



Л. И. ДОМРАЧЕВА

«ЦВЕТЕНИЕ»
ПОЧВЫ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЕГО
РАЗВИТИЯ



Сыктывкар 2005

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии
Вятская государственная сельскохозяйственная академия
Вятский государственный гуманитарный университет

Л.И. ДОМРАЧЕВА

**«ЦВЕТЕНИЕ» ПОЧВЫ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕГО РАЗВИТИЯ**

Сыктывкар 2005

УДК 631. 466
ББК 40.325
Д 66

Домрачева Л.И. «ЦВЕТЕНИЕ» ПОЧВЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕГО РАЗВИТИЯ. – Сыктывкар, 2005. – 336 с. – (Коми научный центр УрО РАН).

Впервые в почвенной альгологии всесторонне исследован феномен «цветения» почвы, обусловленный развитием водорослей и цианобактерий. Определена роль фототрофного компонента почвенной микробиоты как источника создания первичной продукции. Дается характеристика структурно-функциональной организации фототрофного микробного сообщества почвы. Рассмотрены трофические связи фототрофов с бактериями, грибами, в частности с фитопатогенами, и беспозвоночными. Групповой анализ «цветения» почвы использован для биодиагностики состояния почвы. Оценивается роль цианобактерий в становлении супрессивности почвы к фитопатогенным грибам.

Книга предназначена для специалистов микробиологов, альгологов, фитопатологов, почвоведов, агрономов, экологов. Может служить учебным пособием для студентов и аспирантов, обучающихся по специальностям «Микробиология», «Биотехнология», «Почвоведение», «Экология», «Агрохимия».

Ответственный редактор

доктор технических наук, профессор Т. Я. Ашихмина

Рецензенты

доктор биологических наук, профессор Д. Г. Звягинцев

доктор биологических наук, профессор Г. М. Зенова

ISBN 5-89606-237-0

© Л.И. Домрачева, 2005

© Институт биологии

Коми НЦ УрО РАН, 2005

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. Принципы организации микробных сообществ	7
1.1. Фототрофные микробные сообщества (ФМС).....	11
1.2. «Цветение» почвы – феномен массового природного размножения фототрофных микроорганизмов	20
1.3. Реализация видового потенциала микрофототрофов почвы при размножении на ее поверхности	30
Глава 2. Структурные и размерные характеристики альго-цианобактериальных сообществ при «цветении» почвы в агроэкосистемах	39
2.1. Пространственное распределение фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы	41
2.2. Размерные характеристики фототрофных популяций	47
2.3. Численность	50
2.4. Биомасса	74
Глава 3. Биодинамика «цветения» почвы	81
3.1. Погодичная динамика	83
3.2. Сезонная динамика	92
3.3. Суточная динамика	96
3.4. Динамика <i>Cylindrospermum licheniforme</i> как эдификатора микробных комплексов	102
Глава 4. Механизм альго-цианобактериальных сукцессий	113
4.1. Характер взаимодействия между фототрофными партнерами	114
4.2. Взаимодействия популяций в фототрофном микробном сообществе (ФМС)	118
4.3. Взаимодействия между фототрофными и сапротрофными партнерами	126
4.4. Трофические связи с почвенными беспозвоночными	135
4.5. Ход аутогенных сукцессий в ФМС	147
4.6. Связь аутогенных и сезонных сукцессий	159

Глава 5. Продуктивность наземных ФМС	165
5.1. Определение продуктивности ФМС	165
5.2. Сопряженность параметров фотосинтеза и структурной организации ФМС	170
Глава 6. Влияние агрогенных факторов на развитие наземных ФМС	186
6.1. Изменения ФМС при освоении залежных земель	189
6.2. Особенности развития ФМС в системах обычного и интенсивного землепользования	195
6.3. Влияние полевых севооборотов на развитие ФМС	204
6.4. Влияние монотонных технологий на ФМС (на примере стационарных опытов)	206
Глава 7. Индикационная роль «цветения» почвы	224
7.1. Эволюция ФМС в зависимости от интенсивности и длительности землепользования	225
7.2. Использование «цветения» почвы для диагностики ее состояния	232
Глава 8. Роль цианобактерий в становлении супрессивности почвы	248
8.1. Фузарии: распространение, опасность, биологический контроль	249
8.2. Цианобактериальное ингибирование развития фитопатогенных грибов	253
8.3. Цианобактерии как биоиндукторы иммунитета растений	257
8.4. Роль цианобактерий в оздоровлении фитопатогенных почв	268
Заключение	271
Приложение	276
Литература	280

ВВЕДЕНИЕ

Микробный мир – основа нормального функционирования любой экосистемы. В агросистемах он является самым гибким и лабильным компонентом, от которого в конечном итоге зависит их продуктивность.

Микробный комплекс почвы включает разнообразных представителей сапротрофной и фототрофной биоты. Со времен С.Н. Виноградского главное внимание микробиологов было сосредоточено на изучении бесхлорофилльных микроорганизмов. В результате открыли их роль в процессах почвообразования, биогенного круговорота веществ, трансформации соединений антропогенного происхождения (Докучаев, 1949; Новогрудский, 1956; Успенский, 1963; Мишустин, 1972; Аристовская, 1980; Заварзин, 1984, Звягинцев, 1987; Мишустин, Емцев, 1987; Кожевин, 1989; Кудеяров, 1989; Паников, 1992; Звягинцев, Зенова, 2001; Добровольская, 2002 и др.).

Фототрофный компонент почвенной биоты детально изучен альгологами. В итоге в настоящее время имеются строгие доказательства того, что водоросли и цианобактерии – неперенные обитатели почвы. Обширны сведения об их видовом разнообразии, численности, биомассе и продукции в разных типах почвы (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Штина, 1997; Кузяхметов, 2000 и др.).

