C/N ($r = 0.52$), $C_{\text{мик}}$ ($r = 0.84$), $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ ($r = 0.57$) и археями ($r = 0.88$), а количество копий генов грибов также характеризовалось положительной корреляцией с $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ ($r = 0.56$), $C_{\text{мик}}$ ($r = 0.71$), количеством копий генов архей ($r = 0.67$) и бактерий ($r = 0.81$). Таким образом, хотя численность копий генов микроорганизмов не тождественна $C_{\text{мик}}$, эти показатели характеризуются высокой положительно корреляцией, и поэтому численность генов прокариот и грибов может служить эффективным дополнительным микробиологическим индикатором состояния почв и ризосферы растений [10, 52].

Отрицательная корреляция обнаружена между численностью копий генов архей и содержанием NO_3^- ($r = -0.43$), а также между БД и количеством NO_3^- ($r = -0.44$). Кроме того, высокая отрицательная корреляция наблюдалась для $q\text{CO}_2$ с отношением $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ ($r = -0.55$) и $q\text{CO}_2$ с $C_{\text{мик}}$ ($r = -0.47$). Ингибирующее действие нитратного азота на развитие архей может быть связано с тем, что доминантной группой среди них являются представители филума Thaumarchaeota, рост которых происходит в олиготрофных условиях [51]. Также необходимо отметить, что в случае окисления аммония археи и бактерии становятся конкурентами за азот.

Метод главных компонент. На основе анализа химических и микробиологических показателей агродерново-подзолистой почвы проанализированные варианты были разделены на 4 непересекающихся кластера (рис. 6). Варианты с органо-минеральной системой удобрения оказались промежуточными между двумя другими кластерами с минеральными и органическими удобрениями. Выявлено, что внесение минеральных удобрений приводит к росту метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) и соотношения грибы/бактерии. Внесение органических удобрений положительно сказывалось на таких показателях, как $C_{\text{орг}}$, БД, $C_{\text{мик}}$, количество копий генов бактерий и грибов. Полученные результаты подтверждает выводы предыдущих исследований [9, 13, 15, 45, 47]. Таким образом, система удобрения является ключевым фактором, воздействующим на химические и микробиологические показатели, как в почве, так и в ризосфере сельскохозяйственных растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Система удобрения оказывает ведущую роль в формировании микробиома агродерново-подзолистой почвы, отражаясь практически на всех его характеристиках, как во внекорневой почве, так и в ризосфере сельскохозяйственных растений. Органическая система удобрений способствует увеличению размеров микробиома и оптимизации

его функционального статуса, придавая системе почва—микроорганизмы—растение повышенную стабильность за счет комфортных эколого-трофических условий для почвенных микроорганизмов. Минеральные удобрения, даже в умеренных дозах, напротив, уменьшали в почве содержание углерода микробной биомассы, базального дыхания, численности копий генов всех микроорганизмов. Поэтому биологизация земледелия с обязательным внесением в почву навоза является необходимым условием повышения микробиологической активности почвы и устранения негативных рисков, создаваемых минеральными удобрениями. Сочетание классических экофизиологических параметров с молекулярно-генетическими методами позволяет дать всестороннюю характеристику состояния почвенного микробиома и оценить его отклик на агрогенные факторы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 21-76-10025.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Таблица S1. Структура биомассы прокариот.

Таблица S2. Структура биомассы грибов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г.* Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1327–1333.
2. *Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольников Е.В., Звягинцев Д.Г.* Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв. Известия Российской академии наук. Серия биологическая // 2010. № 3. С. 308–317.
3. *Благодатская Е.В., Семенов М.В., Якушев А.В.* Активность и биомасса почвенных микроорганизмов в изменяющихся условиях окружающей среды. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2016. 243 с.
4. *Евдокимов И.В.* Динамика ризосферного эффекта в почве // Почвоведение. 2013. № 6. С. 715–724. <https://doi.org/10.7868/S0032180X13060026>
5. *Козут Б.М., Яшин М.А., Семенов В.М., Авдеева Т.Н., Маркина Л.Г., Лукин С.М., Тарасов С.И.* Распределение трансформированного органического вещества в структурных отдельностях дерново-подзолистой супесчаной почвы // Почвоведение. 2016. № 1. С. 52–52. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1601007X>
6. *Кудеяров В.Н., Семенов В.М.* Проблемы агрохимии и современное состояние химизации сельскохозяйственного производства в Российской Федерации // Агрохимия. 2014. № 10. С. 3–17.
7. *Лукин С.М., Золкина Е.И., Марчук Е.В.* Влияние длительного применения удобрений на продуктивность севооборота, содержание и качественный состав органического вещества почвы // Плодородие. 2021. Т. 3. № 120. С. 93–98. <https://doi.org/10.25680/S19948603.2021.120.18>
8. *Полянская Л.М., Лукин С.М., Звягинцев Д.Г.* Изменение состава микробной биомассы при окультуривании // Почвоведение. 1997. № 2. С. 206–212.
9. *Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Зинякова Н.Б., Соколов Д.А., Семенов М.В.* Эвтрофикация пахотной почвы: сравнительное влияние минеральной и органической систем удобрения // Почвоведение. 2023. № 1. С. 58–73. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22600676>
10. *Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М.* Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов сеерой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369. <https://doi.org/10.1134/S0032180X19010131>
11. *Семенов М.В.* Метабаркодинг и метагеномика в почвенно-экологических исследованиях: успехи, проблемы и возможности // Журн. общей биол. 2019. Т. 80. № 6. С. 403–417. <https://doi.org/10.1134/S004445961906006X>
12. *Ai C., Liang G., Sun J., Wang X., He P., Zhou W., He X.* Reduced dependence of rhizosphere microbiome on plant-derived carbon in 32-year long-term inorganic and organic fertilized soils // Soil Biol. Biochem. 2015. V. 80. P. 70–78. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.09.028>
13. *Ashraf M.N., Hu C., Wu L., Duan Y., Zhang W., Aziz T., Cai A., Abrar M.M., Xu M.* Soil and microbial biomass stoichiometry regulate soil organic carbon and nitrogen mineralization in rice-wheat rotation subjected to long-term fertilization // J. Soils Sediments. 2020. V. 20. P. 3103–3113. <https://doi.org/10.1007/s11368-020-02642-y>
14. *Bailey V.L., Smith J.L., Bolton H., Jr.* Fungal-to-bacterial ratios in soils investigated for enhanced C sequestration // Soil Biol. Biochem. 2002. V. 34. P. 997–1007. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(02\)00033-0](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(02)00033-0)
15. *Bebber D.P., Richards V.R.* A meta-analysis of the effect of organic and mineral fertilizers on soil microbial diversity // Appl. Soil Ecol. 2022. V. 175. P. 104450. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2022.104450>
16. *Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A.* The rhizosphere microbiome and plant health // Trends in plant science. 2012. V. 17. P. 478–486. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.04.001>
17. *Brar B.S., Singh J., Singh G., Kaur G.* Effects of long term application of inorganic and organic fertilizers on soil organic carbon and physical properties in maize-wheat rotation // Agronomy. 2015. V. 5. P. 220–238. <https://doi.org/10.3390/agronomy5020220>

18. *Carvalho L.G., Biesmeijer J.C., Franzén M., Aguirre-Gutiérrez J., Garibaldi L.A., Helm A., Michez D., Pöyry J., Reemer M., Schweiger O., Leon van den B., Wallis-DeVries M.F., Kunin W.E.* Soil eutrophication shaped the composition of pollinator assemblages during the past century // *Ecography*. 2020. V. 43. P. 209–221. <https://doi.org/10.1111/ecog.04656>
19. *Chenu C., Angers D.A., Barré P., Derrien D., Arrouays D., Balesdent J.* Increasing organic stocks in agricultural soils: Knowledge gaps and potential Innovations // *Soil Tillage Res.* 2019. V. 188. P. 41–52. <https://doi.org/10.1016/j.still.2018.04.011>
20. *Dang P., Li C., Lu C., Zhang M., Huang T., Wan C., Wang H., Chen Y., Qin X., Liao Y., Siddique K.H.M.* Effect of fertilizer management on the soil bacterial community in agroecosystems across the globe // *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2022. V. 326. P. 107795. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2021.107795>
21. *Diacono M., Montemurro F.* Long-term effects of organic amendments on soil fertility. A review // *Agronomy for Sustain. Development*. 2010. V. 30. P. 401–422. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0394-0_34
22. *Dincă L.C., Grenni P., Onet C., Onet A.* Fertilization and soil microbial community: a review // *Appl. Sci.* 2022. V. 12. P. 1198. <https://doi.org/10.3390/app12031198>
23. *Ding J., Jiang X., Guan D., Zhao B., Ma M., Zhou B., Cao F., Yang X., Li L., Li J.* Influence of inorganic fertilizer and organic manure application on fungal communities in a long-term field experiment of Chinese Mollisols // *Appl. Soil Ecol.* 2017. V. 111. P. 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.12.003>
24. *Dong W.Y., Zhang X.Y., Dai X.Q., Fu X.L., Yang F.T., Liu X.Y., Schaeffer S.* Changes in soil microbial community composition in response to fertilization of paddy soils in subtropical China // *Appl. Soil Ecol.* 2014. V. 84. P. 140–147. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2014.06.007>
25. *Fierer N.* Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome // *Nature Rev. Microbiol.* 2017. V. 15. P. 579–590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>
26. *Ge G., Li Z., Fan F., Chu G., Hou Z., Liang Y.* Soil biological activity and their seasonal variations in response to long-term application of organic and inorganic fertilizers // *Plant and Soil*. 2010. V. 326. P. 31–44. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0186-8>
27. *Ge Y., Zhang J.B., Zhang L.M., Yang M., He J.Z.* Long-term fertilization regimes affect bacterial community structure and diversity of an agricultural soil in northern China // *J. Soils Sediments*. 2008. V. 8. P. 43–50. <https://doi.org/10.1065/jss2008.01.270>
28. *Geisseler D., Scow K.M.* Long-term effects of mineral fertilizers on soil microorganisms – A review // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 75. P. 54–63. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2014.03.023>
29. *Guo Z.* Fertilization regime has a greater effect on soil microbial community structure than crop rotation and growth stage in an agroecosystems // *Appl. Soil Ecol.* 2020. V. 149. P. 103510. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103510>
30. *Hartmann M., Frey B., Mayer J., Mäder P., Widmer F.* Distinct soil microbial diversity under long-term organic and conventional farming // *ISME J.* 2015. V. 9. P. 1177–1194. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.210>
31. *Hu J., Lin X., Wang J., Dai J., Chen R., Zhang J., Wong M.H.* Microbial functional diversity, metabolic quotient, and invertase activity of a sandy loam soil as affected by long-term application of organic amendment and mineral fertilizer // *J. Soils Sediments*. 2011. V. 11. P. 271–280. <https://doi.org/10.1007/s11368-010-0308-1>
32. *Huang R., McGrath S.P., Hirsch P.R., Clark I.M., Stork J., Wu L., Zhou J., Liang Y.* Plant–microbe networks in soil are weakened by century-long use of inorganic fertilizers // *Microb. Biotechnol.* 2019. V. 12. P. 1464–1475. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13487>
33. *Kuzyakov Y., Blagodatskaya E.* Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 83. P. 184–199. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
34. *Lauber C.L., Hamady M., Knight R., Fierer N.* Pyrosequencing-based assessment of soil pH as a predictor of soil bacterial community structure at the continental scale // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75(15). P. 5111–5120. <https://doi.org/10.1128/AEM.00335-09>
35. *Lazcano C., Gómez-Brandón M., Revilla P., Domínguez J.* Short-term effects of organic and inorganic fertilizers on soil microbial community structure and function // *Biology Fertility Soils*. 2013. V. 49. P. 723–733. <https://doi.org/10.1007/s00374-012-0761-7>
36. *Liu L., Li C., Zhu S., Xu Y., Li H., Zheng X., Shi R.* Combined application of organic and inorganic nitrogen fertilizers affects soil prokaryotic communities compositions // *Agronomy*. 2020. V. 10. P. 132. <https://doi.org/10.3390/agronomy10010132>
37. *Liu S., Wang J., Pu S., Blagodatskaya E., Kuzyakov Y., Razavi B.* Impact of manure on soil biochemical properties: a global synthesis // *Sci. Total Environ.* 2020. P. 141003. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141003>
38. *Luan H., Gao W., Huang S., Tang J., Li M., Zhang H., Masiliūnas D.* 2020. Substitution of manure for chemical fertilizer affects soil microbial community diversity structure and function in greenhouse vegetable production systems // *PLoS One*. V. 15. P. e0214041. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214041>
39. *Ma Q., Wen Y., Wang D., Sun X., Hill P.W., Macdonald A., Chadwick D.R., Wu L., Jones D.L.* Farmyard manure applications stimulate soil carbon and nitrogen cycling by boosting microbial biomass rather than changing its community composition // *Soil Biol. Biochem.* 2020. V. 144. P. 107760. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107760>
40. *Malik A.A., Chowdhury S., Schlager V., Oliver A., Pussant J., Vazquez P.G., Jehmlich N., Bergen M., Griffiths R.I., Gleixner G., Gleixner G.* Soil fungal: bacterial ratios are linked to altered carbon cycling // *Frontiers in Micro-*

- biology. 2016. V. 7. P. 1247.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01247>
41. Mendes R., Garbeva P., Raaijmakers J.M. The rhizosphere microbiome: significance of plant beneficial plant pathogenic and human pathogenic microorganisms // FEMS Microbiol. Rev. 2013. V. 37. P. 634–663.
<https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
 42. Pöyry J., Carvalheiro L.G., Heikkinen R.K., Kühn I., Kuussaari M., Schweiger O., van Bodegom P.M., Valtonen A., Franzén M. The effects of soil eutrophication propagate to higher trophic levels // Global Ecol. Biogeography. 2017. V. 26. P. 18–30.
<https://doi.org/10.1111/geb.12521>
 43. Ramirez K.S., Lauber C.L., Knight R., Bradford M.A., Fierer N. Consistent effects of nitrogen fertilization on soil bacterial communities in contrasting systems // Ecology. 2010. V. 91. P. 3463–3470.
<https://doi.org/10.1890/10-0426.1>
 44. Rousk J., Bååth E., Brookes P.C., Lauber C.L., Lozupone C., Caporaso J.G., et al. Soil bacterial and fungal communities across a pH gradient in an arable soil // ISME J. 2010. V. 4. P. 1340–1351.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2010.58>
 45. Semenov M.V., Krasnov G.S., Semenov V.M., van Bruggen A.H. Long-term fertilization rather than plant species shapes rhizosphere and bulk soil prokaryotic communities in agroecosystems // Appl. Soil Ecol. 2020. V. 154. P. 103641.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103641>
 46. Semenov M.V., Krasnov G.S., Semenov V.M., Ksenofontova N., Zinyakova N.B., van Bruggen A.H. Does fresh farmyard manure introduce surviving microbes into soil or activate soil-borne microbiota? // J. Environ. Management. 2021. V. 294. P. 113018.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.113018>
 47. Semenov M.V., Krasnov G.S., Semenov V.M., van Bruggen A. Mineral and Organic Fertilizers Distinctly Affect Fungal Communities in the Crop Rhizosphere // J. Fungi. 2022. V. 8. P. 251.
<https://doi.org/10.3390/jof8030251>
 48. Six J., Frey S.D., Thiet R.K., Batten K.M. Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems // Soil Sci. Soc. Am. J. 2006. V. 70. P. 555–569.
<https://doi.org/10.2136/sssaj2004.0347>
 49. Soares M., Rousk J. Microbial growth and carbon use efficiency in soil: Links to fungal-bacterial dominance, SOC-quality and stoichiometry // Soil Biol. Biochem. 2019. V. 131. P. 195–205.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.010>
 50. Toljander J.F., Santos-González J.C., Tehler A., Finlay R.D. Community analysis of arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria in the maize mycorrhizosphere in a long-term fertilization trial // FEMS Microbiol. Ecol. 2008. V. 65. P. 323–338.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00512.x>
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00512.x10.1111>
 51. Valentine D.L. Adaptations to energy stress dictate the ecology and evolution of the Archaea // Nature Rev. Microbiol. 2007. V. 5. P. 316–323.
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1619>
 52. van Overbeek L., Van Elsas J.D. Effects of plant genotype and growth stage on the structure of bacterial communities associated with potato (*Solanum tuberosum* L.) // FEMS Microbiol. Ecol. 2008. V. 64. P. 283–296.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00469.x>
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2008.00469.x10.1111/j.1574>
 53. Wang L., Yang F.E.Y., Yuan J., Raza W., Huang Q., Shen Q. Long-term application of bioorganic fertilizers improved soil biochemical properties and microbial communities of an apple orchard soil // Frontiers in Microbiology. 2016. V. 7. P. 1893.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01893>
 54. Wu J., Sha C., Wang M., Ye C., Li P., Huang S. Effect of organic fertilizer on soil bacteria in maize fields // Land. 2021. V. 10. P. 328.
<https://doi.org/10.3390/land10030328>
 55. Xiang X., Liu J., Zhang J., Li D., Xu C., Kuzyakov Y. Divergence in fungal abundance and community structure between soils under long-term mineral and organic fertilization // Soil Till. Res. 2020. V. 196. P. 104491.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2019.104491>
 56. Zhang X., Dong W., Dai X., Schaeffer S., Yang F., Radosevich M., Xu L., Liu X., Sun X. Responses of absolute and specific soil enzyme activities to long term additions of organic and mineral fertilizer // Sci. Total Environ. 2015. V. 536. P. 59–67.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.07.043>
 57. Zhou Z., Wang C., Luo Y. Meta-analysis of the impacts of global change factors on soil microbial diversity and functionality // Nature Commun. 2020. V. 11. P. 1–10.
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-16881-7>

Microbiological Parameters of Sod-Podzolic Soil and Rhizosphere in a Half-Century Field Experiment with Different Fertilizer Systems

M. V. Semenov^{1,*}, N. A. Ksenofontova¹, D. A. Nikitin¹, A. K. Tkhakhkhova¹, and S. M. Lukin²

¹Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia

²All-Russian Research Institute of Organic Fertilizers and Peat, Vyatkins, 601390 Russia

*e-mail: mikhail.v.semenov@gmail.com

The regular application of mineral and organic fertilizers is one of the essential components of the agricultural intensification. The applied fertilizers lead to artificial enrichment of the soil environment with readily available substrates and biophilic elements, which can have a significant impact on the soil and rhizosphere mi-

crobiome. The aim of the study was to investigate the effect of different fertilizer systems on the quantitative parameters of various microbial groups in soddy-podzolic soil (Umbric Albic Retisol) and the rhizosphere of potatoes and barley. The study was carried out on a long-term field experiment, in which mineral (NPK), organic (manure) and mixed (NPK + manure) fertilizer systems have been applied since 1968. The application of organic fertilizers increased the microbial biomass carbon (C_{mic}) in the bulk soil and the rhizosphere by 25–100% compared to the soil without fertilizers, while the use of mineral fertilizers, on the contrary, decreased it by 10–30%. Basal respiration and respiratory coefficient (qCO₂) increased in the row: without fertilizers < NPK < NPK + manure < manure. The gene copies number of bacteria, archaea, and fungi significantly increased (1.5–2.5 times) under organic fertilizers and decreased (2–2.5 times) under NPK. The varied from 32 to 100 and from 0.10 to 0.92 by the luminescent microscopy and quantitative PCR, respectively. The lowest fungi/bacteria ratios were revealed for variants with NPK, and the highest fungi/bacteria ratios were in variants with manure. Thus, the applied doses of mineral fertilizers must be compensated by the introduction of fresh organic matter in order to maintain the stability of the soil-microbe-plant system.

Keywords: microbial biomass carbon, basal respiration, fungi/bacteria ratio, quantitative PCR, mineral fertilizers, organic fertilizers, microbiome

УДК 631.4

ОБИЛИЕ И РАЗНООБРАЗИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ПОЧВАХ И СОПРЯЖЕННЫХ СУБСТРАТАХ (ОПАДЕ И “ПОДВЕШЕННОЙ ПОЧВЕ”) НЕКОТОРЫХ ЗАПОВЕДНИКОВ ВЬЕТНАМА

© 2023 г. А. В. Князева^{а, б, *}, Л. В. Лысак^{а, **}, Е. В. Лапыгина^а, А. В. Александрова^а^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия^бИнститут биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, пр-т Науки, 5, Пущино, 142290 Россия

*e-mail: aknyazeva1999@gmail.com

**e-mail: lvlysak@mail.ru

Поступила в редакцию 18.10.2022 г.

После доработки 26.12.2022 г.

Принята к публикации 28.12.2022 г.

Проведено комплексное исследование почвенного прокариотного сообщества зональных ферралитных и интразональных аллювиальных почв Вьетнама, а также сопряженных с ними растительного опада и “подвешенной почвы” из корзинок эпифитных папоротников. Наибольшая численность бактерий, определенная прямым люминесцентным методом, отмечена в образцах ферралитных почв (5.59 млрд кл./г), тогда как длина грибного (2038 м/г) и актиномицетного мицелия (1086 м/г) была наибольшей в аллювиальных почвах. В среднем, наибольшие показатели общей численности и длины актиномицетного и грибного мицелия зарегистрированы в горных ферралитных почвах. Актинобактерии, в частности бактерии рода *Streptomyces*, вносят значительный вклад в деградацию растительного материала. В прокариотном сообществе зональной красно-желтой гумусно-ферралитной почвы преобладали бактерии филумов Firmicutes (80%) и Proteobacteria (15%), в образце “подвешенной почвы” – филумы Proteobacteria (51%), Actinobacteria (38%). Значительно меньше представлены филумы Chloroflexi, Acidobacteria, Bacteroidetes и Cyanobacteria. При значительных различиях на уровне родов в исследованных субстратах выделены следующие функциональные группировки микроорганизмов: деструкторы ксенобиотиков, бактерии цикла азота, экстремофилы, а также бактерии-ингибиторы роста микромицетов. Метаболически активная часть прокариотного сообщества, представленная филумами Proteobacteria, Actinobacteria и Acidobacteria, была наибольшей в “подвешенной почве”, меньшей – в опаде и горизонте А красно-желтой гумусно-ферралитной почвы, что соотносилось с высокой численностью этих филумов и значительным таксономическим разнообразием бактерий в этом локусе. Функциональные гены: *nifH* – ген, кодирующий субъединицу нитрогеназы, и *alkB*, кодирующий алкан гидроксилазу – детектированы во всех исследованных субстратах. Численность копий функциональных генов была наибольшей в образце “подвешенной почвы”, что делает этот локус перспективным для выделения штаммов с высоким биотехнологическим потенциалом.

Ключевые слова: численность бактерий, ДНК-метабаркодинг, численность копий *nifH* и *alcB* генов, Ferralsol

DOI: 10.31857/S0032180X22601323, EDN: FPMROX

ВВЕДЕНИЕ

Почвоведение, как наука, изучающая почву в виде самостоятельного обособленного природного тела, охватывает широкий спектр вопросов, связанных с ее генезисом, распространением и использованием. Почва является не только корнеобитаемым слоем земной поверхности, но и представляет собой место обитания, питания, развития и размножения многих микроорганизмов. Наибольшее разнообразие почвенных прокариот приурочено к субтропической и тропиче-

ской зоне, а именно муссонным тропическим лесам Южной Америки, Африки и Юго-Восточной Азии [23]. Изучение микробных сообществ целинных почв представляется важным из-за усиливающейся разнообразной антропогенной нагрузки на природные биогеоценозы. Одним из лидеров по темпам развития экономики на территории Юго-Восточной Азии является Вьетнам, который представляет собой аграрное государство с развивающимся промышленным сектором. Значительные площади земельного фонда

страны в XX в. подвергались сильнейшему антропогенному воздействию, поэтому изучение разнообразия почвенных организмов с целью сохранения сообществ в ненарушенных почвах заповедников и национальных парков представляется актуальным.

Одной из наиболее широко обследованных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Вьетнама является заповедник Донг Най и его сектор национальный парк Кат Тьен. На протяжении всего XX в. заповедник Донг Най подвергался антропогенному воздействию: в течение Американско-Вьетнамской войны на территории национального парка Кат Тьен были неоднократно применены дефолианты и обработка территории напалмовым огнем, затем значительная часть оставшихся лесов была подвергнута очистительной вырубке. Только в конце столетия флора национального парка начала возвращаться к исходному состоянию за счет интенсивных лесовосстановительных мероприятий [5, 9, 23]. Большая часть исследований биологической направленности в последние 10 лет проводится именно на территории биосферного заповедника Донг Най ввиду высокого биологического разнообразия и обилия местообитаний различных организмов, в частности микроскопических грибов и актиномицетов, тогда как другие ООПТ Вьетнама изучены в гораздо меньшей степени [1, 6, 8, 17]. Практически не проводились микробиологические исследования почв и сопряженных субстратов, включающие как классические (посев на питательные среды, учет численности и биомассы отдельных групп микроорганизмов прямым микроскопическим методом), так и современные молекулярные методы (анализ таксономического разнообразия на основании баркодинга гена 16S rRNA, RT-ПЦР, FISH) микробиологии, на других ООПТ Вьетнама.

Цель работы – получение комплексной характеристики прокариотных сообществ зональных и интразональных почв и сопряженных субстратов ООПТ Вьетнама на основании классических и современных методов микробной экологии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории заповедников и национальных парков: Бинь Чау Фуок Буу, Сонгхинь, Кон Тю Ранг, Донгнай, Сонгтхань, а также экологической станции Тропического центра Дамбей. Объектами исследования служили образцы зональных (красно-желтых гумусно-ферралитных) и интразональных (аллювиальных) почв и сопряженных субстратов (растительный опад на поверхности почвы), а также “подвешенная почва” из корзинок эпифитных

папоротников на стволах деревьев. Координаты точек отбора образцов, типы почв и экотопы, сформированные в данных точках, представлены в табл. 1.

На территории Вьетнама зарегистрировано несколько типов почв, образованных в условиях среднегодового колебания увлажненности и высоких температур, распространение которых зависит, в основном, от положения в рельефе и почвообразующих пород [23]. Наиболее широко используются в земледелии зональные ферралитные и интразональные аллювиальные почвы. Гораздо реже встречаются на южных территориях Вьетнама мангровые засоленные и болотные почвы.

Ферралитные почвы (Ferralsols (WRB)) развиваются под лесной растительностью в условиях влажного субтропического климата на продуктах выветривания основных изверженных пород [2, 15]. Общая площадь ферралитных почв в мире оценивается около 750 млн га, они приурочены, в основном, к влажным тропическим лесам Америки, Африки и Юго-Восточной Азии. При общих благоприятных физических свойствах данные почвы обладают низкими показателями кислотности (pH 3.8–5.6) и достаточно низким уровнем плодородия ($C_{орг}$ 1.5–5.7%) [16]. Образцы исследованных равнинных ферралитных почв были, в среднем, менее гумусированными (2.2–2.8%) и имели более кислую реакцию почвенного раствора (pH 4.0–4.2) по сравнению с горными ферралитными почвами (4.6–5.1% гумуса, pH 5.3–5.5).

Аллювиальные почвы (Fluvisols) имеют повсеместное распространение во всех климатических зонах [20]. На территории заповедников Вьетнама особо место занимают аллювиальные почвы с протекающим в них процессом формирования темно-гумусовых аккумуляций (бурые аллювиальные почвы) [21]. Аллювиальные бурые почвы имеют более высокое содержание $C_{орг}$ в гумусовых горизонтах 4.3–6.8% по сравнению с зональными ферралитными почвами и, в среднем, более кислую реакцию среды (pH 4.0–4.6). Изученные аллювиальные почвы характеризовались содержанием $C_{орг}$, варьировавшим в диапазоне от 4.8 до 5.2%, а также несколько менее кислой реакцией среды (pH 4.5–5.1).

Растительный опад, отобранный с поверхности исследованных почв, формировался разнообразными видами растений, характерными для муссонных лесов Вьетнама. Опад с поверхности интразональных почв был сформирован деревьями рода *Lagerstroemia* (Lythraceae (сем. Дербенниковые)) (Бинь Чяу Фуок Буу); деревьями из семейств Dilleniaceae (Диллениевые), Anardiacaceae (Анакардиевые), Euphorbiaceae (Молочайные), Fagaceae (Буковые) (Сонгхинь); деревьями *Termi-*

Таблица 1. Экотопы и типы почв в местах отбора образцов

ООПТ	Точка пробоотбора (координаты; высота)	Почва (авторские названия)	Почва (WRB)
Зональные почвы			
Природный запо- ведник Кон Тю Ранг	Широколиственный лес на хребте (14.472191° N, 108.547049° E, 1000 м)	Горная красно-желтая гумусно-ферра- литная (ГКжГФерр)	Skeletal Ferralsol (Humic)
	Низкогорный широколиственный лес (14.514043° N, 108.571246° E, 1025 м)	Красно-желтая гумусно-ферралитная (КжГФерр) “Подвешенная почва”	Ferralsol (Humic) Suspended soil
Охраняемый лес Сонгхинь	Низкогорный полидоминантный лес на хребте (12.789184° N, 109.013610° E, 800 м)	Горная красно-желтая гумусно-ферра- литная (ГКжГФерр)	Skeletal Ferralsol (Humic)
Национальный парк Пу Мат	Полидоминантный лес в долине реки Кхе Чоанг (18.955816° N, 104.685032° E, 200 м)	Красно-желтая ферралитная (КжФерр)	Haplic Ferralsol
Природный запо- ведник Сонгтхань	Горный полидоминантный лес на хребте (15.57974° N, 107.379022° E, 960 м)	Горная красно-желтая гумусно-ферра- литная (ГКжГФерр)	Skeletal Ferralsol (Humic)
		“Подвешенная почва”	Suspended soil
Интразональные почвы			
Охраняемый лес Сонгхинь	Переувлажненный лес в долине реки (12.816058° N, 109.001590° E, 220 м)	Аллювиальная луговая кислая (АлЛуг)	Fluvisol (Arenic)
Природный запо- ведник Бинь Чяу Фуок Буу	Долинный лес на приморской равнине (10.497945° N, 107.459833° E, 20 м)	Аллювиальная бурая опесчаненная (АлБурОпесч)	Fluvisol (Arenic, Humic)
Сектор Нам Кат Тьен заповедника Донгнай	Заливаемый полидоминантный лес (11.487105° N, 107.378735° E, 140 м)	Аллювиальная светло-бурая глини- стая оглеенная (АлБурСб)	Gleyic Fluvisol (Clayic)
	Заливаемый долинный лес (11.445177° N, 107.404373° E, 150 м)	Аллювиальная темно-бурая оглеенная (АлБурТб)	Gleyic Histic Fluvisol

nalina sp. (Терминалия, сем. Комбретовые), *Aglaia odorata* var. *Gigantea* (Аглая душистая, сем. Мелиевые) (Пу Хоат); деревьями *Hydnocarpus anthelmintica* (Гиднокарпус, сем. Kiggelariaceae (Киггелариевые)), *Livistonia saribus* (сем. Arecaceae (Пальмовые)) (Нам Кат Тьен, Донгнай). Опад с поверхности зональных ферралитных почв включал в себя растительный материал деревьев из семейств Dipterocarpaceae (Диптерокарповые), Clusiaceae (Клузиевые), Ebenaceae (Эбеновые), Fabaceae (Бобовые) (Кон Тю Ранг); деревьев из семейств Dipterocarpaceae (Диптерокарповые), Myrthaceae (Миртовые), Anacardiaceae (Анакардиевые), Euphorbiaceae (Молочайные), Fagaceae (Буковые) (Сонгхинь). Растительный опад состоял из слабо или частично фрагментированных листьев и веток на разных стадиях разложения.

Специфической особенностью растительных сообществ тропических вечнозеленых лесов является формирование “подвешенной почвы” в корзинках растений-эпифитов — органо-минерального субстрата, формирующегося на корнях

аккумулятивных эпифитов [3, 40]. Данный субстрат относится к категории органогенных почв или почвоподобных субстратов [4]. “Подвешенные почвы” в процессе формирования подвержены значительным суточным и сезонным колебаниям влажности и температуры, а также подвергаются сильному влиянию факторов эрозии (атмосферные осадки и ветер) [29]. На создание структуры и свойств “подвешенной почвы” оказывают влияние ризодепозиты (разлагающиеся ткани растений, муцигели, растительные экссудаты) и летучие органические вещества [40]. Экссудаты создают более кислые условия среды в “подвешенных почвах” по сравнению с почвами под растениями-форофитами, также за счет корневых выделений в субстрате депонируется углерод [24]. В настоящей работе исследовали образцы “подвешенных почв”, сформированных в корзинках эпифитных папоротников сем. Dryopteridaceae (Щитовниковые) на территории заповедников Кон Тю Ранг и Сонгтхань.

Образцы почв и сопряженных субстратов отбирали в декабре 2020 г.—январе 2021 г., хранили в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре (20–22°C). Экспериментальные исследования проводили спустя 14–21 сут после отбора образцов.

Общую численность бактерий и длину актиномицетного мицелия определяли с помощью прямого люминесцентно-микроскопического метода с применением красителя акридина оранжевого; длину грибного мицелия регистрировали при помощи красителя калькофлуора белого [12]. Исследования проводили с использованием люминесцентного микроскопа ZEISS Axioscope 2+. Численность бактерий, длину грибного и актиномицетного мицелия, а также биомассу микроорганизмов рассчитывали по общепринятым формулам [12].

Для определения численности и таксономической структуры сапротрофного бактериального комплекса проводили посев почвенной суспензии изучаемых образцов на питательную глюкозо-пептонно-дрожжевую среду из различных разведений: 1 : 100, 1 : 1000, 1 : 10000, в 3–5-кратной повторности для каждого разведения. На 7–10 сут учитывали колоний бактерий, выросших на агаризованной среде: подсчитывали общее количество колоний на чашках, синхронно учитывали численность отдельных таксономических групп бактерий и актиномицетов. Представителей отдельных морфотипов изолировали в пробирки со скошенным агаром и определяли до рода на основании культуральных, микроморфологических и физиолого-биохимических признаков.

Структуры сапротрофного бактериального комплекса определяли на основании критериев, разработанных на кафедре биологии почв МГУ [12]. Были выделены следующие группы обилия: доминанты (>30%), субдоминанты (20–30%), группа среднего обилия (10–20%) и минорные компоненты (<10%).

Таксономическую структуру прокариотного сообщества определяли методом высокопроизводительного секвенирования (Next Generation Sequencing: NGS) с использованием платформы Illumina MiSeq методом парно-концевого чтения (2 × 300 пар оснований) генерацией не менее 10000 парных прочтений на образец по последовательностям гена гипервариабельного региона V3–V4 16S рРНК. Подготовку проводили по двухстадийной ПЦР: амплификация V3–V4 16S рРНК, а затем амплификация ПЦР продукта с целью баркодирования библиотеки. Получаемые ампликоны после очистки на магнитных частицах и измерения концентрации флуориметрическим методом являлись готовыми ДНК-библиотеками.

Данные секвенирования обрабатывали с использованием автоматизированного алгоритма QIIME, включающего объединение прямых и обратных прочтений, удаление технических последовательностей, фильтрации последовательностей с низкими показателями достоверности прочтения отдельных нуклеотидов (качество <Q20), фильтрации химерных последовательностей. Для разбиения последовательностей на операционные таксономические единицы использовали алгоритм с открытым референсным порогом классификации 97%. Выравнивание прочтений на последовательность 16S рРНК и распределение последовательностей по таксономическим единицам проводили с использованием базы данных Silva версии 132.

Разнообразие и сходство бактериальных сообществ исследованных субстратов оценивали с помощью индексов альфа-разнообразия, рассчитанных при объединении сиквенсов в операционные таксономические единицы с уровнем схожести нуклеотидного состава сиквенсов 97%.

Пул метаболически активных прокариот определяли методом *in situ*-гибридизации с рРНК-специфичными флуоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами (FISH), мечеными Cy-3 красителем. Использовали зонды, специфичные для доменов *Archaea* и *Bacteria* (филумы α -, β -, γ -, δ -*Proteobacteria*, *Acidobacteria*, *Actinobacteria*) [13].

Количественную оценку содержания функциональных генов (*nifH* и *alkB*) прокариот осуществляли методом количественной ПЦР в реальном времени. Реакцию проводили в амплификаторе DTLite4 ДНК-технология. Реакционную смесь готовили из препарата Super Mix Eva Green (Bio-Rad). Для каждого варианта эксперимента реакцию проводили в трех повторностях. Результаты измерений обрабатывали с использованием пакета программы Real time_PCR [14, 34]. Для определения наличия гена применяли ряд стандартных праймеров и условий [7].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Определение общей численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелия. Результаты определения общей численности бактерий с помощью прямого люминесцентно-микроскопического метода в исследованных образцах почвы и сопряженных субстратов ООПТ Вьетнама представлены в табл. 2.

Видно, что общая численность бактериальных клеток в изученных образцах красно-желтой гумусно-ферралитной почвы варьировала от 1.59 до 5.59 млрд кл./г в горизонте А, максимальные показатели зафиксированы в горной ферралитной почве заповедника Пу Мат. В образцах аллюви-

Таблица 2. Общая численность бактерий, длина актиномицетного и грибного мицелия в исследуемых субстратах со значениями доверительного интервала

ООПТ	Субстрат	Численность бактерий, млрд кл./г почвы	Длина актиномицетного мицелия, м/г почвы	Длина грибного мицелия, м/г почвы
Зональные почвы				
Охраняемый лес Сонгхинь	ГКЖГферр, гор. А (0–10 см)	2.51 ± 0.13	620 ± 38	594 ± 29
	Лиственный опад	3.46 ± 0.16	920 ± 40	390 ± 22
	КЖГферр, гор. А (0–10 см)	1.60 ± 0.06	280 ± 10	430 ± 19
	КЖГферр, гор. АВ (10–20 см)	1.59 ± 0.09	360 ± 15	424 ± 26
Природный запо- ведник Кон Тю Ранг	Лиственный опад	1.38 ± 0.07	200 ± 14	406 ± 21
	“Подвешенная почва”	4.36 ± 0.24	680 ± 34	196 ± 9
	ГКЖГферр, гор. А (0–10 см)	1.62 ± 0.074	430 ± 24	892 ± 46
	Лиственный опад	0.40 ± 0.02	764 ± 32	386 ± 19
Национальный парк Пу Мат	КЖФерр, гор. А (0–5 см)	5.59 ± 0.28	670 ± 29	520 ± 34
	КЖФерр, гор. АВ (5–20 см)	2.56 ± 0.11	700 ± 16	406 ± 21
	Лиственный опад	3.56 ± 0.06	920 ± 54	410 ± 27
Природный запо- ведник Сонгхань	ГКЖГферр, гор. А (0–5 см)	4.52 ± 0.08	280 ± 12	430 ± 20
	ГКЖГферр, гор. АВ (5–20 см)	1.95 ± 0.01	420 ± 22	190 ± 8
	Лиственный опад	2.91 ± 0.02	358 ± 30	633 ± 16
	“Подвешенная почва”	5.01 ± 0.06	690 ± 45	520 ± 25
Интразональные почвы				
Природный запо- ведник Бинь Чяу Фуок Буу	АлБур, гор. А (0–5 см)	0.10 ± 0.004	242 ± 11	322 ± 14
	Лиственный опад	0.37 ± 0.017	480 ± 21	812 ± 38
Охраняемый лес Сонгхинь	АлЛуг, гор. А (0–5 см)	0.13 ± 0.059	368 ± 18	412 ± 25
	Лиственный опад	0.29 ± 0.015	790 ± 30	786 ± 36
Сектор Нам Кат Тьен биосферного заповедника Донг- най	АлБурСб, гор. А (0–5 см)	0.29 ± 0.014	314 ± 16	762 ± 42
	Лиственный опад	0.27 ± 0.01	256 ± 10	616 ± 33
	АлБурТб, гор. А (0–10 см)	3.36 ± 0.17	1086 ± 56	2038 ± 116
	Лиственный опад	2.79 ± 0.15	964 ± 46	1196 ± 65

альных почв численность бактерий варьировала от 0.10 до 3.36 млрд кл./г, максимальные показатели приурочены к образцам аллювиальной темно-бурой почвы. В целом показатели численности бактерий в большинстве образцов аллювиальных почв были ниже, чем в образцах гумусно-ферралитных почв. Большие показатели были приурочены к образцам горных почв, что связано с большим содержанием в них органического вещества [20].

