

**БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
Кафедра почвоведения
и земельных информационных систем**

**Н. В. Клебанович
И. А. Ефимова
Д. А. Чиж**

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

**Учебные материалы по спецкурсу
«Биофизика почв»
для студентов
специальности 1-01 02 01 «География»**

**МИНСК
2018**

УДК 631.43
ББК 40.3я73
К48

Рекомендовано
советом географического факультета
23 января 2018 г., протокол № 5

Р е ц е н з е н т
кандидат географических наук, доцент *С. И. Кузьмин*

Клебанович, Н. В.
К48 Биология почв : учеб. материалы по спецкурсу «Биофизика почв»
для студентов специальности 1-01 02 01 «География» / Н. В. Клеба-
нович, И. А. Ефимова, Д. А. Чиж. – Минск : БГУ, 2018. – 46 с.

В издании изложены современные представления обо всех основных группах организмов, составляющих почвенную биоту. Описываются не только явления, но и расшифровываются механизмы протекающих в почве процессов, их биохимическая сущность, рассматриваются процессы и явления, которые составляют область исследований генетического почвоведения.

УДК 631.43
ББК 40.3я73

© БГУ, 2018

ВВЕДЕНИЕ

Жизнь на нашей планете поддерживают два основных процесса – создание нового органического вещества за счет фотосинтеза и его последующее ступенчатое разложение. Первый осуществляется главным образом высшими растениями, второй – микроорганизмами в почве. Биология почвы, изучающая мир почвенных обитателей и процессы, которые они вызывают, связывает воедино отдельные звенья этого биологического круговорота веществ. Биология почв не только описывает явления, но и расшифровывает механизмы протекающих в почве процессов, их биохимическую сущность. Биология почвы имеет свои объекты исследования, специфические проблемы и арсенал необходимых методов.

Истоки зарождения биологии почвы прослеживаются в конце прошлого и начале нашего века, когда был заложен фундамент двух наук – почвоведения и микробиологии.

В. В. Докучаев первый связал процессы почвообразования с деятельностью почвенных микроорганизмов. В работах В. В. Докучаева была изложена новая методология – генетический подход к изучению почвы с учетом не отдельных тел и факторов, а всего комплекса в целом. Начиная с работ В. В. Докучаева и его талантливого ученика В. И. Вернадского, почва всегда считалась компонентом еще более сложной природной системы – биогеоценоза и биосферы в целом. Итогом работ В. В. Докучаева было создание учения о зонах природы, получившее развитие в трудах Б. Б. Полынова, создавшего геохимию ландшафта и учение о коре выветривания, в котором он отводил большую роль деятельности микроорганизмов. Он писал, что именно в почвах сосредоточена геологическая работа живого вещества. Почва отличается от породы биогенной аккумуляцией элементов.

В. И. Вернадский, разрабатывая основы биогеохимии – науки о биосфере, рассматривал деятельность живых организмов в их совокупности с точки зрения геологического эффекта и считал ее самой могучей силой на земной поверхности. Именно благодаря этой деятельности была создана на Земле азотно-кислородная атмосфера, произошло изменение состава гидросферы и литосферы. Он впервые отнес почву в разряд биокосных систем.

1. ПОЧВА КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ

Биогеоценоз – понятие, введенное В. Н. Сукачевым в 1940 г. – это «совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов, почвы и гидрологических условий), имеющих свою особую специфику взаимодействий слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы и, представляющая собой, внутренне противоречивое единство, находящееся в постоянном движении, развитии». Таким образом, биогеоценоз слагается из живой и неживой частей: биоценоза и биотопа. Границы наземных биогеоценозов определяются обычно по растительным компонентам. В отличие от экосистемы биогеоценоз – понятие пространственно более определенное. Экосистемой может быть капля воды, лист растения с находящимися на нем микроорганизмами и т. п.

Почва – обязательный компонент всех наземных биогеоценозов, это основа, связывающая в единую функционирующую систему все остальные компоненты БГЦ. Как естественноисторическое биокосное тело почва обладает целым рядом свойств, которые можно разделить на две группы. К первой относятся признаки устойчивые, которые «записаны» в почвенном профиле и сохраняются после изъятия почвы из среды. Это свойства консервативные, сравнительно мало изменяющиеся во времени. Вторая группа – признаки динамические, связанные с режимами (температурный, водный, воздушный). Они определяются современными условиями и тесно связаны с экологией почвообитающих организмов.

С позиции экологии почвенных организмов почва – это их среда жизни, местообитание. Однако если для макроорганизмов почва предстает как целостная среда разной плотности сложения, для мезофауны – как система пор и пещер, заполненных водой (раствором) или воздухом, то для микроорганизмов почва представляет собой сложную, гетерогенную систему микросред с резко противоположными условиями даже в одном микролокусе. В любом, даже самом мелком, агрегате почвы на поверхности могут быть одни условия аэрации, влажности, pH, наличия доступных элементов питания, а внутри – совершенно иные. Поэтому усредненные показатели таких свойств почв, как содержание гумуса, pH, ОВП, имеют разное значение при изучении условий жизни в почве корневых систем растений, крупных и средних животных или микроорганизмов. В отличие

от макрообитателей почв, среди микроскопических геобионтов в почве можно найти представителей разных жизненных форм – гидробионтов, аэробиионтов и обитателей твердой фазы.

Наиболее характерная особенность жизни микроорганизмов в почве – их адсорбция. Они закреплены на поверхности почвенных частиц, на органических остатках, на живых корнях растений. Это состояние иначе называют иммобилизацией. По отношению к общей поверхности почвы микроорганизмы занимают лишь сотые или десятые доли процента, они не составляют единой непрерывной пленки, а располагаются небольшими колониями в микроочагах. Колонии микроорганизмов обычно разобщены, и взаимодействие между ними осуществляется не в рамках всей почвенной системы, а в отдельных локусах.

Другой особенностью почвенного микронаселения можно считать то, что большая часть его представителей находится в почве в неактивном состоянии, в виде покоящихся спор, цист, хламидоспор, других анабиотических структур или вегетативных клеток в стадии поддержания, но не размножения. Вместе все они составляют общий микробный запас, или пул, обеспечивающий гомеостаз системы – равновесное содержание гумуса, физиологически активных веществ, уровня минеральных и органических веществ, степень разрушения минералов, определенные физические и химические параметры. Микробный пул поддерживается постоянным поступлением доступных веществ из живых растений (в виде корневых выделений) или из почвенных хранилищ – из гумуса, за счет наличия в почве запаса иммобилизованных внеклеточных гидролитических ферментов. Каждая почва характеризуется определенным пулом микроорганизмов и их метаболитов, главным образом ферментов. При этом среда отбирает, а организмы оказывают средообразующее действие.

На **распределение микроорганизмов в почвенном профиле** оказывает влияние, в первую очередь, запас органического вещества. Как правило, профильное распределение микроорганизмов соответствует содержанию гумуса по горизонтам почвы: наибольшая их численность обнаруживается в верхних органогенных слоях, а с глубиной она убывает более или менее резко в зависимости от типа почвы. При сильном летнем иссушении почвы максимум численности может быть обнаружен на некоторой глубине, где сохраняется влага.

Водоросли обычно сосредоточены в верхних 5 см почвы и особенно на поверхности. Грибы очень четко связаны с распределением органического вещества. В глубоких минеральных горизонтах почвы преобладают

олиготрофные группировки бактерий и обычные дрожжи рода *Lipomyces*. Простейших, как правило, больше находятся в верхних горизонтах почв.

Большое влияние на распределение и перемещение организмов в почвенных слоях оказывают корни растений. Они служат источником органических веществ, и на их поверхности обитает гораздо больше микроорганизмов, чем в окружающей почве.

Перемещение организмов в почвенном профиле может быть активное и пассивное. Активно передвигаются все животные и растущие корни растений. Микроскопические животные, простейшие, передвигаются по почве во влажной среде, по системе капилляров, заполненных водным раствором. Многие бактерии, обладающие жгутиками, также активно передвигаются в системе водных пленок, пор и капилляров. Они обладают таксисами.

Хемотаксис – это движение одноклеточных организмов или подвижных клеток многоклеточных в ответ на химический раздражитель. Движение по градиенту концентрации называется положительным хемотаксисом, а против градиента, соответственно, отрицательным. К хемотаксису способны разнообразные бактерии, одноклеточные водоросли, простейшие, а также подвижные клетки многоклеточных организмов: сперматозоиды, макрофаги и другие. Положительный хемотаксис вызывают вещества-аттрактанты, а отрицательный – репелленты. Для одноклеточных организмов аттрактантами являются различные питательные вещества – сахара, аминокислоты и прочее, а репеллентами – все те соединения, которые представляют опасность, например, щелочи, спирты, кислоты.

Направление хемотаксиса зависит не только от градиента, но и от абсолютных показателей концентрации определенного вещества. Например, хлорид натрия вызывает положительный таксис в слабом и отрицательный – в концентрированном растворах.

Выделяют также аэротаксис – реакция на аэрацию, фототаксис – на свет. Скользящие бактерии, гифы грибов и актиномицетов перемещаются на небольших пространствах по поверхности плотного субстрата. Некоторые водоросли и миксомицеты имеют подвижные стадии клеток со жгутиками, которые обеспечивают им расселение по влажным поверхностям и каналам почвенной системы. Грибы и актиномицеты образуют споры размножения, имеющие гидрофобные покрытия. Благодаря этому они сосредотачиваются на поверхности водных капель и пленок, выносятся в верхние слои и при высыхании разносятся воздушными течениями. Пассивное перемещение микроорганизмов происходит с почвенными животными, а также с почвенной влагой и с корнями растений.

Сапротрофный комплекс организмов сосредоточен главным образом в подстилке и почве. Это – разлагатели мертвого растительного опада, корневого отпада, трупов животных, микробных клеток. Микроорганизмы, живущие на поверхности растений, обычно называют эпифитными. Эпифиты выполняют функции «мусорщиков», питаются выделениями листа.

Корневые микроорганизмы разделяются на ризоплановые, клубеньковые и микоризообразователи. На поверхности корня, в ризоплане, преобладают неспоровые грамотрицательные бактерии. Многие из них обладают способностью фиксировать азот и проводить денитрификацию. Корни выделяют, по меньшей мере, 10 разных сахаров, больше всего глюкозы и фруктозы, а также аминокислоты, органические кислоты, физиологически активные соединения. Поверхность корня покрывается слизистыми выделениями (муцигель). Все это – хорошая пища для микроорганизмов, поэтому в ризоплане численность микроорганизмов в тысячи раз большая, чем в почве. Микроорганизмы образуют на поверхности корня микроколонии, а в некоторых местах – почти сплошные пленки.

Клубеньковые бактерии живут свободно в почве, в ризосфере, в ризопласте, а на бобовых растениях проникают через корневые волоски в клетки корня и вызывают их разрастание с образованием клубеньков. Ризоплановые бактерии, ассоциированные с корнем, и клубеньковые бактерии оказывают сильное влияние на азотный баланс растения.

Грибы образуют на корнях растений обростания, называемые микоризой – грибокорень. Грибы по-разному вступают в связь с корнем. Микоризу имеют почти все растения: деревья, кустарники, травы. Благодаря микоризе корни лучше поглощают из почвы влагу и минеральные элементы питания. Особенно важна роль микоризы в снабжении растений доступными формами фосфора. Под покровом микоризных грибов на корне поселяются азотфиксирующие бактерии, снабжающие растение азотом.