Давно была отмечена способность микрофототрофов к стремительному размножению на поверхности почвы до такой степени, что меняется ее окраска (Fritsch, 1907; Келлер, 1926; Bristol-Roach, 1927; Рихтер и Орлова, 1928; Lund, 1947; Штина, 1959; Kiss, 1959; Куликова, 1965; Большев, 1968 и др.). Однако механизм этого явления, известного под названием «цветение» почвы, оставался до последнего времени практически не изученным. В то же время «цветение» воды подробно описано в многочисленных монографиях гидробиологами («Цветение» воды, 1968; «Цветение» воды, 1969; Сиренко, 1972; Сиренко, Козицкая, 1988; Андреюк и др., 1990 и др.). Но как ни странно, до сих пор нет ни одной монографической работы, посвященной «цветению» почвы. При одинаковом названии процесса – «цветение» – и возбудители, и последствия его резко различаются в разных средах: воде и почве.

Интуитивно факт «цветения» признается в такой степени, что почвоведы выделяют в некоторых почвах особый поверхностный органогенный горизонт – Aa1, состоящий из наземных разрастаний фототрофов с примесью минеральных частиц в нижней части, мощностью несколько миллиметров (Ковда, Розанов, 1989).

Явление «цветения», отмеченное впервые на целинных почвах, оказалось типичным и на пахотных. Любое изменение внутрпочвенного биологического статуса вызывает интерес с точки зрения сохранения и возобновления почвенного плодородия. Однако до нашей рабо-

ты практически отсутствовала информация о причинно-временных связях этого феномена и действии агроприемов на него, т.е. условий сельскохозяйственной эксплуатации земли.

Основная цель настоящей работы – показать, как происходит формирование альго-цианобактериальных сообществ при «цветении» почвы, какова роль «цветения» в жизни почвы. В полевых условиях в режиме текущих и стационарных опытов в агроэкосистемах было проведено комплексное изучение особенностей развития и функционирования микробных сообществ «цветения» почвы. Показано, что это явление резко отличается от функционирования микробных почвенных комплексов, потому что в нем достигается такой уровень механического и физического сближения организмов, который приводит к возникновению сети трофических и аллелопатических взаимодействий, характерных для фитоценоза.

Развивается положение, что фототрофы, формирующие «цветение» почвы, – не случайный набор видов, а коадаптированные комплексы водорослей и цианобактерий, создающие в процессе совместного существования ценозы. Каждая стадия аутогенной сукцессии в подобных сообществах характеризуется особыми отношениями между фототрофными партнерами. Для каждой стадии сезонной сукцессии характерны определенные группировки фототрофов.

Обсуждаются размеры первичной продукции фототрофных растений «цветения» почвы. Проанализирована сопряженность параметров фотосинтеза и структурной организации фототрофных микробных сообществ.

Автор предлагает экспресс-метод диагностики состояния плодородия почвы по ее «цветению».

Специальная глава книги посвящена роли почвенных цианобактерий в подавлении развития фитопатогенных грибов и становлении супрессивности почвы к возбудителям микозов лесных и сельскохозяйственных культур.

Я признательна сотрудникам кафедры ботаники, физиологии растений и микробиологии ВГСХА. Вместе с ними были проведены многочисленные исследования, результаты которых вошли в эту книгу. Особую благодарность выражаю Эмилии Адриановне Штине и зав. кафедрой проф. Евгении Матвеевне Панкратовой.

Благодарю также зав. кафедрой биологии почв МГУ проф. Д.Г. Звягинцева и сотрудников этой кафедры д.б.н. П.А. Кожевина, проф. Г.М. Зенову, проф. Л.М. Полянскую и других за возможность проводить часть исследований в лабораториях кафедры, за поддержку, помощь и советы.

И, наконец, я признательна за большую помощь в подготовке книги к печати, за ценные советы и критические замечания зав. лабораторией биомониторинга Института биологии Коми НЦ УрО РАН проф. Т.Я. Ашихминой.

Глава 1

ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

Высшим проявлением взаимообусловленности в совместном развитии организмов является формирование сообществ, представляющих собой определенное экологическое единство (Биологический энциклопедический словарь, 1989).

Несмотря на первичность возникновения на Земле фототрофных микробных сообществ (ФМС), по степени их изученности они далеко отстают от своих аналогов, представленных макроформами эукариотов. Поэтому целесообразно рассмотреть общие принципы организации сообществ и возможность их применения на уровне почвенной микробиоты, что не исключает специфичность микробных консорциумов.

Понятие сообщества более всего разработано в фитоценологии. Организация растительных сообществ характеризуется их составом, структурой и представляет собой явление динамическое. Организмы в сообществах способны обитать совместно в определенных условиях экотопа, создавать фитоценозы с достаточно устойчивой организацией и восстанавливаться после разрушения (Работнов, 1978, 1987).

По Д. Джиллеру (1988) сообщество – структурированный комплекс организмов, взаимодействие между которыми определяет его структуру.

Развитие любого растительного сообщества в общем плане сводится к процессу дифференциации экологических ниш (Миркин, 1981). Наличие биологического компонента увеличивает структурное разнообразие среды, которое выражено тем сильнее, чем более разнообразны, прочны и повторяемы связи между организмами. Основное отличие фитоценоза от нефитоценоза – присутствие или отсутствие взаимных влияний, что составляет интимную сферу жизни сообщества.

Сообщество – не случайное собрание особей (Василевич, 1983). Одни и те же виды константно встречаются в одном типе местообитаний и образуют те же самые группировки. Объединенные вместе организмы создают новое целое, единицы высшего порядка, со своим структурными и функциональными взаимосвязями. Сообщество в известной степени способно воспроизводить себя. Многовидовые растительные сообщества – смутные целостности. Виды могут быть коадаптированы, в этом состоит сущность интеграции.

Сложность является обязательной составной частью организованности. В малообразных (простых) сообществах степень функционирования организмов не очень велика. Для высокоорганизован-

ных сообществ характерно наличие эдификатора, который оказывает воздействие на другие виды. Чем больше видов находится под его воздействием, тем больше сила эдификатора.