В образцах опада на поверхности красно-желтых гумусно-ферралитных почв показатели численности бактерий значительно варьировали от 0.40 до 3.56 млрд кл./г и в большинстве были выше, чем аналогичные показатели для образцов почвы. В опаде на поверхности аллювиальных почв численность бактерий также значительно варьировала (от 0.27 до 0.37 млрд кл./г), при этом показатели численности в среднем были значительно ниже, чем в опаде на поверхности ферралитных почв [11, 19].

Длина актиномицетного мицелия варьировала в образцах ферралитных почв от 280 до 670 м/г и была максимальной в горной красно-желтой гумусно-ферралитной почве заповедника Сонгтхань, ниже показатели зарегистрированы в равнинных почвах. В аллювиальных бурых и луговых кислых почвах в целом длина актиномицетного мицелия была сравнима или даже превышала показатели для гумусно-ферралитных почв (от 242 до 1086 м/г). Обращают на себя внимание более высокие показатели длины актиномицетного мицелия, приуроченные к образцам растительного опада с поверхности аллювиальных почв — в значительной части исследованных биотопов данный показатель превышал аналогичный для зональных почв в 1.5–2 раза.

Длина грибного мицелия в образцах зональных ферралитных почв варьировала от 190 до 892 м/г и была меньше или сравнима с аналогичными показателями для аллювиальных почв: от 322 м/г в аллювиальной бурой почве до 2038 м/г в аллювиальной темно-бурой оглеенной. В образцах растительного опада показатели изменялись от 386 до 1196 м/г, причем минимальные значения длины грибного мицелия были приурочены к образцам листовного опада на поверхности аллювиальной темно-бурой почвы.

Исследование микробных сообществ тропических почв Вьетнама показало, что общая численность бактерий и длина актиномицетного мицелия сравнимы и превышают численность бактерий в лесных почвах умеренной зоны [11, 19]. В противоположность почвам умеренной зон, в подстилке зафиксированы меньшие показатели общей численности бактерий, чем в нижележащем горизонте А. Аналогичные законо-

мерности ранее отмечены при изучении красных ферралитных почв Кубы [10]. Следует отметить, что длина актиномицетного мицелия была в целом больше, чем в почвах лесов умеренной зоны, а длина грибного мицелия меньше, чем в лесах умеренной зоны [19].

Показатели численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелия были определены также в образцах “подвешенных почв”. Показатели численности бактерий и длины актиномицетного мицелия превышали таковые во всех изученных образцах почвы и растительного опада и составляли 4.36–5.01 млрд кл./г и 680–690 м/г. При этом длина грибного мицелия была меньше, чем в почве и опаде. Вероятно, столь высокая бактериальная численность обусловлена значительно более активной по сравнению с другими субстратами деятельностью фауны (муравьи) и выделением корневых экссудатов, которые создают благоприятные условия для роста и размножения микроорганизмов [4].

На основании полученных данных об общей численности бактерий, длине актиномицетного и грибного мицелия были рассчитаны показатели биомассы прокариот (бактерий, актиномицетов) и грибов, общая микробная биомасса, а также вклад прокариотных организмов в общую биомассу микроорганизмов. Полученные результаты представлены в табл. 3. В образцах красно-желтых ферралитных почв запасы общей микробной биомассы сильно варьировали и составляли от 1.42 (заповедника Сонгтхань) до 3.91 мг/г (Кон Тю Ранг). В образцах аллювиальных почв значения варьировали от 1.30 до 3.12 мг/г почвы, максимальные значения были обнаружены в образцах аллювиальной темно-бурой оглеенной почвы (8.86 мг/г почвы). Содержание прокариотной биомассы составляло от 0.66 до 8.71% что сравнимо с аналогичным показателем для почв лесов умеренной зоны [19]. Максимальное содержание прокариотной биомассы было приурочено к аллювиальной темно-бурой почве.

В образцах растительного опада наименьшая общая микробная биомасса была приурочена к образцам опада на поверхности равнинной зональной ферралитной почвы (1.62 мг/г), наибольшие значения обнаружены в образцах опада на поверхности горной красно-желтой гумусно-ферралитной почвы (1.71 мг/г). При этом вклад прокариот в общую микробную биомассу более, в большинстве образцов выше в опаде, чем в почве. Максимальный вклад прокариот в общую биомассу был приурочен к образцам “подвешенной почвы” на территории ООПТ Сонгтхань и Кон Тю Ранг, 7.30 и 14.63% соответственно.

Полученные результаты позволяют предположить, что максимальная концентрация почвен-

Таблица 3. Биомасса бактерий, актиномицетов и грибов, общая микробная биомасса и содержание прокариотной биомассы (% от общей микробной биомассы) в исследуемых субстратах со значениями доверительного интервала

ООПТ	Субстрат	Биомасса бактерий, мг/г	Биомасса актиномицетов, мг/г	Биомасса грибов, мг/г	Общая биомасса, мг/г	Доля прокариотной биомассы, %
Зональные почвы						
Охраняемый лес Сонгхинь	ГКжГферр, гор. А (0–10 см)	0.05 ± 0.003	0.02 ± 0.002	2.38 ± 0.116	2.63 ± 0.120	2.93 ± 0.34
	Лиственный опад	0.07 ± 0.003	0.04 ± 0.002	1.56 ± 0.088	1.67 ± 0.093	6.43 ± 0.52
	КжГферр, гор. А (0–10 см)	0.03 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.68 ± 0.076	1.72 ± 0.078	2.33 ± 0.21
	КжГферр, гор. АВ (10–20 см)	0.03 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.70 ± 0.104	1.74 ± 0.106	2.30 ± 0.23
Природный заповедник Кон Тю Ранг	Лиственный опад	0.03 ± 0.002	0.01 ± 0.001	1.58 ± 0.084	1.62 ± 0.086	2.47 ± 0.23
	“Подвешенная почва”	0.09 ± 0.01	0.03 ± 0.001	0.78 ± 0.036	0.9 ± 0.042	14.63 ± 1.46
	ГКжГферр, гор. А (0–10 см)	0.32 ± 0.005	0.02 ± 0.001	3.57 ± 0.184	3.91 ± 0.186	8.71 ± 1.31
	Лиственный опад	0.08 ± 0.002	0.03 ± 0.001	1.54 ± 0.076	1.65 ± 0.078	6.79 ± 0.22
Национальный парк Пу Мат	КжФерр, гор. А (0–5 см)	0.12 ± 0.002	0.01 ± 0.002	1.58 ± 0.042	1.71 ± 0.091	7.60 ± 0.98
	КжФерр, гор. АВ (5–20 см)	0.04 ± 0.001	0.02 ± 0.001	0.27 ± 0.026	0.33 ± 0.01	18.18 ± 2.14
	Лиственный опад	0.05 ± 0.001	0.03 ± 0.001	0.78 ± 0.033	0.86 ± 0.02	9.30 ± 0.62
Природный заповедник Сонгтхань	ГКжГферр, гор. А (0–5 см)	0.09 ± 0.002	0.01 ± 0.001	1.32 ± 0.031	1.42 ± 0.06	7.04 ± 0.34
	ГКжГферр, гор. АВ (5–20 см)	0.03 ± 0.001	0.02 ± 0.001	0.58 ± 0.027	0.63 ± 0.002	7.94 ± 0.40
	Лиственный опад	0.06 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.60 ± 0.018	1.67 ± 0.12	4.19 ± 0.16
	“Подвешенная почва”	0.10 ± 0.002	0.03 ± 0.001	1.65 ± 0.023	1.78 ± 0.19	7.30 ± 0.23
Интразональные почвы						
Природный заповедник Бинь Чяу Фуок Буу	АлБур, гор. А (0–5 см)	0.001 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.29 ± 0.056	1.30 ± 0.057	0.84 ± 0.92
	Лиственный опад	0.01 ± 0.003	0.02 ± 0.001	3.25 ± 0.152	3.28 ± 0.153	1.61 ± 0.77
Охраняемый лес Сонгхинь	АлЛуг, гор. А (0–5 см)	0.001 ± 0.001	0.01 ± 0.001	1.65 ± 0.1	1.66 ± 0.102	0.66 ± 0.19
	Лиственный опад	0.01 ± 0.001	0.03 ± 0.001	3.14 ± 0.144	3.18 ± 0.146	1.26 ± 0.10
Сектор Нам Кат Тьен биосферного заповедника Донгнай	АлБурСб, гор. А (0–5 см)	0.06 ± 0.001	0.01 ± 0.001	3.05 ± 0.168	3.12 ± 0.169	2.24 ± 0.54
	Лиственный опад	0.05 ± 0.001	0.01 ± 0.001	2.46 ± 0.132	2.52 ± 0.133	2.38 ± 0.45
	АлБурТб, гор. А (0–10 см)	0.67 ± 0.001	0.04 ± 0.002	8.15 ± 0.464	8.86 ± 0.470	8.01 ± 1.2
	Лиственный опад	0.56 ± 0.001	0.04 ± 0.002	4.78 ± 0.26	5.38 ± 0.265	11.15 ± 1.82

Таблица 4. Численность и структура сапротрофного бактериального комплекса некоторых исследованных почв и сопряженных субстратов со значениями доверительного интервала

Субстрат	Численность СБК, млн КОЕ/г	Доминанты	Субдоминанты	Группа среднего обилия	Минорные компоненты
Природный заповедник Кон Тю Ранг					
КжГферр, гор. А (0–10 см)	4.8 ± 0.20	<i>Bacillus</i> , <i>Streptomyces</i>	<i>Micrococcus</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Arthrobacter</i>
КжГферр, гор. А (0–10 см)	2.24 ± 0.11	<i>Bacillus</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Micrococcus</i> , <i>Rhodococcus</i>
Опад	14.8 ± 0.9	<i>Myxococcus</i> , <i>Bacillus</i>	<i>Arthrobacter</i> , <i>Micrococcus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Azotobacter</i> , <i>Rhodococcus</i>
“Подвешенная почва”	9 ± 0.58	<i>Streptomyces</i>	<i>Rhodococcus</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Bacillus</i> , <i>Micrococcus</i> , <i>Beijerinckia</i>
Природный заповедник Сонгтхань					
ГКжГферр, гор. А (0–5 см)	0.146 ± 0.14	<i>Bacillus</i>	<i>Micrococcus</i> , <i>Streptomyces</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Aquaspirillum</i>
ГКжГферр, гор. АВ (5–20 см)	0.033 ± 0.001	<i>Streptomyces</i> , <i>Bacillus</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Micrococcus</i> , <i>Arthrobacter</i>	<i>Cytophaga</i>
Опад	0.046 ± 0.002	<i>Myxococcus</i> , <i>Bacillus</i>	<i>Arthrobacter</i> , <i>Microcococcus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Beijerinckia</i>
“Подвешенная почва”	0.076 ± 0.004	<i>Streptomyces</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Bacillus</i> , <i>Micrococcus</i>	<i>Aquaspirillum</i> , <i>Cytophaga</i> , <i>Rhodococcus</i>
Охраняемый лес Сонгхинь					
АлЛуг, гор. А (0–5 см)	0.60 ± 0.01	<i>Micrococcus</i> , <i>Bacillus</i>	<i>Myxococcus</i>	<i>Streptomyces</i>	<i>Arthrobacter</i> , <i>Rhodococcus</i> , <i>Aquaspirillum</i>
Опад	9.03 ± 0.50	<i>Streptomyces</i>	<i>Arthrobacter</i> , <i>Myxococcus</i>	<i>Bacillus</i>	<i>Promicromonospora</i>

ной микробиоты в почвах тропических лесных биогеоценозов происходит в горизонте А, в противоположность лесным и степным биогеоценозам умеренной зоны, где таким локусом является подстилка [19]. Значительное содержание прокариотной биомассы в опаде и “подвешенной почве” может свидетельствовать о значительной роли прокариот в трансформации органического вещества в этих локусах.

Численность и таксономический состав комплекса культивируемых сапротрофных бактерий. Численность сапротрофного бактериального комплекса (СБК) значительно варьировала во всех исследованных почвах (табл. 4). В таблице представ-

лены данные по зональным и интразональным почвам с наиболее типичными результатами по численности и таксономическому составу по сравнению со всеми исследованными образцами. Максимальная численность культивируемых бактерий была приурочена к образцам красно-желтой гумусно-ферралитной почвы (4.8 млн КОЕ/г) и снижалась значительно по почвенному профилю (2.24 млн КОЕ/г), меньше были показатели численности в аллювиальной луговой кислой почве (0.6 млн КОЕ/г почвы). Численность сапротрофного бактериального комплекса в образцах опада была в 4–9 раз больше, чем в образцах почв. Численность культивируемых бактерий в

образцах “подвешенной почвы” была сравнима с численностью СБК в растительном опаде, приуроченном исследуемому локусу (9 млн КОЕ/г почвы).

Таксономическая структура исследованных почв проявляла значительное сходство: в качестве доминантов в СБК всех исследованных почв и опада выступали бактерии рода *Bacillus* и *Streptomyces*, в качестве субдоминантов и группы среднего обилия обнаружены представители родов *Mycococcus*, *Micrococcus*, *Arthrobacter*, *Rhodococcus*.

В “подвешенной почве” доминировали представители рода *Streptomyces*. Значительная представленность в изученных образцах опада и “подвешенной почвы” рода *Streptomyces* подтверждает результаты прямого учета длины актиномицетного мицелия и свидетельствуют о значительном вкладе актинобактерий в деградацию растительного материала на поверхности почв и в корзинках эпифитных растений Вьетнама [1, 7]. В качестве минорных компонентов во всех исследованных субстратах выступали протеобактерии родов *Rhizobium*, *Azotobacter*, *Chromobacterium*, *Serratia*, *Cytophaga*, *Beijerinckia*, а также некоторые представители, не идентифицированные до рода. Полученные данные по численности и разнообразию СБК “подвешенной почвы” указывают на близость прокариотного сообщества изученного субстрата к сообществу ризосферной почвы, расположенной в прикорневой зоне растений и отличающейся повышенной микробной активностью [22].

Высокое содержание в опаде и “подвешенной почве” представителей рода *Streptomyces*, известных как активные продуценты антибиотиков, позволяет рассматривать эти локусы как перспективные для выделения штаммов с высоким биотехнологическим потенциалом.

Таксономическая структура прокариотного сообщества (баркодинг гена 16S рНК). Для исследования таксономической структуры прокариотного сообщества зональных и интразональных почв Вьетнама выбраны образцы с наиболее репрезентативными данными по общей численности микроорганизмов и структуре СБК: зональная красно-желтая гумусно-ферралитная почва заповедника Кон Тю Ранг и интразональная аллювиальная бурая почва заповедника Пу Хоат. Данные типы почв являются наиболее распространенными и используемыми в сельском хозяйстве на территории Вьетнама, поэтому их подробное изучение представлялось наиболее интересным. Ранее проведен метагеномный анализ (баркодинг гена 16S рНК) бактериального сообщества данной интразональной почвы, опада и “подвешенной почвы” [7]. В настоящей работе приведены результаты анализа метагенома образцов горизонта А почвы, растительного опада и

“подвешенной почвы”, а также данные по изучению филогенетического разнообразия красно-желтой гумусно-ферралитной почвы заповедника Кон Тю Ранг и сопряженной с ней “подвешенной почве”.

Представлялось интересным выявить основные роды микроорганизмов, представленные в доминирующих филумах микроорганизмов образцов, приуроченных к аллювиальной бурой почве. Во всех изученных образцах для филума Proteobacteria показано доминирование альфа-протеобактерий и порядка Rhizobiales в общем пуле микроорганизмов. Среди выявленных родов микроорганизмов присутствует значительное число бактерий-продуцентов вторичных метаболитов (*Haliangum*, *Sorangium*, *Novosphongobium*, *Phenylobacterium*, *Pseudomonas*) и прокариот, способных осуществлять фиксацию и превращения азота в почве (*Bradyrhizobium*, *Variibacter*) [26, 31].

Наибольшей представленностью в сапротрофном бактериальном комплексе исследованных субстратов характеризовался филум Actinobacteria. В изученных субстратах выявлено значительное количество актиномицетов, способных к деградации и минерализации растительного материала (*Acidothermus*, *Mycobacterium*) [39, 45]. Наиболее широко представленными в сапротрофном бактериальном комплексе являлись бактерии рода *Streptomyces*, тогда как в изученных при помощи метагеномного анализа образцах субстратов преобладали роды *Kitasatospora* и *Streptomyces*, причем представленность данных родов значительно варьировала.

Одним из трех наиболее распространенных в изученных субстратах таксонов является типично почвенный филум Acidobacteria. В исследованных образцах были детектированы роды *Koribacter*, *Bryobacter*, *Granulicella*, *Terriglobus*, а также некоторые роды-кандидаты. Предположительно, развитие данных таксонов в образцах опада и “подвешенной почвы” связано с сильной степенью минерализации органического вещества, а также кислой реакцией среды (рН 4.2–5.1) и экссудатов эпифитных растений.

Проведен сравнительный анализ метагенома красно-желтой гумусно-ферралитной почвы и “подвешенной почвы” из корзинок эпифитных папоротников (табл. 5).

Полученные в ходе работы закономерности в распределении филогенетического разнообразия красно-желтой гумусно-ферралитной почвы были сходны с аналогичными результатами изучения прокариотного сообщества аллювиальной почвы и сопряженных субстратов [7]. В исследованных образцах красно-желтой ферралитной почвы и “подвешенной почвы” детектированы бактериальные филумы Firmicutes, Proteobacteria,

Таблица 5. Филогенетическое разнообразие прокариотного сообщества красно-желтой гумусно-ферралитной почвы и “подвешенной почвы” (% от всех представителей домена Bacteria)

Домен	Филум	“Подвешенная почва”	Гор. А (0–5 см)
Bacteria	Proteobacteria	51	15
	Cloroflexi	0.7	0.2
	Firmicutes	8	80
	Acidobacteria	0.7	0.5
	Actinobacteria	38	2
	Verrucomicrobia	Не обн.	1
	Bacteroidetes	2	0.05
	Planctomycetes	Не обн.	1
	Cyanobacteria	0.7	0.09

Actinobacteria, меньше содержание филумов Bacteroidetes, Cloroflexi, Acidobacteria, Verrucomicrobia, Planctomycetes, Cyanobacteria. Полученные результаты согласуются с данными других авторов, изучавших филогенетическое разнообразие почв [18, 32, 33, 35]. При этом представленность различных филумов в исследованных почвах была различной. В “подвешенной почве” доминировали представители филума Proteobacteria (51%), меньше было содержание Acidobacteria (38%) и Firmicutes (8%), наименьшим было содержание других филумов. Полученные данные по основным доминирующим филумам бактерий соотносились с результатами посева на универсальные питательные среды, а также с литературными данными [33]. В горизонте А красно-желтой гумусно-ферралитной почвы доминировал филум Firmicutes (80%), меньше было содержание Proteobacteria (15%), Actinobacteria (2%) и прочих филумов. Следует отметить, что в ранее исследованных аллювиальной почве, опаде и “подвешенной почве” [7] отмечены те же закономерности на уровне филумов.

При изучении общего разнообразия прокариотных микроорганизмов в образцах горизонта А красно-желтой гумусно-ферралитной почвы и “подвешенной почвы” выявлены некоторые общие закономерности. В изученных субстратах выявлено большое количество родов бактерий, способных к деградации ксенобиотиков (*Amaricoccus*, *Sphingomonas*, *Pseudomonas*, *Skermanella* и др.) [28, 37]. Показано наличие большого числа бактерий, связанного с различными этапами цикла азота (*Paracoccus*, *Ensifer*, *Nocardia*, *Pseudolabrys* и др.) [42, 43], а также бактерий-экстремофилов, способных переживать длительные неблагоприятные условия (*Brevundimonas*, *Janthinobacterium* и др.) [25,

46]. Также выявлен значительный вклад в микробное сообщество субстратов ацидофильных актинобактерий рода *Acidimicrobium*, что связано с низкими значениями pH исследуемых ферралитных почв. В образце горизонта А почвы было определено большое количество бактериальных родов-антагонистов развития грибов (*Ornithinimicrobium*, *Janthinobacterium*, *Kocuria*) [36, 38, 44]. Исследуя сообщества на родовом уровне, стоит заметить, что сообщество “подвешенной почвы” имеет низкое сходство с сообществом ферралитной почвы — при значительном сходстве функциональных группировок микроорганизмов их родовой состав существенно различается, что подтверждает ранее опубликованные результаты других исследователей, согласно которым “подвешенная почва” имеет большее сходство с сообществом почвы, чем с сообществами растения-форофита или его опада [33]. Однако в других работах для “подвешенных почв” тропических лесов Борнео и Амазонии выявлен гораздо больший уровень корреляции сообщества “подвешенной почвы” с растением-форофитом и значительная разница между сообществами “подвешенных почв” двух разных территорий [32, 35]. Для более подробного исследования данного субстрата необходимо расширить локальную выборку, а также учитывать свойства “подвешенной почвы”, обусловленные ее генезисом.

Характеристика метаболически активных представителей прокариотного комплекса зональной почвы и сопряженных субстратов. В дополнение к проведенному метагеномному анализу (секвенирование гена 16S рРНК) бактериального сообщества зональной красно-желтой гумусно-ферралитной почвы, опада и “подвешенной почвы” представляло значительный интерес сравнить

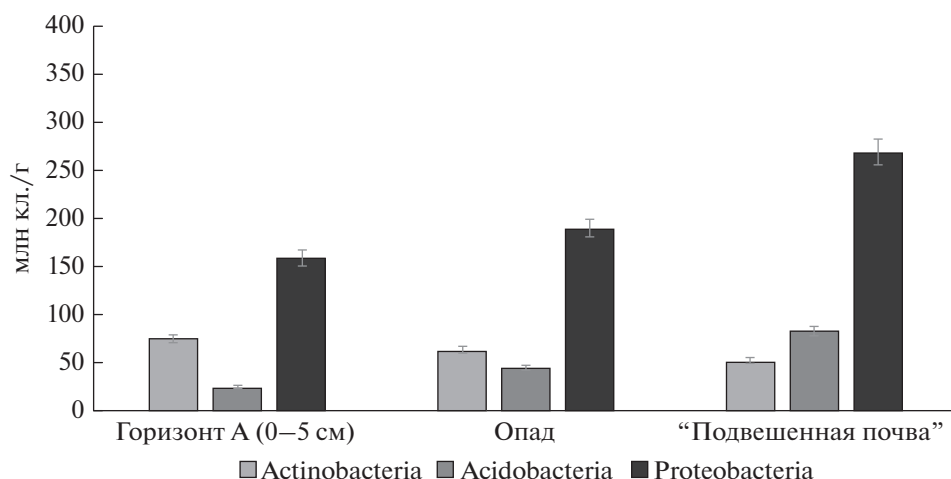


Рис. 1. Численность метаболически активных прокариотных микроорганизмов в образцах красно-желтой гумусно-ферралитной почвы и сопряженных субстратах.

численность и соотношение метаболически активных представителей доминирующих филумов в изученных субстратах, полученные методом FISH результаты представлены на рис. 1. Для характеристики выбраны филумы, наиболее значительно представленные в образцах почвы, опада и “подвешенной почвы” на основании проведенных ранее исследований [7]. Содержание метаболически активных клеток, относящихся к филумам Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria было ниже в почве и выше в “подвешенной почве”. Однако соотношение таксонов в этих субстратах различалось. Доминирующей группой во всех субстратах были протеобактерии, минорной — Actinobacteria. При этом наибольшая численность филума Proteobacteria обнаружена в образцах “подвешенной почвы” (454.97 млн кл./г почвы), наименьшая приурочена к образцам горизонта А (116.37 млн кл./г) и составляла всего 25% от общей представленности данного таксона в “подвешенной почве”. Для актинобактерий, напротив, максимальное содержание показано в верхнем горизонте почвы и более низкие значения — в опаде и “подвешенной почве”. При помощи метагеномного анализа данных субстратов показан значительный вклад филума Firmicutes в общее разнообразие прокариотных организмов, что требует проведения дополнительных исследований для выявления пула метаболически активных представителей. Интересно, что максимальная численность метаболически активных протеобактерий соотносилась с высоким таксономическим разнообразием этого филума в “подвешенной почве”, выявленным с помощью метабаркодинга.

Детекция функциональных генов (*nifH* и *alkB*) в исследованных образцах. Для образцов зональной красно-желтой гумусно-ферралитной почвы,

растительного опада и “подвешенной почвы” исследовано содержание функциональных генов *nifH* и *alkB*. Выбор данных генов был обусловлен возможностью использования микроорганизмов-носителей в биотехнологических целях для создания бактериальных препаратов, повышающих уровень фиксации атмосферного азота и деградации органических ксенобиотиков. Предположительно, содержание гена *alkB* в образцах почв и растительного материала Вьетнама может быть завышено по сравнению с почвами умеренной зоны в связи с обработкой тропических лесов дефолиантами во второй половине XX в. [5].

Содержание копий функциональных генов *alkB* и *nifH* в образцах, приуроченных к красно-желтой гумусно-ферралитной почве, было примерно в 10 раз меньше, чем в образцах исследованной ранее аллювиальной бурой почвы и сопряженных субстратах [7]. Так, число копий гена, кодирующего алканмонооксигеназу, было наибольшим в образцах “подвешенной почвы” (0.32 млн копий/г), меньше в образцах растительного опада (0.18 млн копий/г) и почвенного гор. А (0.2 млн копий/г). Зафиксированные численности функционального гена *alkB* значительно меньше данных, полученных для почв умеренных лесов [13]. Ген *nifH* был также обнаружен во всех исследованных образцах; его численность варьировала от 0.03 млн копий гена/г почвы в образцах растительного опада и почвы до 0.9 млн копий/г в образцах “подвешенной почвы”.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведено комплексное исследование прокариотного сообщества некоторых почв Вьетнама и сопряженных с ними субстратов. Показатели

численности бактерий в большинстве образцов аллювиальных почв были меньше, чем в образцах гумусно-ферралитных почв, тогда как при исследовании длины актиномицетного мицелия выявлена обратная закономерность. Обращают на себя внимание большие показатели длины актиномицетного мицелия, приуроченные к образцам растительного опада с поверхности аллювиальных почв — в значительной части исследованных биотопов данный показатель превышал аналогичный для зональных почв в 1.5–2 раза. На поверхности почв в тропической зоне именно растительный опад и горизонте А почв является локусом наибольшей концентрации микробной биомассы в отличие от лесных экосистем умеренного пояса, где наибольшая численность микроорганизмов регистрируется в подстилке. В результате активной деструкции растительного материала микроорганизмами в тропических лесах Вьетнама сам горизонт подстилки не формируется, тогда как горизонт А почвы в значительной мере несет черты подгоризонта Н. Длина грибного мицелия в образцах интразональных почв и сформированного на них растительного опада была в среднем больше, чем в аналогичных зональных образцах.

По результатам проведенного комплексного исследования выявлено, что значительный вклад в деструкцию растительного материала вносят актиномицеты рода *Streptomyces*, выявленные в СБК и при помощи метагеномного анализа, а также бактерии-гидролитики, широко представленные в пуле почвенных прокариот. Численность сапротрофного бактериального комплекса в растительном опаде превышала таковую в горизонте А почв в 4–9 раз. Практически во всех исследованных почвах и сопряженных субстратах доминировали бактерии рода *Streptomyces*, что подтверждает ранее выдвинутую гипотезу о значительном вкладе актиномицетов в разложении растительных остатков по сравнению с почвами умеренной зоны.

С помощью молекулярных методов (высокопроизводительное пиросеквенирование) исследования детектировано потенциально высокое разнообразие бактерий-продуцентов биологически активных веществ, деструкторов ксенобиотиков, экстремофилов, а также организмов, вовлеченных в круговорот азота и способных к фиксации атмосферного азота. Метаболически активная составляющая прокариотного сообщества красно-желтой гумусно-ферралитной почвы и сопряженных субстратов представлена филумами *Proteobacteria*, *Actinobacteria* и *Acidobacteria*, достигала максимальных значений в “подвешенной почве”, что соотносилось с высокой численностью филумов и их значительным таксономическим разно-

образием в этом локусе, определенным классическими и современными микробиологическими методами. Функциональные гены (*nifH* и *alkB*) детектированы в значимом количестве в красно-желтой гумусно-ферралитной почве и сопряженных субстратах. Численность копий функциональных генов была максимальна в образцах “подвешенной почвы”, что делает этот локус перспективным для выделения штаммов с высоким биотехнологическим потенциалом в отношении фиксации атмосферного азота и разложению алканов.

Изучение особого биогеоценотического “узла”, характерного для тропических лесов — “подвешенной почвы” — с применением комплексного подхода позволило выявить специфические характеристики микробного разнообразия данного субстрата, а также подтвердить данные, полученные при изучении научной литературы. Исходя из полученной информации, можно сделать заключение о близости изученного почвоподобного тела к ризосферной почве исходя из общего микробного разнообразия, значительного количества метаболически активных организмов, способных к проведению процессов азотфиксации и деструкции ксенобиотиков.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают признательность администрации и сотрудникам Тропического центра, организовавших комплексную работу по изучению биологического разнообразия и экологии лесов Вьетнама. Особый вклад внесли содиректора Головного отделения Данг Хонг Чиен и А.Н. Кузнецов, содиректора Южного отделения Нгуен Ван Тхинь и И.В. Палько. Неоценимую помощь в работе оказали С.П. Кузнецова и Фам Тхи Ха Занг.

Отдельную благодарность хотелось бы высказать администрации и сотрудникам лесных станций особо охраняемых территорий Вьетнама, на которых была предоставлена возможность исследований, за неоценимую помощь и комфортные условия.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Представленное исследование проведено по государственному заданию (№ 121040800174-6, 121032300081-7), а также в рамках Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы МГУ им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”. Исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, соглашение № 075-15-2021-1051. Анализ микробиомов проведен при частичной финансовой поддержке Программы НТР РФ “Анализ микробиомов растений и беспозвоночных животных экстремальных мест обитания с целью разработки штаммов-продуцентов новых метабо-

литов и ферментов” (договор № 075-15-2021-1396). Проведение ПЦР-реал-тайм выполнено при частичной финансовой поддержке гранта РНФ № 21-14-00076.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дорченкова Ю.А., Грачева Т.А., Лысак Л.В. Характеристика актиномицетных комплексов заповедника Пу Хоат // Почвоведение. 2022. № 4. С. 482–487.
2. Егоров В.В., Иванова Е.Н., Фридланд В.М., Розов Н.И. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 30 с.
3. Еськов А.К. Экофизиологическая классификация сосудистых эпифитов как теоретическая предпосылка формирования коллекций и сообществ эпифитных растений в условиях оранжерейной культуры // Естественные и техн. науки. 2012. № 4. С. 93–98.
4. Еськов А.К., Абакумов Е.В., Тиунов А.В., Кузнецова О.А., Дубовиков Д.А., Прилепский Н.Г., Антипина В.А., Кузнецов А.Н. Агеотропные воздушные корни-улавливатели гнездовых эпифитов и их роль в формировании подвешенных почв // Журн. общ. биол. 2017. Т. 78. № 3. С. 54–68.
5. Еськов А.К., Прилепский Н.Г., Антипина В.А., Абакумов Е.В., Ван Тхинь Н. Формирование эпифитных сообществ в искусственных лесных посадках Южного Вьетнама // Экология. 2020. № 3. С. 171–180. <https://doi.org/10.31857/S0367059720030075>
6. Калашиникова К.А., Коновалова О.П., Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы муссонного диптерокарпового леса (заповедник Донг Най, Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 2. С. 97–107.
7. Князева А.В., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Лапыгина Е.В., Александрова А.В. Численность и таксономическое разнообразие прокариот аллювиальной бурой почвы и сопряженных субстратов (Вьетнам, заповедник Пу Хоат) // Почвоведение. 2022. № 10. С. 1290–1300.
8. Ковязин В.Ф., Данг Т.Л., Данг В.Х. Прогноз состояния растительного покрова лесных угодий заповедника Донг Най Вьетнама // Вестник СГУГиТ. 2020. Т. 25. № 3. С. 214–228.
9. Кузнецов А.Н., Кузнецова С.П. Структура и функции почвенного населения муссонного тропического леса национального парка Кат Тьен, Южный Вьетнам. М.: Лесная растительность, 2011. С. 16–43.
10. Лапыгина Е.В., Лысак Л.В., Грачева Т.А., Кудинова А.Г. Структура микробных сообществ красных ферралитных почв национального парка Варадеро (провинция Матансас, остров Куба) // Изв. РАН. Сер. биол. 2015. С. 244–249.
11. Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Конова И.А., Звягинцев Д.Г. Численность и таксономический состав наночастиц бактерий в некоторых почвах России // Почвоведение. 2010. № 7. С. 819–824.
12. Лысак Л.В., Добровольская Т.Г., Скворцова И.Н. Методы оценки бактериального разнообразия почв и идентификации почвенных бактерий. М.: МАКС Пресс, 2003. 120 с.
13. Манучарова Н.А., Ксенофонтowa Н.А., Белов А.А., Каменский Н.Н., Арзамасова А.В., Зенова Г.М., Кинжаев Р.Р., Трофимов С.Я., Степанов А.Л. Прокариотный компонент нефтезагрязненной торфяной олиготрофной почвы при разном уровне минерального питания // Почвоведение. 2021. № 1. С. 80–89. <https://doi.org/10.31857/S0032180X2101010X>
14. Манучарова Н.А., Ксенофонтowa Н.А., Каримов Т.Д., Власова А.П., Зенова Г.М., Степанов А.Л. Изменение филогенетической структуры метаболически активного прокариотного комплекса почв под влиянием нефтяного загрязнения // Микробиология. 2020. Т. 89. № 2. С. 222–234. <https://doi.org/10.31857/S0026365620020093>
15. Наумов В.Д. Почвы тропиков и субтропиков и их сельскохозяйственное использование. М.: Колос, 2010. 361 с.
16. Нгуен Ты Сиен, Фридланд В.М., Орлов Д.С. Состав и свойства гумусовых веществ главнейших почв Северного Вьетнама // Почвоведение. 1977. № 8. С. 39–54.
17. Окоделова А.А., Тхинь Нгуен Ван, Авилов В.К. Свойства основных типов почв Биосферного Заповедника Донг Най (Южный Вьетнам) // Региональные геосистемы. 2014. № 10(181).
18. Першина Е.В., Чернов Т.И. Генетическая информация в почве // Основные достижения и перспективы почвенной метагеномики. СПб.: Информ-Навигатор, 2017. С. 9–18.
19. Полянская Л.М., Гейдебрехт В.В., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г. Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилю зональных типов почв // Почвоведение. 1995. № 5. С. 566–572.
20. Почвоведение / Под ред. Ковды В.А., Розанова Б.Г. М.: Высш. шк., 1988. 400 с.
21. Почвообразовательные процессы / Под ред. Симановой М.С., Топконогова В.Д. М.: Почв. ин-т им. В.В. Докучаева, 2006. 510 с.
22. Феоктистова Н.В., Марданова А.М., Хадиева Г.Ф., Шарипова М.Р. Ризосферные бактерии // Ученые записки Казанского ун-та. Сер. Естественные науки. 2016. № 2. С. 207–224.
23. Чернов Т.И., Железова А.Д., Тхакахова А.К., Бгажба Н.А., Зверев А.О. Микробиомы целинных почв тропических лесов южного Вьетнама // Микробиология. 2019. Т. 88. № 4. С. 479–489.
24. Abakumov E.V., Rodina O.A., Eskov A.K. Humification and humic acid composition of suspended soil in oligotrophic environments in South Vietnam // Appl. En-

- viron. Soil Sci. 2018. V. 1. P. 1–8.
https://doi.org/10.1155/2018/1026237
25. Avguštin J.A., Bertok D.Ž., Avguštin G. Isolation and characterization of a novel violacein-like pigment producing psychrotrophic bacterial species *Janthinobacterium svalbardensis* sp. nov. // Antonie Van Leeuwenhoek. 2013. V. 103. P. 763–769.
https://doi.org/10.1007/s10482-012-9858-0
 26. Baig Z.T., Abbasi S.A., Memon A.G., Naz A., Soomro A.F. Assessment of degradation potential of *Pseudomonas* species in bioremediating soils contaminated with petroleum hydrocarbons // J. Chem. Technol. Biotechnol. 2022. V. 97. P. 455–465.
https://doi.org/10.1002/jctb.6820
 27. Benzing D.H. Vascular Epiphytes: General Biology and Related Biota. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
 28. Blecher H., Blecher R., Wegst W., Eberspaecher J., Lingens F. Bacterial degradation of aminopyrine // Xenobiotica. 1981. V. 11. P. 749–754.
https://doi.org/10.3109/00498258109045878
 29. Bohlman S.A., Matelson T.J., Nadkarni N.M. Moisture and temperature patterns of canopy humus and forest floor soil of a mountain cloud forest, Costa Rica // Biotropica. 1995. V. 27. P. 13–19.
 30. Caporaso J., Kuczynski J., Stombaugh J. et al. QIIME allows analysis of high-throughput community sequencing data // Nat Methods. 2010. V. 7. P. 335–336.
https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303
 31. Coss-Navarrete E.L., Díaz-Valle A., Alvarez-Venegas R. Induction of plant resistance to biotic stress by priming with β -aminobutyric acid (BABA) and its effect on nitrogen-fixing nodule development // Academic Press. 2020. P. 101–114.
https://doi.org/10.1016/B978-0-12-817892-8.00006-4
 32. Donald J., Maxfield P., Leroy C., Ellwood M.D. Epiphytic suspended soils from Borneo and Amazonia differ in their microbial community composition // Acta Oecologica. 2020. V. 1. P. 106.
https://doi.org/10.1016/j.actao.2020.103586
 33. Eskov A.K., Zverev A.O., Abakumov E.V. Microbiomes in Suspended Soils of Vascular Epiphytes Differ from Terrestrial Soil Microbiomes and from Each Other // Microorganisms. 2021. V. 9. P. 1033.
https://doi.org/10.3390/microorganisms9051033
 34. Fierer N., Jackson J.A., Vilgalys R., Jackson R.B. Assessment of Soil Microbial Community Structure by Use of Taxon-Specific Quantitative PCR Assays // Appl. Environ. Microbiol. 2005. V. 7. P. 4117–4120.
https://doi.org/10.1128/AEM.71.7.4117-4120.2005
 35. Gargallo-Garriga A., Sardans J., Alrefaei A.F., Klem K., Fuchslueger L., Ramírez-Rojas I., Donald J., Leroy C. et al. Tree Species and Epiphyte Taxa Determine the “Metabolomic niche” of Canopy Suspended Soils in a Species-Rich Lowland Tropical Rainforest // Metabolites. 2021. V. 11. P. 718.
 36. Huo Y., Kang J.P., Ahn J.C., Yang D.U., Yang D.C. *Ornithinimicrobium panacihumi* sp. nov., Antagonistic Bacteria Against Root Rot Fungal Pathogens, Isolated from Cultivated Ginseng Soil // Current Microbiol. 2019. V. 76. P. 22–28.
https://doi.org/10.1007/s00284-018-1579-9
 37. Leys N.M., Ryngaert A., Bastiaens L., Verstraete W., Top E.M., Springael D. Occurrence and phylogenetic diversity of *Sphingomonas* strains in soils contaminated with polycyclic aromatic hydrocarbons // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. P. 1944–1955.
https://doi.org/10.1128/AEM.70.4.1944-1955.2004
 38. Lincoln S.P., Fermor T.R., Tindall B.J. *Janthinobacterium agaricidamnosum* sp. nov., a soft rot pathogen of *Agaricus bisporus* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 1999. V. 49. P. 1577–1589.
https://doi.org/10.1099/00207713-49-4-1577
 39. Mohagheghi A., Grohmann K., Himmel M., Leighton L., Updegraff D.M. Isolation and characterization of *Acidothermus cellulolyticus* gen. nov., sp. nov., a new genus of thermophilic, acidophilic, cellulolytic bacteria // Int. J. Syst. Bacteriol. 1986. V. 36. P. 435–443.
https://doi.org/10.1099/00207713-36-3-435
 40. Prashar P., Kapoor N., Sachdeva S. Rhizosphere: Its structure, bacterial diversity and significance // Rev. Environ. Sci. BioTechnol. 2013. V. 13. P. 63–77.
https://doi.org/10.1007/s11157-013-9317-z
 41. Pruesse E., Quast C., Knittel K. et al. SILVA: a comprehensive online resource for quality checked and aligned ribosomal RNA sequence data compatible with ARB// Nucleic Acids Res. 2007. V. 35. P. 7188–7196.
https://doi.org/10.1093/nar/gkm864
 42. Rob J.M. van Spanning, David J. Richardson, Stuart J. Ferguson. Introduction to the Biochemistry and Molecular Biology of Denitrification / Biology of the Nitrogen Cycle. Elsevier, 2007. P. 3–20.
https://doi.org/10.1016/B978-044452857-5.50002-3
 43. Rogel M.A., Hernández-Lucas I., Kuykendall L.D., Balkwill D.L., Martínez-Romero E. Nitrogen-fixing nodules with *Ensifer adhaerens* harboring *Rhizobium tropici* symbiotic plasmids // Appl. Environ. Microbiol. 2001. V. 67. P. 3264–3268.
https://doi.org/10.1128/AEM.67.7.3264-3268.2001
 44. Setiawan A., Setiawan F., Juliasih N., Widyastuti W., Laila A., Setiawan W.A., Djailani F.M. et al. Fungicide Activity of Culture Extract from *Kocuria palustris* 19C38A1 against *Fusarium oxysporum* // J. Fungi. (Basel). 2022. V. 8. P. 280.
https://doi.org/10.3390/jof8030280
 45. Walsh C.M., Gebert M.J., Delgado-Baquerizo M., Maestre F.T., Fierer N. A Global Survey of Mycobacterial Diversity in Soil // Appl. Environ. Microbiol. 2019. V. 85. P. 180.
https://doi.org/10.1128/AEM.01180-19
 46. Wang J., Zhang J., Ding K., Xin Y., Pang H. *Brevundimonas viscosa* sp. nov., isolated from saline soil // Int. J. Systematic Evolutionary Microbiol. 2012. V. 62. P. 2475–2479.
https://doi.org/10.1099/ijls.0.035352-0
 47. World Reference Base for Soil Resources 2014, Update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. Rome: FAO, 2015.