Микроорганизмы не только вступают в непосредственный контакт с корнем, но и, обитая в зоне его действия, так или иначе влияют на рост и развитие растений. Та часть почвенной среды, которая примыкает к корню и испытывает воздействие корневых выделений, называется ризосферой. В ризосфере микроорганизмы более многочисленны, чем в зоне вне корня. Было введено понятие «ризосферного эффекта», сущность которого заключается в воздействии корня на увеличение численности микроорганизмов в ризосфере сравнительно с контролем. Ризосферный эффект увеличивается с глубиной, где численность микроорганизмов в почве резко падает, а в ризосфере остается на высоком уровне. Ризосферный эффект в дерново-подзолистой почве под пшеницей на глубине 40–50 см может

быть равным 2000. По срокам вегетации растений состав микроорганизмов в ризосфере меняется. К концу вегетации в ризосфере обычно резко увеличивается количество целлюлозоразрушающих микроорганизмов.

2. ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ФАЗ ПОЧВ И ТЕМПЕРАТУРЫ НА МИКРООРГАНИЗМЫ

Твердая часть почвы имеет наибольшее значение как местообитание микроорганизмов. На поверхности почвенных частиц сосредоточены основные запасы питательных веществ: гумус, органо-минеральные коллоиды, катионы Ca, Mg и др. Их концентрация здесь значительно выше, чем в почвенном растворе. Попытка создавать питательные среды для почвенных микроорганизмов, исходя из содержания веществ в почвенном растворе, теоретически неверна, так как это не соответствует условиям их жизни в естественной среде. Тот факт, что микроорганизмы фиксируются на поверхности частиц, имеет большое значение для их жизнедеятельности: адсорбированным клеткам, выделяющим экзоферменты, легче использовать субстрат, к которому они прикреплены. От 80 до 90% бактериальных клеток в почве удерживаются на поверхности или внутри почвенных агрегатов. В межагрегатных пространствах живут микроорганизмы представители почвенной микрофауны. Нематоды имеют наибольшую подвижность в случае, когда поровые пространства между агрегатами частично заполнены водой.

Твердая фаза обеспечивает мозаичность и гетерогенность почвы как среды обитания. В состав ее входят главным образом минеральные соединения, представленные мелкими частицами вторичных и первичных минералов, имеющих колоссальную поверхность: глинистые минералы — до 200 м²/г. Адсорбция клеток на этих поверхностях предотвращает их вымывание. Адсорбированное состояние повышает устойчивость микроорганизмов к воздействию неблагоприятных факторов и способствует сохранению постоянства процессов круговорота веществ в почве.

Почвенный раствор, составляющий жидкую часть почв, заполняет капилляры и образует водные пленки вокруг почвенных частиц. При насыщении почвы влагой до полной влагоемкости все поры и пространства заняты раствором, за исключением пор с «защемленным воздухом». Такое состояние почвы способствует развитию анаэробных процессов.

Большое значение для развития почвенных микроорганизмов имеют размеры капилляров, заполненных водой. В тонких капиллярах микроорганизмы не размножаются и не метаболизируют.

Микроорганизмы развиваются при наличии в почве определенного количества влаги. Имеет значение и концентрация почвенного раствора. В среднем она составляет 0,05–0,5 г/100 мл, летом концентрация увеличивается за счет интенсивного испарения влаги с поверхности почвы, к осени – уменьшается. В составе почвенного раствора есть минеральные, органо-минеральные и органические вещества. Их соотношение неодинаково в почвах разных типов, оно меняется также по горизонтам и по сезонам года. В подзолах и болотных почвах органические вещества преобладают, в черноземах примерно равное соотношение органических и минеральных веществ, а в каштановых и сероземах больше минеральных веществ, чем органических. В верхних горизонтах, как правило, концентрация органических веществ выше, чем в нижних. Из минеральных веществ в минимуме обычно находятся азот и фосфор. Калий входит в состав твердой части почвы. Большое значение для развития растений, животных и микроорганизмов в почве имеет содержание микроэлементов в почвенном растворе. Так, молибден усиливает азотфиксацию, уран и радий в малых дозах оказывают стимулирующее действие на микроорганизмы, бор активизирует нитрификацию, цинк, марганец и мышьяк влияют на развитие простейших, а тяжелые металлы (кадмий, свинец, ртуть) снижают фиксацию азота и тормозят рост многих микроорганизмов.

Среди органических веществ почвенного раствора есть такие, которые оказывают действие в малых концентрациях. Это физиологически активные соединения, вырабатываемые микроорганизмами почвы или поступающие вместе с корневыми выделениями: витамины, ферменты, ауксины, гиббереллины и др. Больше всего их в зоне ризосферы.

С почвенным раствором связано понятие осмотического давления. Оно колеблется в среднем от 50 до 500 кПа. Чем суше почва, тем выше осмотическое давление почвенного раствора. Черноземы, солонцы, солончаки развивают давление до 10 000 кПа, в болотных почвах оно наиболее низкое. Среди микроорганизмов, живущих в почвах с высоким осмотическим давлением почвенного раствора, встречаются галотолерантные и галофильные формы. Широко распространенные почвенные бактерии дают в таких условиях экотипы. В почвах Средней Азии процесс аммонификации не останавливается при осмотическом давлении почвенного раствора вплоть до 8 000 кПа, а нитрификация при таких условиях прекращается.

Почвенный воздух находится в почвенных порах, не заполненных водой. Содержание воздуха в почве зависит от ее влажности: газ и вода в почве – антагонисты, особенно в бесструктурной почве. Роль почвы в газовом обмене земной коры и в состоянии атмосферы огромна. Почвы – это мощный регулятор газового состава атмосферного воздуха. При газообмене между почвой и атмосферой обычно идет выделение CO_2 и поглощение O_2 . Это так называемое «дыхание почвы», следствие минерализации микроорганизмами органических веществ. При обмене с атмосферой из почвы постоянно выделяется помимо CO_2 метан (на его образование идет 1% разлагающегося органического вещества), водород, азот, окислы азота, окись углерода (угарный газ) и летучие органические соединения. Почвенный воздух содержит в 10–100 раз больше углекислого газа и значительно меньше кислорода. Концентрация азота мало отличается от атмосферного.

Почвенный воздух всегда содержит пары воды. Это имеет существенное значение в перераспределении воды по отдельным микрозонам и в выравнивании потенциала влаги по всей почвенной массе. Снабжение почвенных микроорганизмов газообразной водой – важный фактор в создании благоприятных условий для их развития.

Многие почвенные микроорганизмы хорошо переносят высокие концентрации CO_2 . Например, для почвенных цианобактерий оптимальным является содержание 1% CO_2 , а некоторые из них прекращают рост только при 12% CO_2 и выше. В почве происходит селекция устойчивых к CO_2 микробов.

Микрозональность почвы создает возможность одновременно развиваться в небольших участках аэробным и анаэробным организмам. В одном агрегате существует градиент концентрации кислорода при переходе от поверхности агрегата к его внутренним частям. Благодаря выделяющимся газам осуществляется связь микрозон между собой, так как газовая фаза наиболее подвижная фаза.

Из внешних факторов, не связанных с состоянием почвенных фаз, но оказывающих существенное влияние на развитие почвообитающих организмов, следует выделить температуру. В почвах разных экосистем относительный поток тепла резко различается в отношении суточных и сезонных колебаний. В пустынных ландшафтах, например, в Каракумах, температура поверхности почвы может превышать 70° , а суточный размах колебаний температуры достигает 50° , снижаясь на глубине 20 см до 1° . Сезонные колебания, в отличие от суточных, охватывают весь профиль почвы. В криосолях имеется мерзлотный горизонт, который сильно влияет на тем-

пературный режим этих почв. Корни растений в этот горизонт не проникают, поэтому в толще почвы растительных остатков мало. Процессы гумификации замедлены, идет накопление торфяной массы. Суточные колебания невелики, а сезонные имеют большой размах.

Температура влияет на скорость биохимических реакций и ограничивает рост. В температурном диапазоне роста каждого организма можно выделить три зоны – минимальную, оптимальную и максимальную. Эти зоны могут сдвигаться в зависимости от других факторов, и в первую очередь от влажности. Известное явление констелляции факторов заключается в том, что в совокупном виде действие факторов проявляется иначе, чем в отдельности. Так, в условиях оптимальной влажности организмы иначе реагируют на изменения температуры, чем при недостатке или избытке влаги. По отношению к температуре выделяют мезофильные, термофильные, психрофильные и термотолерантные группировки. Большинство почвенных микроорганизмов – мезофилы с оптимумом роста 26–30°. Среди актиномицетов и бактерий есть термофилы, минимальная температура роста которых лежит выше 30°, а оптимальная – 50–60°. Некоторые бактерии способны развиваться при температуре 80° и даже выше. Дрожжи – наиболее низкотемпературная группа почвенных организмов. Оптимум для них 12–15°, а выше 18–20° они прекращают рост. При определенном составе среды факторы они могут развиваться даже при отрицательных температурах до –10°.

3. ПОЧВЕННАЯ БИОТА

Понятие о многообразии живого мира долгое время ограничивалось делением его на два царства: растительных и животных организмов, соответственно флору и фауну Земли. Это представление шло от Аристотеля и было «узаконено» в «Системе природы» К. Линнеем. Основные разграничительные признаки этих царств заключались в типе питания (гетеротрофном и голозойном (заглатывание твердых частиц) – у животных, автотрофном и осмотротрофном (поглощение пищи поверхностью тела) – у растений); наличии ригидной (неподатливой) клеточной стенки (у растений) или ее отсутствии (у животных); подвижном или неподвижном образе жизни. При детальном изучении одноклеточных микроскопических организмов возникли затруднения при разделении их на животных и растений: у некоторых обнаружились комбинации признаков, свойственных представителям как того, так и другого царства. Например, некоторые одноклеточные

жгутиковые содержат хлорофилл и способны к фотосинтезу как растения, в то же время по характеру организации клетки они должны быть отнесены к простейшим.

Поворотом в представлениях о многообразии и эволюции живого мира было установление различий в тонком строении всех клеток, открытие прокариотического и эукариотического (клетки содержат ядра) типа клеточной организации. Разрыв между Procaryota (доядерными организмами) и Eucaryota (истинными ядерными) оказался значительно большим, чем различия между растениями и животными. При этом царство протистов оказалось разделенным: бактерии и синезеленые водоросли отошли к прокариотам, а простейшие, грибы и остальные водоросли – к эукариотам.

Если исходить из двух главных характеристик живого – типа питания и типа строения, – то их разные сочетания проявляются в существующих на Земле 7 группах организмов, 4 царствах живой природы (табл. 1).

Таблица 1

Царства живой природы

Тип строения	Тип питания			Размерные группы
	Фото-трофный	Осмо-трофный	голозойный	
	Растения		Животные	Макро,
Одно-и многоклеточные, эукариоты	Водоросли	Грибы	Простейшие	Мезо, микро,
Преимущественно одноклеточные, прокариоты	Циано-бактерии	Бактерии и актиномицеты		Микро, ультра-микро,
	Продуценты	Редуценты	Консументы	

1. Растения (Plantae) объединяют фотосинтезирующие организмы-эукариоты (от одноклеточных водорослей до сосудистых растений с тканевым строением тела). Первичные продуценты органических веществ.

2. Животные (Animalia) объединяют эукариотические организмы с голозойным типом питания от одноклеточных простейших до сложных организмов с тканевым строением тела и наличием специализированных органов. Потребители органических веществ на разных трофических уровнях.

3. Грибы (*Mycota*) – эукариотические организмы с осмотрофным типом питания, одноклеточные и мицелиальные, иногда образующие ложные ткани. Они главные разлагатели органических веществ.