Сообщество рассматривается как экологическая и сукцессионная климакс-мозаика, создающая высокую степень гетерогенности среды. Устойчивое состояние сообщества (климакс) непременно включает сукцессионные варианты растительного покрова, пространственный и временной масштаб которых определяется природными факторами (популяционная жизнь ключевых видов-эдификаторов, природные нарушения под воздействием абиотических факторов). В сообществах выявляются экологически сопряженные группы видов, в пределах которых выделяются диагностические виды как экологические маркеры пригодности местообитания для успешного существования того или иного набора видов (Заугольнова, Смирнова, 2000).

В исследовании основ формирования растительного сообщества выделяют две группы проблем:

1. Физиологические и биохимические взаимодействия растений и среды через температуру, освещенность, длину дня, наличие кислорода, питательных веществ и т.д.;

2. Взаимодействия растений и других организмов, в том числе химические взаимодействия, паразитические, симбиотические (Гродзинский, 1991).

При этом конкуренцию можно рассматривать как основной механизм отношений особей и популяций в растительном сообществе (Tilman, 1988). Максимальное видовое богатство сообщества наблюдается в центральной части градиента ресурсов, где нет сильных доминантов. Богатое видами сообщество объединяет виды, конкурирующие в гетерогенной среде при условии, что система неравновесна за счет постоянного влияния нарушений, включая и консументы.

Анализируя литературные источники последних лет о механизме поддержания видового разнообразия в сообществе, В.Г. Онопченко (1995) выделяет пять основных групп сосуществования видов в ценозе:

– расхождение по ресурсам и абиотическая гетерогенность среды как пространственно-вертикальная и горизонтальная, так и временно-сезонная, флуктуационная;

– влияние «нарушений», альтернативная стратегия жизненного цикла;

– воздействие фитофагов;

– положительные взаимодействия между растениями;

– механизмы сбалансированной конкуренции и замедления конкурентного исключения: принципы равного шанса (карусель

видов), начальная неоднородность (мозаичность), структурно-циклическая конкурентная сеть.

Многие положения, оформленные в виде концепций и гипотез существования растительных сообществ, могут быть использованы или трансформированы для изучения ФМС. Критерием, позволяющим проводить определенные аналогии и параллели между фитоценозами и ФМС, является фотосинтез, способ питания, настолько специфичный и диктующий такие строгие условия его осуществления, которые резко отграничивают ФМС от сапротрофных микробных сообществ.

В данной книге практически не рассматриваются особенности подобных сообществ, потому что в последние десятилетия на кафедре биологии почв факультета почвоведения МГУ проводится глубокое разностороннее изучение различных аспектов функционирования гетеротрофных микробных комплексов, результаты которого обобщены в монографиях. Так, в книге Д.Г. Звягинцева «Почва и микроорганизмы» (1987) разработаны и сформулированы концепции строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов. Почва рассматривается как множество сред обитания микроорганизмов. Гомеостаз в почве поддерживается с помощью механизмов, основанных, в первую очередь, на микробном пуле и пуле метаболитов. Каждый существенный физиолого-биохимический процесс строится на функционировании нескольких дублирующих друг друга микроорганизмов (принцип дублирования). Любой процесс превращения веществ микроорганизмы ведут в двух взаимно противоположных направлениях (принцип обратимости микробиологических процессов). В почве, взятой в совокупной массе, благодаря ее микроразнообразию наблюдается множественное лимитирование, т.е. лимитирование по нескольким или множеству факторов (принцип множественного лимитирования). В естественных условиях почва никогда не насыщается до полной емкости среды, которая всегда заполняется только для определенных микрозон. В почве всегда есть не заполненные микроорганизмами микрозоны (концепция ненасыщенности комплекса почвенных микроорганизмов).

Монография П.А. Кожевина «Микробные популяции в природе» (1989) посвящена изучению конкретных микробных популяций непосредственно в почве и других природных местообитаниях. Рассматриваются такие показатели состояния микробной системы, как количество бактерий в разных почвах, биомасса бактерий, грибов и актиномицетов, время генерации почвенных микроорганизмов, количественные индикаторы стадий микробной сукцессии. Показано, что структура микробной системы подвержена существенным сукцессионным изменениям. При этом неверно, что

какой-то микроорганизм имеет определенный тип стратегии. Всегда необходимо проводить сравнение с другой или другими популяциями, причем все объекты, у которых определяется относительная стратегия, должны иметь близкие эконити. Любое изменение микроорганизма в той или иной степени отражается на его экологической стратегии. «Неполночленность» природных микробных комплексов в той или иной степени определяется низкой скоростью роста, малой вероятностью размножения, доминированием покоящихся форм в равновесной популяционной структуре. Экологическая стратегия микробных популяций может быть описана на основании трех показателей кинетики роста. Это максимальная удельная скорость роста; константа насыщения, т.е. концентрация ресурса, при которой скорость роста равна половине максимальной, и третий показатель отражает траты энергоресурса на поддержание жизнеспособности без размножения. На первых этапах сукцессии пища в избытке («молодая», ненасыщенная система) и развиваются в основном быстрорастущие популяции. Как только источник пищи начинает иссякать, увеличивается количество микроорганизмов, растущих достаточно быстро при дефиците пищи. Чем больше отношение максимальной скорости роста к константе насыщения, тем выше шансы на победу в борьбе с конкурентами. Наконец, когда ресурс почти исчерпан, преимущество получают микроорганизмы с малыми тратами на поддержание жизни.

Всестороннее описание почвенных актиномицетов проведено в монографиях Д.Г. Звягинцева и Г.М. Зеновой «Экология актиномицетов» (2001), а также Г.М. Зеновой и Д.Г. Звягинцева «Разнообразие актиномицетов в наземных экосистемах» (2002). Характеризуются специфические особенности актиномицетных комплексов разных типов почв и закономерности распространения мицелиальных прокариот в биогеоценозах. Актиномицеты вместе с другими микроорганизмами включаются в конвейерную переработку растительных материалов, принимая участие в их разложении на последних этапах, гидролизуя труднодоступные органические вещества. Различные роды актиномицетов поэтапно участвуют в этом процессе, занимая определенную пространственную и временную позицию в экосистеме, согласно адаптивным приспособлениям к наземному существованию, свойствам мицелия и спор, экологическим характеристикам, экологическим стратегиям и типу взаимоотношений с другими организмами в актиномицетном комплексе.