Abundance and Diversity of Microorganisms in Soils and Associated Substrates (Leaf Litter and “Suspended Soil”) in Some Nature Reserves of Vietnam

A. V. Kniazeva^{1, 2, *}, L. V. Lysak^{1, **}, E. V. Lapygina¹, and A. V. Aleksandrova¹

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

²*Skryabin Institute of Biochemistry and Physiology of Microorganisms, Pushchino, 142290 Russia*

**e-mail: aknyazeva1999@gmail.com*

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

A comprehensive study has been carried out, and a quantitative and qualitative characteristic of the soil prokaryotic community of zonal Ferralsol and intrazonal Fluvisol of Vietnam, as well as associated leaf litter and “suspended” soil from epiphytic ferns, has been given. The greatest number of bacteria, determined by the direct luminescence method, was associated with samples of Fluvisol, while the lengths of fungal and actinomycete mycelium were the largest in mountainous ferrallitic soils. Bacteria of the genus *Streptomyces*, included in the saprotrophic bacterial complex of the studied substrates, make a significant contribution to the destruction of plant material. The bacteria of the phyla Firmicutes (80%) and Proteobacteria (15%) predominated in the prokaryotic community of the zonal red-yellow humus-ferrallitic soil, while the phyla Proteobacteria (51%) and Actinobacteria (38%) dominated in the sample of the “suspended” soil. The phyla Chloroflexi, Acidobacteria, Bacteroidetes, and Cyanobacteria were significantly less represented. With significant differences at the level of genera in the studied substrates, similar functional groups of microorganisms were identified: xenobiotic decomposers, nitrogen cycle bacteria, extremophiles, as well as bacteria that inhibit the growth of micromycetes. The metabolically active part of the prokaryotic community, represented by the phyla Proteobacteria, Actinobacteria, and Acidobacteria, was the highest in the “suspended” soil and the least active in the litter and horizon A of Ferralsol, which correlated with the high abundance of these phyla and the significant taxonomic diversity of bacteria in this locus. Functional genes (*nifH* and *alkB*) were detected in all studied substrates. The number of copies of functional genes was the highest in the “suspended” soil sample, which makes this locus promising for isolating strains with high biotechnological potential.

Keywords: “suspended” soil, bacterial abundance, DNA metabarcoding, FISH, copy number of *nifH* and *alkB* genes, Ferralsol

УДК 579.26

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОЙ И КРАТКОВРЕМЕННЫХ ЗАСУХ НА ГИДРОЛИТИЧЕСКИЕ ФЕРМЕНТЫ СЕРОЙ ПОЧВЫ

© 2023 г. А. В. Якушев^{а, *}, А. И. Журавлева^б, И. Н. Кузнецова^с^аМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия^бИнститут физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН,
ул. Институтская, 2, Пушкино, 142290 Россия^сООО «Агро-С», ул. Шишкова, 2г, Воронеж, 394049 Россия

*e-mail: a_yakushev84@mail.ru

Поступила в редакцию 16.10.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

Трансформация органического вещества в почве во многом определяется гидролитическими ферментами. В условиях климатических изменений особое значение имеет понимание механизмов микробного отклика для прогнозирования цикла углерода. До сих пор мало изучалось влияние продолжительности и частоты засухи на гидролитические ферменты почвы. Проведен многофакторный полевой манипуляционный эксперимент, моделирующий в присутствии растений и без них: две кратковременные засухи, длительную засуху и оптимальный уровень увлажнения почвы. Определяли максимальную скорость реакции $V_{\max}$, константу Михаэлиса K_m и каталитическую эффективность K_a пяти групп ферментов, участвующих в цикле углерода (целлюбиазы, глюкозидазы, ксиланазы), фосфора (фосфатазы) и азота (хитиназы). У фосфатаз, глюкозидаз и ксиланаз $V_{\max}$ снижалось при кратковременной засухе. В ходе длительной засухи снижалось значение $V_{\max}$ фосфатаз, целлюбогидролаз, ксиланаз и возрастало у хитиназ, оставаясь при этом неизменным у глюкозидаз. Как длительная, так и кратковременные засухи приводили к увеличению K_m и уменьшению K_a почти для всех ферментов. Кратковременные засухи не являлись ослабленным вариантом длительной засухи, но имели свою специфику – снижение у глюкозидаз K_m , которое приводило к увеличению K_a . Длительная засуха отличалась увеличением $V_{\max}$ хитиназ и пространственной вариативности $V_{\max}$ фосфатаз и глюкозидаз. Влияние присутствия растений было второстепенным и сказывалось только при коротких засухах. Обратимость действия засухи на $V_{\max}$, K_m , K_a уменьшалась в ряду: первая кратковременная засуха > вторая кратковременная засуха > длительная засуха – за счет увеличения общей продолжительности стрессового воздействия.

Ключевые слова: почвенная засуха, почвенные ферменты, кинетика Михаэлиса–Ментен, каталитическая эффективность ферментов

DOI: 10.31857/S0032180X2260130X, **EDN:** FPMQMO

ВВЕДЕНИЕ

В условиях наблюдаемого изменения климата возрастает количество и продолжительность различных экстремальных явлений: пожаров, ветров, засух, ливней, наводнений и т.д. Ряд климатических моделей предсказывают увеличение частоты и продолжительности засушливых периодов во многих регионах мира в будущем [11].

Почвенные микроорганизмы продуцируют широкий спектр ферментов, которые могут находиться в разном состоянии [3]. Внеклеточные ферменты катализируют реакции превращения сложных С-содержащих полимеров растительного происхождения на биодоступные соединения, которые стимулируют метаболизм и дыхание почвенных микроорганизмов [4]. Прямое воздей-

ствие на микробную активность оказывают такие климатические характеристики, как влажность и температура, которые изменяют диффузию, скорость реакций и осмотический потенциал [24]. Температура и влажность определяют состав растительных сообществ, их продуктивность, что косвенно влияет на биологическую почву.

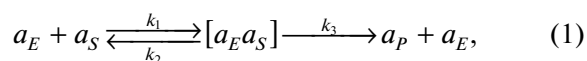
Доступность влаги определяет жизнеспособность и функционирование почвенных микроорганизмов. Кроме того, вода в почве является растворителем большинства веществ, потребляемых микроорганизмами. Сильный дефицит влаги приводит к возникновению осмотического стресса и лизису клеток, вызывая гибель микроорганизмов. Косвенно засушливые условия изменяют физиологическое состояние почвенных микро-

организмов и их ферментативную активность [6]. Метаболический отклик на экстремальный дефицит воды зависит от доступности субстрата [29]. Внеклеточные ферменты имеют небольшой размер и находятся в тесном контакте с субстратом, поэтому для функционирования им требуются более тонкие водные пленки и мелкие заполненные водой поры, по сравнению с крупными микробными клетками [24].

Действие засухи проявлялось в снижении активности гидролитических ферментов [24], однако исследователями показано увеличение активности лейцинаминопептидазы, контролирующей гидролиз белков и участвующей в почвенном цикле азота, в варианте с растениями, что указывало на потребность в азоте в условиях засухи. В этой работе авторы сообщают и об отрицательном влиянии или отсутствии влияния засухи на активность ферментов цикла углерода в почве с растениями. Такой парадокс можно объяснить сложным сочетанием ряда факторов таких, как сезон года, длительность засухи, интенсивность осадков, устойчивость растений, изменчивость почвенных и микробных свойств.

В последнее время для характеристики энзиматической активности в почве все чаще применяют классическую модель ферментативной кинетики Михаэлиса—Ментен. Данная модель в большинстве случаев удовлетворительно объясняет связь между скоростью ферментативной реакции и концентрацией доступного субстрата в почве [30].

Модель имеет вид:



где a_E — химическая активность ферментов, a_S — химическая активность ферментов, a_P — химическая активность продуктов реакции, k_1, k_2, k_3 — константы скоростей химических реакций. Само уравнение

Михаэлиса—Ментен имеет вид: $V(a_s) = \frac{V_{\max} a_s}{a_s + K_m}$, где

$V_{\max} = k_3 a_E$ — максимальная скорость реакции, катализируемой ферментом при условии полного насыщения активных центров ферментов суб-

стратом реакции, $K_m = \frac{k_2 + k_3}{k_1}$ — константа Михаэлиса, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость реакции равна $0.5V_{\max}$ [17, 19]. K_m характеризует степень сродства фермента к субстрату [20] — чем меньше величина K_m , тем выше устойчивость фермент-субстратного комплекса и эффективнее фермент связывается с субстратом [7, 20]. Ферменты, катализирующие одну и ту же реакцию в почве, но имеющие разное происхождение, характеризуются разными значениями K_m [22]. Продemonстрировано, что ферменты микро-

организмов с разной экологической стратегией характеризуются разными величинами K_m [14, 21]. Окультуривание лесных почв, пастбищ и засоленных пустынных почв увеличивало K_m у целлюлазы, но уменьшало значение $V_{\max}$ [13]. Основываясь на результатах предыдущих наблюдений, можно заключить, что кинетические параметры ферментативных реакций $V_{\max}$ и K_m высоко чувствительны к сезонным колебаниям свойств почв [9, 10, 20, 28].

Наиболее реалистично скорость протекания процессов в почве характеризует каталитическая эффективность $K_a = V_{\max}/K_m$ [21, 30]. $K_a = \frac{k_1 k_3 a_E}{k_2 + k_3}$, которая позволяет оценить константу скорости реакции в ненасыщенных субстратом условиях, характерных для большинства почв: при $a_s \rightarrow 0$, $V(a_s) \rightarrow K_a a_s$. Исследователями продемонстрировано, что на K_a сильно влияют физико-химические свойства почвы и доступность субстрата [8].

В работе основное внимание уделялось определению кинетических параметров ферментов в ходе засух и увлажнения почвы для оценки интенсивности стресса и степени восстановления ферментативной активности до уровня исходных значений.

Рабочие гипотезы заключались в следующем:

1. В условиях микрополевого эксперимента циклы высушивания—увлажнения приводят к увеличению пространственной изменчивости кинетических параметров почвенных ферментов из-за неоднородности увлажнения и иссушения почвы, возникновения зон повышенной ферментативной активности возле отмерших корней и погибших почвенных животных. Для того, чтобы проверить эту гипотезу, сравнили коэффициенты вариации (CV) для кинетических параметров до, после и во время засухи.

2. Ферменты одной группы, которые участвуют в цикле углерода (целлюбогидролазы, ксиланазы и β -глюкозидазы), будут реагировать аналогичным образом на высушивание—увлажнение. Для проверки этой гипотезы провели корреляционный анализ.

3. Присутствие растений в большей степени будет влиять на кинетические параметры ферментов при длительной засухе, в основном за счет гибели растений. Это приведет к высвобождению растительных ферментов в почве и всплеску микробной ферментативной активности на свежих растительных остатках.

Изучали влияния засух и увлажнения на кинетические параметры гидролитических ферментов в почве под луговой растительностью и в парующей почве. Цели работы заключались в оценке изменчивости $V_{\max}$ и K_m в почве, подвергшейся

высушиванию—увлажнению; степени влияния засухи на $V_{\max}$ и K_m ; скорости восстановления ферментативного комплекса почвы после повторного увлажнения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Описание эксперимента и отбор проб почвы. Модельный опыт был заложен в 2021 г. на полевых опытных участках Института физико-химических и биологических проблем почвоведения (г. Пушкино Московской области, 54°50' N, 37°36' E) на серой почве (Haplic Luvisol по WRB). Экспериментальный участок был разделен на 48 делянок (1 × 1 м). 24 делянки засеяны мятликом луговым, остальные оставлены под черным паром. В пределах каждой делянки образцы гумусово-аккумулятивного горизонта отбирали в 4 точках, а затем в них определяли содержание влажности и ферментативную активность как в четырех отдельных повторностях. Над всеми опытными площадками была установлена прозрачная крыша для предотвращения попадания атмосферных осадков на почву. По ходу эксперимента проводили имитацию следующих условий:

1. Поддержание оптимального уровня влажности почвы (**ОВ**). Были предусмотрены участки с имитацией осадков в виде дождя 2–3 раза в неделю для поддержания весовой влажности почвы на уровне 20–25% на луговых участках и 17–20% — под паром (что примерно соответствовало 60–70% от предельной полевой влагоемкости (наименьшей влагоемкости) для исследуемых почв. Сумма осадков составила 98 мм, что соответствует метеоданным, собранным за это же время на юге Московской области.

2. Имитация двух кратковременных сезонных засух (летом и осенью) (**КЗ**). Летняя засуха длилась 30 дней (4.07–3.08), при этом влажность почвы снижалась до 10–14%, затем моделировали сильные дожди 2 раза в сутки с 4 по 8 августа с итоговыми осадками, аналогичными оптимальному режиму увлажнения в соответствующий период засухи. Влажность почвы после полива увеличивалась до 25–30%. Продолжительность осенней засухи составила 48 дней (8.08–23.09), при этом влажность снижалась до 13–18%, с последующими осадками в период 24–27 сентября. Влажность почвы после полива увеличивалась до 27–31%.

3. Имитация длительной засухи (**ДЗ**), которая продолжалась 82 дня (с 3 июля по 23 сентября), что привело к снижению влажности почвы до 3–7%, затем последовали 4-дневные осадки, имитирующие поступление 20 мм воды. Влажность почвы при этом увеличилась до 20–27%.

Для предотвращения боковой миграции почвенных вод участки были отделены друг от друга пластиковыми барьерами, зарытыми в почву до

глубины 30 см. Образцы почв отбирали из верхнего слоя 0–5 см по следующей схеме: 1) перед началом засухи; 2) за один день до повторного увлажнения и 3) через неделю после окончания засухи (данный срок был выбран для того, чтобы микробное сообщество сумело отреагировать на увлажнение почвы). Образцы почвы просеивали влажными через сито диаметром 2 мм, а затем хранили при температуре 4°C до момента проведения анализа не более 7 дней.

Определение кинетических параметров гидролитических почвенных ферментов. Внеклеточную ферментативную активность в почве измеряли с использованием субстратов, меченных флуорохромом — 4-метилумбеллифероном (**МУФ**) [19]. Метод основан на том, что при гидролизе флуорогенно-меченого субстрата образуется флуоресцирующее соединение МУФ, количество которого измеряют флуорометрически. Использование флуорогенно-меченых субстратов позволяет проводить измерение концентрации продукта реакции в одинаковых единицах (нмоль/мл МУФ), что делает возможным сравнение активности ферментов, осуществляющих разные функции в почве. Ранее для серой почвы установлена прямая линейная зависимость между активностью гидролитических ферментов, определенных этим методом и величиной микробной биомассы [1]. Эффективность и скорость разложения органического вещества серой лесной почвы и растительных остатков больше зависели от вида разлагаемого материала, чем от уровней температуры и влажности [2]. Во многих исследованиях оценивают потенциальную активность ферментов, пренебрегая скоростью диссоциации и образования субстрат-ферментного комплекса. Полагаем, что более глубокий анализ с определением кинетических параметров ферментов позволит получить новые оригинальные результаты, описывающие свойства комплекса гидролитических ферментов.

Следует особо указать, что в почве всегда определяем кинетические параметры не одного конкретного фермента, а интегральные значения целой группы родственных ферментов: хитиназ, фосфатаз и т.д. Всего исследовано 5 групп гидролитических ферментов (Fluka, Германия):

β-1,4-глюкозидазы (**ГЛ**), катализирующие гидролиз целлюлозы и целлобиозы до глюкозы;

целлобиазы (β-целлобиогидролазы) (**ЦЕЛ**), участвующие в гидролизе целлобиозы до глюкозы;

хитиназы (N-ацетил-D-глюкозаминидаза) (**ХИТ**), участвующие в гидролизе хитина и пептидогликана муреина;

ксилаказы (**КС**), гидролизующие ксилан до ксилозы;

фосфатазы (**ФОС**), катализирующие гидролиз как сложных эфиров, так и ангидридов фосфорной кислоты.

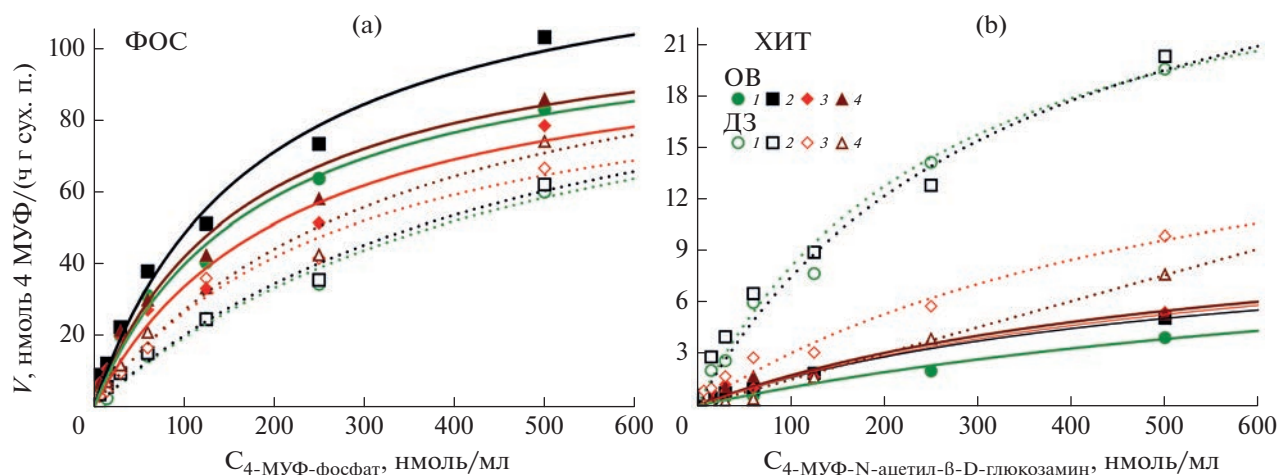


Рис. 1. Примеры кривых насыщения почвенных ферментов фосфатаз (ФОС) (а) и хитиназ (ХИТ) (б) субстратом реакции (вариант опыта без растений). Точки — экспериментальные данные, линии — аппроксимация зависимости согласно модели Михаэлиса—Ментен. 1, 2, 3, 4 — номера повторностей измерения. ОВ — вариант опыта с оптимальным увлажнением почвы, ДЗ — длительная засуха.

В анализе использовали серию концентраций растворов, меченных по МУФ субстратов 0, 7, 15, 30, 60, 125, 250, 500 и 1000 нмоль/мл. Свежую почву массой 1 г помещали в пластиковые флаконы объемом 45 мл, добавляли 20 мл H_2O и встряхивали на горизонтальном орбитальном шейкере в течение 30 мин. Аликвоту почвенной суспензии 50 мкл помещали в 96-луночные черные микропланшеты с добавлением 100 мкл меченных МУФ-субстратов. Планшеты инкубировали в темноте при $22^\circ C$ в течение 1 ч для глюкозидазы и фосфатазы и в течение 3 ч для целлюлазы, ксиланазы и хитиназы. Интенсивность флуоресценции измеряли с помощью микропланшетного ридера Filter Max F5 (Molecular Devices, США) с длинами волн эмиссии и возбуждения 355 и 460 нм соответственно. Скорость ферментативной реакции выражали в нмоль 4-МУФ/(г ч) [19].

Расчеты кинетических параметров согласно модели ферментативной кинетики Михаэлиса—Ментен проводили с помощью программы Statistica 8.0 методом наименьших квадратов [16, 30]. На рис. 1 приведены примеры кривых насыщения для двух самых контрастных вариантов опыта: контроль и длительная засуха.

В отличие от большинства работ по изучению ферментативной кинетики [16, 30] Михаэлиса—Ментен в почве, полагаем, что K_m следует выражать не как нмоль вещества на г почвы или объем почвы [9] или просто нмоль [19, 32], а как нмоль вещества на объем раствора (на л, мл, мкл и т.д.), как [28] или г/л [14]. Поскольку субстрат во время проведения анализа находится в почвенной суспензии в растворенном виде и никак не привязан к массе почвы. Ошибочный пересчет на грамм почвы приводит к тому, что величина K_m стано-

вится зависимой от степени разведения почвенной суспензии, что неверно. Реакционный раствор следует воспринимать как аналог свободного почвенного раствора. Отметим, что V_{max} следует, как и принято выражать на грамм почвы, так как количество ферментов в реакционной смеси прямо пропорционально связано с массой почвы. Таким образом, предлагаем выражать K_a в нмоль продукта реакции мл/(г почвы ч нмоль субстрата реакции). Эта величина отражает количество продукта ферментативной реакции, произведенного в единицу времени (в расчете на единицу субстрата) в 1 г почвы. В этом случае от степени разведения почвенной суспензии величина каталитической эффективности не зависит, т.е. исходя из вышесказанного, представлять размерность K_a как $ч^{-1}$ [18] неверно.

Статистическая обработка данных. Результаты определения кинетических параметров ферментов статистически обрабатывали в программе Statistica 8.0. Кинетические параметры ферментов определяли с помощью аппроксимации по уравнению Михаэлиса—Ментен отдельно для четырех кривых насыщения — по одной кривой на навеску почвы (рис. 1). Таким образом, на каждый вариант опыта получается по 4 повторности K_m и V_{max} , которые затем подвергаются статистической обработке. Для оценки достоверности и силы влияния засух и присутствия растений на кинетические параметры ферментов проводили отдельно для длительной и коротких периодических засух медианный тест и двухфакторный дисперсионный анализ данных. В качестве факторов дисперсионного анализа выбрали: 1 — стадия засухи (градации фактора: контроль, засуха, после засухи); 2 — присутствие растений на почве (градации:

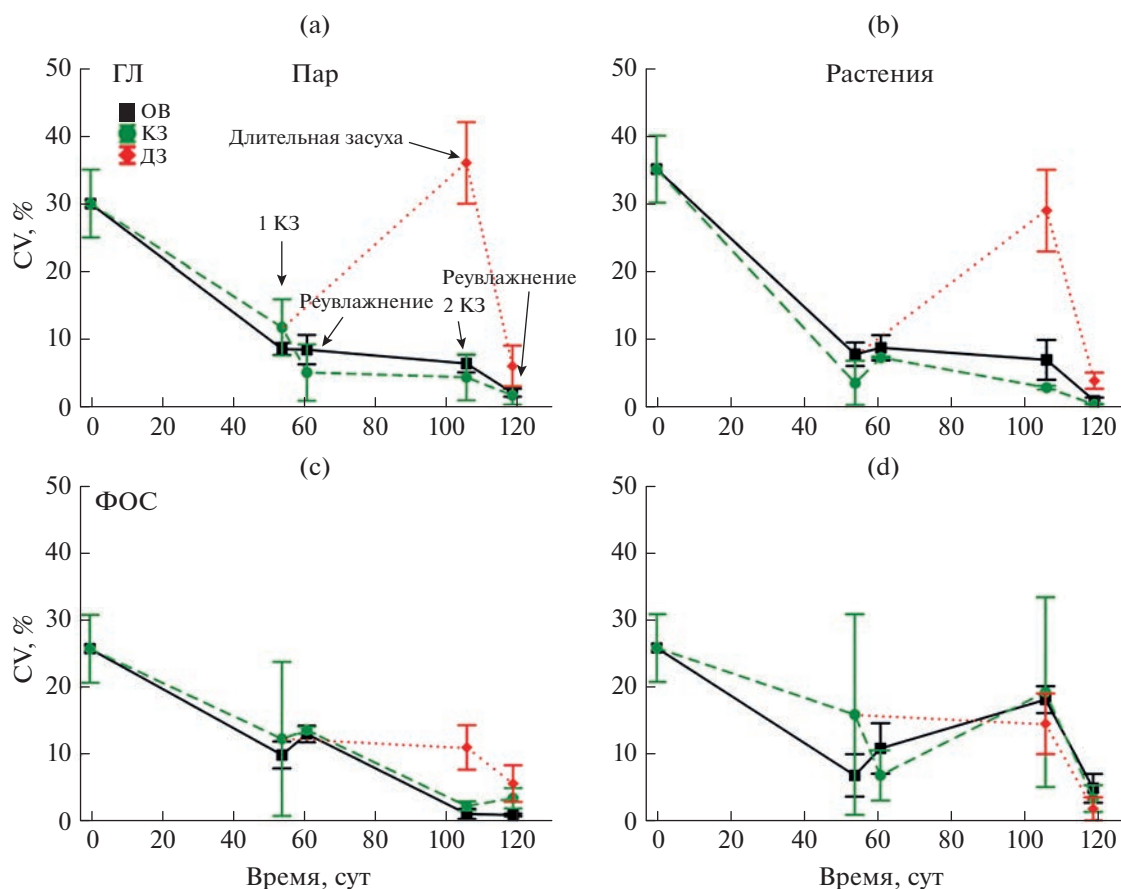


Рис. 2. Динамика значений (точки — среднее арифметическое значение, “усы” — ошибка среднего) коэффициента вариации (CV) для $V_{\max}$ у глюкозидаз (ГЛ) и фосфатаз (ФОС). ОВ — вариант опыта с оптимальным увлажнением почвы, ДЗ — длительная засуха, КЗ — короткая засуха.

растения присутствуют, растения отсутствуют). Медианный тест, как метод непараметрической статистики, позволяет проанализировать параметры распределения частот встречаемости значений в независимости от типа функции распределения. Для оценки пространственной неоднородности ферментативной активности в почве (от навески к навеске почвы) рассчитывали CV. Корреляционный анализ проводили для выявления взаимосвязи между кинетическими параметрами разных групп ферментов. Дискриминантный анализ применяли для оценки изменений ферментативной кинетики как в целом, так и для выявления наиболее характерных черт влияния периодических и длительной засух на кинетические параметры ферментов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Пространственная изменчивость кинетических параметров почвенных ферментов. Для K_m не наблюдалось достоверных изменений значений пространственной изменчивости (оцененной по

CV) для всех вариантов опыта. Для $V_{\max}$ в пределах каждой делянки наблюдается снижение CV от начала лета к осени. Короткие засухи не повлияли на CV. При длительной засухе наблюдалось 3–4-кратное увеличение пространственной изменчивости только для глюкозидаз (вариант с растением и без) (рис. 2а, 2б) и фосфатаз (вариант с растениями) (рис. 2д). Удивительно, но присутствие растений, которые благодаря живым и отмершим корням создают в почве локальные зоны повышенной ферментативной активности не повлияло на CV для параметра $V_{\max}$.

Влияния засухи и присутствия растений на кинетические параметры ферментов. По данным медианного теста (табл. 1) длительная засуха закономерно влияла на $V_{\max}$ для более широкого спектра почвенных ферментов по сравнению с кратковременными засухами. Только 3 группы ферментов (глюкозидазы, фосфатазы и ксиланазы) реагировали на кратковременный стресс снижением $V_{\max}$, тогда как 4 группы ферментов оказались чувствительными к длительной засухе — снижа-

Таблица 1. Знаки и статистически достоверные величины эффектов (по отношению к контролю) от засух и выхода из засух по данным медианного теста

Фермент	Растения*	Кинетический параметр	КЗ	ДЗ	ПКЗ	ПДЗ
Глюкозидаза	+	$V_{\max}$	↓9.5	Н.э.	↓1.3	↓1.9
		K_m	↓11.2	Н.э.	Н.э.	Н.э.
	—	$V_{\max}$	Н.э.	Н.э.	↓4.7	Н.э.
		K_m	↓6.8	Н.э.	↓10.2	Н.э.
Фосфатаза	+	$V_{\max}$	↓6.4	Н.э.	Н.э.	Н.э.
		K_m	Н.э.	↑2.5	Н.э.	↑1.5
	—	$V_{\max}$	Н.э.	↓2.2	Н.э.	Н.э.
		K_m	↑6.9	Н.э.	↑2.2	↑3.0
Целлюбиогидролаза	+	$V_{\max}$	Н.э.	↓6.0	Н.э.	Н.э.
		K_m	Н.э.	↑6.1	Н.э.	Н.э.
	—	$V_{\max}$	Н.э.	Н.э.	Н.э.	↑2.2
		K_m	↑6.4	↑14.2	Н.э.	↑4.1
Хитиназа	+	$V_{\max}$	Н.э.	↑1.5	Н.э.	↑4.0
		K_m	Н.э.	↑3.0	Н.э.	↑3.2
	—	$V_{\max}$	Н.э.	↑3.7	Н.э.	↑2.0
		K_m	↑2.2	↑2.3	Н.э.	Н.э.
Ксиланаза	+	$V_{\max}$	Н.э.	↓10.8	Н.э.	Н.э.
		K_m	Н.э.	Н.э.	Н.э.	Н.э.
	—	$V_{\max}$	↓4.0	Н.э.	Н.э.	Н.э.
		K_m	Н.э.	Н.э.	Н.э.	Н.э.

* Наличие растительного покрова.

Примечание. ↑ — достоверное увеличение значений параметра, ↓ — достоверное уменьшение значений параметра, н.э. — нет достоверного эффекта. КЗ — периодическая короткая засуха, ДЗ — длительная засуха, ПКЗ — после периодической засухи, ПДЗ — после длительной засухи.

лась $V_{\max}$ фосфатаз, целлюбиаз, ксиланаз и увеличивалась в 4 раза у хитиназ.

Как длительные, так и кратковременные засухи увеличивали показатель K_m для всех групп ферментов, кроме глюкозидаз, для которых K_m снижался только при кратковременной засухе. После кратковременной засухи кинетические параметры за неделю восстановились до значений, наблюдавшихся в почвах с оптимальным уровнем влажности, за исключением: $V_{\max}$ глюкозидаз и K_m фосфатаз. Сильное последствие длительной засухи выражалось в отличие параметров $V_{\max}$ и K_m глюкозидаз, фосфатаз, целлюбиаз и хитиназ кинетических параметров в контроле в 1.5–3 раза даже через неделю после повторного увлажнения.

Засухи обратимо снижали каталитическую эффективность (K_a) всех исследуемых ферментов, кроме глюкозидаз, для которых, напротив, наблюдалось обратимое 3–4-кратное увеличение K_a (рис. 3а). Присутствие растений было второстепенным и достоверно приводило к увеличению целлюбиазной активности в контрольном варианте опыта (рис. 3с).

Дисперсионный анализ показал, что для параметра $V_{\max}$ влияние засухи вносит вклад от 20 до 55% в общую дисперсию (рис. 4). Влияние растений на $V_{\max}$ было наиболее выражено при кратковременной засухе (20–40% дисперсии), тогда как при длительной засухе влияние растений снижалось и не превышало 20%. На значения K_m циклы высушивания–реувлажнения влияли в меньшей степени, чем на $V_{\max}$. Присутствие растений влияло на K_m трех ферментов: хитиназы (длительная засуха), фосфатазы и ксиланазы (кратковременная засуха).

Взаимосвязь между кинетическими параметрами разных групп ферментов. Корреляционный анализ кинетических параметров разных групп гидролаз показал, что есть статистически достоверная ($p < 0.05$) положительная корреляция $V_{\max}$ целлюбиогидролаз с хитиназами ($r = 0.42$) и ксиланазами ($r = 0.44$), есть положительная корреляция K_m фосфатаз и хитиназ ($r = 0.43$).

Дискриминантный анализ кинетических параметров ферментов. Дискриминантный анализ кинетических параметров выявил две статистиче-

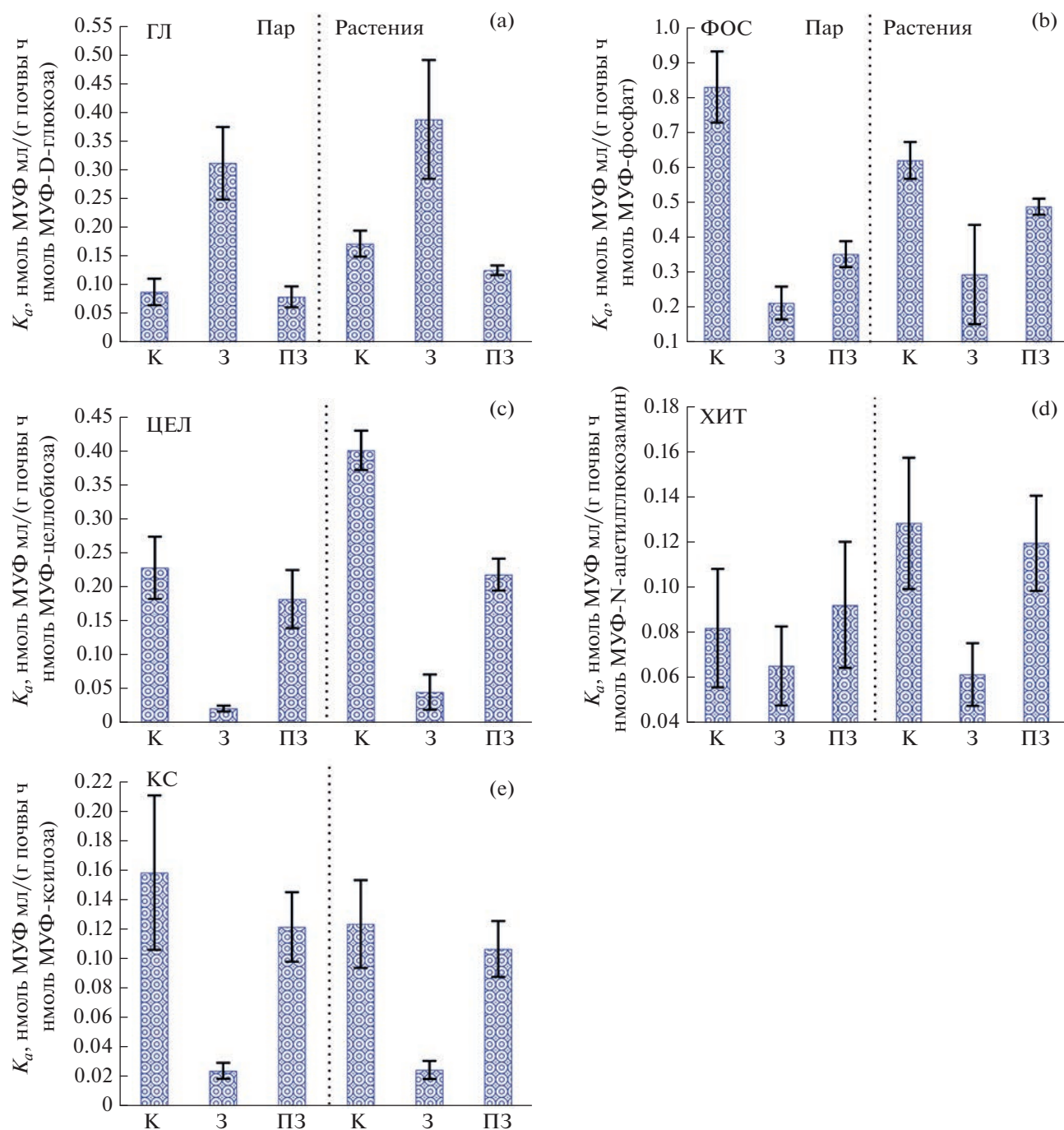


Рис. 3. Каталитическая эффективность ферментов (K_a): при оптимальном уровне влажности (ОВ); в условиях засухи – 3 (КЗ + ДЗ) и после засухи – ПЗ (ПКЗ + ПДЗ).

ски достоверные ($p < 0.05$) дискриминантные функции (ДФ1 и ДФ2). ДФ1 интерпретируется как влияние засухи как таковой, так как она разделяет на рис. 5а–5f точки, отображающие образцы контрольной почвы от образцов, отобранных при засухе. ДФ2 интерпретируется как дополнительное влияние длительной засухи, так как разделяет точки отображающие образцы почвы, от-

бранные при длительной засухе, а также после ее окончания (рис. 5с, 5d) от всех прочих. Анализ рис. 5а–5d показал, что кинетические параметры ферментов от первой и второй коротких засух приближаются к контрольным значениям через неделю после реувлажнения, при этом для первой засухи (рис. 5а, 5b) степень восстановления выше. Длительная засуха приобретает свои отличитель-

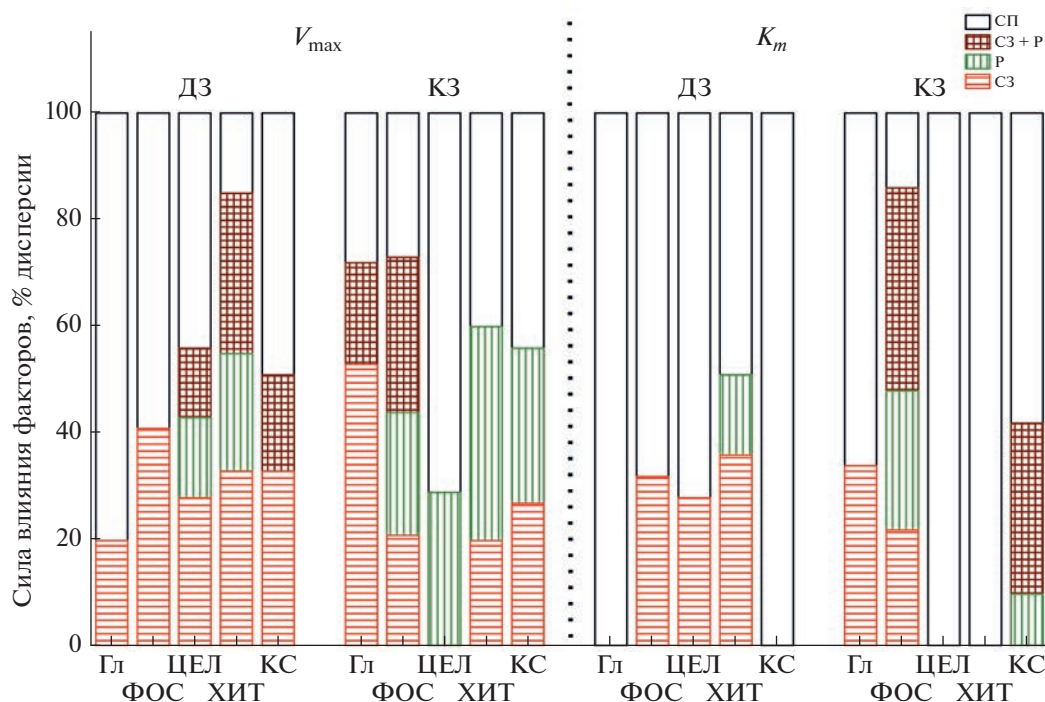


Рис. 4. Сила влияния факторов присутствия растений (Р) и стадии засухи (СЗ) на кинетические параметры ферментов по данным дисперсионного анализа. СП – случайные причины.