4. Прокариоты (*Procarvotae*) – доядерные микроорганизмы, преимущественно одноклеточные и мицелиальные. По типу питания делятся на две группы: фототрофные и осмотрофные (иначе – автотрофы и гетеротрофы). Соответственно в экологических цепях выступают в роли либо продуцентов, либо редуцентов.

В почве обитают все представители мира живой природы. В почвенной среде развиваются корневые системы высших растений, низшие растения – водоросли – живут на поверхности почвы и в верхних слоях почвенной толщи. Животные различных размерных групп по-разному используют почву в качестве местообитания. Одни живут в ней постоянно, заселяя ее поры, межагрегатные пространства и водные пленки; другие проделывают в почве ходы, норы и пещеры, сильно изменяя ее сложение; третьи только временно уходят в почву, используя ее как убежище или место, где проходит стадия зимнего покоя. Простейшие проявляют свою активность главным образом в водной фазе почвы. Микроскопические организмы – грибы, бактерии, актиномицеты – прикрепляются к поверхности почвенных частиц и образуют на них более или менее сложные разрастания – колонии.

Вся совокупность живых обитателей почвы получила название почвенной биоты. Этот термин не имеет таксономического значения и не несет какой-либо экологической нагрузки (рис. 1).

Биота – это сборное понятие для всего комплекса живущих в почве организмов, называемых иногда эдафоном. Этот комплекс чрезвычайно разнообразен и различен в почвах разных типов.

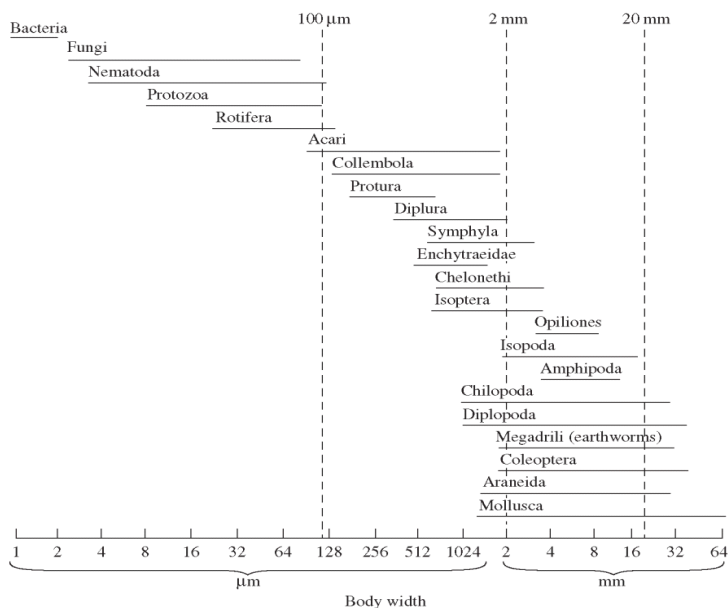


Рис. 1. Размер почвенной биоты (по Свифту, 1979)

4. ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

Высшие растения составляют ядро наземных биогеоценозов. Биологический круговорот на нашей планете начинается с продукции органического вещества. Он включает поступление элементов из почвы и атмосферы в растения, биосинтез ими полимерных веществ и последующее разложение мертвых остатков микроорганизмами с возвращением элементов в почву и атмосферу. В результате биологического круговорота происходит обогащение почвы органическим веществом, азотом, элементами минерального питания, которые вновь поступают в растения. Биологический круговорот в разных природных зонах различен и классифицируется по комплексу показателей: биомассе растений, опаду, подстилке, количеству закрепленных элементов и т. д. (табл. 2).

Таблица 2

**Показатели биологического круговорота в разных природных зонах
(по Л. Е. Родину и Н. И. Базилевич, сокр., 1965).**

Показатели	Тундра		Лесная зона		Степи		Пустыни	
	Арктическая	Кустарничковая	Ельник	Дубрава	Луговая	Сухая	Полукустарничковая	Эфемеро-полукустарничковая
Биомасса, ц/га	50	280	3000	4000	250	100	43	125
Доля корней, %	70	83	22	24	68	85	До 90	До 90
Опад, зеленые части, ц/га	2,6	9	30	40	80	15	1	18
Подстилка, ц/га	35	835	300	150	120	15	—	—
Подстилка: опад	14	92	10	4	1,5	1	—	—

Общая биомасса наиболее высока в лесной зоне, а доля подземных органов в лесах наименьшая. В этой зоне, особенно в хвойных лесах, значительная часть органических веществ накапливается в форме подстилки. Однако отношение подстилки к опадку не достигает высоких величин из-за активной его переработки в результате деятельности микроорганизмов.

По сравнению с лесной зоной в тундре и пустынях, т. е. в крайних для жизни условиях, создается относительно небольшая биомасса с высокой пропорцией подземных органов, достигающей 90% в пустынной зоне. Накопление мертвых растительных остатков достигает максимальных величин в тундре и почти отсутствует в пустыне. Отношение подстилка/опад в подзоне кустарничковых тундр наибольшее, что свидетельствует о слабо идущих процессах разложения опада.

Корневые системы растений оказывают влияние на физические и химические свойства почв, на ее биологическую активность. Они изменяют структуру, создают порозность, влияют на аэрацию, вызывают сдвиги в равновесии почвенных растворов, участвуют в разложении минералов, снабжают почвенные микроорганизмы источниками органического питания. Благодаря корневым системам происходит биогенная аккумуляция и дифференциация веществ в почвенном профиле. Корнями растений питаются некоторые почвенные беспозвоночные (клещи, нематоды), на корнях развиваются грибы, образующие микоризу, с клетками корня вступают в симбиоз бактерии, что приводит к формированию клубеньков.

Очень важным для почвенной биологии является вопрос о количестве и химическом составе корневых выделений растений, так как именно процесс прижизненной экскреции органических веществ через корни определяет интенсивность развития микроорганизмов в корневой зоне растений и активность важных биохимических процессов. В частности, на поверхности и вблизи корней (в ризоплане и ризосфере) сосредоточены микроорганизмы, осуществляющие главные звенья круговорота азота – процессы азотфиксации и денитрификации.

5. ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ

Большинство почвенных водорослей – микроскопические организмы. В отличие от других микроорганизмов, водоросли можно легко заметить невооруженным глазом при их обильном развитии на почве: они образуют зеленые и синезеленые корочки, пленки, войлокообразные налеты на поверхности влажной почвы.

Такое явление получило название «цветения почвы». Чаще оно бывает весной, когда много влаги, почва еще не покрыта растениями, а поверхность ее согревается солнцем. В этот период на 1 см² поверхности почвы может развиваться до 20 млн. клеток, а биомасса их достигает 1500 кг/га (табл. 3). Водоросли активно заселяют поверхности скал, стволы деревьев и различные сооружения, если есть условия конденсации на этих поверхностях влаги. В лесу водоросли сосредоточены в подстилке, где их значительно больше, чем в нижележащих почвенных горизонтах.

Почвенные водоросли обнаруживаются во всех почвах. При этом численность и биомасса их сильно варьируют в одной и той же почве в зависимости от влажности, солевого режима и условий освещения. Количество водорослей составляет от 5 тыс. до 1,5 млн./г, достигая максимальных значений на почвах, не занятых сплошным покровом высших растений, например, в корковом солончаке, на такыре. Биомасса их в дерново-подзолистой почве колеблется в пределах 40–300 кг/га в слое 0–10 см и значительно выше в пахотных почвах по сравнению с лесными (табл. 3).

Таблица 3.

Количество и биомасса важнейших групп микробов

Источник	по Chesworth W., 2008		по Jhonson C., 2009	по Brady, 1974	
Показатели	Количество на 1 г почвы	Биомасса, кг с.в./га	Биомасса, фунтов живого веса/акр	Количество на 1 г почвы	Биомасса, кг с.в./га
Вирусы	10^{10} - 10^{11}				
Бактерии	10^8 - 10^9	300-3000	1000		
Актиномицеты	10^7 - 10^8	300-3000	1000		
Грибы	10^5 - 10^6	500-5000			
Водоросли	10^3 - 10^6	10-1500	100		
Простейшие	10^3 - 10^5	5-200	200	10^4 - 10^5	
Нематоды			50		
Насекомые			100		
Черви			1000		
Корни растений			2000		

Продуктивность водорослей в наземных биогеоценозах, несравнимо меньшая, чем высших растений, однако их биомасса исключительно подвижна, она быстро накапливается при благоприятных условиях и становится пищей для других почвенных микроорганизмов и беспозвоночных животных. Функция водорослей как продуцентов органического вещества особенно важна в начинающих свое развитие биогеоценозах: в горных районах, на вулканических породах, на рекультивируемых землях.

Питание водорослей отличается от всех других почвенных микроорганизмов тем, что водоросли – фотосинтезирующие организмы и в огромном большинстве своем не нуждаются в готовых органических веществах. В глубоких горизонтах почвы некоторые водоросли способны переключаться на гетеротрофный обмен и поглощают растворенные органические вещества.

Общее количество видов водорослей, найденных в почвах, приближается к 2000. Среди почвенных водорослей приблизительно поровну синезеленых и зеленых (по 500 видов), далее идут диатомовые (около 300 видов), желтозеленые (более 150) и очень мало эвгленовых и пирофитовых.

Сине-зеленые водоросли (цианобактерии). По образу жизни и жизненным формам сине-зеленые более близки к водорослям, чем к бактериям, это единственные прокариоты, осуществляющие фотосинтез с выделением кислорода.

Физиологические особенности сине-зеленых водорослей проявляются в сочетании таких процессов, как фотосинтез с выделением кислорода, отсутствие истинного дыхания, способность к азотфиксации и переключение с фототрофного на гетеротрофный обмен. Среди сине-зеленых водорослей есть крайние термофилы, и крайние термофобы. Сине-зеленые водоросли часто выступают пионерами заселения мест с экстремальными для жизни условиями. Многие из них вступают в ассоциацию с грибами, образуя лишайники.

Зеленые водоросли – самый обширный отдел водорослей Chlorophyta, которые обычны среди почвенной биоты. Они легко узнаются по чисто-зеленому цвету, хотя не образуют, как сине-зеленые, больших поверхностных корочек, пленок и другого типа разрастаний. Их отдельные клетки или нитчатые талломы распределяются в верхнем слое почвенной толщи и иногда придают почве зеленоватый оттенок. По морфологии клетки и организации таллома зеленые водоросли очень разнообразны (рис. 2). Одноклеточные формы (порядок Chlorococcales) бывают круглыми, серповидными, веретеновидными; иногда они собраны в агрегаты из 3–4 клеток. Размножаются зеленые водоросли делением, образованием бесполовых спор – неподвижных (автоспоры) и подвижных (зооспоры).

Желтозеленые водоросли – менее разнообразны, но не менее многочисленны в почве, чем зеленые. Они часто вызывают «цветение» на торфе. Желтозеленые водоросли представлены в почве одноклеточными и нитчатыми формами.