Взаимодействия актиномицетов с другими организмами в экосистемах рассматриваются не только в традиционном плане антагонизма (антибиотикообразования). Показано, что актиномицеты в условиях ассоциации могут вступать в положительные взаимо-

отношения и при этом менять свою морфологию и функциональную деятельность. В частности, экспериментально были получены актинолишайники – ассоциация актиномицетов с водорослями. О существовании их в природе мало что известно. Однако сравнительно широко распространены актиномицеты в активной жизненной форме в природных водорослевых ценозах – в местах первичного почвообразования на выходах карбонатных пород. При этом стрептомицеты составляют от 58 до 90% биомассы прокариотного гетеротрофного компонента ценоза. Обнаружена специфичность (комплементарность) большинства культур стрептомицетов в отношении зеленых одноклеточных водорослей. Коагрегация гиф стрептомицета и клеток водоросли имеет лектин-углеводную природу и приводит к формированию лишайникоподобного таллома.

Установлено, что кишечник почвенных беспозвоночных представляет для актиномицетов специфическую нишу, где размножаются и начинают доминировать представители редких родов мигелиальных прокариот.

В монографии Т.Г. Добровольской «Структура бактериальных сообществ почв» (2002) доказывается, что формирование почвенных микробных сообществ происходило по принципу аддитивности, а не конкуренции. Подтверждением этому является близкий таксономический состав бактериальных сообществ в ризосфере, альгосфере и фитосфере высших растений. С появлением почвенного покрова сложившиеся ранее симбиозы и ассоциации бактерий с растениями, грибами и животными территориально «переместились» в почвенный ярус в зоны ризосферы микосферы, дриосферы, кишечник почвенных беспозвоночных. Наличие в почве множественных локусов обеспечило формирование в них разнообразных типов бактериальных сообществ. Состав каждого из бактериальных сообществ имеет свою специфику, однако во всех локусах бактериальное разнообразие выше, чем в «фоновой» почве, под которой понимают усредненный почвенный образец, отобранный из гумусово-минерального или минерального почвенного горизонта.

Кроме мозаичного распределения бактерий в почвенном ярусе существует и определенная стратификация бактериальных сообществ, связанная с вертикально-ярусной организацией фитоценозов.

1.1. Фототрофные микробные сообщества (ФМС)

Первыми на Земле формами структурной и функциональной организации совместного проживания организмов были микробные сообщества. Именно в микробных сообществах природа апро-

бироваала все многообразие биотических связей, которые укрепились и получили развитие в биосфере.

Г.А. Заварзин, называя цианобактериальные сообщества «колыбелью в прошлое» (Заварзин, Крылов, 1983), считает, что прокариотная фототрофная система, возникшая на заре жизни, не только оставалась непрерывной во времени, но послужила и служит той основой, на которой возникают надстройки более организованных групп.

Принципиальное отличие ФМС от всех других микробных сообществ заключается в наличии фотосинтеза, что определяет строго очерченные экологические ниши, связанные с количеством и качеством света. Только в условиях достаточной освещенности члены сообщества и сообщество в целом могут достигать благоденствия, которое выражается в общей продуктивности.

В свою очередь от фитоценоза они отличаются двойственным характером существования. С одной стороны, короткий жизненный цикл их отдельных членов, как и микробов, приводит к большей динамичности в структуре и статусе ФМС и быстрой их изменчивости во флуктуирующей среде. С другой – высокие темпы размножения обеспечивают быстрое восстановление структуры сообщества при разрушении его биотопа.

В то же время всегда возникает вопрос: насколько прочны связи, объединяющие фототрофные микроорганизмы в природе? Действительно ли возникает истинное сообщество, в котором правомочно изыскание общеэкологических закономерностей, или наличие случайная агрегация оказавшихся вблизи друг от друга видов, в совокупности которых не действуют причинно-следственные связи? В каких случаях и с какого момента скопление организмов разных трофических уровней можно рассматривать как сообщество?

Многочисленные исследования водных и почвенных ФМС по аналогии с фитоценологическими исследованиями традиционно опираются на инвентаризацию видового состава и определение количественных параметров: численности, биомассы, продукции, а также некоторых физиологических категорий – интенсивности фотосинтеза, дыхания, утилизации биогенных элементов. Порой рассматривается ход сезонных и аллогенных сукцессий.

Однако, как правило, полученная информация касается лишь отдельных сторон жизнедеятельности организмов и популяций, но не сообщества в целом. В то же время существуют и некоторые гипотезы о механизме функционирования как модельных, так и природных систем микрофототрофов.

Обобщая литературные данные, можно считать, что значительное разнообразие ФМС определяется разнообразием заселяемых

ими биотопов и биоразнообразием фототрофного комплекса ФМС: прокариотов и эукариотов.

Уровень чисто физических (механических) контактов организмов в сообществе позволяет и для водных, и для почвенных ФМС рассматривать их как *диффузные*, когда имеется пространство (свободная зона) между фототрофами. В этом случае агрегации клеток возникают в основном одновидовые, как объединение потомков отдельной особи. Связь разных видов достаточно условна, случайна и действует в пределах миграции экзометаболитов.

Диффузные сообщества, как в почве, так и в воде, при наличии определенных условий становятся *сомкнутыми*, формируя скопления, получившие в обоих случаях название «цветение».

Говоря о своеобразии диффузных почвенных ФМС, их скорее можно отнести не к сообществам, а к комплексам микроорганизмов. Д.Г. Звягинцев (1987) вводит понятие комплекса для почвенных сапротрофов взамен понятия микробоценоза, поскольку среди почвенных микроорганизмов нет строгой и жесткой организованности в единую систему на основе средовых гормонов или какого-либо другого способа.