ные черты (изменяются значения ДФ2), и после длительной засухи через неделю не происходит восстановления кинетических параметров ферментов до контрольного уровня (рис. 5е, 5ф). Анализ корреляции между ДФ и кинетическими параметрами ферментов (рис. 5г) показал, что засуха приводит к снижению V_{max} ферментов и возрастанию K_m у фосфатаз, длительная засуха при этом приводит к возрастанию V_{max} хитиназ.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Известно, что высушивание оказывают стрессовое воздействие на большинство почвенных микроорганизмов, участвующих в процессах минерализации органического вещества почвы. В процессе минерализации участвуют внеклеточные ферменты микроорганизмов, вот почему столь информативно изучение кинетических параметров гидролитических ферментов, ответственных за цикл углерода в почве. Данное исследование сосредоточено на изучение степени изменения и восстановления параметров V_{max} , K_m и K_a в зависимости от продолжительности и частоты засухи в почве под травяной растительностью и под паром. Для двух групп ферментов из пяти показано обратимое увеличение пространственной изменчивости V_{max} во время длительной засухи. Высокая изменчивость кинетических параметров, скорее всего, связана с увеличением неоднородности

свойств почвы. Некоторые микролокусы могут проявлять высокую биологическую активность по мере увеличения концентрации растворенных веществ в почвенных капиллярах [6]. Показано сильное изменение кинетических параметров экзоферментов вглубь по профилю почвы. Авторы предположили, что подобные изменения могут быть вызваны различиями в доступности субстрата реакции, различиями в количестве продуцируемых экзоферментов и/или синтеза качественно различных ферментов [3].

Длительная засуха сильно снижала V_{max} целлюлазы, фосфатазы и ксиланазы, но при этом увеличивала максимальную скорость реакции у хитиназ. Предполагаем, что последнее связано с увеличением доли грибов в микробной биомассе, вызванное длительной засухой [34]. Хитиназа участвует в расщеплении хитина клеточных стенок отмирающих грибных гиф. Исследователями показана тесная корреляция между биомассой грибов и активностью ферментов в подстилке [4]. Как бактерии, так и грибы выделяют экзоферменты, но трудноразлагаемые полимеры, такие как лигнин или целлюлоза, расщепляются в основном ферментами грибов, а не бактерий [25]. Другие исследования показали, что кинетические параметры ферментов могут зависеть от биомассы грибов в почвах засушливых регионов, а доступность субстрата и протеолитическую активность, вероятно, определяет измене-

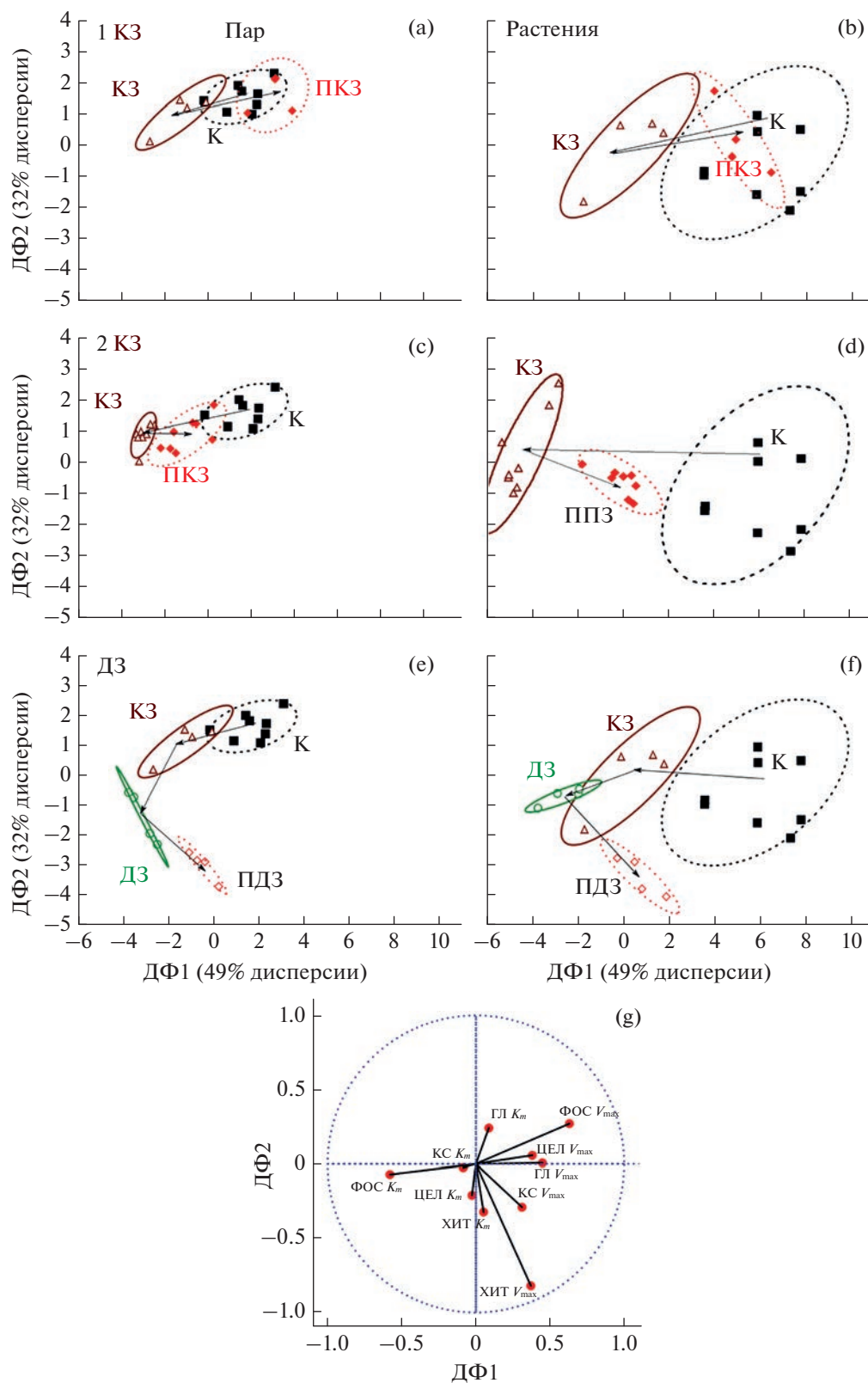


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа исследованных образцов почв, охарактеризованных по кинетическим параметра K_m и V_{max} для набора ферментов. а–f – взаиморасположение объектов исследования в плоскости, образованной дискриминантными функциями 1 и 2 ($D\Phi 1$ и $D\Phi 2$); g – корреляция между $D\Phi$ и кинетическими параметрами, использованными в анализе. Корреляционные эллипсы ограничивают область с $p \leq 0.95$.

ние ферментативной активности вдоль климатического градиента [4].

Снижение $V_{\max}$ было примерно одинаковым для ксиланазы, фосфатазы и хитиназы во время обеих типов засух. $V_{\max}$ глюкозидазы снижалась при кратковременной засухе и не изменялась по сравнению с контролем в ходе длительной засухи. Вероятно, ферменты, участвующие в цикле углерода, были более чувствительны к кратковременной засухе. Кинетические параметры ферментов после короткой засухи почти восстановились до уровня контрольных значений. Сильное последствие длительной засухи привело к тому, что даже через неделю после повторного увлажнения $V_{\max}$ ферментов в 1.5–3 раза оставалась ниже, чем в контрольном варианте.

Ожидали сильную корреляцию между кинетическими параметрами для ферментов из одной функциональной группы, гидролизующих углеводы (глюкозидаза, целлюлаза, ксиланаза, хитиназа), на что имеется указание в литературе [31]. Однако обнаружили лишь слабую положительную корреляцию $V_{\max}$ целлюлаз и хитиназ ($r = 0.42$) и между целлюлазами и ксиланазами ($r = 0.44$). Слабая положительная корреляция для K_m наблюдалась только между фосфатазами и хитиназами ($r = 0.43$). Некоторые исследования показали значительную разницу в измеренных в лаборатории K_m между группами (целлюлазы > лигниназы) и отсутствие существенной разницы в $V_{\max}$ между целлюлазами и лигниназами [32]. Такая взаимозависимость кинетических параметров может быть результатом сложной суперпозиции ряда абиотических факторов, в том числе местные условия, высокая изменчивость свойств почвы (гранулометрический состав, содержание органического вещества), растительность, локализация ферментов и т.д. Ряд исследований свидетельствует о положительной корреляции между $V_{\max}$ дегидрогеназ и содержанием глины, pH, общего азота и углерода [12]. Обнаружена положительная корреляция $V_{\max}$ уреаз практически со всеми основными свойствами почвы, кроме объемной плотности [15]. Изучение кинетических параметров ферментов вдоль климатического градиента показало, что параметр внеклеточных ферментов $V_{\max}$ может быть обусловлен скоростью оборота ферментов в почве, а не просто продукцией ферментов; этот эффект был наиболее выражен для протеолитических ферментов [4]. В полевых экспериментах длительная засуха не оказала существенного влияния на пул внеклеточных ферментов, хотя микробная биомасса почвы резко уменьшилась в результате этой засухи [27]. Такая стабильность экзогенного ферментного пула, скорее всего, связана с защитой ферментов от протеолитического распада путем их физической фиксации на глинистых частицах

и органических остатках в процессе засухи, что приводит к снижению гидролиза протеазами самих ферментов [27]. Показано, что ферментативная активность зависит от свойств почвы и экзогенных факторов (ботанический состав растительности и др.) [23].

Влияние растений на $V_{\max}$ и K_m было достоверным только в случае кратковременной (периодической) засухи. По данным дисперсионного анализа влияние растений вносило 35–45% к дисперсии $V_{\max}$ для целлюлаз, хитиназ, ксиланаз в почве, подверженной кратковременной засухе. Эти ферменты строго специфичны к субстрату по сравнению с глюкозидазами, которые синтезируются широким спектром организмов [26]. Растения, подвергшиеся кратковременной засухе, вероятно, активизировали свою корневую систему, чтобы добыть влагу из почвы, обеспечивая тем самым дополнительный приток С-субстратов и увеличивая продукцию целлюлаз, хитиназ и ксиланаз. В настоящем исследовании растения сглаживали изменчивость $V_{\max}$ по сравнению с вкладом частоты засухи. Однако вклад комбинированного воздействия (растение + засуха) на величину $V_{\max}$ составил 50–80%. В целом засуха сильнее повлияла на значения $V_{\max}$, чем на K_m . Иными словами, засуха сначала изменяла количество почвенных ферментов, а потом их качество.

Обратимое уменьшение $V_{\max}$ в сочетании с быстрым обратимым снижением K_a было общей тенденцией как для длительной, так и для краткосрочных засух. Экстремальная засуха замедляет растворение веществ в почвенном растворе и подавляет перенос доступных питательных веществ к почвенным микроорганизмам, тем самым снижая секрецию ферментов. В этом исследовании обнаружено, что кратковременная засуха вызывает снижение K_m глюкозидаз и связанное с этим увеличение K_a . Полученные выводы хорошо согласуются с данными [33], которые обнаружили высокую величину каталитической эффективности глюкозидаз при содержании влаги в почве на уровне 10%, а не 20%. Авторы предположили, что почвенные β -глюкозидазы адаптированы к водному дефициту.

Специфической (характерной) особенностью длительной засухи было увеличение параметров $V_{\max}$ и K_m для хитиназ как в почве под растительностью, так и в парующей почве. Увеличение $V_{\max}$, вероятно, было вызвано гибелью большей части микроорганизмов во время длительной засухи [4] и развитием на этой некромассе вторичной микробной биомассы, выделяющей дополнительное количество хитиназ. Предполагаем, что увеличение активности хитиназ обусловлено ростом доли и активности грибного блока в микробном сообществе. Исследователями показано,

что грибы более устойчивы к засушливым условиям по сравнению с бактериями [5].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведения модельного полевого эксперимента установлено, что длительная засуха оказывала большее влияние на кинетические параметры гидролитических ферментов, чем кратковременная (периодическая), изменяя как количественные показатели фермента ($V_{\max}$), так и качественные показатели (K_m и K_a). Влияние растений на активность ферментов было статистически значимо, но менее выраженным при длительной засухе, и без каких-либо специфических (характерных) признаков. В условиях длительной засухи явным специфическим (характерным) признаком почвенного пула ферментов является повышение $V_{\max}$ хитиназ, видимо, обусловленное увеличением доли в микробной биомассе грибов, содержащих хитин в клеточных стенках, являющийся субстратом для хитиназ. Кратковременное (периодическое) засушливое воздействие не являлось ослабленным вариантом действия длительной засухи, с отличительной особенностью — снижением K_m глюкозидаз, приводящим к увеличению K_a . Обратимость действия засухи на кинетические параметры ферментов уменьшалась в ряду: первая кратковременная засуха > вторая кратковременная засуха > длительная засуха — за счет увеличения общей продолжительности стрессового воздействия.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы статьи благодарят к. б. н. Е.В. Благодатскую, к. б. н., В.О. Лопеса де Гереню и к. б. н. И.В. Евдокимова за помощь в работе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа А.В. Якушева выполнена в рамках темы государственного задания “Почвенные микробиомы: генное разнообразие, функциональная активность, география и биотехнологический потенциал”, № 121040800174-6 и при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № 075-15-2021-1396.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Овсепян Л.А., Курганова И.Н., Мостовая А.С., Лопес де Гереню В.О., Личко В.И., Благодатская Е.В., Кузьяков Я.В. Ферментативная активность пост-агро-

генных серых лесных почв нагорной дубравы “Лес на Ворскле” // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19. № 2. С. 151–158.

2. Семенов В.М., Лебедева Т.Н., Зинякова Н.Б., Хромычкина Д.П., Соколов Д.А., Лопес де Гереню В.О., Кравченко И.К., Ли Х., Семенов М.В. Зависимость разложения органического вещества почвы и растительных остатков от температуры и влажности в длительных инкубационных экспериментах // Почвоведение. 2022. № 7. С. 860–875. <https://doi.org/10.31857/S0032180X22070085>
3. Alves R.J., Callejas I.A., Marschmann G., Mooshammer M., Singh H.W., Whitney B., Torn M.S., Brodie E.L. Kinetic Properties of Microbial Exoenzymes Vary with Soil Depth but Have Similar Temperature Sensitivities Through the Soil Profile // Frontiers in Microbiology. 2021. V. 12. P. 735282. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.735282>
4. Baker N.R., Allison S.D. Extracellular enzyme kinetics and thermodynamics along a climate gradient in Southern California // Soil Biol. Biochem. 2017. V. 114. P. 82–92. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2017.07.005>
5. Barnard R.L., Osborne C.A., Firestone M.K. Changing precipitation pattern alters soil microbial community response to wet-up under a Mediterranean-type climate // Int. Soc. Microbial Ecology. 2014. V. 9. P. 946–957. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.192>
6. Burns R.G., DeForest J.L., Marxsen J., Sinsabaugh R.L., Stromberger M.E., Wallenstein M.D., Weintraub M.N., Zoppini A. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions // Soil Biol. Biochem. 2013 V. 58. P. 216–234. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.11.009>
7. Davidson E., Janssens I. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change // Nature. 2006. V. 440. P. 165–173. <https://doi.org/10.1038/nature04514>
8. Dick R.P., Sandor J.A., Eash N.S. Soil enzyme activities after 1500 years of terrace agriculture in the Colca Valley, Peru // Agriculture, Ecosystems & Environment. 1994. V. 50. P. 123–131. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(94\)90131-7](https://doi.org/10.1016/0167-8809(94)90131-7)
9. German D.P., Marcelo K.R.B., Stone M.M., Allison S.D. The Michaelis–Menten kinetics of soil extracellular enzymes in response to temperature: a cross-latitudinal study // Global Change Biol. 2012. V. 18. P. 1468–1479. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02615.x>
10. Gianfreda L., Rao M.A., Piotrowska A., Palumbo G., Colombo C. Soil enzyme activities as affected by anthropogenic alterations: intensive agricultural practices and organic pollution // Sci. Total Environ. 2005. V. 341. I. 1–3. P. 265–279. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.10.005>
11. IPCC C. W. T. Climate Change 2007: Synthesis Report. Geneva, Switzerland IPCC, 2007. P. 104.
12. Juan Y., Chen L., Wu Z.J., Wang R. Kinetics of soil urease affected by urease inhibitors at contrasting moisture regimes // J. Soil Sci. Plant Nutrition. 2009. V. 9. P. 125–133.

13. *Khalili B., Nourbakhsh F., Nili N., Khademi H., Sharif-nabi B.* Diversity of soil cellulase isoenzymes is associated with soil cellulose kinetic and thermodynamic parameters // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43. P. 1639–1648.
14. *Kovárová–Kovar K., Egli T.* Growth Kinetics of Suspended Microbial Cells: From Single-Substrate-Controlled Growth to Mixed-Substrate Kinetics // *Microbiol. Molecular Biol. Rev.* 1998. V. 62. P. 646–666.
15. *Kujur M., Patel A.K.* Kinetics of soil enzyme activities under different ecosystems: An index of soil quality // *Chilean J. Agricult. Res.* 2014. V. 74. P. 96–104. <https://doi.org/10.4067/S0718-58392014000100015>
16. *Loeppmann S., Blagodatskaya E., Pausch J., Kuzyakov Y.* Substrate quality affects kinetics and catalytic efficiency of exoenzymes in rhizosphere and detritusphere // *Soil Biol. Biochem.* 2016. V. 92. P. 111–118.
17. *von Lütow M., Kogel-Knabner I.* Temperature Sensitivity of Soil Organic Matter Decomposition – What Do We Know? // *Biol. Fertil. Soils.* 2009. V. 46. P. 1–15. <https://doi.org/10.1007/s00374-009-0413-8>
18. *Liu C., Tian H., Gu X., Li N., Zhao X., Lei M., Alharbi H., Megharaj M., He W., Kuzyakov Y.* Catalytic efficiency of soil enzymes explains temperature sensitivity: Insights from physiological theory // *Sci. Total Environ.* V. 822. 2022. P. 153365. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.153365>
19. *Marx M.C., Wood M., Jarvis S.C.* A microplate fluorimetric assay for the study of enzyme diversity in soils // *Soil Biol. Biochem.* 2001. V. 33. P. 1633–1640.
20. *Marx M., Kandeler E., Wood M.K., Wermbter N., Jarvis S.C.* Exploring the enzymatic landscape: distribution and kinetics of hydrolytic enzymes in soil particle-size fractions // *Soil Biol. Biochem.* 2005. V. 37. P. 35–48.
21. *Moscatelli M.C., Lagomarsino A., Garzillo A.M.V., Pignataro A., Grego S.* Glucosidase kinetic parameters as indicators of soil quality under conventional and organic cropping systems applying two analytical approaches // *Ecological Indicators.* 2012. V. 13. P. 322–327.
22. *Nannipieri P., Grego S., Ceccanti B.* Ecological significance of the biological activity in soil // *Soil Biochem.* 1990. V. 6. P. 293–355.
23. *Sanaullah M., Blagodatskaya E., Chabbi A., Rumpel C., Kuzyakov Y.* Drought effects on microbial biomass and enzyme activities in the rhizosphere of grasses depend on plant community composition // *Appl. Soil Ecology.* 2011. V. 48. P. 38–44.
24. *Schimel J.* Life in Dry Soils: Effects of Drought on Soil Microbial Communities and Processes // *Ann. Rev. Ecology, Evolution, Systematics.* 2018 V. 49. P. 409–432.
25. *Schneider T., Keiblinger K.M., Schmid E., Sterflinger–Gleixner K., Ellersdorfer G., Roschitzki B., Richter A., Eberl L., Zechmeister–Boltenstern S., Riedel K.* Who is who in litter decomposition? Metaproteomics reveals major microbial players and their biogeochemical functions // *The ISME J.* 2012. V. 6. P. 1749–1762.
26. *Skujins J.* Extracellular enzymes in soil // *Critical Rev. Microbiol.* 1976. V. 44. P. 383–421.
27. *Steinweg J.M.* Sensitivity of microbial community physiology to soil moisture and temperature in an old field ecosystem. Doctoral dissertation, 2011.
28. *Stone M.M., Weiss M.S., Goodale C.L., Adams M.B., Fernandez I.J., German D.P., Allison S.D.* Temperature sensitivity of soil enzyme kinetics under N-fertilization in two temperate forests // *Global Change Biol.* 2012. V. 18. P. 1173–1184.
29. *Stursova M., Baldrian P.* Effects of soil properties and management on the activity of soil organic matter transforming enzymes and the quantification of soil-bound and free activity // *Plant Soil.* 2011. V. 338. P. 99–110.
30. *Tischer A., Blagodatskaya E., Hamer U.* Microbial community structure and resource availability drive the catalytic efficiency of soil enzymes under land-use change conditions // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 89. P. 226–237.
31. *Wallenstein M.D., McMahon S.K., Schimel J.P.* Seasonal variation in enzyme activities and temperature sensitivities in Arctic tundra soils // *Global Change Biol.* 2009. V. 15. P. 1631–1639.
32. *Wang G., Post W.M., Mayes M.A., Frerichs J.T., Sindhu J.* Parameter estimation for models of ligninolytic and cellulolytic enzyme kinetics // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 48. P. 28–38.
33. *Zhang Y., Chen L., Wu Z., Sun C.* Kinetic parameters of soil β -glucosidase response to environmental temperature and moisture regimes // *Revista Brasileira De Ciencia Do Solo.* 2011. V. 35. P. 1285–1291.
34. *Yuste J.C., Barba J., Fernández-González A.J., Fernández-López M., Mattana S., Martínez-Vilalta J., Nolis P., Lloret F.* Changes in soil bacterial community triggered by drought-induced gap succession preceded changes in soil C stocks and quality // *Ecology Evolution.* 2012. V. 2. P. 3016–3031.

Effect of Long-Term and Short-Term Droughts on the Hydrolytic Enzymes in Haplic Luvisol

A. V. Yakushev^{1, *}, A. I. Zhuravleva², and I. N. Kuznetsova³

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

²Institute of Physicochemical and Biological Problems in Soil Science, Russian Academy of Sciences,
Pushchino, 142290 Russia

³LLC “Agro-S”, Voronezh, 394049 Russia

*e-mail: a_yakushev84@mail.ru

The transformation of organic matter in the soil is largely determined by hydrolytic enzymes. Under the conditions of climate change, understanding the mechanisms of microbial response is of particular importance

for predicting the carbon cycle. Until now, the effect of drought duration and frequency on soil hydrolytic enzymes has been little studied. A multifactorial field manipulation experiment was carried out, simulating in the presence of plants and without them: two short-term droughts, a long-term drought, and an optimal level of soil moisture. The maximum reaction rate $V_{\max}$, Michaelis constant K_m , and catalytic efficiency K_a of five groups of enzymes involved in the carbon cycle (cellobiase, glucosidase, xylanase), phosphorus (phosphatase), and nitrogen (chitinase) were determined. In phosphatases, glucosidases, and xylanases, $V_{\max}$ decreased during short-term drought. During prolonged drought, the $V_{\max}$ value of phosphatases, cellobiohydrolases, and xylanases decreased and increased in chitinases, while remaining unchanged in glucosidases. Both long-term and short-term droughts led to an increase in K_m and a decrease in catalytic efficiency (K_a) for almost all enzymes. Short-term droughts were not a “weakened version” of a long-term drought, but had their own specifics – a decrease in K_m in glucosidases, which led to an increase in K_a . Long-term drought was characterized by an increase in $V_{\max}$ of chitinases and spatial variability of $V_{\max}$ of phosphatases and glucosidases. The influence of the presence of plants was secondary and affected only during short droughts. The reversibility of the effect of drought on $V_{\max}$, K_m , K_a decreased in the series first short-term drought > second short-term drought > long-term drought due to an increase in the total duration of the stress impact.

Keywords: drought stress, soil enzymes, Michaelis-Menten kinetics, catalytic efficiency

УДК 630:631.4+556

ДЫХАТЕЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ И БИОРАЗНООБРАЗИЕ МИКРОБИОМОВ ПОДЗОЛИСТЫХ ПОЧВ ПОСТПИРОГЕННЫХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ КРАСНОЯРСКОГО КРАЯ И РЕСПУБЛИКИ КОМИ

© 2023 г. И. Д. Гродницкая^{a, b, *}, О. Э. Пашкеева^a, В. В. Старцев^c, А. А. Дымов^{c, d}^aИнститут леса им. В.Н. Сукачева ФИЦ КНЦ СО РАН,
Академгородок, 50/28, Красноярск, 660036 Россия^bСибирский федеральный университет, пр. Свободный, 79, Красноярск, 600041 Россия^cИнститут биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия^dМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, Москва, 119991 Россия

*e-mail: igrod@ksc.krasn.ru

Поступила в редакцию 19.10.2022 г.

После доработки 06.02.2023 г.

Принята к публикации 07.02.2023 г.

Представлены данные по микробиологическим свойствам подзолистых почв (Retisols) старовозрастных еловых лесов на территории средней тайги Красноярского края и Республики Коми. Несмотря на различное географическое положение, почвы этих регионов характеризуются близкими морфологическими и физико-химическими свойствами. В почвах ельников Республики Коми и Красноярского края не обнаружено достоверной разницы в накоплении микробной биомассы и скорости микробного дыхания. Однако содержание в почвах углерода и азота, а также микробной биомассы оказывало значимое влияние на качественный состав микробиомов пирогенных и непирогенных горизонтов почв. Отмечено существенное влияние пирогенного фактора на α -разнообразие бактерий и грибов. Показано, что при освоении органического вещества с наличием пирогенного углерода активно участвуют представители доминантных фил бактерий (*Proteobacteria*, *Actinobacteria* и *Planctomycetes*) и грибов (*Ascomycota*, *Basidiomycota* и *Mucoromycota*). В состав микробиомов верхних пирогенных подгоризонтов входят группы карботрофных бактерий (*Thermomonosporaceae*, *Isosphaeraceae*, *Bacillaceae*, *Xanthobacteraceae*) и грибов из классов *Dothideomycetes* (р. *Cenococcum*), *Eurotiomycetes* (р. *Penicillium*), *Sordariomycetes* (р. *Trichoderma*), *Leotiomycetes* (р. *Oidiiodendron*), *Umbelopsidomycetes* (р. *Umbelopsis*), которые способны к преобразованию продуктов пиролиза в доступные и нетоксичные субстраты для других организмов.

Ключевые слова: подзолистые почвы (Retisols), старовозрастные ельники, микробиомы, пирогенные и непирогенные горизонты, биоразнообразие прокариот и грибов

DOI: 10.31857/S0032180X22601347, EDN: FPWOLC

ВВЕДЕНИЕ

Подзолистые почвы преимущественно развиваются под темнохвойными лесами с доминированием ели и пихты. Они занимают значительные территории на Европейском Севере и в Сибири. Среднетаежные почвы Республики Коми содержат значительные запасы углерода 7.69 ± 0.12 кг/м² [31]. В подзолистых почвах Красноярского края содержится около 11.1 ± 1.0 кг С/м² [15]. Темнохвойные леса подвергаются пожарам существенно реже, чем сосновые. При этом в годы с затяжными сухими периодами темнохвойные леса горят на значительных пространствах, что приводит к гибели древостоя [14]. После пожара из биомассы и детрита углерод преобразуется в основном в газообразные формы (CO₂, CO и CH₄), а из-за непол-

ного сгорания биомассы и органического вещества почвы около 1–3% – в пирогенный С. В почве пирогенный С с трудом поддается минерализации и сохраняется более длительное время (от столетий до тысячелетий), по сравнению с непирогенно-измененным органическим веществом (от десятилетий до столетий) [29, 35]. В литературе есть сведения, что пожары в бореальных лесах производят 7–17 Тг пирогенного углерода в год. Его вклад может составлять от 1.6 до 60% от общего содержания органического углерода в почве [11, 35].

В результате пожаров и накопления пирогенного углерода существенно изменяются физико-химические свойства почвы, их водно-воздушный и гидротермический режимы, происходит изменение количества и стабильности органиче-

ского вещества, что оказывает непосредственное влияние на их биологические свойства [3, 4, 26, 33]. Почвенные микроорганизмы играют фундаментальную роль в регуляции биогеохимических циклов в наземных экосистемах. Поскольку из-за термической деструкции органического вещества происходит снижение и изменение его качества, это отражается на состоянии почвенной микробиоты, содержании микробной биомассы и на скорости процессов минерализации [28]. Тепловое воздействие уменьшает биомассу микроорганизмов. Уменьшение происходит за счет грибной биомассы, так как она наиболее уязвима и восстанавливается после пожаров гораздо медленнее, чем бактериальная. При этом изменяется композиция микробиома — в почве становится меньше грибов, которые менее устойчивы к нагреванию, чем бактерии. Их эндоспоры способны пережить значительный нагрев почвы [30, 39], и после пожара начинают доминировать спорообразующие грамположительные бактерии. В некоторых выжженных почвах бактериальная биомасса может увеличиваться до 80% от общей микробной [25, 34]. Изменения в почвенном микробиоме, определяемые влиянием пирогенного углерода, сохраняются в течение длительного периода — от нескольких лет до десятилетий [27] и даже тысячелетий (например, в торфах и погребенных почвах) [6].

Почвенный микробиом играет заметную роль в восстановлении послепожарной экосистемы. Характер реколонизации обожженных почв неодинаков для грибов, гетеротрофных и негетеротрофных бактерий. В автоморфных почвах при выгорании органогенных горизонтов (подстилок) процессы колонизации микроорганизмами выгоревших участков идут интенсивно за счет развития бактериальных сообществ [33, 34]. Особенно значима роль актинобактерий (*Actinobacteria*) — представители родов *Arthrobacter* и *Streptomyces* активно участвуют в восстановлении баланса азота в постпирогенных почвах [4]. Динамика восстановления микробных сообществ в почвах лесных экосистем, подвергшихся пожарам, интенсивно изучается [2, 3, 25].

К настоящему времени наиболее полно изучены подзолы сосновых лесов [7, 25], в то время как влияние пожаров на биологическую активность подзолистых почв темнохвойных лесов — в меньшей степени. Исследование микробиомов почв постпирогенных темнохвойных лесов позволит выявить специфику эталонных ненарушенных экосистем и дать оценку скорости их восстановления после пожаров. В этой связи актуально исследовать биологическую активность подзолистых почв темнохвойных лесов по горизонтам для оценки влияния пожаров на скорость минерализационных и почвовосстановительных процессов.

Цель работы — оценить и сравнить дыхательную активность и биоразнообразие бактерио- и микробиомов подзолистых почв в постпирогенных старовозрастных еловых лесах Красноярского края (Средняя Сибирь) и Республики Коми (Европейский север).

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследований. Исследования проводили в 2019–2020 гг. на подзолистых почвах [10], Retisols (WRB, 2014) [40], формирующихся в старовозрастных темнохвойных лесах, которые были подвержены пожарам от 100 до 204 лет назад. Исследуемые участки располагались на географически удаленных друг от друга территориях Красноярского края (Средняя Сибирь) и Республики Коми (Европейский север). Подробные морфологические, физико-химические свойства почв и геоботанический состав исследуемых участков ельников и их пирогенная история подробно описаны ранее [38]. Ниже приведена краткая характеристика участков.

На территории Красноярского края подзолистые почвы исследовали на правом берегу р. Енисей, в окрестностях Средне-Енисейского стационара Института леса им. В.Н. Сукачева. Участки I-CS и II-CS расположены на левом берегу р. Вороговка. Разрез I-CS закладывали на вершине увала в межкروновом пространстве в ельнике чернично-зеленомошном (60°56'23.3" N, 89°56'00.6" E, $h = 165$ над ур. м.), где после пожара прошло 146 лет. Разрез участка II-CS закладывали на выделенном водораздельном участке ельника папоротничково-зеленомошного (60°57'11.5" N, 89°53'06.6" E, $h = 179$ над ур. м.) — 196 лет после пожара. Участок III-CS находился на правом берегу р. Порожня, в ельнике чернично-зеленомошном (61°04'07.7" N, 89°48'48.0" E, $h = 142$ над ур. м.) — время после пожара не определено (не менее 150 лет).

В Республике Коми участок I-EN располагался в окрестностях национального парка “Койгородский” в заболоченном ельнике чернично-сфагновом с преобладанием сфагновых мхов (59°58'52.5" N, 50°08'49.5" E, $h = 168$ над ур. м.), с возрастом последнего пожара около 140 лет. Разрез II-EN закладывали в ельнике чернично-долгомошном (204 года после пожара) на территории Печоро-Илычского заповедника (62°03'49.5" N, 58°27'02.6" E, $h = 210$ над ур. м.). На третьем участке III-EN выбрали ельник чернично-зеленомошный (61°39'45.2" N, 50°41'09.1" E, $h = 151$ над ур. м.) (100 лет после пожара), который находился на территории Максимовацкого стационара Института биологии Коми НЦ УрО РАН. В нижней части подстилки во всех исследуемых почвах четко выражены углистые включения (микрочастицы угля).

Методы исследований. В образцах почвы участков ельников Красноярского края (п. Зотино) и Республики Коми определяли химические и микробиологические показатели.

Определение химических свойств почв. Кислотность торфов исследовали с помощью Edge HI2002-02 pH-метра (Hanna Instruments, Румыния) с цифровым электродом (± 0.01 pH) при соотношении почва : раствор (для подстилок — 1 : 25, для минеральных горизонтов — 1 : 2.5) [17]. Содержание органического углерода и азота определяли на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba) в ЦКП “Хроматография” Института биологии Коми НЦ УрО РАН.

Дыхательную активность хемоорганотрофного микробного сообщества почв ельников исследовали методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД), согласно методам [1, 13, 19, 37] определяли биомассу микроорганизмов (МБ), базальное дыхание (БД). Скорость продуцирования CO_2 определяли на газовом хроматографе Agilent Technologies 6890 N Network GC, США. Микробную биомассу ($\text{МБ} = \text{С}_{\text{мик}}$) почвенного образца исследовали согласно [37], пересчетом скорости СИД по формуле:

$$\begin{aligned} \text{С}_{\text{мик}} &= \text{МБ} (\text{мкг С/г почвы}) = \\ &= 50.4 \text{ СИД} (\text{мкг С}-\text{CO}_2 / (\text{г почвы ч})). \end{aligned}$$

Вклад микробного углерода ($\text{С}_{\text{мик}}, \%$) в общее органическое вещество рассчитывали как $\text{С}_{\text{мик}} (\%) \times 100 / \text{С}_{\text{орг}}$. Подробно методики описаны ранее [5, 25].

Определение прокариот и грибов. Молекулярно-генетический анализ образцов почв выполняли в Центре коллективного пользования Всероссийского НИИ сельскохозяйственной микробиологии (Пушкин, Санкт-Петербург).

Для выделения ДНК из образцов использовали набор реактивов (NucleoSpin Soil) компании Macherey-Nagel (Германия) согласно инструкции производителя. В каждом образце определяли таксономический состав грибного, бактериального и архейного сообществ. Таксономический анализ грибного сообщества исследовали на основании анализа ампликонных библиотек фрагментов рибосомальных оперонов грибов (ITS2), полученных методом ПЦР с использованием ITS1/ITS2 праймеров (GCATCGATGAAGAACG-CAGC/TCCTCCGCTTATTGATATGC). Таксономический анализ бактериального сообщества проводили с универсальными праймерами F515/R806 на вариабельный участок гена 16S rRNA (GT-GCCAGCMGCCGCGGTAA/GGACTACVSGG-GTATCTAAT), специфичными для широкого круга микроорганизмов, включая бактерии [20]. Таксономический анализ архей проводили с праймерами A956F/A1401R (TYAATYGGANT-

CAACRCC/CRGTGWGTRCAAGGRGCA) [23]. Все праймеры имели служебные последовательности, содержащие линкеры и индексные последовательности (необходимые для секвенирования по технологии Illumina).

Для разных наборов праймеров выбирали одну и ту же программу ПЦР: реакционная смесь (15 мкл) содержала 0.5 ед. активности ДНК-полимеразы Q5® High Fidelity (NEB, США), по 5 нМ прямого и обратного праймеров, 10 нг шаблон ДНК и 2 нМ каждого dNTP (Life Technologies). Смесь денатурировали при 94°C 1 мин, после чего следовало 25 циклов: 94°C — 30 с, 50°C — 30 с, 72°C — 30 с. Финальную элонгацию проводили при 72°C 3 мин. ПЦР-продукты очищали по рекомендованной Illumina методике с использованием AMPureXP (Beckman Coulter, США). Дальнейшую подготовку библиотек проводили в соответствии с инструкцией производителя MiSeq Reagent Kit Preparation Guide (Illumina) [42].

Библиотеки секвенировали в соответствии с инструкцией изготовителя на приборе Illumina MiSeq (Illumina, США) с использованием набора реактивов MiSeq® Reagent Kit v3 (600 cycle) с двусторонним чтением (2×300 п. н.). Первоначальную обработку полученных данных, а именно демультимплексирование образцов и удаление адаптеров, проводили с помощью программного обеспечения Illumina (США). Для последующего деноизинга, объединения последовательностей, восстановления исходных флотипов (ASV, Amplicon sequence variant), удаления химерных прочтений и дальнейшей таксономической классификации полученных ASV (с использованием базы данных SSU 16S rRNA SILVA и Unite для грибов) (релиз 132 [36]) применяли программные пакеты dada2 [21], phyloseq [31] и DECIPHER [41], работа которых осуществлялась в программной среде R. Для представления данных таксономического анализа использовали средства программного пакета QIIME [22].

Для выявления зависимостей между микробиологической активностью в почвах ельников (I-CS, II-CS, III-CS и I-EN, II-EN, III-EN) и химическими параметрами проводили дисперсионный и корреляционный анализы; коэффициенты корреляции (r) были значимы при $p < 0.05$ ($p < 0.01$). С помощью кластерного анализа определяли различия прокариотного и грибного микробиомов подзолистых почв ельников по индексам биоразнообразия. Для подтверждения различий между химическими, микробиологическими параметрами исследуемых почв использовали метод главных компонент, при обработке полученных данных — программы Microsoft Excel 2003, Statistica 12, Past 3.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Морфологические, физико-химические и химические характеристики почв ельников. Подзолистые почвы исследованных старовозрастных еловых лесов Республики Коми и Красноярского края характеризуются сходными морфологическими и химическими свойствами. Органогенные горизонты состоят из нескольких подгоризонтов (O(L), O(F), O(H)). Наибольшее число углистых включений наблюдается в нижних подгоризонтах подстилки: O(H)руг или O(F + H)руг, в верхней части подзолистого горизонта — наличие углистых включений и потечности органического вещества. Ниже расположен субэлювиальный горизонт (BEL) с характерными языками. Текстуры горизонты расположены на глубине от 55 до 100 см и характеризуются типичной многопорядковой структурой (табл. 1). В отдельных исследуемых разрезах на территории Сибири выявлено близкое подстиление плотной породой, состоящей из слабоокатанных остатков известняка (III-CS) и песчаников (I-CS).

Почвы характеризуются от сильнокислых до близких к нейтральным значениям pH (4.1–6.0 ед.) в органогенных горизонтах. Минеральные горизонты менее кислые, значения pH плавно увеличиваются по профилю. Максимальные значения pH до 7.3 ед. выявлены в текстурных горизонтах с близким подстилением известняка. Среди минеральных горизонтов наиболее кислыми являются верхние элювиальные (4.1–4.7 ед. pH).

Распределение содержания органического углерода и азота носит регрессивно-аккумулятивный характер. Максимальные концентрации выявлены для органогенных горизонтов, с глубиной содержание С значительно снижается. В подстилках почв Республики Коми содержание углерода варьировало от 22 до 47%, азота — 0.68–1.73%. В органогенных горизонтах почв Красноярского края содержание углерода изменялось в пределах 37.3–48.0%, содержание азота — 1.13–1.71%. Минеральные горизонты почв содержат значительно меньшие концентрации углерода и азота. Наблюдается резкое уменьшение их содержания от подстилок к минеральным горизонтам, затем плавное уменьшение — с глубиной. В минеральных горизонтах почв Республики Коми содержание углерода варьировало от 0.14 до 3.0%, азота — 0.014–0.15%. В подзолистых почвах Красноярского края минеральные горизонты содержали 0.26–2.7% общего углерода и 0.030–0.123% — общего азота. Основное количество органического углерода и азота сосредоточено в пирогенных и грубогумусированных подгоризонтах O(H)руг/O(F + H) подстилки и верхних минеральных потечногумусовых и пирогенных горизонтах ELhi/ELруг. Отмечено, что в пирогенном горизонте участка II-EN (204 года после пожара) накапливается большее

содержание углерода и меньшее азота, по сравнению с другими участками ельников Республики Коми. В Красноярском крае на участках ельников в пирогенных горизонтах содержится от 40 до 42% С и в 2 раза больше N. Важным показателем органического вещества является его обогащенность азотом. Наиболее широкое отношение C/N выявлено для лесных подстилок. В них C/N изменяется от 23 до 72. Можно предположить, что различия в составе органического вещества связаны со спецификой качественного состава, а не с принадлежностью к региону. В минеральных горизонтах отношение становится существенно уже — от 6.7 до 53.3. Общая тенденция профильного изменения — сужение отношений C/N с глубиной в индивидуальных разрезах.