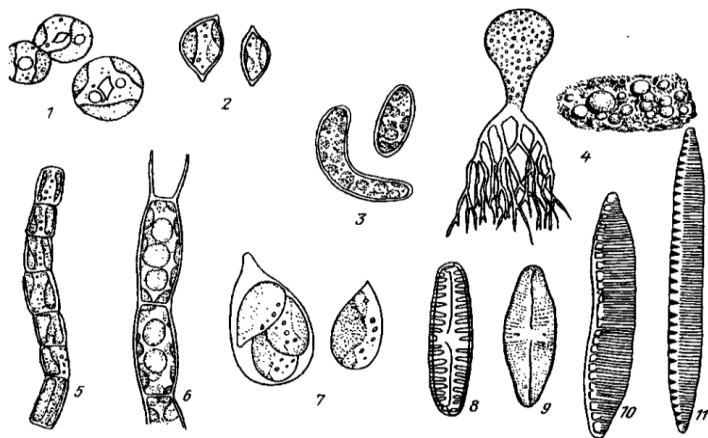


Рис. 2. Почвенные водоросли

желтозеленые (1–7) и диатомовые (8–11) водоросли: 1 – *Pleurochloris magna*, 2 – *Characiopsis minutissima*, 3 – *Bumillariopsis brevis*, 4 – *Botrydium granulatum*, 5 – *Heierothrix exilis*, 6 – *Tribonema vulgare*, 7 – *Monodus acuminata*, 8 – *Pinnularla borealls*, 9 – *Navicula mutica*, 10 – *Hantzschia atnphioxys*, 11 – *Niizschia hantzschiana*

Диатомовые водоросли. Название их – Diatomeae – происходит от латинских слов «di» – два и «toma» – делить, т. е. разделенные на два. Это связано со своеобразным строением их оболочки, которая состоит из двух половин. Между двумя створками их «раковинки», построенной из кремнезема, проходит шов (поясок) с узелками. Через этот шов протопласт может соприкасаться с субстратом, и клетка передвигается по нему благодаря особому току протоплазмы. Клеточные оболочки имеют характерный для каждого вида рисунок, благодаря которому эти водоросли легко идентифицировать. Так как их панцири, пропитанные кремнеземом, сохраняются в почве очень долго, то по ним пытаются определить возраст отложений. Хроматофоры диатомей имеют бурый или желтоватый цвет. Все диатомовые водоросли – одноклеточные формы.

6. ПОЧВЕННЫЕ ЖИВОТНЫЕ. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Создаваемая растениями-продуцентами масса органического вещества поступает в биологический круговорот, отчуждаясь частично «на корню» животными-фитофагами а затем после отмирания включается в цепи питания различных разлагателей-редуцентов, среди которых животные составляют значительную долю, хотя основные разрушители органического вещества – это грибы и бактерии.

Представления относительно роли почвенных животных в круговороте веществ и почвообразовательных процессах неоднократно менялись. Первое, на что обратили внимание – механическое воздействие животных на почву. Ч. Дарвин писал о том, что черви задолго до плуга рыхлили землю. Сейчас хорошо известно, что этим далеко не исчерпывается воздействие животных на среду обитания.

Почвенные животные оказывают существенное влияние на химизм почв, на образование гумуса, на структурные свойства, биологическую активность и в целом на почвенное плодородие. Животный мир почв, его состав и численность отдельных групп, роль и значение почвенных животных в природных процессах и в народнохозяйственной практике изучает почвенная зоология.

Все животные, обнаруживаемые в почвах, делятся на три группы: **геобионты** – постоянные обитатели почв (например, дождевые черви, многоножки, ногохвостки); **геофилы**, живущие в почве лишь на протяжении части жизненного цикла (личинки хрущей, шелкоунов) и **геоксены**, которые лишь временно укрываются в почве (например, вредная черепашка, некоторые насекомые).

У геобионтов и геофилов развиваются различные приспособления к почвенной среде обитания. Общебиологические адаптации выражаются в особом ритме жизненных циклов, сроках размножения, миграциях и таксисах. У представителей мезо- и макрофауны наблюдаются также адаптации морфологического порядка: изменение формы конечностей, редукция органов зрения, уменьшение размеров тела. Деление на размерные группы (нано-, микро-, мезо- и макрофауну) удобно при рассмотрении взаимодействия животных со средой обитания, с почвой. Мелкие животные, имеющие микроскопические размеры и составляющие основу нано- и микрофауны, – это одноклеточные простейшие, а также коловратки, нематоды и

тихоходки, которые живут большей частью в водной фазе почвы, в пленках и капиллярах и по сути своей являются не столько гео-, сколько гидробионтами. В табл. 4 представлено биологическое разнообразие почвенной фауны.

Таблица 4

Биологическое разнообразие почвенной фауны

	общее название	размер	количество	питание
Простейшие (Protozoa)	жгутиковые голые амёбы инфузории	<100µm	1– 20 млн./м ² 10 ³ – 10 ⁶ г во влаж- ной почве	основные потребители бактерий также грибковые дрожжи водо- росли детрит
Коловратки (Rotifera)	коловратки	<120µm	10 ⁴ – 10 ⁵ /м ² во влажной почве	водоросли
Брюхоногие (Gastopoda)	улитки, слизни	2-100mm	5 -150/м ²	некоторые травоядные, хищники
Кольчатые черви (Annelida)	земляные черви	40 – 400mm	0.5– 524/ м ² – 120g/ м ²	<i>земляные черви:</i> органический материал, минеральная почва
Малощетинковые (Lumbricidae)				<i>горчичные черви:</i> органический материал,
Земляные черви (Megascolecidae)	энхитриды			кремнезем грибы
Энхитриды (Enchytraeidae)		5 – 50mm	200– 290000/ м ²	водоросли, бактерии
Нематоды (Nematoda)	нематоды	100– 4500 µm	1– 30 *10 ⁶ м ²	травоядные микрофагов цитов всеядных хищников

Тихоходки (Tardigrada)	тихоходки	5 – 1200 µm	50– 2 000/10с м ²	водоросли, рас- тения, детрит, хищники
Членистоногие (Arthropoda) Равноножки (Isopoda) Многоножки (Myriapoda)	мокрицы многоножки сороконожки	2 – 30 mm 1 – 25 cm 1 – 25 cm	– 500 м2 – 300 м2 19 000 м2	разлагающийся растительный материал, всеяд- ные животные, мертвый расти- тельный мате- риал; Хищники; Мертвый расти- тельный мате- риал, грибы; Фитофаги, са- профаги, хищ- ники
Пауки (Araneae) Клещи (Acari)	пауки клещи	1 – 10 mm 100- 5000 µm	180-840/ м2 – 1* 106 м2	Хищники, мик- рофагоциты, са- профаги, фито- фаги, детрито- фаги, всеядные, паразиты,
Ногохвостки (Collembola)	ногохвостки	150 – 5 000 µm	– 40 000/ м2	Микрофагоциты, сапрофаги, фито- фаги, всеядные
Насекомые (Insekta)	насекомые вкл.: мухи, жуки, муравьи, тер- миты	0.5 – 30 mm	– 1 000/ м2 для каждой из групп	Хищники, мик- рофагоциты, са- профаги, фито- фаги, детрито- фаги, всеядные, паразиты,
Позвоночные (Vertebrata)	включают амфибии, рептилии млекопитаю- щие	> 40 mm		Хищники, мик- рофагоциты, са- профаги, фито- фаги, детрито- фаги, всеядные, паразиты.

Для представителей мезофауны почва выступает как система влажных камер и пещер. Для их жизни в почве важны такие свойства субстрата, как порозность, распределение мертвых остатков и гумуса. К этой группе относится большинство истинных геобионтов – клещи, ногохвостки, мокрицы, многоножки и насекомые.

Для членов макрофауны (земляные черви, некоторые крупные многоножки, насекомоядные и грызуны) почва как среда обитания представляет собой плотный или рыхлый субстрат, и плотность сложения его имеет для них основное значение. Передвигаясь в почвенной толще, они вызывают, в отличие от животных других размерных групп, резкое перемещение не только частиц почвы, но и целых слоев, нарушая естественное ее сложение.

Положение отдельных групп почвенных животных в трофических цепях определяет их участие и роль в превращении веществ, в биологическом круговороте. По типам питания почвенные животные можно разделить на следующие группы.

Фитофаги – питаются тканями корней живых растений, нанося ущерб сельскому и лесному хозяйству. Например, личинка майского хруща подгрызает корни молодых сеянцев сосны. Свекловичная нематода внедряется в корни сахарной свеклы и вызывает потери урожая.

Зоофаги питаются другими животными, выступая в роли хищников или паразитов. Примером могут служить все насекомоядные животные, нематоды, поедающие простейших и коловраток, хищные клещи, питающиеся нематодами, ногохвостками.

Некрофаги используют в пищу трупы животных. Например, муравьи-бегунки в пустынях Средней Азии поедают останки насекомых.

Сапрофаги – наиболее многочисленная и важная по значению группа почвенных животных. Они перерабатывают мертвые остатки растений, опад и отпад. К ним относятся черви, многоножки, мокрицы, некоторые клещи и личинки насекомых. Эта экологическая группировка представляет наибольший интерес для изучения роли животных в преобразовании органических веществ в почве.

На распространение почвенных животных влияет в основном фактор питания.

Существует корреляция между количеством опада растений, их корней и животными в почвенном профиле. Как правило, зоны максимального распространения корней растений и численность животных близко совпадают. В лесах, где основная масса мертвого органического вещества сосредоточена на поверхности почвы в виде подстилки, а корни

наиболее густо распределены в нижней части A_0 и в A_1 , численность животных максимальна в самой верхней части профиля, а к 40–50 см резко падает. В почвах степей на поверхности образуется степной войлок, который, как правило, сильно иссушается. Животные здесь представлены главным образом теми видами, которые живут не в подстилке, а в гумусовом горизонте почвы (дождевые черви, энхитреиды, клещи, многоножки). Они проникают также на значительную глубину – до 120 см. Итак, в лесных ландшафтах процессы трансформации органических веществ растений протекают на поверхности почвы, а в травянистых они опущены на глубину.

Животные играют большую роль в перераспределении не только растительных остатков, но и минеральных солей: вынося на поверхность почву из глубоких слоев, они меняют химический состав почвенных горизонтов. В полупустынях численность малого суслика местами так велика, что весь мезо- или микрорельеф там зоогенного происхождения. За год животные выносят до 1,5 т/га почвы, а норы их проникают до глубины 2 м.

В лесовых пустынях, на такырах живут пустынные мокрицы – самые многочисленные членистоногие в этих местообитаниях. Они поселяются колониями и численность их достигает иногда 800 тыс. особей на 1 га. Норки их проникают в толщу почвы на глубину до 40–50, а иногда и до 80 см. Строя норки, мокрицы выносят почву из глубоких слоев и оставляют ее вместе с экскрементами на поверхности. В течение лета они могут вынести в расчете на 1 га около 0,5 т почвы и до 1 т экскрементов с высоким содержанием органического вещества. Анализы показали, что почва у норок мокриц богата азотом. Мокричники заметно выделяют более густым травяным покровом и имеют высокую продуктивность. Таким образом, мокрицы в пустыне выполняют функцию отсутствующих там дождевых червей. Мокрицы и некоторые другие сапрофаги, например многоножки, перерабатывая растительные остатки, разлагают клетчатку.

7. ЭКОЛОГО-ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ

ПОЧВЕННОЙ ФАУНЫ

7.1. Простейшие

Protozoa – одноклеточные микроскопические животные. Это нанофауна почвы. Для их активной жизни в почве важнейшее значение имеет наличие воды в почвенных порах. Численность может быть очень высока: до нескольких сотен тысяч клеток в 1 г почвы и до 300–400 кг/га. Кроме воды на распределение и численность простейших влияют такие факторы среды, как аэрация, температура и pH, однако прямую зависимость в естественных условиях установить трудно. Один из наиболее существенных факторов – количество бактерий, которыми питаются простейшие. Они поедают также клетки дрожжей и водорослей, проявляя при этом избирательность в выборе пищи. Основная их роль в почве – участие в разложении органического вещества и хищничество на микроорганизмах.

Жизнь в почвенных микросредах, где имеется огромное количество очень тонких капилляров, накладывает отпечаток на морфологию простейших. Их клетки имеют в 5–10 раз более мелкие размеры, чем у пресноводных или морских обитателей.