Однако такие уникальные явления природного массового размножения микробов, как «цветение» воды и почвы, безусловно, представляют собой функционально единую систему фототрофов, ценопопуляции фототрофных микроорганизмов с консортами.

Своеобразие воды и почвы, как среды обитания, определяет и своеобразие сформированных в этих средах ФМС. Диффузные комплексы фототрофов почвы и воды следует признать первичными (материнскими, матричными) по отношению к феномену «цветения», матам, пленкам, корочкам и иным формам агрегации, в которых наблюдаются непосредственные физические контакты особей. В определенный момент складываются условия, запускающие механизм массового размножения микрофототрофов, порой взрывного характера, что приводит к мгновенной колонизации значительного пространства почвы или акватории.

Вероятно, связи, действующие в диффузных сообществах-комплексах и сомкнутых сообществах-агрегациях, так же, как и сигнальные системы между организмами, несколько отличаются, хотя и сохраняют общие свойства.

В силу экологических причин, связанных с проблемой чистой воды и нарушением водных экосистем, первично внимание исследователей было привлечено к водоемам. Отдавая отчет, что вода как среда обитания значительно отличается от почвы, что обуславливает специфику состава альгофлоры, мы вынуждены для подхода к объяснению организации сообществ на поверхности почвы проанализировать многочисленные источники по водным ФМС.

Не углубляясь в детали громадного материала по «цветению» воды, мы попытаемся обсудить общие принципы организации ФМС, помня, однако, что почва и вода – совершенно разные среды обитания, правда, в том и другом случае заселенные микробами с фотолитоавтотрофным типом питания.

При любом типе строения ФМС главным фактором, ведущим к объединению вокруг фототрофов организмов с другими типами питания, является способность первых к синтезу органического вещества и выделению в окружающую среду значительной части первичной продукции. В зависимости от вида фототрофов, их возраста, внешней среды и физиологического состояния количества экзометаболитов составляет от 1 до 89% продуктов фотосинтеза для водных и почвенных форм (Дауда, 1974; Клайн, Уморин, 1990; Саут, Уиттик, 1990; Френкель, Садчиков, 1990; Паников, 1992; Садчиков, куликов, 1992; Straskrabova, 1990 и др.). Чем хуже внешние условия для развития водорослей, тем больше метаболитов они выделяют (Веселаго и др., 1987). Среди выделяемых веществ обнаружены такие классы органических соединений, как сахара и полисахариды, органические кислоты, аминокислоты, амиды, липиды, их производные, изопреноиды, углеводороды, фитогормоны, фенольные соединения, витамины, токсины (обзоры: Сакевич, 1985; Сиренко, Козицкая, 1988; Андрюк и др., 1990). Вследствие этого вокруг клеток и их комплексов создается особая зона повышенной концентрации органических веществ, получившая название фикосреды (Оксиюк, 1976; Bell, 1985), фикосферы (Kimura, 1990) или альгосферы (Дедыш, 1990). По аналогии с ризосферным эффектом быстрая трансформация органического углерода фитопланктонными бактериями рассматривается как фикосферный эффект, благодаря тому, что водорослевые экстрацеллюлярные продукты избирательно стимулируют те бактерии, которые лучше адаптированы к поглощению этих веществ (Bell, 1985). Селективность фикосферы доказана и с помощью лабораторных экспериментов с устойчивыми альго-бактериальными системами. Способность бактерий окислять экзометаболиты – не обязательно средство адаптации, но и способ уменьшения концентрации веществ в окружающей среде. Водорослевая антибактериальная активность может быть важным признаком в образовании альгобактериальных ассоциаций. Следовательно, альгофикосфера может быть как стимулирующим, так и ингибирующим звеном на природные бактериальные популяции.

Сами клетки фототрофов и их выделения представляют великолепный субстрат питания для других организмов и источник массивного биохимического влияния на них. Поэтому возникает раскинутая сеть трофических и аллелопатических взаимоот-

ношений с сапротрофами и биотрофами. Регулятором таких отношений выступает среда, в которой состав биогенных элементов определяет видовой состав сообщества. В свою очередь трофические партнеры оказывают воздействие на фототрофные микроорганизмы непосредственно (выедание, паразитизм) или через изменение условий среды путем уменьшения концентрации экзометаболитов или их превращения. В водных сообществах именно вода создает возможность биохимических связей между организмами. Выделяемые клетками фототрофов газы и органические метаболиты образуют своеобразную «сеть», по которой организмы сообщаются косвенно, не вступая друг с другом в прямой контакт (Хайлов, 1970).

В.Д. Федоров (1987), экстраполируя учение о консорциях в гидробиологию, в качестве глобального эдификатора выдвигает водную толщу фотической зоны, в которой распылена органическая взвесь, складировано растворенное органическое вещество и создается первичная биомасса водорослей – «эфемерная» водная консорция. Триада выживаемости, обеспечивающая возможность сосуществования видов в природных ассоциациях: 1. Противостоять конкуренции, захватывать тот или иной объем ниш; 2. Переживать стрессы; 3. Восстанавливаться после нарушения.

Для фитопланктонных сообществ доказано (Agusti et al., 1992), что их структура и количественные характеристики определяются тремя взаимодействующими механизмами: контролем снизу (физико-химические факторы, в том числе приток биогенов), контролем сверху (выедание) и саморегуляцией (включающей изменение на уровне сообществ и отдельных клеток).

Серия экспериментальных работ (Левич и др., 1992 а; Левич и др., 1993 а, б; Булгаков, Левич, 1995; Левич, 1995) показала, что за структуру планктонных сообществ отвечает набор факторов, включающих хищничество, колебания условий среды, конкуренцию за пищевые ресурсы. При этом отношение N:P выступает в качестве самостоятельного экологического фактора, более важного, чем самостоятельные концентрации азота и фосфора.

К смене характера сообщества и смещению численности видов в фитопланктоне приводят различные требования к pH и вариабельности скорости роста, дающие преимущество одному виду планктонного сообщества над другим (Козицкая, 1992).