На основании химических параметров почв старовозрастных ельников можно констатировать, что исследуемые подзолистые почвы характеризуются типичными морфологическими и химическими свойствами, близкими к ранее описанным для этих регионов исследований [7–9, 12, 16].

Микробиологические характеристики почв ельников. Подзолистые почвы исследуемых ельников характеризуются высокими значениями МБ в органо-минеральном слое, которые с глубиной закономерно убывают. Содержание МБ в почвах приурочено к содержанию $C_{орг}$ и N, также убывающих по профилю. В ельниках Красноярского края и Республики Коми наибольшие значения МБ (1309 и 1187 мкг С/г почвы) и БД (6.04 и 24.34 мкг С–CO₂/(ч г) соответственно) отмечены в подстилках (OL + очес и O(F)) (рис. 1), где в процессе дыхания участвуют не только микроорганизмы, но и живые (или частично разложившиеся) мхи, что способствует увеличению дыхания (БД). На дыхательную активность микробных сообществ (МБ, БД) влияло содержание углистых включений, что было отмечено ранее для подзолов в сосняках [25]. Повышенные значения МБ и БД характерны для пирогенных горизонтов подстилок (O(F + H)руг) (МБ — 800 и 338 мкг С/г почвы и БД — 11.47 и 14.81 мкг С–CO₂/(ч г) соответственно). Поскольку в пирогенных горизонтах подзолистых почв сосредоточено большее содержание углерода, в том числе неорганического (в виде угля или угольной пыли) и азота, то и значения микробной биомассы в них также завышены, по сравнению с непирогенными [25]. Существенное снижение МБ (в 4–20 раз), как и $C_{орг}$, на всех участках отмечено в последующих после пирогенных горизонтах EL1 и ELhi, где углистых включений меньше или вовсе отсутствуют. Возможно, в этих горизонтах термическое влияние пожара повлияло на некоторые качественные характеристики почвы таким образом, что они не

Таблица 1. Некоторые химические свойства ельников Красноярского края и Республики Коми

Участок, разрез	Горизонт	Глубина, см	pH _{H₂O}	C, %	N, %	C/N
I-CS	O(L)	0–2	5.4	37.3	1.13	39
	O(F + H)пуг	2–5	4.3	42.4	1.48	33
	ELпуг	5–18	4.1	4.8	0.23	24
	EL1	18–30	5.1	0.85	0.058	17
	EL2	30–55	5.2	0.52	0.044	14
	BT1	55–75	5.3	0.31	0.039	9
	BT2	75–90	5.6	0.27	0.044	7
II-CS	O(L)	0–2	5.1	48	1.42	39
	O(F + H)пуг	2–5	4.4	39.8	1.71	27
	ELhi	5–10	4.3	1.6	0.035	53
	EL1	10–35	5.1	0.38	0.035	13
	EL2	35–60	5.5	0.28	0.03	11
	BEL	60–75	5.9	0.26	0.034	9
	BT1	75–90	6.2	0.27	0.037	8
	BT2	90–110	6.3	0.31	0.044	8
III-CS	O(L)	0–2	5.0	46	1.23	44
	O(F + H)пуг	2–5	4.4	39.9	1.43	33
	ELhi	5–17	4.6	2.7	0.123	26
	EL1	17–30	5.2	0.76	0.048	18
	EL2	30–50	5.3	0.45	0.039	13
	BEL	50–70	6.0	0.37	0.046	9
	BT1	70–90	7.3	0.79	0.05	18
I-EN	O + очес	0–3	4.6	36.6	1.11	38
	O(F)	3–11	4.1	47.0	1.32	42
	O(H)пуг	11–16	4.4	28.1	1.00	33
	Eg	16–30	4.8	1.8	0.08	26
	BFg	30–50	5.2	0.47	0.05	11
	BEL	50–75	5.4	0.26	0.04	8
	BT	75–90	5.7	0.23	0.04	7
II-EN	O(L)	0–2	5.1	41.5	1.43	34
	O(F)	2–6	4.2	44.7	1.73	30
	O(H)пуг	6–8	4.1	42.1	0.68	72
	ELhi	8–12	4.2	3.0	0.15	23
	ELbf	12–15	4.4	2.8	0.15	22
	EL	15–20	4.7	1.4	0.08	20
	BEL1	20–35	4.9	0.5	0.05	12
	BEL2	35–55	5.2	0.34	0.04	10
	BT1	55–80	5.6	0.2	0.04	6
	BT2	80–100	6.1	0.14	0.03	5

Таблица 1. Окончание

Участок, разрез	Горизонт	Глубина, см	pH _{H₂O}	C, %	N, %	C/N
III-EN	O(L)	0–1	6.0	22.0	1.00	26
	O(F)	1–4	5.3	27.1	1.36	23
	O(H)	4–6	4.8	23.3	0.73	37
	ELhi	6–10	4.7	0.91	0.07	15
	ELbf	10–25	5.1	0.39	0.03	15
	EL	25–35	5.6	<0.1	<0.01	Неопр.
	BEL	35–45	5.7	<0.1	0.02	»
	BT1	50–70	5.9	0.16	0.03	6
	BT2	70–100	6.2	0.12	0.02	7

восстановились до изначального состояния, несмотря на длительный период [35].

В минеральных горизонтах отмечено низкое содержание МБ, убывающее вниз по профилю (рис. 1), что свойственно для автоморфных почв. Средние значения МБ и БД по профилю участков мало различались между собой (в среднем в 1.3 раза), с преимуществом почв Сибири – МБ: 363 (I-CS), 214 (II-CS), 285 (III-CS) и 95 (I-EN), 245 (II-EN), 332 (III-EN) мкг С/г почвы. Различия в интенсивности микробного дыхания (БД) были заметнее (в 1.6 раз) – 6.11 (I-CS), 4.91 (II-CS), 7.56 (III-CS) и 6.3 (I-EN), 8.98 (II-EN), 14.74 (III-EN) мкг С–CO₂/(ч г). Значимая корреляционная

зависимость отмечена между МБ и БД ($r = 0.999$; $r = 0.99$ и $r = 0.988$), МБ и БД с C_{орг} ($r = 0.8$ и 0.81 , $r = 0.92$ и 0.96 ; $r = 0.98$ и 0.94) соответственно по разрезам, а также с N ($r = 0.74$ и 0.76 (I-CS) и $r = 0.93$ и 0.86 (III-CS)). Вклад углерода микробной биомассы в общее органическое вещество по участкам достоверно не отличался и в среднем составлял в почвах ельников Республики Коми от 0.16 до 0.27%, в ельниках Красноярского края (п. Зотино) – от 0.15 до 0.24%.

Методом главных компонент, проведенном на основе почвенных параметров, показаны различия пирогенных и непирогенных горизонтов подзолистых почв ельников Красноярского края и

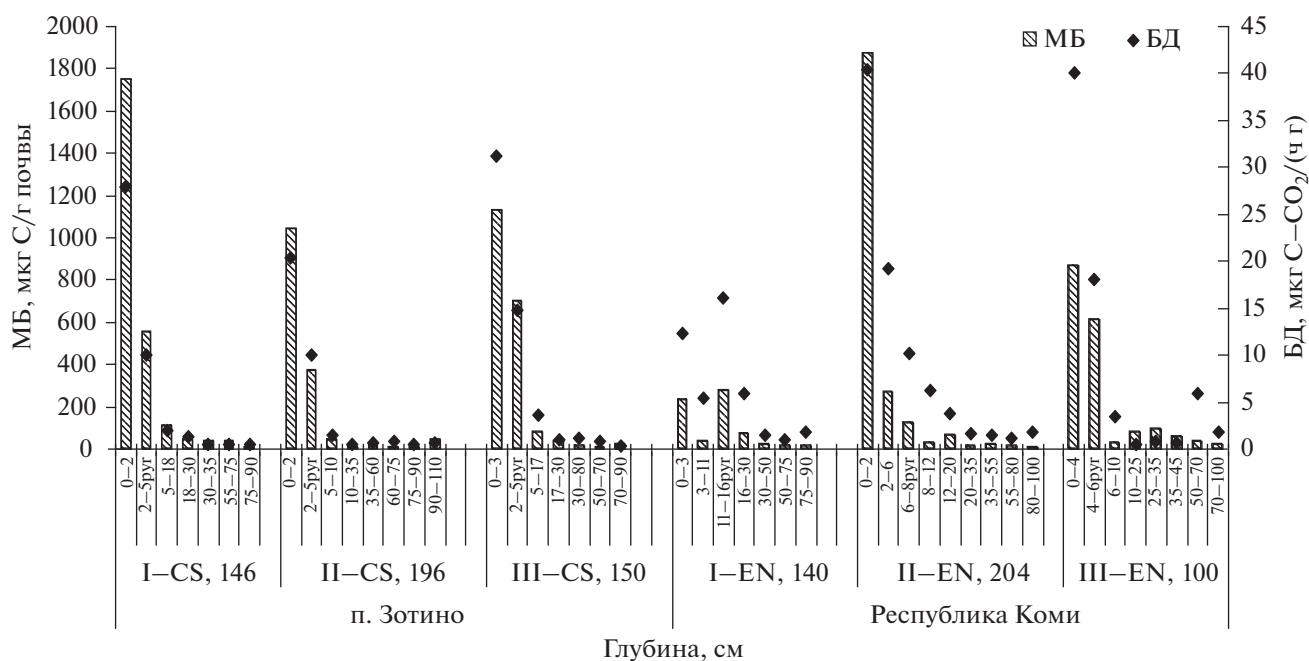


Рис. 1. Содержание микробной биомассы (МБ) и интенсивность дыхания (БД) в подзолистых почвах ельников Красноярского края (п. Зотино) и Республики Коми.

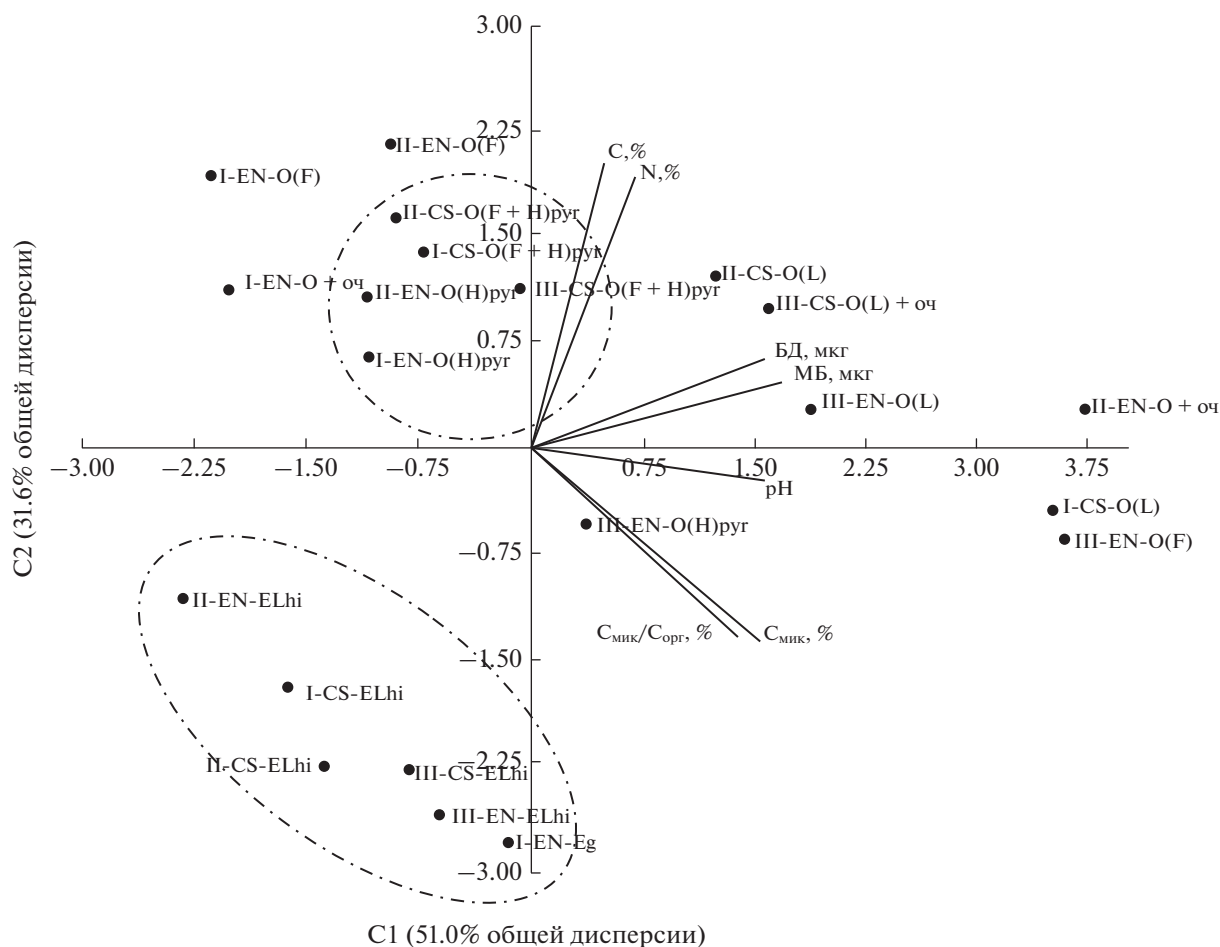


Рис. 2. Положение горизонтов почв ельников Красноярского края и Республики Коми в плоскости двух главных компонент, полученных по основным химическим и микробиологическим характеристикам. Каждая точка характеризуется следующими почвенными параметрами: МБ, БД, рН, $C_{\text{орг}}$, N, $C_{\text{мик}}$, %, $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$, %.

Республики Коми (рис. 2). На первую компоненту приходится 51.0% общей дисперсии, на вторую — 31.6%. В плоскости этих двух первых компонент выделяются два облака, различия между которыми определялись содержанием $C_{орг}$ и МБ. Точки пяти участков с пирогенными горизонтами (руг) объединились в одно облако, которые отстоят друг от друга в зависимости от времени пожара, а точка участка III-ENруг (100 лет после пожара) находится на значительном отдалении. Второе облако по химическим и дыхательным характеристикам почв объединило постпирогенные горизонты (ELhi). В распределении точек (горизонтов) почвы в рамках этих облаков больший вклад вносили значения рН и базального дыхания (БД).

Таким образом, в подзолистых почвах ельников Европейского севера (Республика Коми) и севера Сибири (Красноярский край) значительной разницы в накоплении микробной биомассы и интенсивности дыхания не обнаружено, за исключением участка I-EN. Процессы деструкции

органического вещества в верхних горизонтах (подстилке) идут интенсивно, с высокими значениями МБ и БД, в минеральных горизонтах — существенно снижены. Однако в зависимости от климатических особенностей двух регионов и времени после пожаров восстановительные процессы в почвах ельников Красноярского края и Республики Коми проходили с разной скоростью, пирогенные и непирогенные горизонты достоверно различались по кислотности, микробному дыханию и содержанию углерода.

Оценка бактериального и грибного разнообразия почв ельников. Для всех проанализированных образцов исследуемых почв были рассчитаны индексы α -разнообразия для прокариотных и грибных сообществ пирогенного и непирогенного горизонтов почв каждого участка. Оценка и сравнение биоразнообразия прокариот проведены на уровне типов (фил), по отдельным классам (табл. 2) и родам (рис. 3).

Таблица 2. Индексы α-разнообразия бактерий и грибов для участков подзолистых почв ельников Красноярского края и Республики Коми в зависимости от времени после пожара

Индекс	Красноярский край						Республика Коми					
	I-CS, 146 лет		II-CS, 196 лет		III-CS, 150 лет		I-EN, 140 лет		II-EN, 204 года		III-EN, 100 лет	
	O(H)руг	EL	O(F + H)руг	ELhi	O(F + H)руг	ELhi	O(F)	O(H)руг	O(H)руг	ELhi	O(H)руг	ELhi
глубина, см												
2–5	6–10	2–5	5–10	2–5	5–17	3–11	11–16	6–8	8–12	4–6	6–10	

Шеннон Бергер–Паркер Маргалеф Менхиник Симпсон	Бактерии											
	3.67	3.85	3.70	3.77	3.77	3.70	2.88	2.97	3.53	3.77	3.77	3.47
	5.82	5.13	6.20	5.82	7.25	4.16	3.37	3.42	6.57	4.31	5.15	7.16
	3.57	4.41	3.38	4.04	3.44	3.97	2.98	2.82	3.69	4.41	3.95	3.89
	2.87	4.22	2.84	3.78	2.96	3.53	2.64	2.53	3.21	4.43	3.33	3.38
0.91	0.91	0.91	0.91	0.91	0.90	0.81	0.84	0.90	0.87	0.87	0.90	

Шеннон Бергер–Паркер Маргалеф Менхиник Симпсон	Грибы											
	2.32	2.82	2.74	2.55	2.29	2.92	2.40	2.38	2.08	2.34	2.63	2.54
	2.23	3.25	3.37	3.02	2.20	4.03	2.79	2.66	2.86	2.15	2.93	2.78
	1.96	2.26	2.40	2.41	1.66	1.81	2.71	2.72	1.96	1.66	2.41	1.96
	1.43	1.61	1.72	1.71	1.20	1.34	1.90	1.92	1.4	1.23	1.70	1.44
0.72	0.82	0.81	0.77	0.72	0.85	0.75	0.74	0.74	0.74	0.72	0.79	0.78

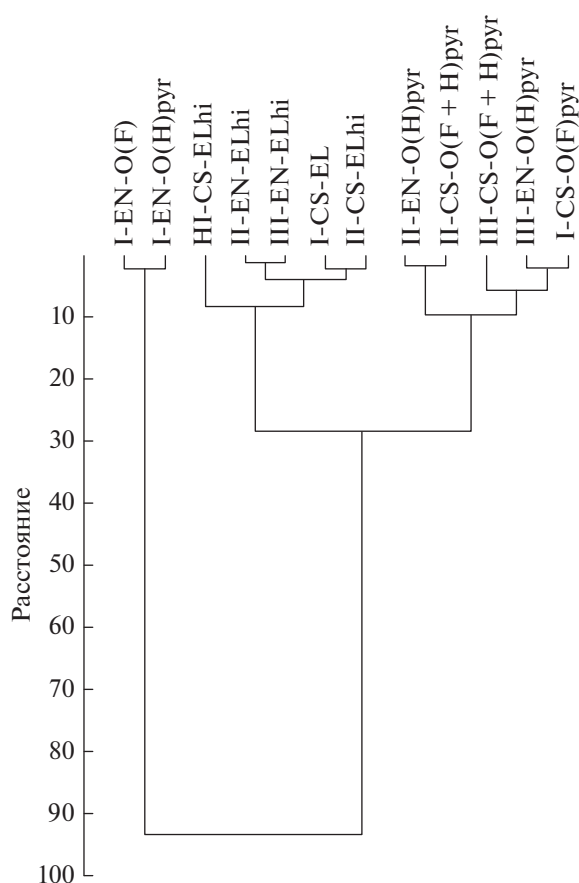


Рис. 3. Вертикальная древовидная диаграмма кластерного анализа горизонтов почв исследованных участков на основе индексов биоразнообразия грибов и бактериальных сообществ (Шеннона, Беркера-Паркера, Симпсона, Маргалефа и Менхиника).

Анализ индексов биологического разнообразия, проведенный на основе классов прокариот и грибов, не показал достоверного отличия почв Красноярского края и Республики Коми по грибному разнообразию. Так, видовое богатство, степень доминирования и плотность грибов, описываемые индексами Шеннона, Бергера–Паркера и Маргалефа, были практически равны. В то же время по прокариотному сообществу отмечалась небольшая, но достоверная разница ($p < 0.005$) между почвами двух регионов. Подзолистые почвы участков ельников Красноярского края отличались более сложной структурой бактериальных сообществ, видовым богатством и при этом большей степенью доминирования определенных видов (описываемые индексами Шеннона и Симпсона), чем в Республике Коми.

Схожая ситуация отмечалась и при анализе биологического разнообразия пирогенных и непирогенных горизонтов почв. Индексы биологического разнообразия грибного сообщества достоверно не зависели от пирогенного фактора, но плотность прокариотических видов показала за-

висимость от этого фактора. Индексы Маргалефа и Менхиника, описывающие плотность видов и видовое богатство на исследуемой территории, достоверно отличались и были выше в пирогенных горизонтах, например, индекс Маргалефа в среднем составлял 3.47, а пирогенных — 3.95.

Таким образом, принадлежность почвы к определенному региону и послепожарному участку оказывала влияние на структуру, обильность видов бактериального сообщества, в то время как пирогенный фактор больше влиял на показатели его плотности. Грибы, как неотъемлемая часть почвенного сообщества, оказались более консервативными. Корреляционный анализ индексов биоразнообразия и основных почвенных параметров показал существенное влияние на значения индекса Бергера–Паркера (бактерии) и индексов Маргалефа и Менхиника (грибы) таких параметров, как содержание C, N, МБ, pH, $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ (в среднем $r > 0.69$).

Вертикальная дендрограмма (кластерный анализ) по индексам биоразнообразия грибов и бактерий иллюстрирует распределение горизонтов почв ельников в зависимости от расположения участков и региона исследований. На дендрограмме отчетливо видно, что почва участка ельника чернично-сфагнового (заболоченный) Республики Коми выделилась в отдельный кластер, в нем разделились непирогенный (I-EN-O(F)) и пирогенный (I-EN-O(H)pyr) горизонты. Остальные участки находились в другом кластере. На втором шаге прослеживается закономерность объединения исследуемых горизонтов почв ельников на основании их положения в разрезе (глубины), на четвертом шаге хорошо видна зависимость от их принадлежности к пирогенным и непирогенным горизонтам, причем регионы расположения ельников значения не имели. Так, на втором шаге объединяются в один кластер горизонты II-EN-ELhi и III-EN-ELhi, на третьем — к ним присоединяются I-CS-EL и II-CS-ELhi. На четвертом шаге формируются два больших кластера, в один из них входят все непирогенные горизонты, во второй — пирогенные. Большей схожестью выделяются II-EN O(H)pyr и II-CS O(F + H)pyr, что, вероятно, связано с периодом после пожаров (204 года и 196 лет). Таким образом, кластерный анализ показал, что на степень схожести исследуемых вариантов почв большее влияние оказывала глубина залегания горизонтов и их пирогенность, чем регион отбора, за исключением заболоченной почвы ельника чернично-сфагнового (I-EN—O(F) и I-EN—O(H)pyr). В исследованиях [37] иерархический кластерный анализ выявил, что участки с разной пожарной историей образуют отдельные кластеры, свидетельствующие о возможных различиях в поддержании основных биогеохимических почвенных процессов.

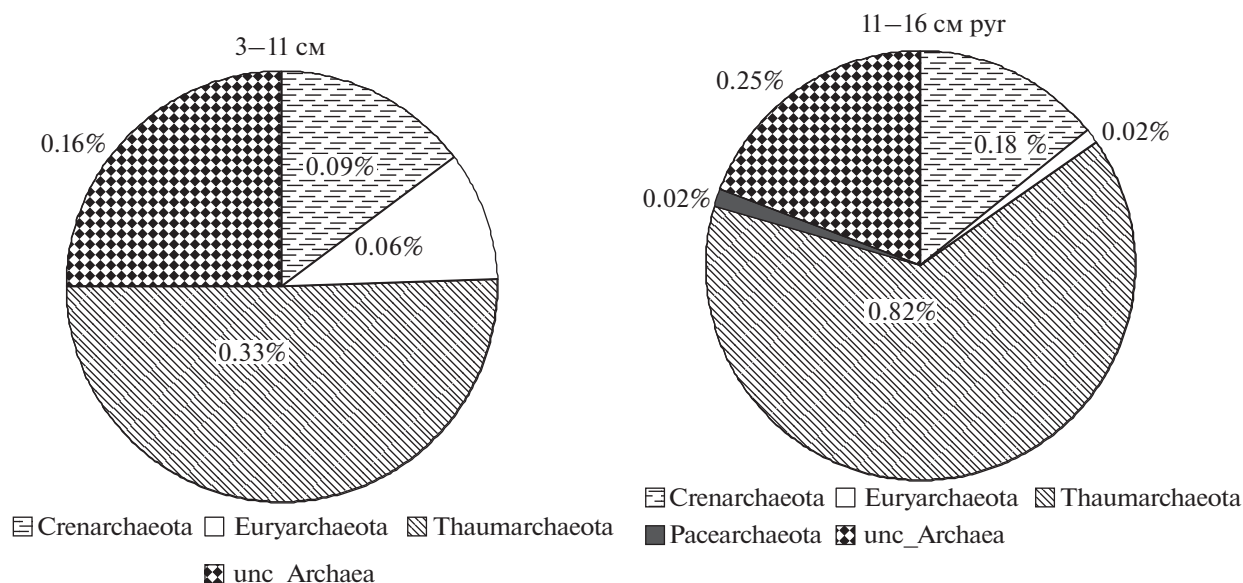


Рис. 4. Распределение представителей домена ARCHAEA в пирогенном и непирогенном горизонтах почвы ельника I-EN (разрез 13-19).

Качественный состав бактерио- и микобиомов почв ельников. В освоении пирогенных горизонтов почв всех ельников активное участие отводится бактериям, среди них доминируют представители трех фил: Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria – до 50% в ельниках Красноярского края (п. Зотино), и до 37% – в Республики Коми, а на участке I-EN – до 70% (табл. 3). Высока доля в почвах ельников и Planctomycetes (до 10%), которые являются обитателями сложных биотопов с возможностью метаболизировать целый спектр различных полимеров [24]. В пирогенных горизонтах в зависимости от участка доля Actinobacteria и Planctomycetes в среднем превышала в 1.5–4.5 раза таковые в непирогенных, что согласуется с данными работы [32].

Ранее проведенные исследования микробной биомассы почв бореальных лесов показали высокое содержание в ней грибов [18]. Микобиота активно участвует в деструкции органики, в том числе пирогенных остатков. Вклад представителей Ascomycota, Basidiomycota и Mucoromycota в ельниках Сибири и Республики Коми различен. Так, в ельниках Красноярского края доминировали представители Ascomycota и Mucoromycota (I-CS и III-CS), а в ельниках Коми – Basidiomycota (I-EN) и Ascomycota (II-EN и III-EN).

По качественному составу прокариот и грибов почвы ельников Республики Коми и Красноярского края различаются между собой. Кроме того, почвы ельников Коми характеризуются орографической неоднородностью и удаленностью участков друг от друга, что делает различия между ними значительными.

В ельниках Республики Коми участок I-EN (140 лет после пожара) расположен на заболоченной местности, что определяет развитие бактерио- и микобиомов. Согласно индексам биоразнообразия (Маргалефа и Менхиника, Бергер–Паркера), участок I-EN отличается от других высоким видовым богатством и сложностью сообщества. Почва в ельнике I-EN существенно выделяется по своим характеристикам. На участке I-EN развивается микробиота, характерная для полугидроморфных почв [6]. В ней доминируют ацидобактерии (Acidobacteria) – около 43% в непирогенном и 38% – в пирогенном горизонтах, это представители групп Gp1, Gp2, Gp3 и un_Acidobacteria.

Кроме того, отмечено присутствие разных типов домена Archaea (0.65–1.28%). Среди архей преобладают представители Thaumarchaeota (0.33–0.82%), представителей других фил значительно меньше (рис. 4). В пирогенном горизонте увеличивается количество представителей Thaumarchaeota (в 2.5 раза) и Crenarchaeota (в 1.9 раз), по сравнению с непирогенными. В образцах почв других ельников археи не обнаружены. Велика доля представителей Actinobacteria (5–9%), в пирогенном горизонте их в 2 раза больше. Среди актинобактерий доминируют представители семейства Thermomonosporaceae (р. Actinoallomurus). На долю Rhizobiales (сем. Xanthobacteraceae и Beijerinckiacae) приходится от 3 до 6%, в пирогенном горизонте их в 1.6 раза больше. Планктомицеты (сем. Isosphaeraceae) составляют до 3.3%. В непирогенном горизонте доминируют unclassified_Burkholderiales (9.7%), Opitutus (3.2%) и unc_Gammaproteobacteria (6.5%). В целом в почве участка

Таблица 3. Относительное содержание прокариот и грибов на уровне типов в почвах ельников Красноярского края и Республики Коми, %

Доля ОТЕ от общего числа полученных последовательностей												
Таксономическая принадлежность, Phylum	Красноярский край						Республика Коми					
	I-CS, 146 лет		II-CS, 196 лет		III-CS, около 150 лет		I-EN, 140 лет		II-EN, 204 года		III-EN, 100 лет	
	O(H)pyr	EL	O(F+H)pyr	ELhi	O(F + H) pyr	ELhi	O(F)	O(H)pyr	O(H)pyr	ELhi	O(H)pyr	ELhi
	2–5	6–10	2–5	5–10	2–5	5–17	3–11	11–16	6–8	8–12	4–6	6–10
глубина, см												
BACTERIA												
Proteobacteria	22.63	15.1	23.57	19.48	19.64	24.89	28.42	26.31	16.94	16.07	18.77	14.19
Actinobacteria	16.6	8.63	10.3	6.8	10.68	6.9	10.3	15.37	11.19	6.31	6.52	7.06
Acidobacteria	11.25	3.5	6.16	3.00	7.14	5.57	33.05	29.39	6.03	3.22	5.00	2.37
Planctomycetes	10.16	2.24	8.12	3.00	8.24	2.71	2.17	6.56	6.54	1.58	9.54	5.49
Bacterioidetes	2.75	1.00	2.28	1.25	2.36	2.31	2.88	2.49	0.93	1.81	1.38	0.94
Verrucomicrobia	1.39	2.77	1.92	3.03	1.99	4.71	7.49	4.89	1.62	3.88	2.33	2.69
Firmicutes	0.22	0.21	0.74	0.12	0.23	0.45	0.1	0.15	1.77	0.1	7.71	14.47
Cyanobacteria/Chloroplast	0.03	0.04	0.02	0.03	0.06	0.04	0.07	0.02	0.05	0.008	0.08	0.01
Mycococcota	0.32	0.27	0.38	0.33	0.27	0.5	0	0	0.38	0.3	0.72	0.24
Chloroflexi	0	0.27	0	0.02	0	0.03	0.09	0.7	0	0.01	0.16	0.05
Unclassified_Bacteria	1.47	2.21`	1.82	1.76	1.81	3.17	9.54	9.48	0.96	1.92	1.7	2.59
Unclassified_Others	33.17	63.68	44.65	61.11	47.48	47.77	0.78	1.46	53.58	64.42	46.02	49.8
FUNGI												
Ascomycota	25.04	61.91	75.07	60.99	58.11	38.35	34.184	33.61	98.88	78.79	73.66	73.73
Basidiomycota	22.85	5.31	16.42	27.55	11.32	19.81	44.32	56.69	0.40	12.40	13.48	6.98
Mortierellomycota	4.93	2.17	2.98	6.43	0.04	0.06	15.18	3.94	0.04	1.18	2.12	0.11
Mucoromycota	44.94	29.60	2.05	1.75	30.22	37.31	0.99	1.52	0.07	6.10	9.30	16.87
Unclassified_Fungi	2.24	1.01	6.45	3.28	0.31	4.47	5.32	4.24	0.61	1.53	1.44	2.31

I-EN доля unc_Bacteria составляла от 8.8 и 10.3% (11–16гг). Среди грибов доминируют представители Basidiomycota (44–57%), также отмечена высокая доля *Mortierellomycota* (15.2%). В пирогенном горизонте доминируют представители Agaricales из родов *Inocube* (26.7%), *Russula* и *Lactarius* (1.5%), в непирогенном – грибы рода *Piloderma* (4.3%), отмечено присутствие р. *Mortierella* (5.3%). Кроме того, высока доля неопределенных грибов un_Ascomycota (29–27%), un_Tremellomycetes (33.7–0.14%), un_Mortierellales (14–3%), un_Agaricomycetes (4.4%).

Участок II-E – самый старовозрастный из исследованных (204 года после пожара). В пирогенном горизонте доли представителей Proteobacteria и Acidobacteria существенно не различались и составляли вместе 28.13%, в непирогенном – 8.06% (в 3.5 раза меньше). Среди них в пирогенном горизонте доминировали представители Rhizobiales (сем. Xanthobacteraceae – 6% и Beijerinckiaceae – 6.5%), *Acetobacter* (2.5%), *Planctomycetes* (сем. Isosphaeraceae – 6.4%), Acidobacteria_Subgroup 1 (5.5%), которых в 1.3–2 раза больше, чем в непирогенном горизонте. Среди грибов доминировали Ascomycota, в пирогенном горизонте преобладали представители порядка Saccharomycetales (35%), родов *Penicillium* (23%), *Oidiodendron* (18%), *Coniochaeta* (15.5%), в непирогенном – *Trichoderma* (42.5%), *Anthracobia* (12.9%), *Atheliaceae* (5%), *Mucor* (2.9%), *Umbelopsis* (2.1%).

Участок III-EN – самый молодой из исследованных (100 лет после пожара). Почва здесь характеризуется высоким (наибольшим по сравнению с II-EN) видовым разнообразием и богатством бактерио- и микобиомов. Содержание представителей доминантных фил Proteobacteria и Actinobacteria в пирогенном и непирогенном горизонтах было практически одинаковым, Acidobacteria и Planctomycetes в пирогенном горизонте в 1.7–2.2 раза больше, чем в непирогенном. Кроме того, отмечено увеличение доли представителей Firmicutes до 7.8–14.5%. В пирогенном горизонте доминировали *Planctomycetes* (сем. Isosphaeraceae – 9.2%), *Rhizobiales* (сем. Xanthobacteraceae – 7.6% и Beijerinckiaceae-3.5%), *Acidobacteria_Subgroup 1* (4%), *Acetobacter* (1.8%), сем. Burkholderiaceae (3.3%) в непирогенном – Bacillaceae (13%), Actinobacteria (4%), unc_Bacteria (16%) и un_Bacillales (23%). Увеличение доли бактерий из родов *Bacillus* и *Pseudomonas* в пирогенном горизонте почвы ельника согласуется с другими исследованиями [32]. Среди грибов представители Basidiomycota доминировали в пирогенном, а *Mucoromycota* – в непирогенном горизонтах. В пирогенном горизонте наибольшая встречаемость была среди родов *Penicillium* (34%), *Coniochaeta* – 26%, *Cystofilobasidium* – 6.5%. *Oidiodendron* (3.6%), *Anthracobia* – 4%, пор. Saccharomycetales – 2.8%, меньшая у *Tylospora* – 2.3%, *Piloderma* – 2.4%,

Mortierella – 2.1%, *Cenococcum* – 2.3%. В непирогенном горизонте доминировали пр. *Archaeorhizomyces* – 22%, *Claussenomyces* – 33.4% и *Umbelopsis* – 17%.

В ельниках Красноярского края участки I-CS и II-CS располагались недалеко друг от друга (на левом берегу р. Вороговка) и, несмотря на разный возраст (146 и 196 лет), характеризовались схожей тенденцией развития микробиомов. Содержание представителей основных фил бактерий в пирогенном горизонте участков I-CS и II-CS было значительно выше, чем в непирогенном: Proteobacteria – в 1.5–1.2, Actinobacteria – в 1.9–1.5, Acidobacteria – в 3.2–2.2 и Planctomycetes – в 4.5–2.7 раза соответственно. Так, в пирогенном горизонте обоих участков доминировали Rhizobiales (сем. Xanthobacteraceae – 5.5–6.3% и Beijerinckiaceae – 4.4–6.3%), *Acetobacter* (3.5–2.2%), *Planctomycetes* (сем. Isosphaeraceae – 6.4%), *Acidobacteria_Subgroup 1* (10.2–5.5%), сем. Burkholderiaceae (3.6–4.9%), Solirubacteraceae (5.2–2.1%), в непирогенном – un_Bacteria (2.5–3.5%). Представители Bacillales присутствовали в минорном количестве (<1%) в пирогенном горизонте участка I-CS. В распределении грибов по участкам отмечено больше различий, чем бактерий. Так, в пирогенном горизонте I-CS доминировали представители Mucoromycota (*Umbelopsis* – 40%, *Mucor* – 3.5%), Ascomycota и Basidiomycota было практически одинаковое количество, из них доминировали роды *Helotiales* – 3.3%, *Oidiodendron* – 11.3%, *Piloderma* – 3.7%, *Tylospora* – 5.4%, *Russula* – 5.6%, *Cenococcum* – 2.3%. В непирогенном горизонте преобладали представители родов *Penicillium* (12.2%), *Neurospora* (3.4%), *Archaeorhizomyces* (10%). На участке II-CS в пирогенном горизонте доминировали представители Ascomycota (р. *Penicillium* – 30%, р. *Trichoderma* – 5.2%, пор. *Helotiales* – 8.5%, р. *Coniochaeta* – 5.2%), а также р. *Umbelopsis* (2%). Среди Basidiomycota доминировали *Russula* (2.5%), *Cortinarius* (5%), *Lactarius* (2.5%), в непирогенном – *Piloderma* (4%), *Tylospora* (2.2%), а также *Archaeorhizomyces* (33%), и *Mortierella* (6.5%).

Участок III-CS находится на значительном удалении от участков I-CS и II-CS (на правом берегу р. Порожня), возраст последнего пожара – более 150 лет [38]. Распределение представителей основных фил бактерий и грибов отличалось от двух предыдущих участков. Доля Actinobacteria, Acidobacteria и Planctomycetes в пирогенном горизонте была больше (в 1.3–3.1 раза), чем в непирогенном, а разнообразие Proteobacteria, наоборот, превышало в непирогенном (в 1.3 раза) горизонте. В пирогенном горизонте доминировали бактерии Planctomycetes (сем. Isosphaeraceae – 8.2%), *Acidobacteria_Subgroup 1* (5.5%), Burkholderiaceae (4.2%), un_Actinobacteria (2%), р. *Solirubacteraceae* (2%). В непирогенном горизонте было больше бактерий Rhizobiales (сем. Xanthobacteraceae – 9.3%

и Beijerinckiaceae — 3.5%), р. *Acetobacter* (3%), *Bacillales* присутствовали в незначительном количестве (<1%). Микобиота представлена в основном Ascomycota (58–38%) и Mucoromycota (30–37%), на долю Basidiomycota приходилось от 11 до 20%. В пирогенном горизонте доминировали грибы родов *Penicillium* (45.4%), *Mucor* (22%), *Cortinarius* (10.3%), *Umbelopsis* (8.3%), содоминантами являлись *Hormonema* (3%), *Trichoderma* (2%), *Coniochaeta* (1.5%). В непирогенном горизонте в значительном количестве встречались представители родов *Penicillium* (19.2%), *Claussenomyces* (10.3%), *Mucor* (24.8%), *Umbelopsis* (12.5%), *Russula* (7.4%), пор. *Saccharomycetales* (6%), *Saitozyma* (3.1%).

Полагаем, что разность климатических условий и длительность послепожарных периодов оказывали влияние на развитие бактерио- и микобиомов почв исследуемых ельников. Участки отличались количественным и качественным составом доминантных видов (классов/родов). Качественные анализы микробиомов также свидетельствуют о сильном влиянии пирогенного фактора на α -разнообразие бактерий и грибов.