В почве живут представители трех классов простейших: жгутиконосцы, саркодовые и инфузории.

Жгутиконосцы (Mastigophora, Flagellata) – характеризуются в первую очередь наличием жгутиков.

Саркодовые (Sarcodina). Среди них в почве обитают представители корненожек – голые и раковидные амёбы. Размеры их больше, чем жгутиконосцев.

Инфузории (ресничные, Ciliata) – одна из наиболее многочисленных и прогрессирующих групп простейших. В основном инфузории – обитатели водоемов, и в почве их значительно меньше, чем других простейших – жгутиконосцев и амёб. Клетки их более крупные, чем амёбы и жгутиконосцы, имеют многочисленные реснички, сгруппированные в продольные, косые или спиральные ряды.

7.2. Черви

Червей (Vermes) делят на низших и высших. Из низших червей в почве живут коловратки и нематоды (рис. 3). Они относятся к микрофауне почв.

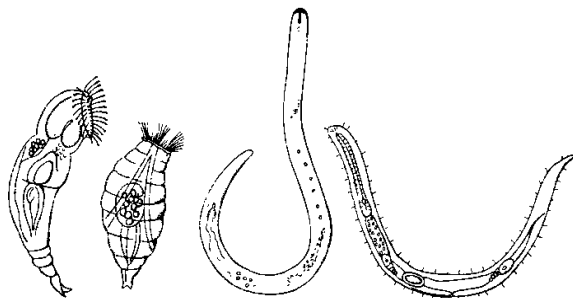


Рис. 3. **Коловратки** (слева) и **нематоды** (справа)

Коловратки (Rotatoria) – самые мелкие из многоклеточных животных. Название их связано с наиболее характерным признаком – наличием коловращательного аппарата, состоящего из круговых рядов ресничек на передней части тела. Ресничный аппарат служит для передвижения и захвата пищи. Они населяют лесную подстилку, толщу мха, но не проникают обычно в минеральные горизонты почв. От климатических условий зависят мало и встречаются даже в Антарктиде. Питаются детритом, бактериями, одноклеточными водорослями; есть хищники, захватывающие простейших и более мелкие виды других коловраток.

Нематоды (Nematoda), или круглые черви, из всех многоклеточных животных, живущих в почве, они наиболее разнообразны и многочисленны. Биомасса нематод в культурных почвах достигает 50 кг/га. По образу жизни, связанному с типом питания, нематоды составляют ряд от полупаразитов до настоящих паразитов растений.

Высшие черви представлены в почве малощетиновыми кольцецами, или олигохетами (Oligochaeta). Наибольшее значение для почв имеют энхитреиды и земляные, или дождевые черви.

Энхитреиды относятся к мезофауне почвы. Их размеры – от 2–3 до 40–45 мм в длину при толщине 0,2–0,8 мм. Наиболее мелкие из них пользуются для перемещения в почве системой естественных пор и каналов, другие могут активно прокладывать ходы сквозь почву, пробу-

равливая ее и «проедая» себе путь. Поглощаемая при этом почва смешивается в кишечнике с органическими и минеральными веществами, а затем выбрасывается в виде специфических образований – копролитов, которые особенно характерны для дождевых червей. Плотность популяции энхитреид составляет в почвах луговых земель до 120 тыс./м², а биомасса – до 50 кг/га. Распространены энхитреиды в умеренной и субарктической зонах. Они активны в постоянно влажной среде, но избегают переувлажненных почв, где мало кислорода. Основная масса червей сосредоточена в верхнем корнеобитаемом слое почвы, так как главная их пища – отмирающие корни. Обильны они и в лесных подстилках, там, где есть сырой гумус типа «мор». Этим они отличаются от дождевых червей.

Дождевые черви, или люмбрициды (Lumbricidae), – наиболее хорошо известные и изученные почвенные беспозвоночные. В сырую погоду, когда их норки заливаются водой, они в большом количестве выползают на поверхность, за что и получили народное название «выползков». Прямой солнечный свет вызывает у дождевых червей отрицательную реакцию, поэтому они кормятся главным образом по ночам, вылезая из норок не полностью, а обычно цепляясь за нее хвостом, чтобы в случае опасности можно было быстро скрыться. Обшаривая пространство вокруг норки, черви собирают сырые листья, травинки, частицы перегноя и почвы. Все это измельчается и перерабатывается в кишечном тракте, а затем выбрасывается на поверхность характерными кучками копролитов. Содержание гумуса и кальция в копролитах почти в 2 раза больше, чем в окружающей почве, а их водопрочность выше на 40%. Численность дождевых червей может достигать 7,5 млн. особей на 1 га, на сенокосах и пастбищах – до 12 млн./га, а биомасса – 0,5–4 т/га. Они осуществляют минерализацию азотсодержащих органических соединений вплоть до образования аммиака за счет живущих в их кишечнике аммонифицирующих микроорганизмов. Влияние деятельности дождевых червей на почву многообразно. Прокладывая глубокие ходы (иногда на глубину до 2 м и более), они увеличивают ее скважность, облегчают проникновение воды, воздуха и корней растений. Под 1 м² поверхности почвы общая длина ходов червей превышает 1 км, а иногда достигает 8 км. Черви перемещают почву, вынося часть ее на поверхность из нижних горизонтов и затаскивая вглубь растительный материал из подстилки. Под влиянием червей изменяется и химический состав почвы. Вырабатываемый специальными железами углекислый кальций нейтрализует кислоты, поэтому копролиты всегда имеют более высокое значение pH, чем почва. В них обильно развиваются бактерии, так что

копролиты – это центры формирования специфических микробных сообществ. Внутренние поверхности ходов червей покрыты специальными выделениями, придающими им прочность. Рост корней по этим ходам особенно облегчается в плотных глинистых горизонтах. При наличии ходов червей корни проникают значительно глубже, чем без них. Свою знаменитую книгу о роли дождевых червей в образовании плодородного слоя земли Ч. Дарвин заключил словами: «Плуг принадлежит к числу древнейших и имеющих наибольшее значение изобретений человека; но еще задолго до его изобретения почва правильно обрабатывалась червями и всегда будет обрабатываться ими. Весьма сомнительно, чтобы нашлись еще другие животные, которые в истории земной коры заняли бы столь видное место».

Известно около 200 видов дождевых червей (люмбрицид). Из них наиболее обычны для средних широт малый красный червь, или малый выползок – *Lumbricus rubellus* и большой выползок – *L. terrestris*. Они различаются тем, что первый в 2 раза мельче и более ярко окрашен, имеет вишнево-красный цвет. Второй же довольно крупный, достигает более 25 см в длину. Они имеют уплощенный и расширенный («лопатообразный») хвост. Нора большого выползка уходит вглубь на 2 м и более, малый выползок живет в поверхностных горизонтах, а в лесах – в подстилке. Самый распространенный вид дождевого червя – *Allolobosphora caliginosa* – живет обычно в распаханых почвах, имеет серую окраску и размеры около 15 см. Этот земляной червь редко выползает на поверхность почвы, а живет на глубине 10–15 см, где питается перегнившими остатками и гумусом; в сухую погоду он мигрирует глубже, до 0,5 м и более, там строит капсулу и временно впадает в спячку (диапауза). Некоторые виды земляных червей имеют необычно крупные размеры. Для навозных и компостных куч характерен еще один вид земляных червей – *Eisenia foetida*, отличающийся наиболее яркой красной окраской и неприятным запахом. Численность его достигает 1000 особей и более на 1 м².

Распространение дождевых червей связано с климатическими факторами и типом почв. Важным условием является влажность, при засухе и высоких температурах черви обычно погибают в массовом количестве. Ранние заморозки тоже вызывают их гибель. Наименьшая численность дождевых червей отмечается в кислых почвах. Дождевыми червями питаются птицы, землеройки, кроты, а также жужелицы и другие многоножки.

7.3. Моллюски

Mollusca – мягкотелые – представлены среди почвенной биоты брюхоногими, или гастроподами. К ним относятся улитки и слизни. Тело моллюска состоит из головы, туловища, мускулистой ноги и раковины. У слизней раковина редуцирована (рис. 4).

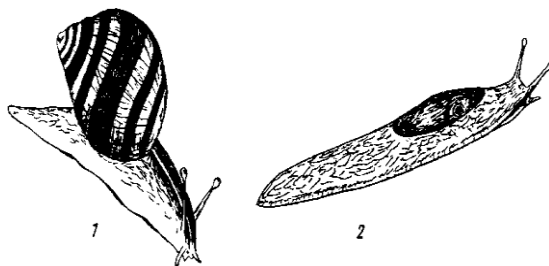


Рис. 4. **Моллюски:** 1 – улитка *Helix vulgaris*,
2 – слизень *Arion empiricorum*

К наземному образу жизни приспособились, так называемые, легочные улитки. Улитки переносят неблагоприятные условия – холод, жару, сухость – благодаря наличию раковины, а безраковинные голые слизни в летний зной или зимние холода прячутся под слоями лесной подстилки или забираются глубоко в почву. Все легочные улитки передвигаются по типу скольжения на подошве ноги, в передней части которой есть железа, выделяющая слизь. Среди легочных улиток есть растительноядные и хищники, питающиеся другими улитками или червями. Наиболее известна среди наземных моллюсков виноградная улитка *Helix pomatia*. Общая продолжительность ее жизни 6–7 лет. Зиму она переносит, впадая в спячку в ямках, выкопанных в почве. В почву откладывает и оплодотворенные яйца. Это наиболее крупная улитка, высота раковины которой достигает 45–50 мм.

Особую группу наземных моллюсков составляют голые слизни. Их раковина нацело обрастает мантией и становится рудиментарной, а у некоторых исчезает полностью. Слизни живут в тех местах, где достаточно влажно, они не встречаются в степях и пустынях. На север распространяются далеко, проникая и в тундру. Но главная зона их расселения – лесная. В горах они доходят до зоны вечных снегов. Пищей слизней служит све-

жеопавшая листва, отмершие травы. Слизни нападают и на живые растения, но обычно только при недостатке другой пищи. Слизни – типичные пожиратели отмерших тканей.

7.4. Членистоногие

Членистоногие (Arthropoda) – многочисленная и чрезвычайно разнообразная группа животных, составляющая высший отдел беспозвоночных. Среди них есть представители микро-, мезо- и макрофауны. К микрофауне относятся тихоходки, клещи и ногохвостки.

Тихоходки – (Tardigrada) – небольшая группа мелких беспозвоночных с некоторыми признаками членистоногих, по другим с кольчатыми червями. Самые крупные виды не превышают 1 мм, а большинство имеет тело размером в доли миллиметра. Передвигаются медленно и неуклюже, за что и получили название «медвежаток». Некоторые виды похожи на микроскопических кротов и броненосцев.

Ногохвостки, или коллемболы (Collembola) – низшие бескрылые насекомые и панцирные клещи – орибатиды (Oribatei) составляют почвенную аэробийную микрофауну. Их суммарная биомасса оценивается в 1–2 кг/га, т.е. значительно меньше, чем биомасса гидробионтной части микрофауны – нематод и коловраток.

Ногохвостки – примитивные насекомые, образ жизни которых тесно связан с почвой. Их основное местообитание – лесная подстилка. Они участвуют в разложении растительных остатков и имеют большое значение для круговорота веществ в почве.

Орибатиды – самая обширная группа панцирных клещей, главной особенностью которых является наличие у них твердого панциря и трахей, благодаря чему эти беспозвоночные очень устойчивы к разным неблагоприятным факторам среды, их отличает широкое расселение и очень высокое видовое разнообразие. Наиболее многочисленны они, как и ногохвостки, в почвах влажных лесов, где они сосредоточены в слое подстилки.