Своеобразие диффузных водных сообществ связано и с наличием между их членами конкурентных отношений. Доказательством наличия конкуренции по мере формирования сообщества считают снижение среднего объема клетки (Девяткин, 1979). При этом получают преимущество виды с большей относительной поверхностью клеток, а при наличии пресса хищников – более быстро размножающиеся.

В дополнение к представлению о конкурентных отношениях трофически близких организмов предлагается ввести закон конгруэнтности (Михайловский, 1988). Конгруэнтные отношения – своеобразная эстафета ресурсов, когда продукты одного из конгруэнтных партнеров являются ресурсами для другого, между партнерами происходит сближение реализованных ниш по всем осям физического фазового пространства, по которым это не приводит к пересечению ниш, а, следовательно, к конкуренции. Таким образом, базовая структура сообщества представляется как система многомерных экологических ниш популяций планктонного сообщества.

Предполагают, что структура фитопланктонного сообщества зависит от размера экологической ниши входящих в него видов (Ignatiades, 1994). В сообществах с большим числом видов (>30) содержится значительное число видов с узкой нишей, невысокой численностью клеток. Как правило, эти виды не вызывают «цветение» воды. В сообществах, вызывающих «цветение» воды, общая численность клеток на два-три порядка выше; 75-79% этой разницы обеспечивается доминированием одного какого-то вида. На основании ширины ниши и обилия видов фитопланктонные сообщества можно разделить по степени иерархии: малочисленные виды с широкой нишей в основании; многочисленные виды (включая доминирующие) с умеренно широкой нишей; затем популяции с узкой нишей и низкой численностью видов.

Считают, что есть характерные черты, связывающие планктонные и бентосные альгоценозы с растительным покровом (Оксиюк, 1976):

- заметное изменение ранее существующих условий среды, создание вторичной среды – фикосреды;

- вследствие этого создание условий, благодаря которым одни компоненты регулируют в той или иной мере жизнь, развитие и возобновление других видов вплоть до исключения некоторых видов;

- в каждой своей точке сообщество создает более или менее интенсивный круговорот вещества и энергии.

Г.А. Заварзин (1984) выдвигает концепцию, согласно которой в микробных сообществах определенная трофическая структура создается за счет газообмена микроорганизмов. Ее отдельные этапы осуществляются высокоспециализированными бактериями. На примере цианобактериального сообщества (ЦБС) приводится схема катаболического микробного газообмена. В данном сообществе ограничивающим фактором является свет. Это определяет расположение организмов по слоям. Верхний занимают световыносливые цианобактерии, спектр поглощения которых определяется

хлорофиллом *a*. В зоне их развития создаются дефицит CO_2 и избыток O_2 . Необходимо решение проблемы газового транспорта – быстрого удаления O_2 и притока CO_2 . Противоречие решается благодаря высокой растворимости углекислоты и малой – кислорода. Кислород рассеивается, углекислый газ поступает в жидкую фазу. Анаэробные фотосинтезирующие бактерии располагаются под цианобактериями, используя H_2 и H_2S .

Рассмотрение взаимодействий в микробной катаболической системе позволяет заключить, что сообщество представляет собой нечто большее, чем простую сумму организмов с разными физиологическими свойствами. Это единое целое, в котором газы исполняют роль энергоносителей между отдельными подсистемами. По самой природе система составлена из далеких друг от друга организмов, не родственных между собой. Система представляет отчетливую целостность с очень определенными трофическими связями и механизмами регуляции. Предложенные абстрактные трофические связи могут реализовываться вне зависимости от расстояния между организмами (например, в океане между группировками существуют большие расстояния и большое время переноса), но может быть организована не только физиологически, но и морфологически единая система ЦБС.

Гранью перехода сообщества диффузного типа к сомкнутому, по Г.А. Заварзину (1984), является наличие не только физиологических контактов, но и физических. В результате может быть образована морфологически единая система ФМС. Наиболее изучены на сегодняшний день сообщества подобного типа являются цианобактериальные (ЦБС), образующие маты в водоемах различного происхождения и различного географического положения. Способность цианобактерий вступать в симбиотические отношения с другими организмами, древность происхождения, приспособленность к экстремальным условиям среды дали им возможность создавать сообщества, способные выполнять функции многоклеточных организмов. Возникают образования определенной текстуры, в которых ассоциированы цианобактерии, водоросли и различные группы автотрофных фотосинтезирующих анаэробных и гетеротрофных бактерий. Так, из пленок слоистой структуры, собранных в морской воде, выделено более 60 изолятов. Автотрофный блок этого сообщества включал два вида водорослей и 20 видов цианобактерий (Stal, Krumbein, 1985). Цианобактериальные алкалофильные озерные маты имеют строгую стратификацию с прослойками фосфата кальция (Герасименко и др., 2003). В структуре хорошо выражены слоистость и цветовая гамма. При толщине около 10 мм маты довольно рыхлые из-за наличия во всех слоях неразложившихся нитей цианобактерий. Ясно выражены че-

тыре зоны, разделенные минеральными слоями: 1 – оксигенного фотосинтеза, зеленого цвета с развитием нитчатых цианобактерий; 2 – аноксигенного фотосинтеза, коричневато-малинового цвета, где слои развития пурпурных бактерий чередуются с прослойками минералов; 3 – захоронения цианобактерий, коричневато-зеленого цвета с прослойками минералов; 4 – сульфатредукции, серовато-черного цвета. При сравнительном изучении структуры, функции и микробного разнообразия термофильных, галофильных и алкалофильных цианобактериальных сообществ доказана их идентичность по функциональным группам микроорганизмов, метаболические связи которых приводят к аналогии их структуры (Герасименко, 2002).

На дифференциацию ФМС влияют внешние факторы, например, удобрения. Так, например, в поверхностных разрастаниях на торфе панцирные амебы составляли 48% общей микробной биомассы, гетеротрофные бактерии – 15, цианобактерии – 14, диатомеи – 13%. Незначительное количество биомассы приходилось на долю других микроорганизмов: микроводоросли – 7, жгутиковые – 2 и гетеротрофные флагелляты – 2% (Gilbert et al., 1998).