Важным объединяющим микробиомы почв ельников фактором является высокое разнообразие бактерий и грибов в пирогенных горизонтах, превышающее таковое в непирогенных горизонтах. Других общих закономерностей в развитии микробоценозов всех участков не отмечено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что, несмотря на значительное географическое разделение, в подзолистых почвах старовозрастных постпирогенных ельников Европейского севера (Республика Коми) и Средней Сибири (Красноярский край, п. Зотино) наблюдается целый ряд сходных свойств. Исследуемые почвы характеризуются похожими химическими и морфологическими свойствами. Содержание углерода и азота в почвах исследуемых участков различалось незначительно, с небольшим увеличением в сторону почв Сибири (>1.3 раз). Процессы деструкции органического вещества в верхних горизонтах (подстилке) идут интенсивно, с высокими значениями МБ и БД, в минеральных горизонтах — существенно снижаются. В почвах всех ельников отмечена тенденция снижения микробной биомассы в постпирогенных горизонтах, свидетельствующая об общей закономерности термического влияния на некоторые качественные характеристики почвы таким образом, что полноценное функционирование микробиомов не восстановилось до изначального состояния, несмотря на длительный период, прошедший после пожара. Для минерализации пирогенного углерода и продуктов пиролиза требуется более продолжительный период и особые группы микроорганизмов. В вовлечении пиро-

генного углерода в биохимический круговорот участвуют представители доминантных фил бактерий Proteobacteria, Actinobacteria, Acidobacteria, Planctomycetes и грибов Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota. Содержание представителей этих фил в пирогенных горизонтах превышает таковое в непирогенных в 1.3–4.5 раза. Основные различия между исследуемыми участками и регионами заключаются в соотношении и качественном составе бактерио- и микобиомов пирогенных и непирогенных горизонтов почв ельников. Наибольшим видовым богатством и сложностью структуры микробиома выделялся участок I-EN (140 лет после пожара), расположенный в полугидроморфных условиях. В бактериобиоме только этого участка отмечено присутствие разных типов домена Archaea. Среди участков автоморфного типа выделялся самый молодой III-EN (100 лет после пожара), где видовое богатство также было повышенным, по сравнению с участком II-EN (204 года после пожара). В целом по структуре бактериальных сообществ отмечена небольшая, но достоверная разница ($p < 0.005$) между почвами двух регионов. Подзолистые почвы участков ельников Красноярского края отличались более сложной структурой бактериальных сообществ, видовым богатством и при этом большей степенью доминирования определенных видов. Кроме того, плотность биоразнообразия прокариот достоверно зависела от пирогенного фактора. Индексы биологического разнообразия грибного сообщества достоверно не зависели ни от региона исследований, ни от пирогенного фактора. Показано, что некоторые группы карботрофных бактерий и грибов способны преобразовывать продукты пиролиза. Среди бактерий это представители фил Actinobacteria и Planctomycetes, а также сем. Bacillaceae, Xanthobacteraceae, Thermomonosporaceae, Isosphaeraceae. Микобиота верхних пирогенных горизонтов богата карботрофными грибами из классов Dothideomycetes (р. *Cenococcum*), Eurotiomycetes (р. *Penicillium*), Sordariomycetes (р. *Trichoderma*), Leotiomycetes (р. *Oidiodendron*), Umbelopsidomycetes (р. *Umbelopsis*), активно преобразующих продукты пиролиза в доступные и нетоксичные субстраты для других организмов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы благодарят к. б. н. А.С. Прокушкина за помощь в организации и проведении полевых работ в окрестностях п. Зотино (Красноярский край).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования поддержаны грантом РФФИ № 19-29-05111 мк и государственным заданием № 0287-2021-0011 ФИЦ КНЦ СО РАН.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ананьева Н.Д.* Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
2. *Богородская А.В., Кукавская Е.А., Каленская О.П., Бурак Л.В.* Микробиологическая оценка состояния почв хвойных лесов Средней Сибири после пожаров разной интенсивности // *Лесоведение*. 2019. № 2. С. 138–156. <https://doi.org/10.1134/S0024114819010030>
3. Воздействие пожаров на компоненты экосистемы среднетаежных сосняков Сибири. Новосибирск: Наука, 2014. 232 с.
4. *Гладков Г.В., Чебыкина Е.Ю., Евдокимова Е.В., Иванова Е.А., Кимеклис А.К., Зверев А.О., Кичко А.А., Андронов Е.Е., Абакумов Е.В.* Восстановление почвенного микробиома в различных почвенных горизонтах после верхового и низового лесных пожаров // *Экологическая генетика*. 2020. Т. 18. № 3. С. 343–356.
5. *Гродницкая И.Д., Карпенко Л.В., Сырцов С.Н., Прокушкин А.С.* Микробиологические особенности и стратиграфия торфов двух типов болот северной части Сым-Дубчесского междуречья (Красноярский край) // *Известия РАН. Сер. Биологическая*. 2018. № 2. С. 179–190.
6. *Гродницкая И.Д., Карпенко Л.В., Пашкеева О.Э., Гончарова Н.Н., Старцев В.В., Батурина О.А., Дымов А.А.* Влияние лесных пожаров на микробиологические свойства торфяных олиготрофных почв и торфяно-подзолов глеевых в болотах северной части Сым-Дубчесского междуречья (Красноярский край) // *Почвоведение*. 2022. № 4. С. 454–468.
7. *Дымов А.А., Дубровский Ю.А., Габов Д.Н., Жангуров Е.В., Низовцев Н.А.* Влияние пожара в северотаежном ельнике на органическое вещество почвы // *Лесоведение*. 2015. № 1. С. 52–62.
8. *Дымов А.А.* Сукцессии почв в бореальных лесах Республики Коми. М.: ГЕОС, 2020. 336 с. <https://doi.org/10.34756/GEOS.2020.10.37828>
9. *Забоева И.В.* Почвы и земельные ресурсы Республики Коми. Сыктывкар: Коми книжное издательство, 1975. 343 с.
10. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена, 2004. 342 с.
11. *Красильников П.В.* Устойчивые соединения углерода в почвах: происхождение и функции // *Почвоведение*. 2015. № 9. С. 1131–1144. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15090075>
12. Лесные экосистемы Енисейского меридиана / Под ред. Плешикова Ф.И. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. 356 с.
13. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.
14. *Медведева М.В., Бахмет О.Н., Ананьев В.А., Мошников С.А., Мамай А.В., Мошкина Е.В., Тимофеева В.В.* Изменение биологической активности почв в хвойных насаждениях после пожара в средней тайге Карелии // *Лесоведение*. 2020. № 6. С. 560–574. <https://doi.org/10.31857/S0024114820060066>
15. *Осинов А.Ф., Старцев В.В., Прокушкин А.С., Дымов А.А.* Запасы углерода в основных типах лесных почв и древесных пород Красноярского края // *Теоретическая и прикладная экология*. 2023. № 1. (в печати)
16. *Руднева Е.Н., Забоева И.В., Урусевская И.С.* Почвенно-географическое районирование центральной и восточной частей европейской территории СССР // *Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР*. Л.: Наука, 1981. 200 с.
17. Теория и практика химического анализа почв / Под ред. Воробьевой Л.А. М., 2006. 400 с.
18. *Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Васенева И.З.* Микромитеты подзолистых и болотно-подзолистых почв в подзоне средней тайги на Северо-Востоке Европейской части России // *Почвоведение*. 2014. № 10. С. 1228. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14100049>
19. *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. № 3. P. 314–322.
20. *Bates S.T., Berg-Lyons D., Caporaso J.G., Walters W.A., Knight R., Fierer N.* Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil // *ISME J.* 2010. V. 5. P. 908–917.
21. *Bolger A.M., Lohse M., Usadel B.* Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // *Bioinformatics*. 2014. V. 30(15). P. 2114–2120.
22. *Caporaso J.G., Kuczynski J., Stombaugh J., Bittinger K., Bushman F.D., Costello E.K., Fierer N. et al.* QIIME allows analysis of high through put community sequencing data // *Nature Methods*. 2010. V. 7(5). P. 335–336. <https://doi.org/10.1038/nmeth.f.303>
23. *Comeau A.M., Li W.K.W., Tremblay J.-E., Carmack E.C., Lovejoy C.* Arctic Ocean Microbial Community Structure before and after the 2007 Record Sea Ice Minimum // *PLoS ONE*. 2011. V. 6(11). P. e27492. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027492>
24. *Dedysh S.N., Ivanova A.A.* *Planctomycetes* in boreal and subarctic wetlands: Diversity patterns and potential ecological functions // *FEMS Microbiol Ecol.* 2019. 95(2). <https://doi.org/10.1093/femsec/fiy227>
25. *Dymov A.A., Gorbach N.M., Goncharova N.N., Karpenko L.V., Gabov D.N., Kutyavin I.N., Startsev V.V., Mazur A.S., Groditskaya I.D.* Holocene and recent fires influence on soil organic matter, microbiological and physico-chemical properties of peats in the Euro-

- pean North-East of Russia // *Catena*. 2022. V. 117. P. 106449.
<https://doi.org/10.1016/j.catena.2022.106449>
26. Guerrero C., Mataix-Solera J., Gómez I., García-Orenes F., Jordán M.M. Microbial recolonization and chemical changes in a soil heated at different temperatures // *Int. J. Wildland Fire*. 2005. V. 14. P. 385–400.
 27. Khodadad C.L., Zimmerman A.R., Green S.J., Uthandi S., Foster J.S. Taxa-specific changes in soil microbial community composition induced by pyrogenic carbon amendments // *Soil Biol. Biochem.* 2011. V. 43(2). P. 385–392.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2010.11.005>
 28. Knicker H. How does fire affect the nature and stability of soil organic nitrogen and carbon? A review // *Bio-geochemistry*. 2007. V. 85. P. 91–118.
<https://doi.org/10.1007/s10533-007-9104-4>
 29. Lehmann J., Liang B., Solomon D., Lerotic M., Luizão F., Kinyangi J., Schafer T., Wirick S., Jacobsen C. Near-edge X-ray absorption fine structure (NEXAFS) spectroscopy for mapping nano-scale distribution of organic carbon forms in soil: Application to black carbon particles, *Global Biogeochem. Cycles*. 2005. V. 19. P. GB1013.
<https://doi.org/10.1029/2004GB002435>
 30. Mataix-Solera J., Guerrero C., García-Orenes F., Bárcenas G.M., Torres M.P. Forest fire effects on soil microbiology // *Fire Effects on Soils and Restoration Strategies*. Eds. A. Cerdà. Science Publishers: Enfield, 2009. P. 133–175.
 31. McMurdie P.J., Holmes S. phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data // *PLoS ONE*. 2013. V. 8(4). P. e61217.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061217>
 32. Osipov A.F., Bobkova K.S., Dymov A.A. Carbon stocks of soils under forest in the Komi Republic of Russia // *Geoderma Regional*. 2021. V. 27. P. e00427.
<https://doi.org/10.1016/j.geodrs.2021.e00427>
 33. Pandey A., Chaudhry Sh., Sharma A., Choudhary V.S., Malviya M.K., Chamoli S., Rinu K., Trivedi P., Palni L.M.S. Recovery of *Bacillus* and *Pseudomonas* spp. from the 'Fired Plots' Under Shifting Cultivation in Northeast India // *Current Microbiology*. 2011. V. 62. P. 273–280.
<https://doi.org/10.1007/s00284-010-9702-6>
 34. Pietikäinen J., Hiukka R., Fritze H. Does short-term heating of forest humus change its properties as a substrate for microbes? // *Soil Biol. Biochem.* 2000. V. 32. P. 277–288.
 35. Preston C.M., Schmidt M.W.I. Black (pyrogenic) carbon: A synthesis of current knowledge and uncertainties with special consideration of boreal regions // *Biogeochemistry*. 2006. V. 3(4). P. 397–420.
<https://doi.org/10.5194/bg-3-397-2006>
 36. Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F.O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools. 2013.
 37. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method // *Methods in applied soil microbiology and biochemistry*. Academic Press, 1995. P. 397–404.
 38. Startsev V.V., Yakovleva E.V., Kutayvin I.N., Dymov A.A. Fire Impact on Carbon Pools and Basic Properties of Retisols in Native Spruce Forests of the European North and Central Siberia of Russia // *Forests*. 2022. V. 13. P. 1135.
<https://doi.org/10.3390/f13071135>
 39. Sun H., Santalahti M., Pumpanen J., Köster K., Berninger E., Raffaello T., Asiegbu F.O., Jussi Heinonsalo J. Bacterial community structure and function shift across a northern boreal forest fire chronosequence // *Sci Rep*. 2016. V. 6. P. 32411.
<https://doi.org/10.1038/srep32411>
 40. *World Reference Base for Soil Resources 2014*, International Soil Classification System for Naming Soils and Creating Legends for Soil Maps, World Soil Res. Rep. no. 106, update 2015. FAO, Rome. www.fao.org
 41. Wright E.S. Using DECIPHER v2.0 to Analyze Big Biological Sequence Data in R. // *The R J*. 2016. 8(1), 352–359.
<https://doi.org/10.1007/BF02927260>
 42. <http://web.uri.edu/gsc/files/16s-metagenomic-library-prep-guide-15044223-b.pdf>

Respiratory Activity and Biodiversity of Microbiomes in Podzolic Soils of Post-Pyrogenic Spruce Forests in the Krasnoyarsk Territory and the Komi Republic

I. D. Grodnitskaya^{1, 2, *}, O. E. Pashkeeva¹, V. V. Startsev³, and A. A. Dymov^{3, 4}

¹Sukachev Forest Institute, Krasnoyarsk, 660036 Russia

²Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia

³Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Science, Syktyvkar, 167982 Russia

⁴Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia

*e-mail: igrod@ksc.krasn.ru

Data on the microbiological properties of podzolic soils (Retisols) of old-growth spruce forests in the middle taiga of the Krasnoyarsk Krai and the Komi Republic are presented. It is shown that, despite the geographical distance, the soils of the regions are characterized by similar morphological and physicochemical properties.

It was noted that in the soils of the spruce forests of the European North (R. Komi) and middle Siberia (Krasnoyarsk Krai), no significant difference in the accumulation of microbial biomass and the rate of microbial respiration was found. However, the content of carbon and nitrogen in soils, as well as microbial biomass, had significant differences in the qualitative composition of microbiomes in pyrogenic and non-pyrogenic soil horizons. A significant effect of the pyrogenic factor on the α -diversity of bacteria and fungi was noted. It was shown that representatives of the dominant phyla of bacteria (*Proteobacteria*, *Actinobacteria* and *Planctomycetes*) and fungi (*Ascomycota*, *Basidiomycota* and *Mucoromycota*) actively participate in the assimilation of organic matter with the presence of pyrogenic carbon. The microbiomes of the upper pyrogenic subhorizons include groups of carbotrophic bacteria (Thermomonosporaceae, Isosphaeraceae, Bacillaceae, Xanthobacteraceae) and fungi from the classes Dothideomycetes (*Cenococcum*), Eurotiomycetes (*Penicillium*), Sordariomycetes (*Trichoderma*), Leotiomycetes (*Oidiodendron*), Umbelopsidomycetes (*Umbelopsis*), which are capable of converting pyrolysis products into accessible and non-toxic substrates for other organisms.

Keywords: Retisols, old-growth Spruce forests, fires, microbiomes of pyrogenic and non-pyrogenic horizons, prokaryotes and fungi biodiversity

МИНЕРАЛОГИЯ И МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПОЧВ

УДК 631.434.6

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКРОСТРОЕНИЯ ТИПИЧНЫХ ЧЕРНОЗЕМОВ ПРИ ИСПОЛЬЗОВАНИИ РАЗНЫХ АГРОТЕХНОЛОГИЙ

© 2023 г. С. А. Юдин^а, * (ORCID: 0000-0003-2199-8474), О. О. Плотникова^а,
В. П. Белобров^а, М. П. Лебедева^а, К. Н. Абросимов^а, Н. Р. Ермолаев^а

^аПочвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжжевский пер., 7, стр. 2, Москва, 119017 Россия

*e-mail: yudin_sa@esoil.ru

Поступила в редакцию 08.11.2022 г.

После доработки 26.01.2023 г.

Принята к публикации 27.01.2023 г.

Представлены методические возможности микроморфологического исследования почв, с применением программного обеспечения, позволяющего делать цифровую съемку шлифов с большим разрешением и на количественном уровне анализировать шлифы по характеру пористости, диаметру пор, форме и ориентации агрегатов, т.е. параметрам, характеризующим строение почв на микроуровне. Проведена апробация нового программного обеспечения Thixomet Pro для количественного микроморфологического изучения почвенных шлифов на примере типичных черноземов (Haplic Chernozem) научно-производственного опыта (Курская область) по оценке воздействия агротехнологий в зерновом севообороте: традиционной технологии и прямого посева — на фракционный состав агрегатов, их форму и ориентацию. Микроморфологический анализ шлифов с использованием программного обеспечения Thixomet Pro выявил вариабельность микростроения типичных черноземов в размерности фракций, форме и ориентации агрегатов, связанную с использованием в зерновом севообороте двух различных агротехнологий, применяющих обработку почв (вспашка с оборотом пласта) и не применяющих ее (прямой посев, no-till). В черноземе варианта прямого посева агрегаты в целом более крупные, что отмечается при сравнении с агрегатами чернозема варианта традиционной обработки на всех уровнях диаметра агрегатов: минимального, среднего и максимального. Тем не менее, при прямом посеве в агрегатном составе преобладают агрономически ценные фракции, характерные для устойчивой структуры целинных почв. Показано, что при прямом посеве формируются менее округлые и изометричные агрегаты, а доля субгоризонтально залегающих агрегатов по сравнению с традиционной обработкой повышена, что способствует сохранению влаги в поверхностном горизонте.

Ключевые слова: микроморфология, морфометрия почв, Haplic Chernozem, прямой посев, no-till

DOI: 10.31857/S0032180X22601438, **EDN:** FQBAOC

ВВЕДЕНИЕ

Отличительными чертами черноземов являются структура, аккумуляция органического вещества (**ОВ**) в агрегатах, их размерность и водостойчивость, сохранение которых обеспечивает плодородие данных почв. Это особенно важно на фоне меняющихся во времени климатических параметров и в условиях традиционной системы земледелия в России с применением обработки почв [3, 13]. Мировой и отечественный опыт применения прямого посева (без обработки почв) показал, что использование данной технологии в защите почв от эрозии (водной и ветровой), блокировании деградации структуры и дегумификации эффективно в разных климатических условиях от засушливых до влажно-тропических, а также для секвестрации углерода, как на поверхности поч-

вы, так и в подпочвенных слоях, что отвечает задаче сохранения экологического равновесия в почвах и поддержания их плодородия в меняющихся условиях климата [8, 14, 33, 41].

К настоящему времени в России накоплены опытные данные по характеристике макро- и микроструктуры разных подтипов черноземов на примере обработок почв (традиционная технология земледелия) и без обработки (прямой посев) [7, 22, 25]. Полученные результаты дают основание считать, что при прямом посеве отмечаются существенные изменения структурного состояния почв в виде трансформации размеров агрегатов, отражающие восстановительный тренд структуры черноземов. Доминирующее при традиционной технологии обработки почв разрушение агрегатов сопровождается формированием глыбистой (>10 мм)

и неустойчивой в водной среде структуры, не характерной для целинных почв [23]. При прямом посеве глыбистые агрегаты, в силу самоорганизации и низкой водоустойчивости, трансформируются в крупные агрегаты размером не более 10 мм, что связываю с процессом восстановления структуры почв [23]. Это создает условия для накопления и перемещения почвенной влаги и воздуха, жизнедеятельности корней, почвенных животных, микробных и грибных сообществ.

Микроморфологические исследования показали тенденцию к восстановлению структуры, уплотнению внутривредной массы и консервации большого количества мелких растительных остатков внутри агрегатов. Следы биогенной переработки диагностируются по наличию копролитов разного состава [1].

Геометрические показатели почвенной структуры обычно анализировались в шлифах через оценку морфометрических параметров пор [20, 32]. Современные методические возможности микроморфологического исследования почв постоянно расширяются за счет использования новых программных обеспечений (ПО), которые позволяют делать цифровую съемку шлифов с большим разрешением и на количественном уровне анализировать шлифы не только по характеру пористости (по диаметру пор), но и по форме и ориентации агрегатов, т.е. параметрам, характеризующим строение почв на микроуровне. Пионерные исследования в этом направлении затрагивают глубокий характер процессов восстановления структуры на микроуровне.

Цель исследования состоит в апробации нового ПО Thixomet Pro для количественного микроморфологического изучения почвенных шлифов на примере типичных черноземов научно-производственного опыта по оценке воздействия агротехнологий (традиционной и прямого посева) на фракционный состав агрегатов, их форму и ориентацию. Использование Thixomet Pro позволит проводить оценку эффективности воздействия при выращивании культур, количественное сравнение микростроения разных подтипов черноземов и идентифицировать процесс восстановления структуры почв на микроуровне.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – старопашотные черноземы типичные (Haplic Chernozem) [40], сформированные на участке площадью 10 га водораздельной поверхности стационара “Курский ФАНЦ” с координатами 51°37'46" N; 36°15'40" E. Почвообразующими породами служат мощные (>3 м) однородные по составу лёссовидные отложения преимущественно тяжелосуглинистого гранулометрического состава [1]. На участке до-

минируют типичные черноземы (82% территории). Кроме того, встречаются карбонатные перерывы (12%) и глубоковскипающие (6%) типичные черноземы [17]. Такая неоднородность почвенного покрова характерна для подтипа типичных черноземов Курской области.

На территории участка в соответствии с методическими рекомендациями [15, 16] были заложены 4 опытных поля, каждое площадью 2,4 га, последовательно в 2013–2016 гг. На полях проводили опыт по минимизации обработок на делянках размером 60 × 100 м в следующих вариантах: вспашка с оборотом пласта на глубину 20 см, комбинированная обработка (чизель + дискование), минимальная обработка (дискование) и прямой посев (no-till). В течение 8 лет применяли севооборот: озимая пшеница–кукуруза (с 2018 г. соя)–ячмень–горох. После завершения второй ротации на поле 1 в 2020 г. отобрали образцы ненарушенного сложения пахотного горизонта чернозема типичного среднекарбонатного с глубины 10–15 см в вариантах: вспашка с оборотом пласта (далее традиционная технология) и прямой посев (no-till), характеризующих наиболее контрастные условия агротехнологий земледелия.

Из образцов ненарушенного сложения М.А. Лебедевым были изготовлены почвенные шлифы (оборудование Центра коллективного пользования ФГБНУ ФИЦ Почвенный институт им. В.В. Докучаева). С помощью ПО Thixomet Lite проводили панорамную съемку шлифов на поляризационном микроскопе Zeiss AXIO Imager.A2m с камерой Canon EOS RP и моторизованным предметным столиком Märzhäuser Wetzlar. Условия съемки: проходящий поляризованный свет, увеличение 50×. На полученных панорамных снимках для дальнейшего анализа выбирали характеристические области (рис. 1) таким образом, чтобы изображение отвечало принципам репрезентативности, т.е. контрастности и стационарности, что является необходимым условием для достоверного распознавания объектов при компьютерном анализе цифровых изображений почвенных шлифов. Под этим подразумевается, что участки анализа должны располагаться в местах, где толщина шлифа равномерна, а также охватывать области шлифа с наиболее характерным микростроением. Например, верхняя половина изображения шлифа чернозема, обрабатываемого по традиционной технологии (вторая повторность, рис. 1б), не является характеристической областью, так как там расположена биогенная камера по бывшему корню, стенки которой уплотнены и микростроение вдоль стенок практически не дифференцировано на агрегаты. На рис. S1 исходные панорамные изображения шлифов подробно размечены с указанием тех или иных зон, подходящих или не подходящих для количественного анализа.

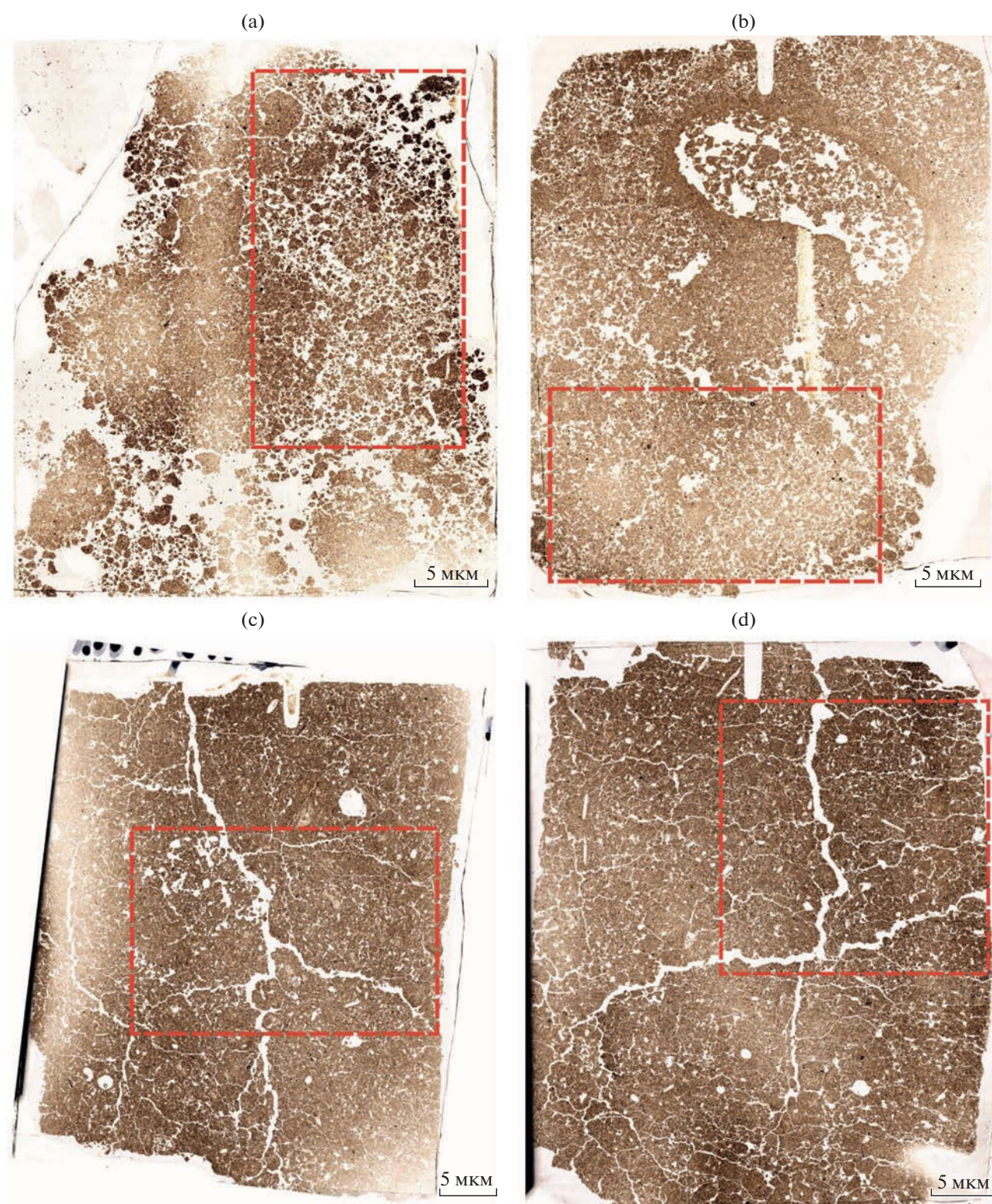


Рис. 1. Исходные панорамные изображения шлифов: а, б — традиционная технология, повторности 1 и 2 соответственно; с, д — прямой посев, повторности 1 и 2 соответственно. Красными контурами отмечены характеристические области, выбранные для анализа.

Площади участков для количественного анализа изображений шлифов составили для черноземов, обрабатываемых по традиционной технологии, 496 и 413 мм² (рис. 1a, 1b), а для черноземов, обрабатываемых по технологии прямого посева, 483 и 418 мм² (рис. 1c, 1d) для первой и второй повторности соответственно. Общая анализируемая площадь составила 901 и 909 мм² для черноземов, обрабатываемых по традиционной технологии и по технологии прямого посева соответственно. Можно отметить, что только на шлифе ПП-1 можно было выбрать площади для анализа несколько бóльшую, чем была выбрана (рис. S1c). Однако было принято решение этого не делать, так как в этом случае общие площади анализа для обеих повторностей обоих вариантов опыта были бы несопоставимы.

Анализ изображений шлифов проводили в модуле “Агрегаты 2” ПО Thixomet Pro [36] с применением следующих настроек: разделение агрегатов – 55, минимальный диаметр поры – 30 мкм, удаление пограничных объектов (т.е. тех объектов, которые непосредственно граничат с границами анализируемого участка). Минимальный диаметр поры выбрали, исходя из традиционных представлений о минимальном размере объекта, достоверно определяемого в шлифе [34]. Пограничные объекты необходимо удалять при анализе, поскольку их форма не может быть определена достоверно в силу неполной их представленности на анализируемом участке. Параметр разделения агрегатов подбирали путем многократного выполнения анализа при различных значениях этой настройки и дальнейшей экспертной оценки качества выделения границ агрегатов (всего итераций анализа для подбора разделения агрегатов – 8). На рис. S2 представлено изображение шлифа пахотного горизонта чернозема типичного, вариант ТТ-2, подтверждающее: 1) уплотнение почвы вблизи корневой камеры с формированием более крупных агрегатов (рис. S2b), отмеченное визуально (рис. S2a); 2) непригодность “вытертых” зон шлифа для количественного микроморфологического анализа (рис. S2c).

Вычисляли следующие количественные параметры агрегатов: минимальный, средний и максимальный диаметр (по Фере), фактор формы (FF) по Скворцовой и Морозову [21] и ориентация. Полученные значения усредняли по двум повторностям каждого варианта опыта, что служило основой для построения гистограмм. Диаметр по Фере – это длина проекции объекта на некую ось. В ПО Thixomet Pro максимальный и минимальный диаметры выбирают из рассчитываемого набора диаметров по Фере по 64 осям. Средний диаметр рассчитывали как среднее значение между максимальным и минимальным. При анализе шлифов использовали классическое

разделение фракций агрегатов по размерам: <0.25, 0.25–0.5, 0.5–1, 1–2, 2–3, 3–5, 5–7, 7–10, >10 мм [2], позволяющее выделить среди агрегатов агрономически ценные [27]. Для фактора формы, характеризующего изометричность и округлость объектов, использовали градации, разработанные Скворцовой и Морозовым [21] для оценки порового пространства по почвенным шлифам. Ориентацию объекта рассчитывали как угол наклона максимального диаметра по Фере относительно горизонтали. Агрегаты разделяли на субгоризонтальные и субвертикальные. Под субгоризонтальными понимали агрегаты с ориентацией от 0° до 30° и от 150° до 180° [37], под субвертикальными – все остальные.

Для оценки удовлетворительности качества анализа провели анализ варьирования максимального диаметра, фактора формы и ориентации агрегатов, распознанных Thixomet Pro в пределах участков различной площади на изображении шлифа ТТ-2. Шлиф ТТ-2 выбран максимально равномерной его толщины из четырех шлифов. Площади анализа на шлифе выбрали таким образом, чтобы исключить попадание “вытертой” зоны в площадь анализа: 1125 мм² – максимально возможная площадь анализа для этого шлифа; 630 мм² – площадь анализа, в которую частично попадает зона уплотнения вокруг корневой камеры; 413 мм² – площадь анализа, выбранная для обобщения с ТТ-1 и сопоставления с ПП-1 и ПП-2 (рис. S3). Анализ варьирования морфометрических характеристик проводили путем однофакторного дисперсионного анализа с помощью программы Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Описательные статистики морфометрических параметров агрегатов чернозема типичного по результатам анализа панорамного изображения шлифа ТТ-2 в Thixomet Pro и результаты их дисперсионного анализа приведены в табл. S1 и S2 соответственно. Выявлено, что площадь анализа для этого шлифа значимо влияет на все проанализированные морфометрические характеристики. Это указывает, прежде всего, что данный шлиф не на всей своей площади является характеристическим для горизонта, так как существенную долю его площади занимает корневая камера. В дальнейших количественных микроморфологических исследованиях рекомендуется избегать анализа подобных шлифов, либо увеличивать выборку шлифов из горизонта в целом, чтобы сгладить влияние нетипичных микрозон на отдельных шлифах. Поскольку в данном исследовании увеличить выборку было невозможно, ограничились подбором площади анализа на имеющемся шлифе таким образом, чтобы исключить зону уплотнения вблизи корневой камеры.

Таблица 1. Доля площади агрегатов с различными минимальным, средним и максимальным диаметрами (мм) от общей площади распознанных при анализе агрегатов, %; ТТ – традиционная технология возделывания, ПП – прямой посев

Вариант*	Фракция агрегатов, d , мм								
	0–0.25	0.25–0.5	0.5–1	1–2	2–3	3–5	5–7	7–10	>10
Минимальный диаметр									
ПП-1	3.6	14.0	38.7	36.3	7.4	0	0	0	0
ПП-2	1.0	2.2	12.2	47.3	33.9	3.5	0	0	0
ТТ-1	16.2	26.3	36.6	18.0	3.0	0	0	0	0
ТТ-2	34.8	41.2	21.1	2.8	0	0	0	0	0
ПП (среднее)	2.3	8.1	25.5	41.8	20.7	1.8	0	0	0
ТТ (среднее)	25.5	33.8	28.8	10.4	1.5	0	0	0	0
Средний диаметр									
ПП-1	1.9	7.1	27.0	45.2	14.2	4.6	0	0	0
ПП-2	0.5	1.3	4.1	22.2	31.6	33.4	6.9	0	0
ТТ-1	10.2	20.8	33.5	27.9	7.7	0	0	0	0
ТТ-2	21.9	37.5	33.7	6.9	0	0	0	0	0
ПП (среднее)	1.2	4.2	15.6	33.7	22.9	19.0	3.4	0	0
ТТ (среднее)	16.1	29.2	34.1	17.2	3.6	0	0	0	0
Максимальный диаметр									
ПП-1	1.3	4.8	20.1	45.6	19.4	8.7	0	0	0
ПП-2	0.4	0.9	2.8	14.9	24.0	34.5	15.5	6.9	0
ТТ-1	7.6	16.6	32.4	33.4	6.6	3.6	0	0	0
ТТ-2	16.0	33.0	37.9	11.8	1.3	0	0	0	0
ПП (среднее)	0.8	2.9	11.4	30.3	21.7	21.6	7.8	3.4	0
ТТ (среднее)	11.8	24.7	35.3	22.1	4.3	1.7	0	0	0

* Здесь и в табл. 2 и 3 цифры 1 и 2 означают повторности.

На рис. 2 и 3 представлены сегментированные в ПО Thixomet Pro панорамные изображения шлифов, изготовленных из образцов черноземов типичных ненарушенного сложения. На рис. 2а–2с и 3а–3с представлена визуализация разделения агрегатов по минимальному, среднему и максимальному диаметру соответственно; рис. 2d и 3d – визуализация разделения агрегатов по фактору формы, рис. 2е и 3е – по ориентации. Анализ изображений шлифов в Thixomet Pro показал, что при традиционной технологии обработки в микроструктуре типичных черноземов преобладают агрегаты с минимальным диаметром 0.25–0.5, 0.5–1 и <0.25 мм (88.1%), средним диаметром 0.5–1, 0.25–0.5, 1–2 и <0.25 мм (96.2%) и макси-

мальным диаметром 0.5–1, 0.25–0.5 и 1–2 мм (94.3%), тогда как при прямом посеве преобладают фракции агрегатов с большими диаметрами – минимальным 1–2, 0.5–1 и 2–3 мм (88.0%), средним 1–2, 2–3, 3–5 и 0.5–1 мм (91.2%) и максимальным 1–2, 2–3 и 3–5 мм (73.6%) (табл. 1, рис. 2а–2с, 3а–3с). Все фракции агрегатов указаны в порядке уменьшения доли их площади от общей площади всех распознанных программой агрегатов. Существенное отличие прямого посева от традиционной технологии заключается в появлении в первом агрегатов с минимальным диаметром 3–5 мм, средним 5–7 мм и максимальным 7–10 мм, что подтверждает визуально наблюдаемое формиро-

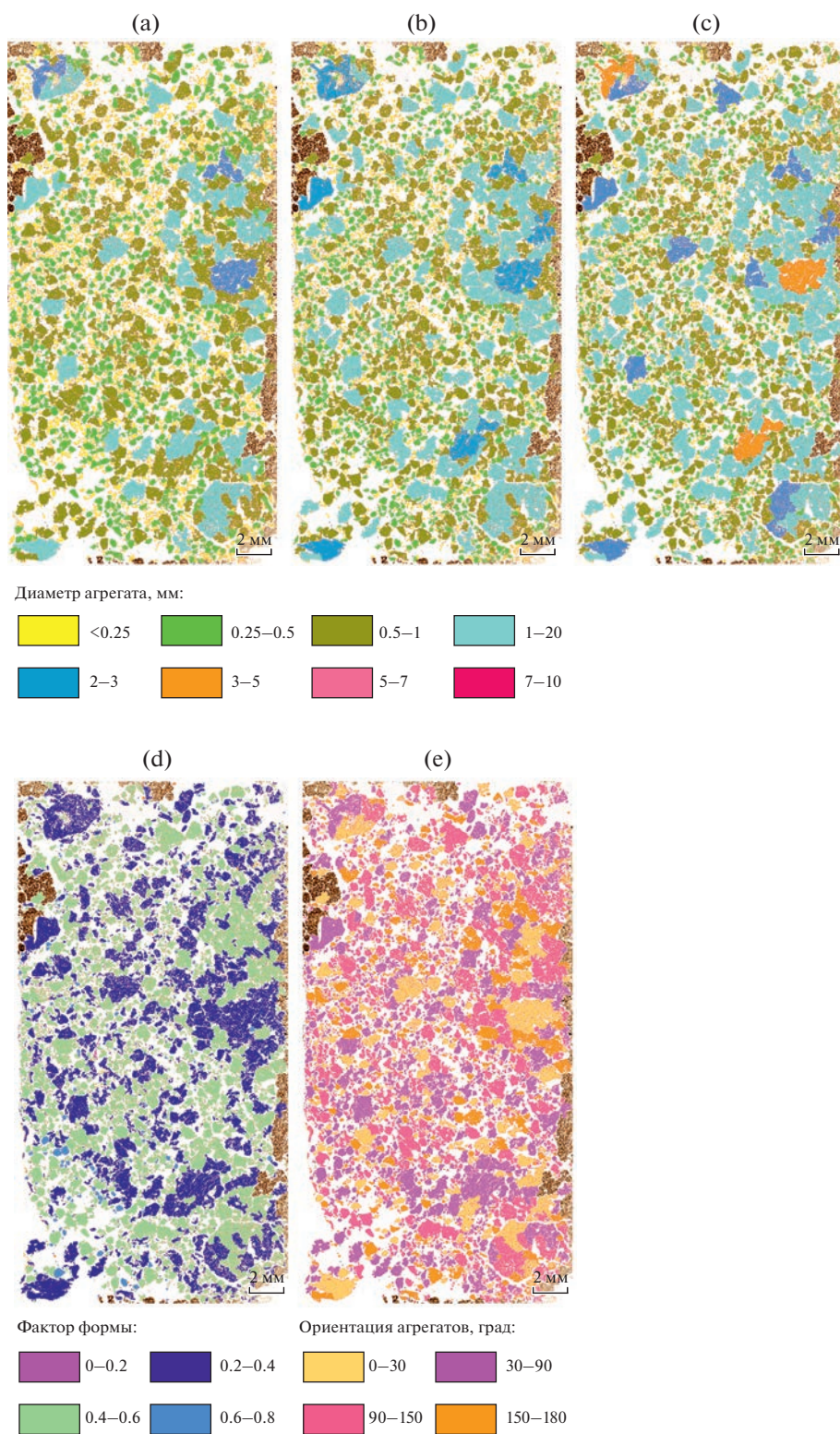


Рис. 2. Сегментированное в Thixomet Pro панорамное изображение шлифа пахотного горизонта из чернозема типичного (традиционная технология, повторность 1): а, b, с – минимальный, средний и максимальный диаметр агрегатов соответственно; d – фактор формы; e – ориентация агрегатов.