Клещи и ногохвостки включаются в экологические группы хищников, сапробионтов и растительноядных животных. Клещи-хищники питаются ногохвостками, другими клещами, нематодами, энхитреидами и мелкими личинками насекомых. Среди панцирных клещей есть виды, питающиеся гифами грибов, клетками дрожжей, спорами, пылью цветков, лишайниками и водорослями. Конечности некоторых клещей обрастают грибным мицелием.

Все другие группы членистоногих – пауки, мокрицы, многоножки и насекомые (рис. 5) – относят к мезофауне почвы.

Пауки (Aranei) – это исключительно наземные беспозвоночные. Их насчитывают огромное число видов – более 20 тыс. Живут на всех континентах и островах, в горах и долинах, в пустынях и лесах. Но особенно многочисленны они в тропиках. В Бразилии, например, известно 2500 видов, а в Гренландии всего 50. В некоторых местах их бывает до 100 особей на 1 м². Пауки более многочисленны в почвах пастбищных угодий, чем в пахотных землях.

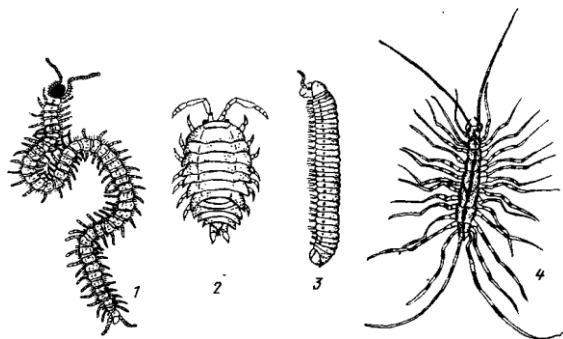


Рис. 5. Почвенные членистоногие

1 – геофил, 2 – мокрица, 3 – кивсяк, 4 – мухоловка

После обработки почвы она вновь заселяется теми видами пауков, которые переносятся по воздуху. Известно, что молодь некоторых пауков легко расселяется на значительные расстояния благодаря переносу их на паутинках ветром. Пауки, живущие в почве, строят разного типа убежища: от простых углублений до сложно устроенных глубоких нор, стенки которых выстилают паутиной.

Мокрицы и многоножки обитают главным образом в лесах, реже на лугах и еще меньше их в пахотных почвах. Хотя главное местообитание мокриц – лесная подстилка, но есть среди них и обитатели пустынь. Мокрицы и некоторые двупарноногие многоножки (кивсяки) относятся к сапрофагам. Роль их сходна с ролью дождевых червей: прокладывая ходы в почве, они улучшают ее порозность, увеличивают аэрацию, производят первичную переработку мертвого растительного материала. Экскременты

многоножек сходны с копролитами дождевых червей. Все многоножки – наземные животные, и все они ведут скрытый образ жизни, большую часть времени прячась в почвенных норках или под опавшими листьями. Среди них есть очень мелкие виды, всего 1,5–2 мм длиной, а самые крупные геофилы и сколопендры достигают размеров 10–15 см.

Насекомые (Insecta или Hexapoda) – класс наземных членистоногих, имеющих 3 пары ног и тело, расчлененное на голову, грудь и брюшко. Дышат они с помощью трахей или через всю поверхность тела. Насекомые – чрезвычайно разнообразная группа. Они составляют около 70% всех видов животных. Некоторые ученые считают, что на земном шаре обитает более 2 млн. видов насекомых. Многие представители насекомых – одни во взрослом состоянии, другие в стадии личинок – живут в почвах.

Насекомые оказывают разнообразное влияние на почву. Личинки многих насекомых ведут себя как дождевые черви. Наибольшее значение имеют личинки жесткокрылых и двукрылых: проволочники – личинки щелкунов, безногие личинки долгоносиков, длинноусых и мух. В почве живут личинки некоторых бабочек и пилильщиков. Одни ведут хищный образ жизни, другие – сапрофаги. В Бразилии в некоторых скотоводческих районах долины Амазонки почва выглядит так, как будто бы ее всю перерыли. Это делают многочисленные в тех местах муравьи. Муравьи-листорезы, занимающие большие территории в Центральной и Южной Америке, могут в течение немногих часов одной колонией полностью лишить дерево листья и перенести ее всю в почву в свое гнездо. Их подземные жилища имеют объем небольшой хижины, а холмы вынутой земли достигают иногда десятков метров в длину и около полуметра в высоту.

Термиты не только перекапывают почву, оказывая на нее механическое воздействие, но влияют и на химический состав, температуру, капиллярность и передвижение солей. Они играют определенную роль в образовании солончаков.

Жуки-навозники выполняют санитарные функции, уничтожая помет животных и закапывая его в почву. В Австралии, где раньше, до переселения туда европейцев, не было копытных млекопитающих, местная фауна не была приспособлена к питанию навозом. Накапливаясь в огромных количествах на поверхности почвы, экскременты травоядных затрудняют рост травы и снижают производительность пастбищ. После интродукции навозников (*Onihophagus gazella*) из Африки эти жуки быстро расселились на северо-востоке Австралии и стали производить биологическую мелио-

рацию. Это один из ярких примеров направленного использования достижений экологии для практических целей, для повышения биологической активности почвы и продуктивности биогеоценозов.

7.5. Млекопитающие

Из млекопитающих (Mammalia) непосредственно связаны с почвой насекомоядные (Insectivora) и грызуны (Rodentia). Основная функция млекопитающих в наземных биогеоценозах – переработка первичного органического вещества, созданного растениями, и образование вторичной продукции, которая поступает в цепи питания. Кроме того, они оказывают механическое воздействие на окружающую среду, влияют на продуктивность растений и участвуют в частичной минерализации органических веществ. Все они относятся к макрофауне, и их передвижение в почве связано со значительным перемещением почвенной массы.

Грызуны (мыши, хомяки, полевки, сурки, суслики, слепцы, слепушонки, тушканчики, песчанки, пескорои, землекопы, пищухи) относятся к фитофагам. Они населяют все материки, кроме Антарктиды. Они питаются семенами разных растений, частями их стеблей, корневищами, луковицами, некоторые – грибами. Многие из них делают подземные запасы. Часть съеденного корма животные возвращают в виде непереваренных остатков в окружающую среду. Эта часть составляет от 12 у суслика до 25 % у хомяка. Во вторичную продукцию превращается лишь небольшая доля поедаемого растительного корма, приблизительно 5%.

Численность грызунов в некоторых районах достигает значительных величин. Среди млекопитающих пустыни, они составляют половину всех особей. В Алайской долине сурки местами занимают до 6% поверхности почвы. Холм (сурчина) над норкой сибирского сурка *Marmota bobac sibirica* имеет в поперечнике от 8 до 18 м и высоту около 1 м. Протяженность норы – до 60 м. Далеко не так велика деятельность тушканчиков, песчанок и сусликов, как землекопов, но из-за количественного преобладания в пустынях роль их может быть очень большой. От мочи этих животных увеличивается щелочность поверхностных слоев почвы; в самих ходах грызунов почва всегда богаче растворимыми солями, особенно бикарбонатами. В лесных и луговых почвах норы животных влияют на характер увлажнения: они способствуют быстрому перемещению влаги после дождя из верхних слоев в нижние горизонты. По норам сусликов в полупустыне северной части Прикаспийской низменности почва увлажняется весной на глубину до 1,5 м, тогда как без нор – не глубже 50 см.

Почвы, перерытые степными пеструшками, лучше сохраняют влагу от непродуктивного физического испарения.

Насекомоядные позвоночные (кроты, ежи, землеройки) оказывают на почву сходное с грызунами действие. Известно явление так называемого «крякового дренажа». Крот европейский, или обыкновенный (*Talpa europaea*), – типичный обитатель лиственных лесов и речных долин. В сухих степях встречается редко, а в полупустынях, пустынях и в тундре не встречается. В рыхлой и влажной лесной почве крот прокладывает горизонтальные ходы на глубине 2–5 см, в более сухой почве – на глубине 10–50 см. Избыток земли крот выбрасывает в виде небольших кучек-кряковин. Питаются кроты почвенными беспозвоночными, главным образом дождевыми червями, а также насекомыми и их личинками. Ежи поедают жуков-навозников, майских хрущей, гусениц непарного шелкопряда, муравьев.

8. ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ

Грибы – низшие эукариотические организмы, не образующие тканей. Они составляют особое царство живой природы – Мусота. Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что грибы возникли раньше, чем произошло разделение животных и растений в самостоятельные эволюционные линии. Раньше грибы относили к растительному царству, выделяя вместе с водорослями в группу низших (споровых) растений. Некоторые признаки грибов придают им черты сходства с растениями: полярность клетки, неограниченный верхушечный (апикальный) рост; наличие ригидной клеточной стенки, вакуолец, поперечных перегородок. Наряду с этим у грибов есть признаки, общие с животными: гетеротрофный тип питания, потребность в витаминах; наличие хитина, а не целлюлозы в клеточной стенке; образование мочевины в процессе азотного обмена; синтез гликогена, а не крахмала в качестве резервного углеводного соединения.

У грибов есть и особые признаки, присущие только этим организмам, что позволяет выделять их в самостоятельное царство живой природы. Грибы имеют мицелиальное строение, обеспечивающее им абсорбционный (осмотрофный) способ питания.

Грибы делят на макро- и микромицеты. У первых образуются крупные плодовые тела, у вторых они отсутствуют, и весь жизненный цикл у

них представлен микроскопическими структурами. Основная вегетативная структура – гифа; совокупность гиф образует мицелий, или грибницу. Гифы имеют нитевидное строение и разделены или не разделены поперечными перегородками – септами. По этому признаку грибы делят на низшие (несептированные) и высшие (септированные).

Грибы в природе распространены повсеместно. Среди них есть паразиты, хищники и сапротрофы, развивающиеся на мертвых остатках. Грибы могут быть причиной порчи многих пищевых продуктов – зерна, картофеля, а также деревянных и других сооружений, вплоть до стекла. Среди грибов есть возбудители опасных болезней человека, животных и растений.

В наземных биогеоценозах основная масса грибов обитает в почве, где их мицелий достигает общей длины 700–1000 м в 1 г почвы. Как экологическая группировка, грибы – это типичные редуценты, разлагатели органических веществ. Грибы синтезируют внеклеточные гидролитические ферменты, что обеспечивает возможность их питания такими сложными компонентами растительных тканей, как пектин, целлюлоза и даже лигнин.

Мир *Mycota* объединяет собственно грибы – *Eumycota* и слизевики – *Mucomycota*. Слизевики, или миксомицеты, – сравнительно небольшая и очень своеобразная группа организмов, вегетативное тело которых представлено голой плазменной массой, плазмодием. Плазмодий бывает разной величины: от микроскопических размеров до нескольких сантиметров в диаметре, а гигантские формы достигают 25 см. Плазмодий содержит большое количество ядер. Обладая отрицательным фототаксисом и положительным гидротаксисом, он переползает в темные влажные места (под кору деревьев, в трещины пней), где питается, как амeba, бактериями и растет. В какой-то момент развития таксисы меняются на противоположные и тогда плазмодий выползает на сухие освещенные места, где его можно увидеть в виде слизистой массы желтого, белого, оранжевого или красного цвета.

Истинные грибы делят на 4 класса. К низшим грибам с неклеточным, ценоцитным мицелием без перегородок относится один класс – зигомицеты, небольшой по объему класс, насчитывающий всего около 500 видов.