Цианобактерии формируют сообщества типа «войлок» или «ворс» для начальной стадии и «кожа». Войлок приобретает механическую устойчивость за счет переплетения противодействующих разрыву нитей в «ткань» (в текстильном смысле). При этом промежутки между нитями свободны и не создают диффузных ограничений (Заварзин, 2003).

Чтобы система оставалась устойчивой, необходимо достаточное число видов. В развитии сообществ возникают видовые флуктуации и вариации. Флуктуации определяются как повторяющиеся модификации структуры сообщества (например, в сезонном аспекте), а вариации – как постоянные изменения, ведущие к превращению одного сообщества в другое (Воего, 1994). Оба явления связаны с биологическими, в том числе репродуктивными, параметрами видов и факторами среды. При этом большую и еще недооцененную роль играют покоящиеся стадии в динамике ФМС. В принятой модели биомасса сообщества принимается относительно стабильной, но составленной изменчивым набором видов. При изменении условий среды могут резко измениться роль редких видов, их вклад в биомассу сообщества, поэтому редкие виды должны рассматриваться как необходимый компонент сообщества, как источник потенциальных вариаций, резервуар генетического и экологического разнообразия.

Доказательством морфологической и функциональной целостности ФМС является обнаружение нового явления – самосборки (Раилкин, 1994). При разрушении природных сообществ морских

микроорганизмов, состоящих из водорослей, бактерий и одноклеточных животных, механически удаленных из природных местобитаний, наблюдалось восстановление топической и трофической структур. Самосборка микрообрастаний из суспензии клеток в лабораторных условиях на дне чашки Петри завершалась через 24 ч. Ее скорость не зависела от стадии развития (возраста) природного донорного сообщества. Качественный и количественный составы полученного в лаборатории сообщества почти не отличались от состава природных сообществ. Климаксные сообщества завершали самосборку через 6 ч.

Под влиянием антропогенных факторов могут развиваться необычные трансформированные сообщества нового типа (Сорокин и др., 1996). При сбросе стоков из хозяйств марикультуры в течение 20 лет резко повысился уровень трофности морских лагун. Это привело к формированию мощного и необычайно стабильного в сезонном и многолетнем аспектах «цветения» планктонных цианобактерий. В новом сообществе имелись следующие характерные черты: отсутствие сезонной сукцессии, высокая плотность клеток, на 85-90% представленная цианобактериями из трех родов, очень высокое содержание лабильного органического вещества в воде; рекордно высокая первичная продукция при близком к аналитическому содержанию в воде солевых биогенов в течение всего года, но при этом необычайно высокая скорость оборота – не более 3 мин. для $PO_4\text{-P}$; отсутствие нормальной пищевой цепи из-за токсического ингибирования фауны цианобактериями.

Доминирующее сообщество цианобактерий оказалось способным выполнять в экосистеме функции гетеротрофов – деструкцию и регенерацию биогенов (на долю их приходилось до 70% в суммарном дыхании планктонного сообщества), хотя в нормальных экосистемах эта регенерация осуществляется гетеротрофами.

Итак, целостность ФМС-величин вариабельная: от диффузного комплекса клеток, отделенных друг от друга существенными расстояниями, до цианобактериальных матов, текстура которых, образованная организмами разных трофических уровней, сходна с тканью листа. Поэтому в столь разнообразных даже по уровню механических контактов организмов сообществах разнообразны интимные механизмы регуляции и саморегуляции.

Общие свойства водных ФМС проявляются: 1) в экскреции значительной части продуктов фотосинтеза, вследствие чего возникают биотические связи – конкуренция, паразитизм, хищничество. Характер этих связей во многом определяется линейными размерами, объемом особей и темпами их размножения; 2) в перераспределении экологических ниш фототрофных микроорганизмов в зависимости от интенсивности межвидовой и внутривидовой кон-

курении; 3) в сопряженности прочности сообщества с объемом его видовой базы; 4) в подчиненности характера доминирующих группировок фототрофов и их динамики пулу биогенных элементов в воде и соотношению N:P, как играющему самостоятельную экологическую роль; 5) в способности ФМС к самовоспроизводству (самосборке) в определенных условиях среды; 6) в механизме катаболической регуляции с регенерацией и утилизацией выделяемых газов.

Своеобразие воды как местообитания привело к тому, что она может служить эдификатором ФМС, при этом экзометаболиты фототрофов играют самостоятельную от выделивших их организмов роль.

В отличие от водных экосистем почва – значительно более гетерогенная среда с явно выраженными резко различающимися фазами: жидкой, твердой и газообразной. Поэтому связи между членами сообщества и отдельными популяциями, входящими в состав сообщества, могут быть существенно опосредованы и трансформированы по сравнению с водными системами. Почва представляет собой множество сред обитания с совершенно разными условиями и разными активно действующими микроорганизмами (Звягинцев, 1987). Из многочисленных почвенных обитателей только микроскопические паразитические грибы (например, *Fusarium nivale* – «снежная плесень»), а также водоросли и цианобактерии могут размножаться на поверхности почвы в количестве, позволяющем обнаружить их визуально.

1.2. «Цветение» почвы – феномен массового природного размножения фототрофных микроорганизмов

«Цветение» почвы привлекало внимание исследователей с давних пор. Названное по аналогии с «цветением» воды (Hortobagyi, 1955), «цветение» почвы во многом сходно с ним: большой концентрацией клеток в единице объема; изменением окраски субстрата; сменой доминирующих группировок в течение сезона и др. Еще в начале нашего века получены подробные вербальные описания этого явления. Уже тогда, без определения количественных параметров, была уловлена главная суть явления – бурное, мгновенное, взрывоподобное размножение микроскопических организмов, которое приводит к ярко выраженному внешнему изменению окраски почвы. Так, в 1907 г. Ф. Фритч (Fritsch) считал, что наземные водоросли играют важную роль, приготавливая путь для высших растений, служа как дезинтеграторы породы и производители гумуса. Особо обращая внимание на синезеленые водорос-

ли (цианобактерии), он описал четыре типа обрастаний, сформированных ими, которые правильно сменяют друг друга при колонизации субстрата:

1. Наиболее частым и простым типом обрастаний является студенистая масса, более-менее приклеивающаяся к субстрату (*Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*), неодинаково аэрируемая по толщине, что ведет к частичному отмиранию внутренних слоев. (В последующих работах неоднократно подчеркивалась роль слизи в иммобилизации клеток на определенном расстоянии друг от друга и агрегации (Заварзин, 1984, 1989, 1992, 1995, 2003; Цивкелова и др., 2003).