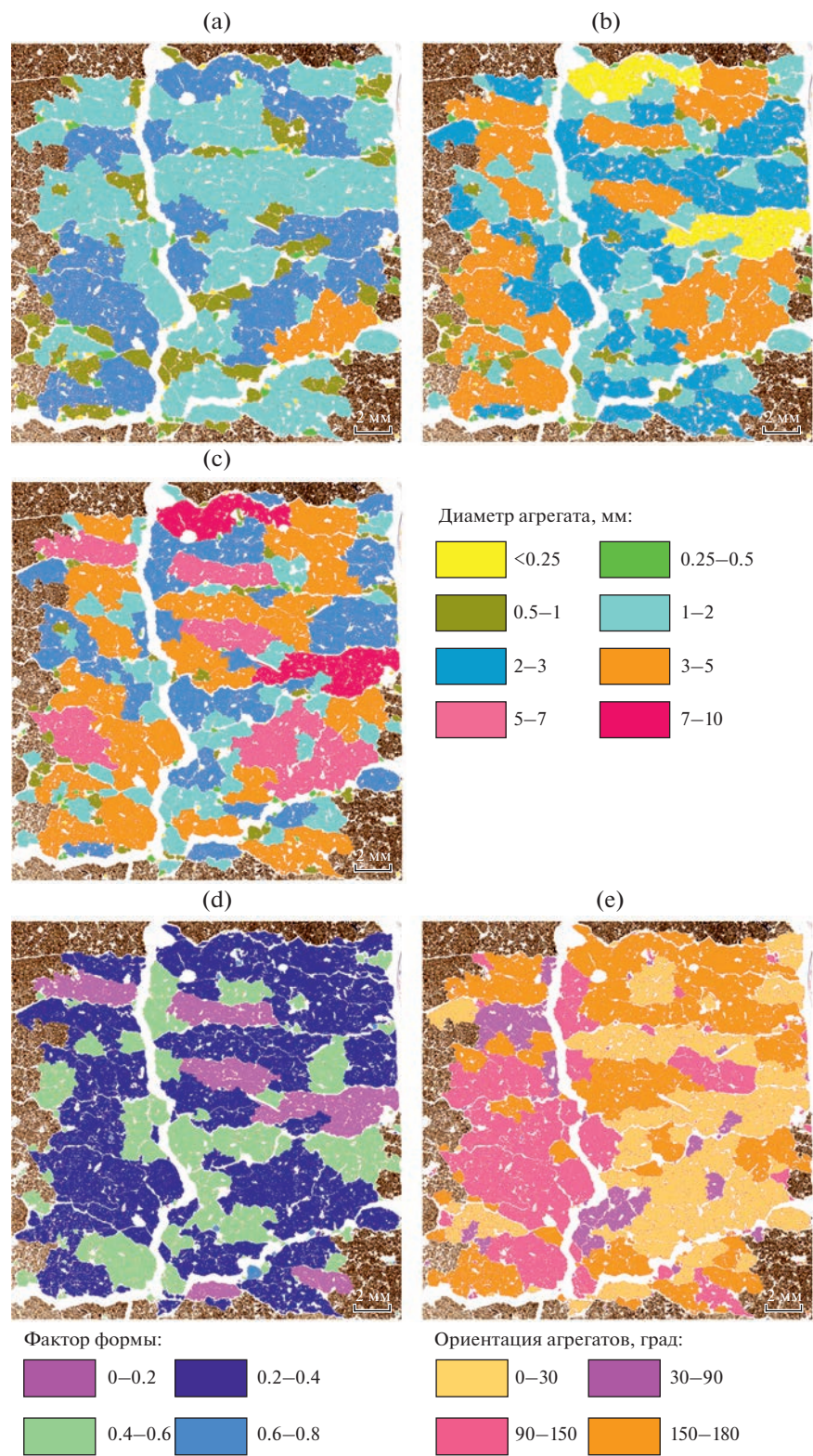


Рис. 3. Сегментированное в Thixomet Pro панорамное изображение шлифа из пахотного горизонта чернозема типичного (прямой посев, повторность 2): а, b, с – минимальный, средний и максимальный диаметр агрегатов соответственно; d – фактор формы; e – ориентация агрегатов.

Таблица 2. Доля площади агрегатов с различными значениями фактора формы от общей площади распознанных при анализе агрегатов, %; ТТ — традиционная технология возделывания, ПП — прямой посев

Вариант	Фактор формы				
	0–0.2	0.2–0.4	0.4–0.6	0.6–0.8	0.8–1.0
ПП-1	0.1	66.0	33.7	0.3	0
ПП-2	11.7	62.6	25.3	0.4	0
ТТ-1	0.04	46.50	51.00	2.40	0.09
ТТ-2	0.2	57.1	42.0	0.7	0
ПП (среднее)	5.9	64.3	29.5	0.3	0
ТТ (среднее)	0.1	51.8	46.5	1.6	0.0

вание (слипание) агрегатов в более крупные и водоустойчивые [25].

Эти результаты указывают на изменение структуры пахотного горизонта чернозема при возделывании зерновых культур в прямом посеве. Традиционная технология характеризуется меньшими по размерам агрегатами (<0.25, 0.25–0.5 и 0.5–1 мм), что можно связать с процессом разрушения более крупных агрегатов в процессе обработки. При прямом посеве в агрегатном составе, наоборот, преобладают агрономически ценные фракции, характерные для устойчивой структуры целинных почв.

Что касается фактора формы, то при обоих вариантах обработки почвы преобладают не округлые агрегаты (табл. 2, рис. 2d, 3d, 4d) — имеющие фактор формы в диапазонах 0.2–0.4 и 0.4–0.6. Однако на рис. 4d отчетливо видно, что при традиционной технологии распределение фактора формы агрегатов смещается в сторону увеличения его значений — появляются агрегаты с FF 0.6–0.8 (и 0.8–1). В то же время при прямом посеве явно преобладают вытянутые агрегаты с FF в диапазоне 0.2–0.4 и появляются агрегаты с FF в диапазоне 0–0.2 (рис. 4d).

При традиционной технологии агрегаты имеют форму, более близкую к окружности, что характерно для зернисто-порошистой (на макроуровне) структуры пахотных вариантов черноземов. При ТТ агрегаты имеют комковатую форму [1] в результате налипания на элементарные частицы и агрегаты почв округлой формы растительных остатков разной степени разложения, что характерно для гумусовых горизонтов черноземов. Уменьшение размера и округлые формы агрегатов в основном связаны с применяемыми в ТТ обработками почв, в процессе которых происходит механическое разрушение естественной структуры, что характеризуется как распыление структуры и/или ее деградация.

Фактор формы агрегатов находится в прямой связи с изменением традиционной агротехнологии на прямой посев, приводящий к: 1) изменению процесса формирования органического вещества на естественный с накоплением гумуса за счет разложения оставляемой на поверхности почв растительности [8] и уплотнению материала, 2) уменьшению доли сложных пор упаковки в поровом пространстве, 3) увеличению доли пор трещин и каналов и 4) формированию более водоустойчивой к разрушению структуры [25]. Также отмечено большое количество копролитов в результате деятельности дождевых червей [29], что наблюдается визуально при отборе образцов и описании морфологии почв.

Микрофометрический анализ показал, что ориентация агрегатов при прямом посеве связана с их формой, которая становится в отличие от варианта опыта с традиционной технологией менее округлой, вытянутой в одном направлении, т.е. форма агрегатов и их ориентация дополняют и обуславливают друг друга (табл. 3, рис. 2е, 3е). В среднем доля субгоризонтальных агрегатов составляет при прямом посеве 54%, против 34% при традиционной технологии. Различия, на наш взгляд, отражают тенденцию к формированию плитчатой структуры пахотного горизонта, которая может быть связана как с образованием ледяных шлиров [38] при промерзании почвы (как показано Романенко с соавт. [19] для целинного чернозема Центрально-черноземной зоны), так и с уплотнением почвы при проходе техники во время посева в отсутствие дальнейшего культивирования и рыхления. Вместе с тем полученные результаты отражают определенную тенденцию в формировании плитчатой структуры (табл. 4), которая сохраняется и при более длительном (28 лет) и интенсивном использовании почв в системе no-till, но при этом не сказывается негативно на уро-

Таблица 3. Доля площади агрегатов различной ориентации от общей площади распознанных при анализе агрегатов, %; ТТ – традиционная технология возделывания, ПП – прямой посев

Вариант	Ориентация, град				Субгоризонтальные	Субвертикальные
	0–30	30–90	90–150	150–180		
ПП-1	17.0	28.0	31.1	23.9	40.9	59.1
ПП-2	31.4	6.8	25.6	36.2	67.6	32.4
ТТ-1	17.3	36.0	31.5	15.2	32.5	67.5
ТТ-2	17.4	31.7	32.5	18.3	35.7	64.2
ПП (среднее)					54.3	45.8
ТТ (среднее)					34.1	65.9

жайности возделываемых культур (кукуруза, пшеница, соя) [28].

Таким образом, в прямом посеве с изменением размерности агрегатов и их формы отмечается преобладание в микростроении типичного чернозема агрегатов субгоризонтальной ориентации. Это является количественным подтверждением отмеченной при исследовании традиционным микроморфологическим методом тенденции к образованию плитчатой микроструктуры почв памп Аргентины [28], черноземов типичных [1], уплотнения чернозема обыкновенного [5] и других почв, на которых применялась технология прямого посева [31].

Формирование уплотнения при прямом посеве в черноземных почвах отмечалось в отечественном земледелии в качестве негативного фактора [15, 18, 26]. В определенной степени на этом было основано негативное отношение к прямому посеву как агротехнологии нового поколения. Однако исследования на опытных полях в разных зонально-провинциальных условиях формирования черноземов показали, что степень уплотнения не превышает оптимальные нормативы для данных почв [5, 12]. Равновесная плотность слабо варьирует в течение вегетационного периода [11] и при более длительном использовании прямого посева стабилизируется за счет разрыхляющего влияния корневых систем растений, применяемых в севообороте, а также покровных культур в периоды между уборкой и посевом, занимающие по времени до нескольких месяцев. В результате почва круглый год находится в естественном «рабочем режиме» с минимальным уплотнением техникой при посеве и уборке урожая.

Преобладание субгоризонтальных агрегатов неразрывно связано с формированием субгоризонтальных пор. Это можно рассматривать как положительный фактор, способствующий накоплению и удержанию влаги в поверхностном слое,

что особенно важно в засушливых условиях возделывания культур [6, 10, 35, 39]. Практические наблюдения и аналитические материалы показывают, что при правильном использовании прямого посева, когда севооборот включает растения с мочковатой и стержневой корневой системой, формирование субгоризонтальной пористости почв является своеобразной страховочной системой, препятствующей вертикальной фильтрации влаги вглубь профиля. Это является важным позитивным фактором накопления доступной для растений влаги в вегетационный период.

По данным предварительного томографического исследования, при возделывании сельскохозяйственных культур в черноземе типичном резко уменьшается доля открытых пор. Если в целинном варианте открытая пористость 34.95% [1], то в варианте с традиционной обработкой – 21.64%, а в варианте с прямым посевом – всего 2.53%. По этому показателю чернозем в варианте с прямым посевом приближается к горизонту А экранированного чернозема [4] или горизонту А2 дерново-подзолистой почвы [22]. Реконструкция структуры порового пространства по данным компьютерной томографии показывает его значительную фрагментацию на мезоуровне структурной организации в варианте с прямым посевом. Это подтверждается уменьшением показателей открытой пористости, резким увеличением закрытой, а также сильным уменьшением показателя связности порового пространства – до средних значений 30–35% по сравнению с 85% для традиционной обработки и 98% для целинных черноземов. В выбранных областях исследования объемом 500 мм³ в варианте прямого посева закрытой пористости значительно в 4–5 раз больше, чем в варианте традиционной технологии. В образцах из одной выборки наблюдается значительная вариабельность показателей при сохранении общей негативной тенденции для варианта прямого посева.

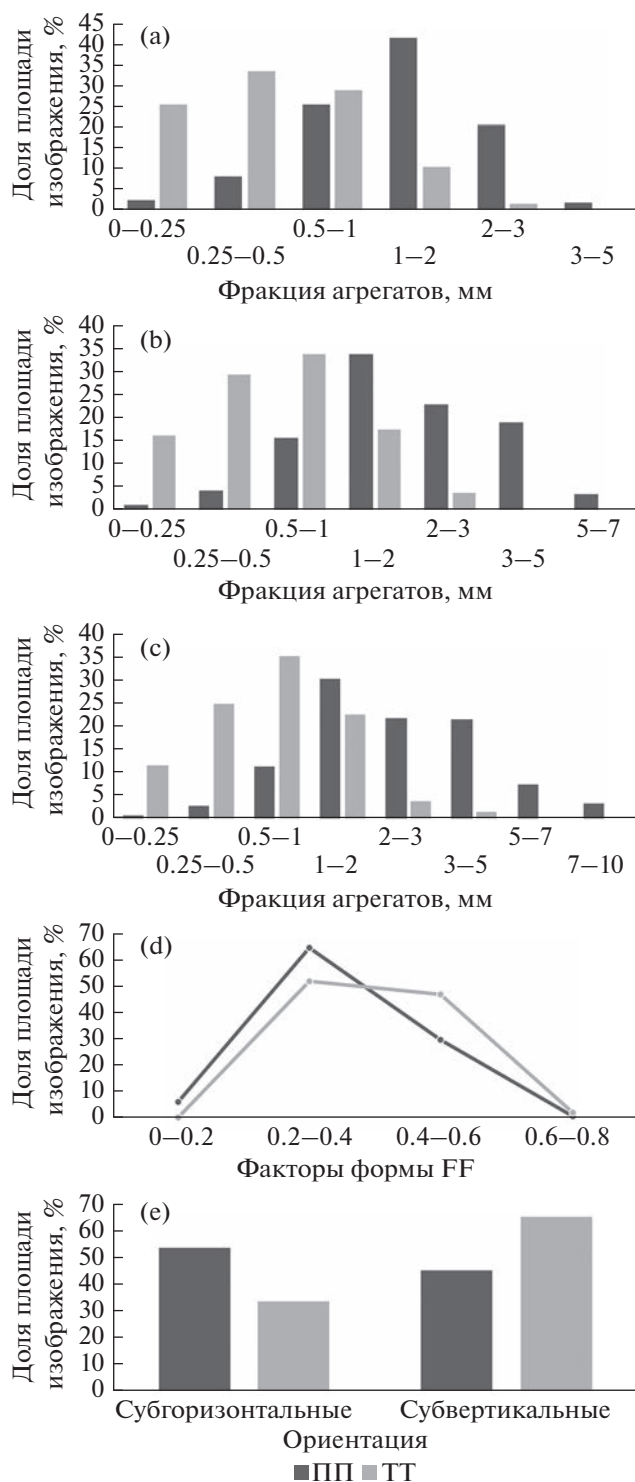


Рис. 4. Графики распределения минимального (а), среднего (б) и максимального (с) диаметра, фактора формы (д) и ориентации (е) агрегатов по фракциям на панорамных снимках шлифов пахотного горизонта чернозема типичного при различных технологиях обработки: традиционной (ТТ) и прямом посеве (ПП).

Совокупность этих факторов указывает как на значительное поверхностное уплотнение для варианта прямого посева, так и на сильную пространственную неоднородность структуры порового пространства. Однако, чтобы сделать более обоснованные выводы о причине выявленного состояния порового пространства и влиянии на него прямого посева, необходимы дальнейшие исследования характера формы отдельных пор и их взаимного расположения в почве, а также гидрологической функции почвы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микроморфологический анализ шлифов с использованием ПО Thixomet Pro выявил различия микростроения типичных черноземов в размерности фракций, форме и ориентации агрегатов, связанные с использованием в зерновом севообороте двух различных агротехнологий, применяющих обработку почв — вспашку с оборотом пласта и не применяющих ее (прямой посев, no-till). В черноземе варианта прямой посев агрегаты в целом более крупные, что отмечается при сравнении с агрегатами чернозема варианта традиционной обработки на всех уровнях: как минимального, так и среднего, и максимального диаметров агрегатов. Показано, что при прямом посеве формируются менее округлые и изометричные агрегаты, а доля субгоризонтально залегающих агрегатов по сравнению с традиционной обработкой повышена, что приводит к восстановлению естественного режима увлажнения верхнего слоя почв. В этом случае межагрегатная пористость и поры внутри агрегатов работают в режиме страхования агроэкосистемы: при избытке увлажнения преобладает вертикальная фильтрация излишков, а при недостатке субгоризонтальные поры, формирующиеся наряду с субгоризонтальными агрегатами, способствуют накоплению и удержанию влаги в почве. Подспорьем в этом процессе может являться специфический минералогический состав чернозема, способствующий набуханию—усадке тонкодисперсного вещества при смене режима увлажнения.

Учет выявленных тенденций в изменении микростроения типичных черноземов при смене агротехнологии дает основу для планирования и регионального использования прямого посева в условиях меняющегося климата, резких колебаний метеоусловий во времени и пространстве, т.е. с ориентацией на текущее состояние территории. Однако важным аспектом дальнейших исследований в этой области является необходимость увеличения количества повторностей, что позволит избежать неверной интерпретации получаемых данных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601438>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белобров В.П., Юдин С.А., Айдиев А.Я., Ермолаев Н.Р., Лебедева М.П., Абросимов К.Н., Борисочкина Т.И., Воронин А.Я., Плотникова О.О. Чернозем типичный. Прямой посев, Курская область. Опыт, ротация 1.1. М.: ГЕОС, 2021. 128 с. <https://doi.org/10.34756/GEOS.2021.16.37873>
2. Вадюнина А.Ф., Корчагина З.А. Методы исследования физических свойств почв. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
3. Глобальный климат и почвенный покров России: опустынивание и деградация земель, институциональные, инфраструктурные, технологические меры адаптации (сельское и лесное хозяйство) / Под ред. Эдельгериева Р.С.-Х. Т. 2. М.: Изд-во МБА, 2019. 476 с.
4. Горбов С.Н., Безуглова О.С., Абросимов К.Н., Скворцова Е.Б., Тагивердиев С.С., Морозов И.В. Физические свойства почв Ростовской агломерации // Почвоведение. 2016. № 8. С. 964–974. <https://doi.org/10.7868/S0032180X16060034>
5. Дридигер В.К., Стукалов Р.С., Матвеев А.Г. Влияние типа почвы и ее плотности на урожайность озимой пшеницы, возделываемой по технологии No-till в зоне неустойчивого увлажнения Ставропольского края // Земледелие. 2017. № 2. С. 19–22.
6. Дридигер В.К., Невечеря А.Ф., Токарев И.Д., Вайцеховская С.С. Экономическая эффективность технологии No-till в засушливой зоне Ставропольского края // Земледелие. 2017. № 3. С. 16–19.
7. Дридигер В.К. Особенности проведения научных исследований по минимизации обработки почвы и прямому посеву (методические рекомендации). Ставрополь: Северо-Кавказский ФНАЦ, 2020. 68 с.
8. Дридигер В.К., Белобров В.П., Антонов С.А., Юдин С.А., Гаджиумаров Р.Г., Лиходиевская С.А., Ермолаев Н.Р. Защита почв от водной эрозии и дефляции в технологии No-Till // Земледелие. 2020. № 6. С. 11–17.
9. Дридигер В.К., Иванов А.Л., Белобров В.П., Кутюкова О.В. Восстановление свойств почв в технологии прямого посева // Почвоведение. 2020. № 9 С. 1111–1120. <https://doi.org/10.31857/S0032180X20090038>
10. Дубовик Д.В., Лазарев В.И., Айдиев А.Я., Ильин Б.С. Эффективность различных способов основной обработки почвы и прямого посева при возделывании озимой пшеницы на черноземных почвах // Достижения науки и техники АПК. 2019. Т. 33. № 12. С. 26–29. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-11206>
11. Дубовик Е.В., Дубовик Д.В., Шумаков А.В. Влияние приемов основной обработки почвы на макроструктуру чернозема типичного // Почвоведение. 2021. № 10. С. 1195–1206. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21100051>
12. Ермолаев Н.Р., Белобров В.П., Юдин С.А., Айдиев А.И., Ильин Б.С. Вариабельность плотности типичных черноземов при использовании прямого посева // Сельскохозяйственный журн. 2021. № 1(14). С. 14–20. <https://doi.org/10.25930/2687-1254/002.1.14.2021>
13. Иванов А.Л., Савин И.Ю., Столбовой В.С., Духаннин Ю.А., Козлов Д.Н., Баматов И.М. Глобальный климат и почвенный покров – последствия для землепользования России // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2021. № 107. С. 5–32. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-107-5-32>
14. Иванов А.Л., Савин И.Ю., Столбовой В.С., Духаннин Ю.А., Козлов Д.Н. Методологические подходы формирования единой Национальной системы мониторинга и учета баланса углерода и выбросов парниковых газов на землях сельскохозяйственного фонда Российской Федерации // Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 2021. № 108. С. 175–218. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2021-108-175-218>
15. Кирюшин В.И. Проблема минимизации обработки почвы: перспективы развития и задачи исследования // Земледелие. 2013. № 7. С. 3–6.
16. Кирюшин В.И., Дридигер В.К., Власенко А.Н., Власенко Н.Г., Козлов Д.Н., Кирюшин С.В., Конищев А.А. Методические рекомендации по разработке минимальных систем обработки почвы и прямого посева. М.: Изд-во МБА, 2019. 136 с.
17. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с.
18. Реестр индикаторов качества почв сельскохозяйственных угодий Российской Федерации. Версия 1.0. Иваново: ПресСТО, 2021. 260 с. <https://doi.org/10.51961/9785604637401>
19. Романенко К.А., Абросимов К.Н., Курчатова А.Н., Рогов В.В. Опыт применения рентгеновской компьютерной томографии в исследовании микростроения мерзлых пород и почв // Криосфера Земли. 2017. Т. 21. № 4. С. 75–81. [https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-4\(75-81\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2017-4(75-81))
20. Скворцова Е.Б. Строение порового пространства естественных и антропогенно измененных почв. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. М., 1999. 50 с.
21. Скворцова Е.Б., Морозов Д.Р. Микроморфометрическая классификация и диагностика строения порового пространства почвы // Почвоведение. 1993. № 6. С. 49–56.
22. Хайдапова Д.Д., Ключева В.В., Скворцова Е.Б., Абросимов К.Н. Характеристики реологических свойств и томографически определенного порового пространства ненарушенных образцов черноземов типичных и дерново-подзолистых почв // Почвоведение. 2021. № 10. С. 1195–1206. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21100051>

- дение. 2018. № 10. С. 1234–1243.
<https://doi.org/10.1134/S0032180X18100064>
23. Холодов В.А. Механизмы восстановления структуры и органического вещества гумусовых горизонтов почв на разных уровнях иерархической организации. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. М., 2020. 45 с.
 24. Холодов В.А., Ярославцева Н.В. Агрегаты и органическое вещество почв восстанавливающихся ценозов. М.: ГЕОС. 2021. 119 с.
 25. Холодов В.А., Ярославцева Н.В., Лазарев В.И., Фрид А.С. Интерпретация данных агрегатного состава типичных черноземов разного вида использования методами кластерного анализа и главных компонент // Почвоведение. 2016. № 9. С. 1093–1100.
 26. Черкасов Г.Н., Пыхтин И.Г., Гостев А.В., Нитченко Л.Б., Плотников В.А., Ильина Г.П., Гапонова Л.П. Теоретические основы формирования агротехнологической политики применения нулевых и поверхностных обработок почвы под зерновые культуры для модернизации земледелия. Курск, 2012. 74 с.
 27. Шеин Е.В. Курс физики почв. М.: Изд-во Моск. ун-та. 2005. 432 с.
 28. Behrends Kraemer F., Morrás H.J.M. Macroporosity of a Typic Argiudoll with different cropping intensity under no-tillage // Spanish J. Soil Sci. 2018. V. 8 P. 214–235.
<https://doi.org/10.3232/SJSS.2018.V8.N2.06>
 29. Castellanos-Navarrete A., Rodriguez-Aragones C., De Goede R.G.M., Kooistra M.J., Sayre K.D., Brussaard L., Pulleman M.M. Earthworm activity and soil structural changes under conservation agriculture in central Mexico // Soil Till. Res. 2012. V. 123. P. 61–70.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2012.03.011>
 30. Derpsch R., Friedrich T., Kassam A., Li H. Current status of adoption of no-till farming in the world and some of its main benefits. // Int. J. Agricultural Biological Engineer. 2010. V. 3. № 1. P. 1–26.
<https://doi.org/10.3965/j.issn.1934-6344.2010.01.001-025>
 31. Filipovic D., Husnjak S., Kosutic S., Gospodaric Z. Effects of tillage systems on compaction and crop yield of Albic Luvisol in Croatia // J. Terramechanics. 2006. V. 43. P. 177–189.
<https://doi.org/10.1016/j.jterra.2005.04.002>
 32. Kubiena W.L. Die mikromorphometrische Bodenanalyse. Stuttgart: Enke, 1967. 188 p.
 33. Mangalassery S., Sjögersten S., Sparkes D.L., Mooney S.J. Examining the potential for climate change mitigation from zero tillage // J. Agr. Sci. 2015. V. 153. № 7. P. 1151–1173.
<https://doi.org/10.1017/S0021859614001002>
 34. Stoops G. Guidelines for analysis and description of soil and regolith thin sections // Soil Sci. Soc. Am. Wisconsin, 2021. 240 p.
 35. Su Z., Zhang J., Wu W., Cai D., Lv J., Jiang G., Huang J., Gao J., Hartmann R., Gabriels D. Effects of conservation tillage practices on winter wheat water-use efficiency and crop yield on the Loess Plateau, China // Agr. Water Manage. 2007. V. 87. P. 307–314.
 36. Thixome. (19.07.2021). Программное обеспечение для анализа изображений Тиксомет.
<https://thixomet.ru/products/#pro>
 37. Vanden Bygaart A.J., Protz R., Tomlin A.D. Changes in pore structure in a no-till chronosequence of silt loam soils, southern Ontario // Can. J. Soil Sci. 1999. V. 79. P. 149–160.
 38. Van Vliet-Lanoë B., Fox C.A. Chapter 20 – Frost Action // Interpretation of Micromorphological Features of Soils and Regoliths. 2018. P. 575–603.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63522-8.00020-6>
 39. Verhulst N., Nelissen V., Jespers N., Haven H., Sayre K.D., Raes D., Deckers J., Govaerts B. Soil water content, maize yield and its stability as affected by tillage and crop residue management in rainfed semiarid highlands // Plant and Soil. 2011. V. 344. № 1. P. 73–85.
 40. 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. Rome: FAO, 2015. No. 106.
 41. Zhang S., Li Q., Zhang X., Wei K., Chen L., Liang W. Effects of conservation tillage on soil aggregation and aggregate binding agents in black soil of Northeast China // Soil Till. Res. 2012. V. 124. P. 196–202.

Quantitative Characteristics of the Microstructure of Typical Chernozems Using Different Agricultural Technologies

S. A. Yudin¹*, O. O. Plotnikova¹, V. P. Belobrov¹, M. P. Lebedeva¹,
 K. N. Abrosimov¹, and N. R. Ermolaev¹

¹Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia

*e-mail: yudin_sa@esoil.ru

The methodological possibilities of micromorphological soil research making it possible to analyze digital images of soil thin sections at a quantitative level are presented in this study. A new software Thixomet Pro has been tested for quantitative micromorphological study of soil on the example of soil thin sections from the surface horizons of Haplic Chernozem. Soil samples for preparing thin sections were collected on the territory of scientific and industrial field test plot for assessing the impact of agro technologies in grain crop rotation on soil properties (Kursk region, Russia). In the field test plot, conventional agro technology (real tillage)

and no-till are compared. Soil sampling was carried out in two replications from depth of 10–15 cm. The analysis revealed the variability of microstructure of Haplic Chernozem in the size, shape and orientation of aggregates associated with the use of agricultural technologies with and without plowing in grain crop rotation. In the Chernozem with no-till, aggregates are generally larger compared to the aggregates of Chernozem with conventional agro technology. This is noted at all levels of comparison of direct seeding and conventional agricultural technology: in the minimum diameter, the fraction 1–2 mm prevails against 0.25–0.5 mm, respectively, in the average diameter, fractions 1–2, 2–3 and 3–5 mm prevail against 0.5–1 and 0.25–0.5 mm, respectively, in the maximum diameter, fractions 1–2, 2–3 and 3–5 mm prevail against 0.5–1, 0.25–0.5 and 1–2 mm, respectively. It is also shown that less rounded and isometric aggregates are formed during direct seeding. With direct seeding, the proportion of aggregates with a form factor of 0.2–0.4 is higher and the proportion of aggregates with a form factor of 0.4–0.6 is lower than with traditional technology. The proportion of subhorizontal aggregates in direct seeding is higher compared to traditional processing (54.3 and 34.1% respectively).

Keywords: micromorphology, soil morphometry, typical chernozem, direct seeding, no tillage

ДЕГРАДАЦИЯ, ВОССТАНОВЛЕНИЕ И ОХРАНА ПОЧВ

УДК 631.461

ОЦЕНКА ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ГОРНЫХ ЛУГОВО-СТЕПНЫХ ПОЧВ ПАСТБИЩ РАЗНЫХ СТАДИЙ ДИГРЕССИИ ЦЕНТРАЛЬНОГО КАВКАЗА

© 2023 г. Ф. В. Гедгафова^а, О. Н. Горобцова^а, Т. С. Улигова^а, Н. Л. Цепкова^а, Е. М. Хакунова^а,
К. Х. Даова^а, Р. Х. Темботов^{а, б, *}

^аИнститут экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН,
ул. И. Арманд, 37а, Нальчик, 360051 Россия

^бСанкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, 199034 Россия

*e-mail: ecology_lab@mail.ru

Поступила в редакцию 13.10.2022 г.

После доработки 24.01.2023 г.

Принята к публикации 26.01.2023 г.

Определены показатели биологической активности (содержание и запасы гумуса, содержание и запасы углерода микробной биомассы, активность ферментов классов гидролаз и оксидоредуктаз) верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв Центрального Кавказа (Кабардино-Балкария) при разных стадиях пастбищной дигрессии (Д1, Д2, Д3). Установлено, что значения контролируемых почвенных показателей в условиях слабо- (Д1) и средненарушенных (Д2) луговых фитоценозов достоверно не отличаются ($t < 1.97$; $P > 0.05$). В почвах сильнонарушенных луговых степей (Д3) выявлены статистически значимые снижения ($t > 2.95$; $P < 0.05$) биологических параметров по сравнению с менее поврежденными лугами (Д1 и Д2). На основе совокупности изученных показателей биологической активности рассчитан интегральный показатель эколого-биологического состояния почв (ИПЭБСП), отражающий общий уровень биологической активности изученных почв при разных стадиях дигрессии лугово-степных сообществ. Отмечено снижение ИПЭБСП умеренно выпасаемых (Д2) и перевыпасаемых (Д3) лугов относительно величин условного эталона (Д1) на 11 и 45% соответственно. Полученные результаты биологического состояния горных лугово-степных почв используются для мониторинговых исследований, направленных на оценку степени изменения почвенно-растительного покрова горных пастбищных экосистем.

Ключевые слова: субальпийские луга, пастбища, гумус, углерод микробной биомассы, активность ферментов, Mollic Leptosols Eutric

DOI: 10.31857/S0032180X22601268, **EDN:** FPEHGC

ВВЕДЕНИЕ

Одним из традиционных направлений высокогорного природопользования на Центральном Кавказе является пастбищное освоение горно-луговых экосистем. Естественные кормовые угодья (сенокосы и пастбища) занимают более 50% горных территорий Кабардино-Балкарской Республики [31]. Под пастбища вовлечено около 72% и сенокосы – 14% площади горных лугово-степных почв [25].

Длительная и интенсивная пасторальная нагрузка на горные луга приводит к дигрессии растительного покрова, проявляющейся в изменении видового состава, снижении общего проективного покрытия, высоты травостоя и запаса надземной фитомассы [13, 29, 31, 39]. Существенному изменению подвергается и почвенный по-

кров горных экосистем. Происходит нарушение целостности дернины, образование скотобойных троп, развитие эрозионных процессов, приводящих к частичной или полной потере верхних горизонтов и всего гумусового профиля высокогорных почв [21, 29]. Последствия активного выпаса скота на луговые экосистемы отмечаются в изменении морфологических (мощность профиля и дернового горизонта), физико-химических (влажность, плотность сложения, содержание гумуса) и биологических (микробные показатели, активность ферментов) параметров пастбищных почв [15, 18, 36].

Уплотнение и перегрев почвы, увеличение физического испарения и снижение влажности, в свою очередь, способствуют ксерофитизации растительного покрова [1]. Установлено, что на сбитых пастбищах высокогорной зоны Кабарди-

но-Балкарии температура почвы на глубине 50 см повышается в среднем на 3°C по сравнению с ненарушенными лугами, а влажность в слое 40–50 см уменьшается на 5–9% [31]. Согласно имеющимся сведениям [29, 31], продуктивность сенокосов и пастбищ Республики сократилась в 2–3 раза, а в некоторых случаях до 10 раз. Учитывая изложенное, особую актуальность приобретает сбор и систематизация подробной информации, позволяющие осуществлять мониторинг и оценку современного состояния луговых экосистем, необходимых для сохранения природных ресурсов горных территорий Центрального Кавказа.

Исследуемые горные лугово-степные почвы встречаются редко и только в субальпийском поясе. Они развиваются на сухих склонах южной и юго-восточной экспозиций Скалистого и Бокового хребтов. В научной литературе подробно освещены вопросы, касающиеся изучению закономерностей их распространения, особенности морфологии и физико-химических свойств [21, 26, 29]. Определение биологических характеристик горных лугово-степных почв Центрального Кавказа не проводилось, хотя многочисленные данные подтверждают высокую эффективность такого рода исследований при сравнительной оценке естественных и антропогенно-нарушенных почв [11, 18, 30, 36].

Следует отметить, что изучение показателей биологической активности различных типов горных почв, в том числе горно-луговых, пастбищных и естественных экосистем ведется на Северо-Западном Кавказе в пределах Адыгеи [15, 18] и Карачаево-Черкесии [37]. В последние годы появились работы, раскрывающие особенности биологического состояния террасовых почв, развитых на различных почвообразующих породах в горной зоне Восточного Кавказа (Дагестан) [7, 24]. Представляют интерес, проводимые за рубежом исследования, которые посвящены оценке изменения уровня биологической активности почв, подверженных пастбищному использованию [35, 38, 40, 43].

Согласно исследованиям авторов [7, 8, 18–20], для объективной достоверной оценки биологической активности почв достаточно определения таких информативных параметров, как содержание гумуса, респираторных показателей метаболической активности почвенной микробной биомассы, активность окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов. Совокупность перечисленных показателей биологической активности, отражающих различные аспекты биологических свойств почв (генетические, микробиологические, биохимические), позволяет установить общий уровень биологической активности и выразить его через интегральный показатель эколого-биологического состояния почв (ИПЭБСП) [18].

Настоящая работа является частью цикла научных исследований, направленных на изучение биологической активности высокогорных почв Центрального Кавказа, подверженных пастбищной нагрузке [36]. Оценка степени изменения параметров и общего уровня биологической активности почв позволяет проследить направление и динамику процессов деградации пастбищных луговых экосистем Центрального Кавказа.

Цель исследования — установить показатели и общий уровень биологической активности горных лугово-степных почв субальпийского пояса Центрального Кавказа (в пределах Кабардино-Балкарии) при разных уровнях пастбищной дигрессии.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Район исследования охватывает верховья Баксанского ущелья (Южное Приэльбрусье) Кабардино-Балкарии (рис. 1).

Объектом исследования являются горные лугово-степные почвы, широко представленные под этим названием в научной литературе — “Классификации и диагностике почв СССР” (1977 г.). По “Классификации и диагностике почв России” (2004 г.) они включены в состав типа темногумусовых отдела органо-аккумулятивных почв. В мировой классификационной почвенной системе WRB (2014 г.) исследуемые почвы рассматриваются в составе реферативной почвенной группы Mollic Leptosols Eutric; по классификации FAO (1988 г.) — Mollic Leptosols [42].

Горные лугово-степные почвы залегают на склонах различной крутизны и экспозиций под остепненными лугами и луговыми степями, которые длительное время используются под пастбища и сенокосы. Почвообразующими породами служат элюво-делювий сланцев, гранитов, гнейсов, известняков, песчаников и др. [25, 29].

Почвы относятся к видам рыхлодернинных, разновидностям слабощебенчатых (содержание щебня от объема горизонта <10%), слабо- и среднекаменистых (10–20 и 20–40% соответственно). Темноокрашенный гумусовый горизонт описываемых почв (мощностью 10–15 см, с содержанием гумуса от 8 до 15%) обладает мелкокомковато-мелкозернистой структурой. Гранулометрический состав в основном средне- и легкосуглинистый. Почвы слабокислые ($\text{pH}_{\text{KCl}} < 6.0$); характерна высокая степень насыщенности основаниями [21, 29, 42].

Распространение остепненных лугов и луговых степей и сформировавшихся под ними почв в Южном Приэльбрусье связано как с экспозиционными особенностями их расположения, так и с многолетним пастбищным воздействием, при-

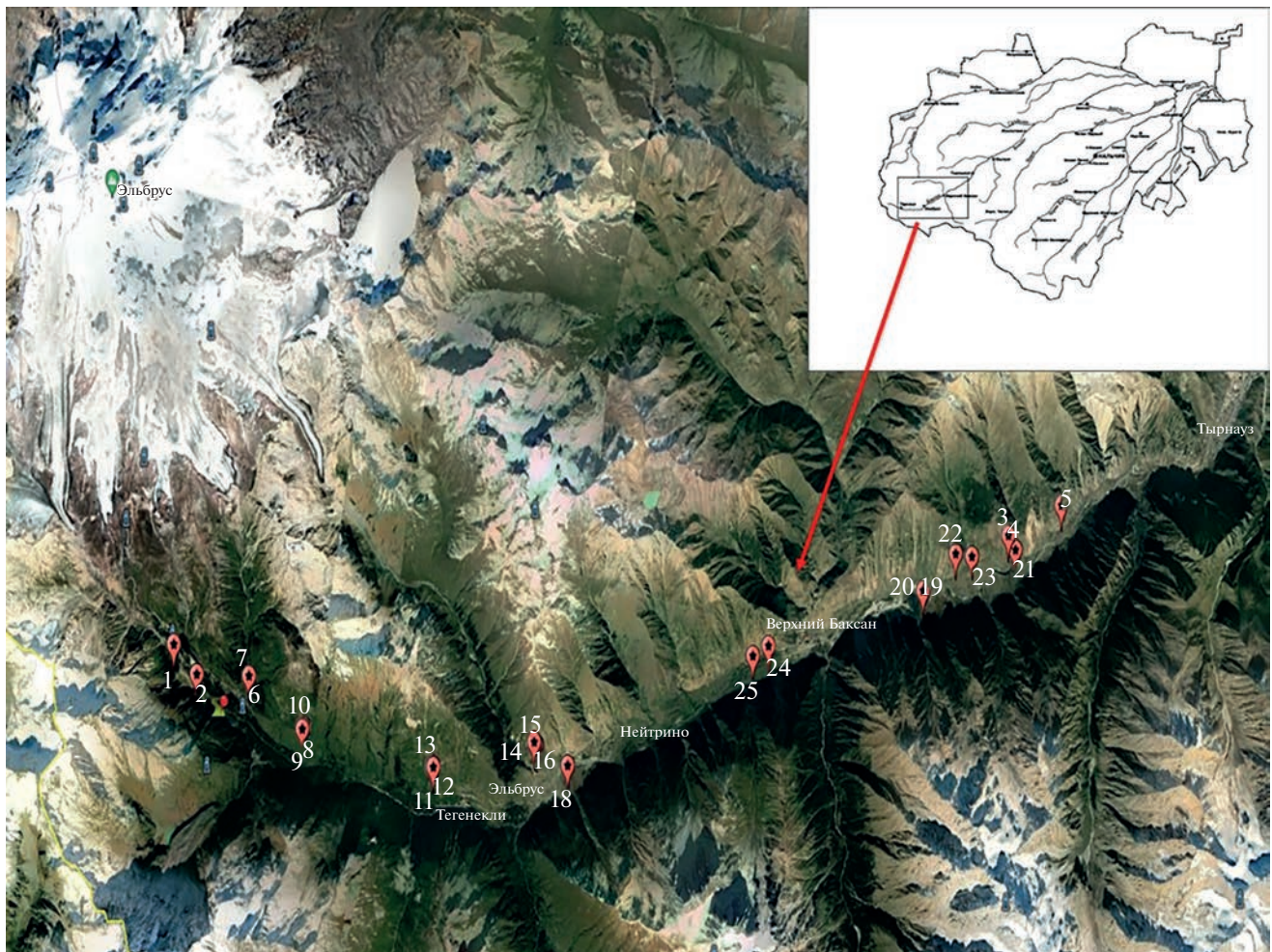


Рис. 1. Район исследования горных лугово-степных почв субальпийского пояса Кабардино-Балкарии (Баксанское ущелье).

ведшим к антропогенной ксерофитизации ландшафтов [1].