Аскомицеты (*Ascomycetes*) – сумчатые грибы. Самый обширный класс, включающий около 30 тыс. видов. Большинство видов аскомицетов – сапротрофы. Некоторые вызывают болезни культурных растений, известные как мучнистая роса, парша яблони, груши.

Базидиомицеты (Basidiomycetes) – самые высокоорганизованные среди грибов. Их характерный признак – образование спор (базидиоспор) экзогенно на специализированных выростах, носящих название базидий. У трутовиков, развивающихся на стволах деревьев, у шляпочных грибов мицелий многолетний. Плодовые тела очень разнообразны, размеры их от микроскопических до крупных.

У базидиомицетов с мясистыми мягкими плодовыми телами, состоящими из шляпки и ножки, спороносный слой – гименофор – бывает пластинчатый, зубчатый и трубчатый. Это хорошо известные съедобные и ядовитые грибы, широко распространенные в лесной зоне. Часть из них – микоризообразователи, другие – подстилочные сапрофиты, участвующие в разрушении растительного опада и древесины, третьи (например, опенки осенний) – паразиты многих деревьев. Среди базидиомицетов есть интересная группа очень красивых грибов, получивших название грибов-цветков. Это гастеромицеты, имеющие замкнутые плодовые тела, внутри которых образуются базидии. Плодовые тела их имеют форму клубней, звезд, корзиночек, они разнообразно и ярко окрашены. Почти все гастеромицеты – почвенные сапрофиты. К ним относятся хорошо известные дождевики, а также земляные звездочки, гнездовки. Плодовые тела многих грибов используются в пищу. К базидиомицетам относятся и такие распространенные фитопатогенные грибы, как головневые и ржавчинные, наносящие большой ущерб посевам зерновых культур.

Несовершенные грибы (Fungi Imperfecti, Deuteromycetes) объединяют все виды, которые размножаются только бесполом путем. Размножаются они конидиями и таллоспорами – вегетативными клетками. Наиболее известны среди несовершенных гифомицетовые, которых насчитывают до 10 тыс. видов. Их особенно много в почвах. Почвенные микромицеты – это в основном несовершенные грибы.

Дрожжи. Дрожжами называют одноклеточные грибы, которые размножаются вегетативно почкованием или делением.

Дрожжи в природе находятся в основном в ассоциациях с растениями или с беспозвоночными животными, главным образом с насекомыми. Много дрожжей на листьях, в нектаре цветов, в пасоке деревьев, на плодах и фруктах. В почве дрожжей относительно немного по сравнению с другими грибами.

9. ЛИШАЙНИКИ

Лишайники (Lichenes) представляют собой особую группу организмов, которые обычно относят к низшим растениям. Их тело состоит из двух компонентов – гриба (микобионта) и водоросли (фикобионта). Наука о лишайниках называется лихенологией. Есть два взгляда на природу лишайников. С одной стороны, их считают специализированной группой грибов, которые перешли к постоянному сожительству с фотосинтезирующими организмами – водорослями или цианобактериями. С другой стороны, лишайники – биологически целостные организмы, имеющие свой эволюционный путь развития, что придает им черты, отличные от грибов. К настоящему времени описано до 26 000 видов лишайников, которые группируются в 400 родов. Названия лишайникам даются по их грибному компоненту. Из водорослей в качестве фикобионтов чаще всего выступают зеленые и желтозеленые, у некоторых – синезеленые.

По анатомическому строению различают лишайники с гомемерным и гетеромерным талломом (рис. 6).

Размножаются лишайники путем отделения кусочков слоевища с последующей их регенерацией. На поверхности таллома верхний корковый слой разрывается там, где образуются скопления комочков из гиф гриба, оплетающих клетки водоросли – сорали.

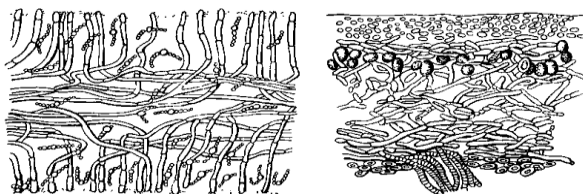


Рис. 6. Типы талломов у лишайников
Гомемерный (слева) и гетеромерный

В отличие от них изидии – это закрытые выросты таллома, несущие внутри несколько клеток водорослей (рис. 7). Лишайники могут размножаться и половым путем за счет образования грибом сумок или базидий.

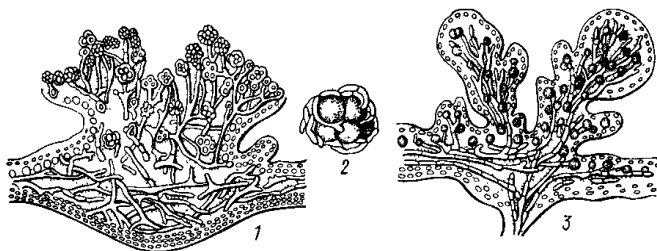


Рис. 7. Размножение лишайников 1 – сораль, 2 – соредия, 3 – изидии

Растут лишайники медленно, особенно корковые. Прирост от 1 до 8 мм в год, более всего у кустистых. Средний возраст лишайников от 30 до 80 лет. Обычно они прикрепляются к неподвижному субстрату – скалам, камням, деревьям или разрастаются непосредственно из поверхности почвы, образуя корочки, комочки, кустики. Лишайники устойчивы к инсоляции и высушиванию, они способны поглощать воду из атмосферы при низкой относительной влажности воздуха. Автотрофный компонент обеспечивает гриб синтезируемым органическим веществом.

Лишайники образуют сложные органические кислоты, главным образом полифенольного ряда. Они носят название лишайниковых кислот и обладают антибиотическими свойствами. Эти кислоты воздействуют на субстрат, так как обладают хелатирующими свойствами, связывая катионы разрушаемой породы.

Лишайники имеют и хозяйственное значение. Из них получают красители орсеин и лакмус, резаноид – фиксатор запахов при изготовлении духов. Кустистые лишайники в тундре служат главной пищей для северных оленей. Так называемый олений мох, или ягель, включает 3 вида кустистых лишайников: кладонию альпийскую (*Cladonia alpestris*), кладонию лесную (*C. sylvatica*) и кладонию оленью (*C. rangiferina*). Олени поедают и другие виды лишайников, всего до 50. Иногда лишайники используют и как корм для домашнего скота (цетрария исландская – *Ceiraria islandica*). Некоторые лишайники используются в пищу человека.

В природе лишайники распространены очень широко. Лишайники живут на всех континентах Земли, включая Антарктиду.

Для исследований в области почвенной биологии представляют интерес две экологические группы лишайников – напочвенные (эпигейные) и

наскальные (эпилитные). Они обычны на песках, в тундровых и полупустынных почвах, торфяниках. Кочующие лишайники распространены в сухих степях и полупустынях, в горных районах. В лесу лишайники представлены различными видами родов *Cladonia* и *Peltigera*. Особенно обильно они развиваются в сухих сосняках, где образуют сплошной покров. Среди них различают кальцефильные виды, живущие на известковых породах (*Verrucaria*, *Gasparrinia*) и кальцефобные виды, живущие на кремнеземных породах (*Lecidea*, *Lecanora*, *Rhizocarpon*).

Наиболее важна пионерная роль лишайников в заселении голых субстратов. Разрушая их, они участвуют в первичном почвообразовательном процессе, прокладывая путь высшим растениям. Отмирающие слоевища лишайников обогащают субстрат органическим веществом, служат пищей для многих беспозвоночных животных, которые живут под их защитой. Лишайники служат основой формирования примитивных биогеоценозов, выполняя функцию первичного продуцента в системе с беспозвоночными и микроорганизмами. Важную роль они играют и в процессах рекультивации земель.

10. ПРОКАРИОТЫ

Основной признак, отличающий клетку прокариот от эукариотической клетки, – отсутствие в ней ядра, ограниченного двойной мембраной.

В природе имеется большое разнообразие прокариот, которое выражается также в морфологии, но более всего – в физиологических функциях, определяющих их участие во всех биогеохимических процессах на нашей планете. Среди прокариотов есть автотрофы и гетеротрофы, аэробы и анаэробы, психрофилы и термофилы, азотфиксаторы, олиготрофы, галофилы и т. д. и т. п. Нет на нашей планете таких соединений, которые не могли бы быть раньше или позже разложены какими-либо микроорганизмами.

Прокариотам свойственны некоторые уникальные метаболические процессы, которые не встречаются в царстве эукариот. К ним относятся: анаэробная жизнь (брожение и анаэробное дыхание), хемосинтез (образование органических веществ из CO_2 за счет энергии окисления неорганических соединений), фиксация молекулярного азота, метано- и метилотрофия (жизнь за счет C_1 соединений). Для них характерна высокая скорость

синтетических процессов и роста. Набор ферментов не фиксирован, многие из них образуются клеткой в процессе адаптации к субстрату. Микроорганизмы легко распространяются и благодаря высокой изменчивости и приспособляемости заселяют места с экстремальными условиями, создаваемыми человеком.

В природных экосистемах прокариоты выполняют вместе с грибами функцию редуцентов: разлагая все остатки и органические отходы жизни, они возвращают элементы в круговорот.

Все прокариоты относятся к группе микроскопических организмов. Размеры почвенных бактерий выражаются в микронах ($1 \text{ мкм} = 10^{-3} \text{ мм}$) и долях микрона, а их детали измеряются в нанометрах ($1 \text{ нм} = 10^{-6} \text{ мм}$). При таких малых размерах отношение поверхности к объему очень велико, следствием чего является высокая интенсивность метаболизма.

Прокариоты по численности составляют основную долю микроскопического населения почвы. Количество клеток одних только бактерий, не считая актиномицетов и цианобактерий, достигает сотен миллионов и даже миллиардов в 1 г.

Царство Procarvotae подразделяется на два подцарства – Eubacteria и Archaeobacteria.

Из археобактерий для почвенной микробиологии особый интерес представляют метаногенные бактерии. Образование метана геохимически важный процесс, который в больших масштабах протекает в анаэробных условиях при наличии больших запасов органических веществ, например, в торфяных болотах. Метанобразующие бактерии превращают продукты брожения, образованные другими микроорганизмами (CO_2 , H_2 и муравьиную кислоту), в метан, выполняя таким образом функцию конечного звена трофической цепи: метан поступает в атмосферу и частично «перехватывается» метанокисляющими бактериями – метилотрофами.

Подцарство эубактерий объединяет бактерий с грамотрицательным типом клеточных стенок (отдел Gracilicutes), с грамположительным типом (отдел Firmacutes) и организмы, у которых отсутствует настоящая клеточная стенка (отдел Mollicutes).

Грамотрицательные бактерии – фотосинтезирующие организмы, которые имеют в составе пигментов хлорофилл – Photobacteria и нефотосинтезирующие Scotobacteria. Среди фотосинтезирующих выделяют сине-зеленые (цианобактерии). Они отличаются от других фотосинтезирующих бактерий тем, что имеют, как и эукариотные фототрофы, хлорофилл, а качестве дополнительных пигментов – каротиноиды и особые фикобилин-протеиды. При фотосинтезе они используют воду как донор электронов и

выделяют кислород. Жгутики у них отсутствуют. Некислородные фотосинтезирующие бактерии – пурпурные и зеленые – имеют анаэробный фототрофный метаболизм без выделения кислорода, являются обитателями водоемов, и в почвах они, как правило, не встречаются. Из всех фотосинтезирующих бактерий наиболее существенны для почв цианобактерии.

Азотобактер (*Azotobacter*) – довольно крупные подвижные палочки с перитрихальным типом жгутикования. Свободноживущие аэробные азотфиксаторы.