Климатические особенности района исследований, как и всего Центрального Кавказа, определяются горным рельефом, большими перепадами высот, поступлением западных воздушных масс со стороны Атлантики. Климат характеризуется прохладным летом и относительно теплой зимой [29]. Среднемесячная температура воздуха в январе колеблется в пределах от -3.0 до -7.4°C , а самого теплого месяца июля — от $+9.3$ до $+15.6^{\circ}\text{C}$. годовая сумма осадков составляет около 900 мм (по данным метеостанции “Терскол”; 2150 м над ур. м., <https://ru.climate-data.org/>).

Горные луговые степи Южного Приэльбрусья представлены низкоосоково-типчаковыми и типчаково-низкоосоковыми, разнотравно-типчаковыми, типчаково-полынными сообществами. Активное и многолетнее антропогенное воздействие (выпас, рекреационное использование) на луговые степи привело к дигрессии растительного покрова.

В связи с этим эталонные неповрежденные луга (стадия Д0) на сухих склонах Баксанского ущелья не обнаружены.

При выборе местоположения мониторинговых площадок для изучения современного состояния горных лугово-степных почв выполняли геоботанические описания [31] и выделяли остепненные сообщества, соответствующие различным стадиям пастбищной дигрессии Д1, Д2, Д3. Номенклатура видов дана в соответствии с базой The Plant List (<http://www.theplantlist.org>). В качестве условного эталона использовали наиболее сохранившиеся лугово-степные сообщества, расположенные на огороженных участках (сенокосах) — первая стадия (Д1). Для данной стадии характерны высокое проективное покрытие травостоя с доминированием костреца пестрого (*Brutus variegatus*), выраженная ярусность, единичное присутствие синантропных видов (рис. 2).

Для средненарушенных сообществ, соответствующих второй стадии пастбищной дигрессии



Рис. 2. Слабонарушенные остепненные луга (Д1 — условный эталон) субальпийского пояса (Баксанское ущелье).



Рис. 3. Умеренно выпасаемые (Д2 — средненарушенные) (а) и перевыпасаемые (Д3 — сильнонарушенные) (б) луговые степи субальпийского пояса (Баксанское ущелье).

(Д2), проективное покрытие костреца пестрого (*B. variegatus*) составляет не более 5–10%. Высоким обилием в травостое отличаются устойчивые к выпасу овсяница валлиская (*Festuca valesiaca*), осока низкая (*Carex humilis*), а также виды родов — бобовые (*Trifolium*) и манжетковые (*Alchemilla*). Они характеризуются двухъярусной вертикальной структурой, развитой дерниной при отсутствии микротеррасирования и оголенных участков почвы. При умеренной пастбищной нагрузке это хорошие весенне-летне-осенние пастбища для овец. Овсяница валлиская (*F. valesiaca*) — многолетний плотнодернинный ксеромезофитный злак с высокими кормовыми качествами,

устойчивый к неумеренному выпасу скота. Осока низкая (*C. humilis*) — многолетнее короткокорневищное растение, ценное в кормовом отношении. Хорошо поедается всеми видами скота (особенно в молодом состоянии), выносит вытаптывание и легко отрастает после сжавливания (рис. 3).

Сильнонарушенные низкотравные сообщества соответствуют третьей стадии дигрессии (Д3), для которой характерно высокое участие в травостое синантропных, в том числе непоедаемых видов растений: молочай Сегиеров (*Euphorbia seguieriana*), лапчатка вильчатая (*Sibbaldianthe bifurca*), бодяк корнеголовый (*Cirsium rhizocephalum*), бодяк окутанный (*Cirsium obvallatum*), подорож-

Таблица 1. Приоритетные показатели лугово-степных фитоценозов субальпийского пояса (Баксанское ущелье) при разных стадиях дигрессии

Показатель	Стадия дигрессии растительных сообществ		
	Д1 <i>n</i> = 10	Д2 <i>n</i> = 6	Д3 <i>n</i> = 9
Общее проективное покрытие, %	97 ± 2.1	85 ± 6.1	63.6 ± 3.6
Высота травостоя, см	32.1 ± 7.3	18.8 ± 3.2	5.8 ± 1.9
Запас живой надземной фитомассы (воздушно-сухая масса), ц/га	27.9 ± 2.3	25.2 ± 2.0	11 ± 1.7

Примечание. $\bar{X} \pm m$ – среднее и ошибка среднего. То же в табл. 2, 3, 4.

ник кавказский (*Plantago saxatilis*), а также наличие эродированных и микротеррасированных участков (скотобойных троп). Запасы живой надземной фитомассы на данной стадии (табл. 1) значительно снижены ($P < 0.05$) по сравнению с более сохранившимися лугово-степными сообществами (Д1 и Д2).

Сбор и анализ образцов для определения физико-химических и биологических свойств горных лугово-степных почв осуществляли в первой декаде июля 2019–2021 гг. в соответствии с методиками [16, 17]. Всего заложили 25 мониторинговых площадок площадью 900 м² каждая на лугах разной стадии дигрессии, расположенных на пологих формах рельефа в нижней части склонов. Количество почвенных проб, характеризующих каждую стадию пастбищной дигрессии, составляло 6–10 образцов. Почвы отбирали с каждой мониторинговой площадки методом “конверта” в верхних горизонтах, на глубину до 10 см. Одновременно проводили геоботаническое описание площадок. На каждой из них определяли общее проективное покрытие травостоя (%), его среднюю высоту (см), составляли список видов с указанием их количественного участия. Для определения запасов живой надземной фитомассы использовали метод отбора проб травостоя [5]. На учетных площадках размером 50 × 50 см в трехкратной повторности отбирали укусы для определения запасов живой надземной фитомассы. Срезанную под корень фитомассу взвешивали с точностью 1–2 г, высушивали до воздушно-сухого состояния и снова взвешивали. Полученные данные усредняли и переводили в ц/га.

При определении мест отбора проб использовали картографические материалы [22]. Высоту над уровнем моря и географические координаты определяли с помощью навигатора Garmin GPS-MAR 60Cx: высотные пределы точек отбора проб – 1410–2355 м над ур. м., координаты 43.25578–43.34838 N, 42.48546–42.85082 E.

Лабораторно-аналитические исследования выполняли в 3–6-кратной повторности. Содержание гумуса (%) в почве определяли по методу Тюрина в модификации Никитина, рН солевой суспензии (KCl 0.1 н.) – потенциметрически,

полевую влажность и плотность почв – весовым методом. Запасы гумуса в слое 0–10 см рассчитывали, используя показатели плотности почв в ненарушенном сложении (объемная масса) [16, 17].

Скорость базального (БД) и субстрат-индуцированного дыхания (СИД), характеризующих фоновую и потенциальную дыхательную активности почвенной микробной биомассы, определяли в соответствии с методическими разработками Ананьевой [3]. Содержание углерода микробной биомассы почвы вычисляли по формуле: $S_{\text{мик}} (\text{мкг С/г почвы}) = \text{СИД} (\text{мкл CO}_2/(\text{г почвы ч})) \times 40.04 + 0.37$ [32]. Запас углерода микробной биомассы в слое 0–10 см установили с учетом плотности сложения. Долю углерода микробной биомассы (%) в общем органическом углероде почвы рассчитали, как отношение содержания углерода микробной биомассы к общему содержанию органического углерода в почве: $S_{\text{мик}}/S_{\text{орг}}$. Величину коэффициента микробного дыхания определяли как отношение скорости БД к скорости СИД: $Q_R = \text{БД}/\text{СИД}$ [6].

Активность ферментов (фосфатазы, уреазы, инвертазы, дегидрогеназы) определяли колориметрически, каталазы – газометрически по методикам Галстяна в модификации Хазиева [17]. Полученные биологические показатели оценивали по шкале Гапонюк, Малахова [10].

Для объединения различных параметров биологической активности почв в единый показатель, служащий критерием общего уровня биологической активности, использовали методику расчета ИПЭБСП [18].

Статистическую обработку полученных данных осуществляли в программе Statistica-10.0. Достоверности различия изученных почвенных характеристик сравниваемых участков оценивали с помощью *t*-критерия Стьюдента при уровне значимости $P \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенных исследований физических, физико-химических и биологических свойств верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв условно эталонных (Д1) и в

Таблица 2. Средние величины характеристик верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв при разных стадиях дигрессии

Показатель	Стадия дигрессии растительных сообществ		
	Д1 <i>n</i> = 10	Д2 <i>n</i> = 6	Д3 <i>n</i> = 9
pH _{KCl}	5.5 ± 0.2	5.5 ± 0.1	6.1 ± 0.2
Плотность сложения, г/см ³	0.9 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.3 ± 0.03
Содержание гумуса, %	14.6 ± 1.4	11.5 ± 0.9	6.4 ± 1.0
Запас гумуса, т/га	257 ± 22	211 ± 11	162 ± 21

Таблица 3. Средние величины микробиологических показателей верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв при разных стадиях дигрессии

Показатель	Стадия дигрессии растительных сообществ		
	Д1 <i>n</i> = 10	Д2 <i>n</i> = 6	Д3 <i>n</i> = 9
Скорость БД, мкг СО ₂ –С/(г ч)	14.0 ± 1.3	13.9 ± 0.8	9.4 ± 0.7
Скорость СИД, мкг СО ₂ –С/(г ч)	119.4 ± 9.6	94.0 ± 4.2	55.2 ± 7.7
Содержание С _{мик} , мкг С/г почвы	2641 ± 212	2079 ± 93	1222 ± 170
Запас С _{мик} , г/м ²	473 ± 45	392 ± 41	310 ± 39
С _{мик} /С _{орг} , %	4.1 ± 0.8	3.2 ± 0.2	2.9 ± 0.2
Q _R = БД/СИД	0.12 ± 0.01	0.16 ± 0.02	0.20 ± 0.04
Содержание С _{орг} , %	8.47 ± 0.82	6.68 ± 0.52	3.70 ± 0.54

Примечание. Шкала оценки: 1. Содержание углерода микробной биомассы (мкг С/г почвы) в почвах: <200 – очень низкое; 201–500 – низкое; 501–1000 – среднее; >1000 – высокое [3]. 2. Степень нарушения устойчивости микробного сообщества почвы: коэффициент микробного дыхания (Q_R) – 0.1–0.2 – нарушение отсутствует; 0.2–0.3 – слабая; 0.3–0.5 – средняя; 0.5–1.0 – сильная; более 1.0 – катастрофическая [3, 6].

Таблица 4. Средние величины показателей ферментативной активности верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв при разных стадиях дигрессии

Фермент	Стадия дигрессии растительных сообществ		
	Д1 <i>n</i> = 10	Д2 <i>n</i> = 6	Д3 <i>n</i> = 9
Дегидрогеназа, мг ТФФ, 10 г/сут	5.6 ± 0.7	4.9 ± 1.2	3.5 ± 0.7
Каталаза, мг О ₂ /(г мин)	3.7 ± 0.3	3.0 ± 0.3	1.7 ± 0.2
Инвертаза, мг глюкозы/(г сут)	52.9 ± 6.3	51.0 ± 2.7	33.6 ± 5.0
Уреаза, мг NH ₃ , 10 г/сут	43.9 ± 8.1	43.9 ± 7.9	25.7 ± 6.7
Фосфатаза, мг Р ₂ О ₅ /(100 г ч)	74.7 ± 9.1	74.5 ± 8.9	49.0 ± 8.5

разной степени деградированных пастбищных (Д2 и Д3) экосистем отражены в табл. 2–4.

Физические, химические и физико-химические свойства почв. Представленные генетически устойчивые почвенные характеристики (табл. 2) определяют направленность и интенсивность протекания биохимических процессов, а также условия функционирования почвенных микроорганизмов [3, 9, 12].

Изученные почвы условно эталонных (Д1) и умеренно выпасаемых (Д2) лугов обладают сходными величинами pH_{KCl}. С увеличением степени дигрессии фитоценозов (Д3) наблюдается тенденция (*t* = 1.81; *P* = 0.09) к изменению исходной кислотности почв в сторону нейтральных значений. Установленные показатели pH характеризуют кислотно-щелочные условия изученных почв как достаточно благоприятные для активного функцио-

нирования бактериальной микробной биомассы и большинства почвенных ферментов.

Верхние горизонты (0–10 см) горных почв слабо- (Д1) и средненарушенных (Д2) лугов имеют рыхлое сложение вследствие обилия органических остатков травянистых растений, находящихся в разных стадиях разложения. Основной причиной, способствующей уплотнению высокогорных почв, является вытаптывание в процессе интенсивного выпаса скота [13, 29, 36]. Различие в средних значениях плотности между почвами условно эталонных (Д1) и умеренно нарушенных (Д2) фитоценозов незначительно ($t = 0.29$; $P = 0.78$). Под сильнообитым травостоем (Д3) описываемый показатель значимо выше, чем на слабо- (Д1) и средненарушенных (Д2) лугах, соответственно на 44 ($t = 4.91$; $P = 0.00$) и 30% ($t = 4.32$; $P = 0.00$). Известно, что уплотнение почв приводит к ухудшению их водно-воздушных свойств, нарушению температурного и питательного режимов [18, 27]. Происходящие изменения, в свою очередь, оказывают негативное влияние на интенсивность протекания биохимических и микробиологических процессов.

Отличительной чертой горных почв является высокое (6–10%) и очень высокое (>10%) содержание гумуса [18, 21, 29]. Обилие травянистой растительности и климатические условия субальпийского пояса способствуют накоплению большого количества органического вещества [21]. Проведенные исследования, согласно характеристике гумусового состояния почв по Гришиной, Орлову [14], подтверждают очень высокое содержание гумуса в верхних горизонтах (0–10 см) горных лугово-степных почв условно эталонных (Д1) и средненарушенных (Д2) луговых степей. Вследствие ежегодного стравливания животными надземной фитомассы на умеренно выпасаемых лугах (Д2) снижение содержания гумуса составляет 21% ($t = 1.56$; $P = 0.14$). Под влиянием перевыпаса (Д3) средние значения описываемого параметра почв значимо уменьшаются относительно данных, характеризующих условно эталонные (Д1) и средненарушенные (Д2) луга соответственно на 56 ($t = 4.72$; $P = 0.00$) и 44% ($t = 3.77$; $P = 0.00$).

В условиях умеренно выпасаемых луговых степей (Д2) прослеживается тенденция к потерям запасов гумуса на 18% ($t = 1.53$; $P = 0.15$). В то время как на сильнообитых пастбищах (Д3) выявлено значимое сокращение средних значений анализируемого параметра (на 37%; $t = 3.09$; $P = 0.00$) по сравнению с таковыми почв первой стадии дигрессии (Д1) и менее выраженное — второй стадии дигрессии (Д2) (на 23%; $t = 1.78$; $P = 0.09$). Существенное уменьшение содержания и запасов гумуса свидетельствует о наличии процессов дегумификации в горных лугово-степных почвах

пасторальных экосистем, что при продолжении столь же активного использования может привести к их дальнейшей деградации.

Микробиологические свойства почв. Респирационные параметры активности почвенных микроорганизмов: скорость базального и субстрат-индуцированного дыхания (БД и СИД) и их производные (содержание $C_{\text{мик}}$, запас $C_{\text{мик}}$, $C_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$, Q_R) — широко используются при оценке состояния естественных и антропогенно-нарушенных почв [3, 6, 20, 23, 33]. Их определение в горных почвах выявило снижение средних величин всех контролируемых микробных показателей на 17–54% по мере ухудшения состояния пастбищных экосистем (табл. 3).

Верхние горизонты исследуемых почв под условно эталонными (Д1) и средненарушенными (Д2) растительными сообществами обладают практически одинаковыми величинами скорости БД. Значимое снижение данного показателя (более чем на 30% по сравнению с (Д1)) наблюдается на сильнонарушенных пастбищах (Д3) ($t > 2.95$; $P = 0.00$).

Уменьшение скорости СИД, характеризующей физиологический потенциал микробной биомассы, проявляется в большей степени. Установленное различие между величинами СИД в почвах первой (Д1) и второй (Д2) стадий дигрессии не является значимым и составляет 21% ($t = 1.97$; $P = 0.07$), однако отмеченная тенденция усиливается при увеличении пастбищной нагрузки. При сравнении рассматриваемого параметра в почвах под сильно сбитым травостоем (Д3) с соответствующими величинами условно эталонных (Д1) и средненарушенных (Д2) лугов наблюдается значимое различие, составляющее более 40% ($t > 3.84$; $P = 0.00$). Полученные данные указывают на снижение природного потенциала микробного пула в пастбищных почвах. Предполагаем, что уменьшение объема фитомассы и, как следствие, изменение количества органических остатков в сочетании с уплотнением пастбищных почв оказывает негативное влияние на деятельность микробных сообществ. В изученных почвах выявлена тесная сопряженная связь содержания гумуса со скоростью БД ($r = 0.76–0.84$) и СИД ($r = 0.94–0.95$). Аналогичные сведения о влиянии количества гумуса в горных почвах на величину реальной и потенциальной дыхательной активности отражены в работе [34].

Определение содержания углерода микробной биомассы ($C_{\text{мик}}$) на основе данных скорости СИД [4, 19, 32] позволяет дать количественную оценку состояния микробного сообщества изученных почв. Согласно данным оценочной шкалы [3] почвы под условно эталонными (Д1) и средненарушенными (Д2) фитоценозами отнесены к категории с очень высоким уровнем данного показателя.

теля (>2500 мкг С/г), сильнонарушенных (Д3) — высоким (>1000 мкг С/г). Полученные данные, как и высокие значения содержания гумуса, обусловлены условиями почвообразования горных почв.

Устойчивое снижение этого микробного показателя при переходе от одной стадии дигрессии к другой (от 21 до 54%; $t = 1.97-5.15$; $P = 0.00-0.07$) указывает на неблагоприятные изменения, протекающие в микробных сообществах. Соответственно, имеет место и заметное уменьшение запасов $S_{\text{мик}}$, которое при сравнении данных, характеризующих почвы пастбищ первой (Д1) и третьей (Д3) стадий дигрессии, составляет 35% ($t = 2.71$; $P = 0.02$). Тем не менее, содержание $S_{\text{мик}}$, превышающее 1000 мкг С/г в почвах сильнодеградированных пастбищ (Д3) говорит о наличии достаточно большого количества микробной биомассы, способной активно участвовать в микробиологических процессах.

Это подтверждает и показатель доли углерода микробной биомассы в общем органическом углероде почвы $S_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$, который принято использовать в качестве индикатора устойчивости почв, находящихся в условиях антропогенного воздействия на биогеоценозы. Величина $S_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ обычно варьирует от 1 до 10% и чем больше его значение, тем устойчивее микробное сообщество [3]. Выявленные значения $S_{\text{мик}}/C_{\text{орг}}$ уменьшаются несущественно с увеличением степени пастбищной дигрессии и укладываются в диапазон оптимальных величин, а обнаруженные различия не являются значимыми ($t < 0.64$; $P > 0.53$). Следовательно, состояние микробоценозов в почвах, подверженных даже высокому уровню пасторальной нагрузки (Д3), остается удовлетворительным.

Относительные коэффициенты микробного дыхания (Q_R) рассчитаны как показатель стресса микробоценозов субальпийских пастбищ. Чем меньше величина Q_R , тем более устойчива система почвенного микробного сообщества к различным воздействиям [3, 6]. Значения рассматриваемого параметра в почвах условно эталонных (Д1) и умеренно нарушенных (Д2) экосистем указывают на более высокую активность и устойчивость микробного пула по сравнению с почвами под сильно нарушенными низкотравными сообществами (Д3). Вместе с тем коэффициент Q_R в почвах сильнонарушенных пастбищ (Д3) еще укладывается в интервал оптимальных величин (0.1–0.2), что свидетельствует о способности почвенных микроорганизмов (благодаря высокому содержанию $S_{\text{мик}} > 1000$ мкг С/г) противостоять действию усиленного выпаса скота.

Биохимические свойства почв. Для характеристики биологической активности горных почв была изучена каталитическая деятельность фер-

ментов классов гидролаз (инвертаза, уреазы, фосфатаза) и оксидоредуктаз (дегидрогеназа, каталаза), отражающих интенсивность и направленность протекающих биохимических процессов [9, 18, 41]. Сравнительный анализ средних значений активности ферментов в верхних горизонтах исследуемых почв условно эталонных (Д1) и умеренно нарушенных (Д2) луговых биогеоценозов (табл. 4) с показателями шкалы [10] выявил высокий уровень активности инвертазы, уреазы и фосфатазы, средний — каталазы, слабый — дегидрогеназы. Согласно исследованиям авторов [9, 15, 18], горные почвы Кавказа в связи со значительным количеством органического вещества обладают высокой активностью гидролаз, тогда как каталитическое действие оксидоредуктаз подавлено. Данное обобщение согласуется с результатами настоящих и предыдущих исследований биологических свойств горных почв Центрально-го Кавказа [28, 30, 34, 36].

При умеренной пасторальной нагрузке (Д2) на почвенный покров гидролитические и окислительно-восстановительные ферменты сохраняют уровень активности в пределах градации, свойственной условно эталонным почвам (Д1). В результате активного использования пастбищ (Д3) наблюдается существенное снижение интенсивности действия анализируемых ферментов. Активность гидролаз изменяется от высокого уровня до среднего. Уменьшение абсолютных значений составляют для уреазы 42% ($t = 1.72$; $P = 0.10$) и фосфатазы 34% ($t = 2.05$; $P = 0.06$). Инвертаза проявляет значимое уменьшение величины активности, равное 37% ($t = 2.37$; $P = 0.03$). Как отмечают исследователи [2, 9, 15, 18], из группы гидролитических ферментов инвертаза наиболее зависима от содержания гумуса. Результаты корреляционного анализа свидетельствуют о сильной положительной связи между содержанием гумуса и активностью данного фермента ($r = 0.79-0.98$) в изученных горных почвах.

В почвах среденарушенных лугов (Д2) снижение активности оксидоредуктаз составляет 13–19% по сравнению с условно эталонными (Д1) и носит характер тенденции ($t < 1.89$; $P < 0.62$). В условиях сильнообитого травостоя (Д3) происходит более заметное ослабление каталитической деятельности данного класса ферментов по сравнению с гидролазами. Активность дегидрогеназы значимо уменьшается на 38% ($t = 2.13$; $P = 0.04$). Каталаза проявляет более существенное снижение абсолютных величин от среднего уровня до слабого (на 54%; $t = 5.76$; $P = 0.00$). Полученные данные соответствуют выводам других авторов [15, 18], установивших, что переуплотнение и изменение воздушного режима почв на перевыпасаемых пастбищах способствуют подавлению процессов окисления, которые приводят к значи-

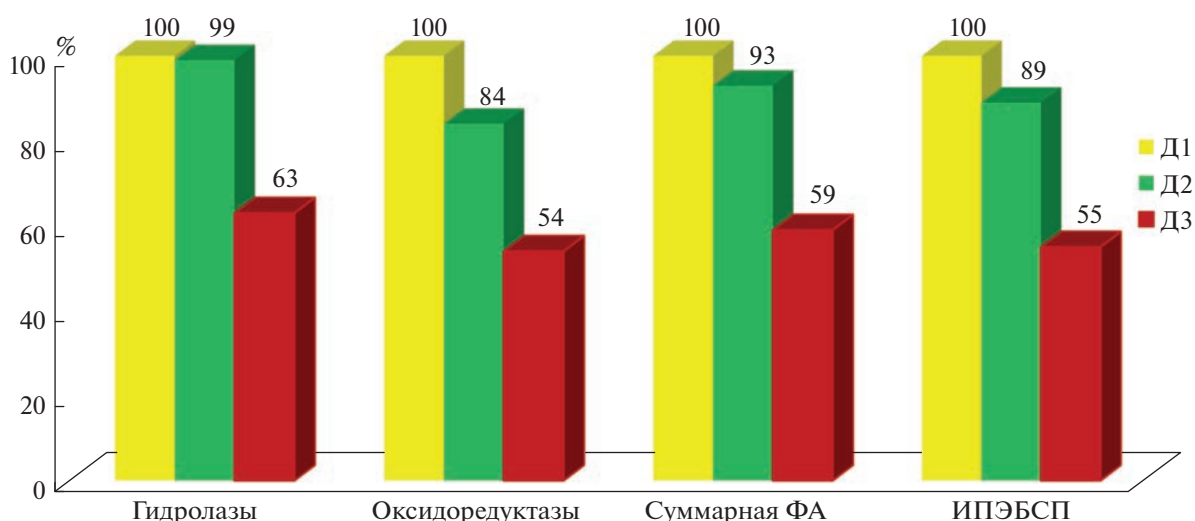


Рис. 4. Суммарная относительная активность гидролаз, оксидоредуктаз, ферментов двух классов и ИПЭБС верхних горизонтов (0–10 см) горных лугово-степных почв при разных стадиях пастбищной дигрессии.

тельному угнетению активности данного класса ферментов.

В целом изученные биохимические и микробиологические показатели свидетельствуют об ослаблении биологического состояния горных лугово-степных почв с увеличением степени дигрессии растительности — незначительное ($P > 0.05$) при умеренном выпасе скота и выраженное ($P < 0.05$) при интенсивном.

Для сравнительной оценки уровня общей активности ферментов почв, находящихся в условиях разной стадии дигрессии растительных сообществ, рассчитаны показатели суммарной относительной ферментативной активности гидролаз, оксидоредуктаз и пяти изученных ферментов. Диаграмма, представленная на рис. 4, демонстрирует изменение уровня суммарной активности контролируемых ферментов в почвах при разных стадиях пастбищной дигрессии.

Суммарная относительная активность гидролаз и оксидоредуктаз в почвах среднесбитых пастбищ (Д2) ниже показателей условно эталонных (Д1) на 1 и 16% соответственно. Как видно, гидролитические ферменты проявляют большую устойчивость к действию пастбищных нагрузок в отличие от окислительно-восстановительных. В условиях сильнонарушенных низкотравных сообществ (Д3) снижение уровня общей активности соответствующих групп ферментов проявляется намного заметнее — соответственно на 37 и 46%. Различия относительных величин суммарной ферментативной активности пяти изученных ферментов между почвами слаборазрушенных (Д1) и умеренно выпасаемых (Д2) лугов не превышает 7%. В то время как в условиях сильносбитых пастбищ (Д3) наблюдается более существенное

сокращение суммарной активности ферментов (на 41%).

Для определения общего уровня биологической активности исследуемых почв использовали методику расчета интегрального показателя эколого-биологического состояния (ИПЭБСП, %), эффективность использования которой была доказана при изучении равнинных и горных почв Центрального Кавказа [11, 12, 34]. Представленные значения ИПЭБСП, характеризующие общий уровень биологической активности, суммируют следующие биологические параметры: содержание гумуса и углерода микробной биомассы, активность гидролитических (инвертаза, фосфатаза, уреазы) и окислительно-восстановительных (дегидрогеназа, каталаза) ферментов. В почвах умеренно выпасаемых пастбищ (Д2) по сравнению с условным эталоном (Д1) уменьшение величины характеризуемого показателя на 11% указывает на постепенные процессы деградации, проявляющиеся на уровне тенденции. Выявленное существенное снижение ИПЭБСП перевыпасаемых луговых степей (Д3) на 45% обусловлено их длительным и активным пастбищным использованием и свидетельствует о протекании выраженных деградиционных процессов в почвенном покрове пастбищных экосистем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных комплексных исследований физико-химических и биологических свойств горных лугово-степных почв Центрального Кавказа в пределах Кабардино-Балкарии (Баксанское ущелье) дана характеристика их современного состояния при разных уровнях дигрессии фитоценозов.

Анализ полученных данных свидетельствует, что по мере увеличения интенсивности выпаса в пастбищных экосистемах происходят изменения контролируемых показателей. Снижение большинства биологических параметров (на 4–25%; $P > 0.05$) в верхних горизонтах (0–10 см) почв умеренно выпасаемых (Д2) остепненных лугов по сравнению с наиболее сохранившимися (Д1) носит характер тенденции. С увеличением степени дигрессии луговой растительности (Д3) наблюдаются значительные изменения изученных показателей (на 35–56%; $P < 0.05$), отражающие существенную деградацию пастбищных лугово-степных почв, что подтверждается снижением общего уровня биологической активности, выраженного в падении ИПЭБСП на 45%.

Проведенные исследования подтверждают необходимость продолжения мониторинга состояния горно-луговых экосистем Центрального Кавказа. Полученные сведения указывают на целесообразность и эффективность использования биологических показателей для оценки влияния различной степени пастбищной нагрузки на горные почвы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке НЦМУ “Агротехнологии будущего”, проект № 075-15-2022-322.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Онлайн-версия содержит дополнительные материалы, доступные по адресу <https://doi.org/10.31857/S0032180X22601268>.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авессаломова И.А., Петрушина М.Н., Хорошев А.В. Горные ландшафты: структура и динамика. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002. 158 с.
2. Азаренко (Мясникова) М.А., Казеев К.Ш., Ермолаева О.Ю., Колесников С.И. Изменение растительного покрова и биологических свойств черноземов в постагрогенный период // Почвоведение. 2020. № 11. С. 1412–1422.
3. Ананьева Н.Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв. М.: Наука, 2003. 222 с.
4. Ананьева Н.Д., Сусьян Е.А., Гавриленко Е.Г. Особенности определения углерода микробной биомассы почвы методом субстрат-индуцированного дыхания // Почвоведение. 2011. № 11. С. 1327–1333.
5. Берущашивили Н.Л. Методика ландшафтно-геофизических исследований и картографирования состояний природно-территориальных комплексов. Тбилиси: Изд-во Тбилисского ун-та, 1983. 200 с.
6. Благодатская Е.В., Ананьева Н.Д. Оценка устойчивости микробных сообществ в процессе разложения поллютантов в почве // Почвоведение. 1996. № 11. С. 1341–1346.
7. Борисов А.В., Каширская Н.Н., Ельцов М.В., Пинской В.Н., Плеханова Л.Н., Идрисов И.А. Почвы древних земледельческих террас Восточного Кавказа // Почвоведение. 2021. № 5. С. 542–557.
8. Вальков В.Ф., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Методология исследований биологической активности почв // Научная мысль Кавказа. 1999. № 1. С. 32–37.
9. Галстян А.Ш. Ферментативная активность почв Армении. Ереван: Изд-во Айастан, 1974. 275 с.
10. Гапонюк Э.И., Малахов С.В. Комплексная система показателей экологического мониторинга почв // Тр. 4-го Всесоюз. совещ. Обнинск, июнь 1983. Л.: Гидрометеиздат, 1985. С. 3–10.
11. Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Горобцова О.Н., Темботов Р.Х. Биологическая активность черноземных почв Центрального Кавказа (в пределах терского варианта поясности Кабардино-Балкарии) // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1474–1482.
12. Горобцова О.Н., Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Биологическая активность почв в поясе широколиственных лесов Центрального Кавказа // Лесоведение. 2021. № 1. С. 1–15. <https://doi.org/10.31857/S0024114821010046>
13. Грачева Р.Г., Белоновская Е.А. Современное состояние пасторальных экосистем Центрального Кавказа // Известия РАН. Сер. Географическая. 2010. № 1. С. 90–102.
14. Гришина Л.А., Орлов Д.С. Система показателей гумусового состояния почв // Проблемы почвоведения. М., 1978. С. 42–47.
15. Даденко Е.В., Казеев К.Ш., Колесников С.И. Влияние пастбищной нагрузки на ферментативную активность лесных почв Северо-Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра РАН. 2016. Т. 18. № 2. С. 345–348.
16. Добровольский В.В. Практикум по географии почв. М.: Владос, 2001. 143 с.
17. Казеев К.Ш., Колесников С.И. Биодиагностика почв: методология и методы исследований. Ростов-на-Дону: Изд-во Южного федер. ун-та, 2012. 260 с.
18. Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. Биология почв Юга России. Ростов-на-Дону: Изд-во ЦВВР, 2004. 350 с.
19. Ковалев И.В., Семенов В.М., Ковалева Н.О., Лебедева Т.Н., Яковлева В.М., Паутова Н.Б. Оценка биогенности и биоактивности агросерых глееватых неосушенных и осушенных почв // Почвоведение. 2021. № 7. С. 827–837.
20. Курганова И.Н., Телесина В.М., Лопес Де Гереню В.О., Личко В.И., Овсепян Л.А. Изменение запасов углерода, микробной и ферментативной активности

- агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2022. № 7. С. 825–842.
21. Молчанов Э.Н. Горные лугово-степные почвы высокогорий Восточного Кавказа // Почвоведение. 2009. № 6. С. 638–647.
 22. Молчанов Э.Н. Почвенный покров Кабардино-Балкарской АССР. Пояснительный текст к Почвенной карте Кабардино-Балкарской АССР. М.: ГУГК при СМ СССР, 1990. 22 с.
 23. Никитин Д.А., Семенов М.В., Чернов Т.И., Ксенофонтowa Н.А., Железова А.Д., Иванова Е.А., Хитров Н.Б., Степанов А.Л. Микробиологические индикаторы экологических функций почв (обзор) // Почвоведение. 2022. № 2. С. 228–243.
 24. Пинской В.Н., Идрисов И.А., Каширская Н.Н., Ельцов М.В., Потапова А.В., Борисов А.В. Влияние экспозиции склона на химические и биологические свойства почв земледельческих террас восточного Кавказа // Аридные экосистемы. 2022. Т. 28. № 2. С. 113–121.
<https://doi.org/10.24412/1993-3916-2022-2-113-121>
 25. Почвы Кабардино-Балкарской АССР и рекомендации по их использованию. Нальчик: СевКав-НИИгипрозем, 1984. 201 с.
 26. Ромашкевич А.И., Яшина А.В., Борунов А.К. Особенности структур почвенного и растительного покрова северного склона Центрального Кавказа // Почвоведение. 1985. № 5. С. 32–42.
 27. Русанов А.М. Гумусное состояние южных черноземов под естественными пастбищами // Почвоведение. 1993. № 11. С. 25–30.
 28. Улигова Т.С., Гедгафова Ф.В., Горобцова О.Н., Цепкова Н.Л., Рапопорт И.Б., Темботов Р.Х., Хакунова Е.М. Луговые биоеценозы субальпийского пояса Кабардино-Балкарского Государственного высокогорного заповедника (Центральный Кавказ) // Исследования в области охраны природы. Заповедная наука. 2019. Т. 4. № 2. С. 29–47.
<https://doi.org/10.24189/ncr.2019.012>
 29. Фиатишев Б.Х. Высокогорные почвы центральной части Северного Кавказа. Нальчик: Изд-во КБГСХА, 1996. 137 с.
 30. Хакунова Е.М., Горобцова О.Н., Гедгафова Ф.В., Улигова Т.С., Темботов Р.Х. Изменение биологической активности горных черноземов Центрального Кавказа в результате сельскохозяйственного использования (в границах эльбрусского варианта поясности Кабардино-Балкарии) // Агрохимия. 2018. № 3. С. 12–18.
<https://doi.org/10.7868/S000218811803002X>
 31. Цепкова Н.Л., Фисун М.Н. Горные пастбища Кабардино-Балкарии. Нальчик: Изд-во КБГСХА, 2005. 35 с.
 32. 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. № 3. P. 215–221.
[https://doi.org/10.1016/0038-0717\(78\)90099-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(78)90099-8)
 33. Bardelli T., Gomez-Brandon M., Ascher-Jenull J., Fornasier F., Arfaioli P., Francioli D., Egli M., Sartori G., Insam H., Pietramellara G. Effects of slope exposure on soil Physico-chemical and microbiological Properties along an altitudinal climosequence in the Italian ALPS // Sci. Total Environ. 2017. V. 1. P. 1041–1055.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.09.176>
 34. Gedgafova F.V., Gorobtsova O.N., Uligova T.S., Tsepkova N.L., Tembotov R.Kh., Khakunova E.M. Assessment of biological activity in mountain chernozems and mountain-meadow chernozemic soils of natural biogeocenoses in the Central Caucasus, Russia // Euras. J. Soil Sci. 2022. V. 11. № 1. P. 77–85.
<https://doi.org/10.18393/ejss.996603>
 35. Gilmullina A., RumPelc C., Blagodatskaya E., Chabbi A. Management of grasslands by mowing versus grazing – impacts on soil organic matter quality and microbial functioning // Appl. Soil Ecol. 2020. V. 156. P. 103701.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2020.103701>
 36. Gorobtsova O.N., Chadaeva V.A., Gedgafova F.V., Uligova T.S., Tembotov R.Kh., Khakunova E.M. The current state of mountain meadow soils of subalpine Pasture ecosystems of the Central Caucasus (elbrus altitudinal zonal-ity) // BIO Web of Conferences. 2021. V. 35(00009).
<https://doi.org/10.1051/bioconf/20213500009>
 37. Ivashchenko K.V., Sushko S.V., Selezneva A.E., Ananyeva N.D., Zhuravleva A.I., Kudayarov V.N., Makarov M.I., Blagodatsky S.A. Soil microbial activity along an altitudinal gradient: Vegetation as a main driver beyond topographic and edaphic factors // Appl. Soil Ecology. 2021. V. 168. P. 104197.
<https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2021.104197>
 38. Murugan R., Loges R., Taube F., Sradnick A., Joergensen R.G. Changes in soil microbial biomass and residual indices as ecological indicators of land use change in temperate permanent grassland // Microb. Ecol. 2014. V. 67. P. 907–918.
<https://doi.org/10.1007/s00248-014-0383-8>
 39. Qasim S., Gul S., Hussain M. Sh., Fayyaz H., Sarfraz A., Muhammad I.A., Gulbano R., Muhammad Y., Shah Q.S. Influence of grazing enclosure on vegetation biomass and soil quality // Int. Soil Water Conserv. Res. 2017. V. 5. № 1. P. 62–68.
<https://doi.org/10.1016/j.iswcr.2017.01.004>
 40. Reyes-Ortigoza A.L. Características de la actividad enzimática y el humus en suelos de chinampa // Characteristics of enzymatic activity and humus in chinampa soil. 2019. V. 37. № 4. P. 339–349.
<https://doi.org/10.28940/terra.v37i4.487>
 41. Utobo E.B., Tewari L. Soil enzymes as bioindicators of soil ecosystem status // Appl Ecology. Environ. Res. 2015. V. 13/1. 147–169.
https://doi.org/10.15666/aeer/1301_147169
 42. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome. 2014. 181 p.
 43. Zhang X., Zahng W., Sai X., Chun F., Li X., Lu X., Wang H. Grazing altered soil aggregates, nutrients and enzyme activities in a stipa kirschii steppe of Inner Mongolia // Soil Till. Res. 2022. V. 219. P. 105327.
<https://doi.org/10.1016/j.still.2022.105327>

Assessment of Changes in the Biological Activity of Mountain Meadow-Steppe Soils of Pastures of Different Stages of Digression in the Central Caucasus

F. V. Gedgafova¹, O. N. Gorobtsova¹, T. S. Uligova¹, N. L. Tsepkova¹, E. M. Khakunova¹,
K. Kh. Daova¹, and R. Kh. Tembotov^{1, 2, *}

¹*Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories, Russian Academy of Sciences, Nalchik, 360051 Russia*

²*St. Petersburg State University, St. Petersburg, 199034 Russia*

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

The indicators of biological activity (humus content and reserves, microbial biomass carbon content and reserves, activity of hydrolase and oxidoreductase class enzymes) in the upper horizons (0–10 cm) of mountain meadow-steppe soils of the Central Caucasus (Kabardino-Balkaria) were determined at different stages of pasture digression (D1, D2, D3). It was found that the values of controlled soil parameters in conditions of weakly (D1) and moderately disturbed (D2) meadow phytocenoses did not significantly differ ($t < 1.97$; $P > 0.05$). Statistically significant decreases ($t > 2.95$; $P < 0.05$) in biological parameters were revealed in soils of severely disturbed meadow steppes (D3) compared with less damaged meadows (D1 and D2). Based on the totality of the studied indicators of biological activity, an integral indicator of the ecological and biological state of soils (IEBSS) is calculated, reflecting the overall level of biological activity of the studied soils at different stages of digression of meadow-steppe communities. There was a decrease in the IEBSS of moderately grazed (D2) and overgrazed (D3) meadows relative to the values of the conditional standard (D1) by 11 and 45%, respectively. The obtained results of the biological state of mountain meadow-steppe soils are used for monitoring studies aimed at assessing the degree of change in the soil and vegetation cover of mountain pasture ecosystems.

Keywords: subalpine meadows, pastures, humus, microbial biomass carbon, enzyme activity, Mollic Leptosols Eutric