Клубеньковые бактерии (*Rhizobium*) – подвижные палочки, не образующие спор. Они живут в свободном состоянии в почве, но способны внедряться через корневые волоски в корни бобовых растений и, размножаясь в клетках растения-хозяина, превращаются в неподвижные искривленные палочки – бактериоиды. На этой стадии они фиксируют азот. Под влиянием этих бактерий ткань корня разрастается и образует клубеньки.

Миксобактерии и цитофаги – слизеобразующие скользящие бактерии – наиболее активные разлагатели целлюлозы в почве в аэробных условиях.

Грамположительные бактерии – спорообразующие палочковидные бактерии составляют огромную массу почвенных микроорганизмов.

Спорообразующие бактерии – обычные обитатели почв. Общий признак для всех представителей этой группы – способность образовывать покоящиеся клетки, эндоспоры, которые обладают уникальной устойчивостью к нагреванию, токсическим веществам, ультрафиолетовому свету и ионизирующей радиации..

Бациллы (р. *Bacillus*) – аэробные свободноживущие или (редко) облигатно-патогенные подвижные организмы палочковидной формы.

Анаэробные спорообразующие бактерии были впервые описаны Л. Пастером в 1861 г. как возбудители маслянокислого брожения. Так как их споры устойчивы не только к нагреванию, но и к кислороду, то они могут долго сохраняться в аэробных условиях, где вегетативные клетки погибают. Среди спорообразующих анаэробов можно выделить четыре группы:

1. Сахаролитические, сбраживающие простые углеводы, крахмал, пектин, целлюлозу. Отличительная особенность этой группы – способность активно фиксировать молекулярный азот (например, *Clostridium pasteurianum*).

2. Клостридии, разлагающие в анаэробных условиях белки и вызывающие гниение. Среди них – возбудители раневых инфекций (столбняка, гангрены) и пищевых отравлений (ботулизм) – *CI. tetani*, *CI. botulinum*.

3. Пуринолитические, сбрасывающие азотсодержащие гетероциклические соединения – пурины и пиримидины (*CI. acidurici*, *CI. cylindrosporum*).

4. Сульфатредуцирующие, окисляющие органические кислоты или водород с использованием сульфатов в качестве акцептора водорода (*Desulfotomaculum*).

Все анаэробные спорообразующие бактерии, включая возбудителей болезней, обитают в почвах. Их в природе чрезвычайно много, и они очень разнообразны, но из-за трудностей выделения и культивирования анаэробов они относительно слабо изучены. Их роль в круговороте веществ на Земле очень велика. Они участвуют в превращениях углерода, азота, серы.

Нитчатые многоклеточные бактерии из группы грамположительных прокариот представлены родом *Caryophanon* с одним видом *C. latum*. Это крупный организм, клетки которого имеют толщину около 4 мкм и снабжены жгутиками. Клетки образуют нити до 40 мкм длиной, которые при размножении делятся на две более короткие нити. Выделяются из коровьего навоза, вместе с которым могут попадать и в почву.

Кокки – бактерии сферической формы. Они могут образовывать разные сочетания клеток и в зависимости от этого носят названия диплококков (парные), стрептококков (цепочки), стафилококков (гроздьевидные скопления) или сарцин (пакеты).

Артробактерии – типичные обитатели почвенной среды, составляющие большую долю микробной части биоты. С. Н. Виноградский называл их представителями собственно почвенной – автохтонной микрофлоры. Артробактерии – гетеротрофы, участвующие в процессах минерализации органических веществ в аэробных условиях. Их пропорция обычно возрастает в почвах, бедных свежими органическими остатками, и в экстремальных условиях. Эти бактерии составляют основную массу микробного населения почв тундры, высокогорных районов и пустынь.

Актиномицеты – ветвящиеся мицелиальные организмы, которые на уровне прокариотной организации клетки осуществляют сложные циклы развития, сходные с таковыми у грибов. Низшие их формы – нокардии обычны в почвах, выполняют функцию минерализации органических веществ на поздних стадиях сукцессии. Они способны разлагать сложные соединения, в том числе и молекулы гуминовых кислот. Доля их особенно возрастает в парующих почвах.

Более сложные Актиномицеты, образующие споры, по общему плану организации напоминают грибы.

Почти все актиномицеты – свободноживущие микроорганизмы. В почве они образуют мицелий в микроразонах с высокой концентрацией органических веществ. Очень своеобразны эндофиты сем. Frankiaceae, ответственные за образование клубеньков на корнях некоторых небобовых растений (ольхи, облепихи).

11. БИОЦЕНОЗЫ ЗОНАЛЬНЫХ ТИПОВ ПОЧВ

Если зональные типы почв соответствуют распределению основных растительных формаций на земной поверхности, а с растениями тесно связан и животный мир почв, то относительно микробных ассоциаций в разных почвах и их специфичности вопрос представляется значительно более сложным. Кислые сиаллитные почвы формируются под лесами. Они характеризуются образованием подстилки из лесного опада и переработкой отмирающих частей растений на поверхности почвы.

Интенсивность биологического круговорота увеличивается от подзолов почв к ретисолям и лювисолям. Запасы фитомассы в тайге – около 250 т/га, в широколиственных лесах – 400 т/га; прирост 70 и 90 ц/га соответственно. Под пологом леса и, особенно, при наличии густого травяного покрова роль микроскопических автотрофных компонентов ценоза – водорослей – в создании органического вещества в этих почвах невелика. Их биомасса составляет до 20 кг/га при значительном видовом разнообразии: до 150 видов в подзолах и более 300 в ретисолях и лювисолях. Все они сосредоточены в гумусовом горизонте. На первом месте стоят зеленые одноклеточные, затем желтозеленые и синезеленые. Диатомовых почти нет в подзолистых и довольно много в серых лесных почвах.

Переработка лесного опада идет с активным участием почвенной фауны, особенно в серых лесных почвах, где суммарная зоомасса в 4 раза выше, чем в подзолистых, а именно 200 и 800 кг/га. Численность дождевых червей увеличивается от подзолистых к серым лесным почвам и составляет в дубравах 200, а в липняках более 300 экз/м². К поверхностно-живущим видам добавляются почвенно-подстилочные виды *Octolasilium lacteum*. С деятельностью дождевых червей в этих почвах связаны начальные этапы разложения опада. В кислых сиаллитных почвах под лиственными лесами высока численность и других крупных беспозвоноч-

ных-сапрофагов. Особенно много личинок двукрылых: до нескольких сотен на 1 м². Такие представители сапрофагов, как мокрицы, энхитреиды, оставляют на поверхности почвы много экскрементов и подвергают опад значительной переработке еще до вовлечения его в почву.

В отличие от тундровых почв, в лесных почвах наибольшая численность панцирных клещей – орибатид, особенно под хвойными лесами. Микрофауна имеет здесь «орибатоидный» облик. Численность клещей составляет в среднем 60 000 экз/м² при биомассе 4–6 г/м² живого веса. Клещи участвуют в разложении хвоинок и других элементов растительного опада.

Из микроорганизмов в лесных почвах особенно многочисленны и активны грибы. Максимальное количество здесь и макромицетов, состав которых резко меняется в зависимости от лесообразующих пород деревьев. Суммарная биомасса грибного мицелия составляет 3,5–10% сухой массы подстилки и в десятки раз, превышает бактериальную составляющую. Большое разнообразие и дрожжевых грибов. Образуемые грибами в процессе разложения подстилки органические кислоты воздействуют на минералы почвообразующей породы, вызывая их разрушение. Накопление гидроокисей железа, алюминия и марганца в определенных горизонтах подзолистых почв связано с деятельностью особого комплекса микроорганизмов (Аристовская, 1965, 1980). Железомарганцевые бактерии ответственны за формирование ортштейнов и ортштейновых плит в этих почвах. Разложение органико-минеральных соединений гумусовых веществ с полуторными окислами микроорганизмами-гетеротрофами играет роль в образовании иллювиальных горизонтов и оказывает влияние на скорость развития подзолистого горизонта. При избыточном увлажнении и систематическом недостатке кислорода в нижней части профиля идут активные восстановительные процессы с участием маслянокислых бактерий рода *Clostridium*. Происходит восстановление окисного железа, что связано с возникновением глеевого горизонта. Из бактерий, участвующих в круговороте азота, в этих почвах преобладают олигонитрофилы. Азотобактера в кислых почвах нет. В фиксации азота участвуют сложные комплексы бактерий с грибами, главным образом в подстилке и верхнем гумусовом горизонте. Процесс нитрификации подавлен. Итак, для кислых сialлитных почв под лесными ассоциациями характерно большое участие в процессах разложения опада подстилочных беспозвоночных – сапрофагов и грибов. Среди беспозвоночных преобладают дождевые черви и клещи. В минеральных горизонтах много бактерий, участвующих в превращениях железа и марганца.

Таким образом, все живое в почве взаимодействует между собой, и эти отношения называются пищевой сетью в почве. Сложные процессы взаимодействия разных групп почвенной биоты, образующих единый зоомикробиальный комплекс приводит к ускорению обмена веществ в почве, способствуют развитию почв, образованию гумуса, увеличению первичной продуктивности биогеоценозов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабьева, И. П. Биология почв: учебник / И.П. Бабьева, Г.М.Зенова [под. ред. Д.Г. Звягинцева]. – М: Изд-во МГУ, 1989. – 336 с.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв: учебник. /Д.Г. Звягинцев, И.П. Бабьева, Г.М. Зенова– М: Изд-во МГУ, 2005. - 445 с.
- Нетрусов А. И. Экология микроорганизмов: учеб. для бакалавров / А. И. Нетрусов [и др.]. - 2-е изд. - Москва: Юрайт, 2015. –267 с.
- Практикум по биологии почв: учеб. пособие / Г.М. Зенова [и др.]. –М.: Изд-во МГУ, 2002. – 120 с.
- Bardgett, R. The Biology of soil. Oxford, 2005. 242 p.
- Chesworth, W. Encyclopedia of soil science. Published by Springer. Dordrecht, 2008. – 902 p.
- Hillel, D. Environmental Soil Physics. – San-Diego. 1998. 801 p.

Содержание

	Введение	3
1	Почва как среда обитания	4
2.	Влияние отдельных фаз почв и температуры на микроорганизмы	8
3.	Почвенная биота	11
4.	Высшие растения	14
5	Почвенные водоросли	16
6.	Почвенные животные. Общая характеристика	20
7.	Эколого-таксономический состав почвенной фауны	25
	7.1. Простейшие	25
	7.2. Черви	26
	7.3. Моллюски	29
	7.4. Членистоногие	30
	7.5. Млекопитающие	33
8	Почвенные грибы	34
9	Лишайники	37
10	Прокариоты	39
11	Биоценозы зональных типов почв	43
	Литература	46

Учебное издание

Клебанович Николай Васильевич
Ефимова Ирина Аркадьева
Чиж Дмитрий Анатольевич

БИОЛОГИЯ ПОЧВ

**Учебные материалы по спецкурсу
«Биофизика почв»
для студентов
специальности 1-01 02 01 «География»**

В авторской редакции

Ответственный за выпуск *Н. В. Клебанович*

Подписано в печать 15.02.2018. Формат 60х84/16. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 2,79. Уч.-изд. л. 2,4. Тираж 50 экз. Заказ

Белорусский государственный университет.
Свидетельство о государственной регистрации издателя,
изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/270 от 03.04.2014. Пр. Независимости, 4, 220030, Минск.

Отпечатано с оригинал-макета заказчика
на копировально-множительной технике
географического факультета
Белорусского государственного университета.
Ул. Ленинградская, 14, 220030, Минск.