2. При росте в виде войлока во влажных местообитаниях, состоящего из разрастаний *Tolypothrix*, *Naपालosiphon*, между нитями этих водорослей имеется воздух. Поэтому данный тип обрастаний совершеннее первого. Правда, воздух может вытесняться при дожде.

3. При достаточной влажности воздуха «войлочный» рост сменяется ростом пучками: с войлока поднимаются пучки нитей, поглощающие влагу из воздуха. В зависимости от внешних условий некоторые водоросли (*Tolypothrix*, *Scytonema*, *Stigonema* и др.) растут то в виде войлока, то пучками. Когда пучки расположены близко друг к другу, поверхность разрастания становится бархатистой.

4. При слоистом росте пучки расположены слоями друг над другом, причем каждый слой слегка выдается над нижележащим и наклонен назад. Такой рост встречается на вертикальной поверхности, где отдельные пучки могли бы затенять друг друга.

Разрастания синезеленых водорослей на почвах степей Поволжья привлекли внимание выдающегося геоботаника Б.А. Келлера (1926). Он отметил, что синезеленые водоросли обильно развиваются на свободных промежутках почвы, не занятой высшими растениями. В сухую, жаркую погоду они образуют легкие налеты или разбросанные сухие корочки, или сморщенные дерновинки. После того, как поверхностный слой смочит влага, налеты получают явственный зеленоватый оттенок. Сильному развитию водорослей способствуют два обстоятельства: разреженность высшей растительности и присутствие в почве, близко к поверхности, относительно уплотненного горизонта, который задерживает просачивание воды в глубину и способствует обильному увлажнению поверхностного слоя. Автор отмечает, что жизнь синезеленых (цианобактерий) идет интенсивно в периоды более продолжительного увлажнения весной и осенью. Тогда на почве хорошо выступает темно- или черновато-зеленый налет. Сообщен и видовой состав водорослей, заключающий в себе множество уже заметных на глаз

нитчатых тяжей *Microcoleus vaginatus*, переплетающихся в густую сеть. В этом налете встречалось много ниточек других цианобактерий. При рассмотрении под микроскопом смоченных корочек *Microcoleus* Б.А. Келлер наблюдал, как нити характерным скользящим движением покидают свои футляры, что ускоряет темпы колонизации почвы микроколеусом.

Указан любопытный факт, связанный с размножением *Nostoc commune* (Келлер, 1926), при котором происходит своеобразное почкование целых колоний в виде мелких шариков, достигающих в диаметре 1-1.3 мм. Шарики отделяли от себя новые колонии в сторону почвы, где они и зимовали под некоторой защитой между почвенными частицами. Такие же скопления шариков были обнаружены и на следующую весну. Налет синезеленых водорослей был настолько обилён, что при хорошем увлажнении весной и осенью почвенная поверхность только проглядывала сквозь тонкую сетку упомянутого налета. На поверхности полупустынных почв, которые представляются голыми, бурное размножение фототрофных микроорганизмов проявляется как пароксизма жизни, связанная с короткими периодами обильного увлажнения.

Для пахотных почв наличие «цветения» впервые отмечено Б. Бристоль-Роач (Bristol-Roach, 1927), которая описала, как после продолжительных сильных дождей в июле поверхность всего пшеничного поля была покрыта зеленовато-черным студенистым слоем, толщиной около 1 мм, состоящим из водорослей. На необработанном участке водоросли образовывали более тонкий светло-зеленый слой, едва заметный невооруженным глазом. Между этими крайностями были все переходы на других участках, причем на тех, где были наибольшими количество азота и рост водорослей.

А. Рихтер и К. Орлова (1928) описали случай, как в окрестностях г. Саратов в результате длительных дождей вся поверхность обработанной почвы на десятки десятин молниеносно превратилась в корку, сплошь покрытую шариками *Botridium*, характерно хрустящими под ногами. Эти же авторы подчеркнули, что на юго-востоке России пленки синезеленых водорослей являются **необходимым компонентом почвенно-растительного покрова**.

Типичны разрастания синезеленых водорослей в амфибиальных местообитаниях. Так, известный наблюдатель природных явлений К.А. Тимирязев пишет: «Заглянем в траву вдоль плоского, заливаемого водой берега речки, и очень часто заметим на влажной земле, величиною с горошину и более, студенистые комочки округло-лопастной или почти шаровидной формы. Раздавим такой комочек под микроскопом и увидим, что он состоит из четко-

образных нитей, синезеленых клеточек, спутанных клубками и погруженных в общий прозрачный студень» (Тимирязев, 1985, цит. по: Избранные сочинения, 1948, т. 1, с. 214).

Таким образом, описания массового размножения на почве фототрофных микроорганизмов учеными прошлых времен отличаются поэтичностью, образностью, меткими наблюдениями, стилем, которым уже не пишут в наше время научные работы.

Следующая волна изучения «цветения» почвы началась в 1950-х гг. и фактически продолжается до сих пор.

Наиболее многочисленные описания «цветения» почвы – в работах отечественных альгологов (Сдобникова, 1955; Штина, 1955, 1958; Куликова, 1965; Большев, 1968; Носкова, 1968; Османова, 1968; Пивоварова, 1968; Балезина, 1969; Помелова, 1971; Бусыгина, 1976; Маркова, 1976; Шушуева, 1977; Новичкова-Иванова, 1980; Кондакова, 1983; Домрачева, Штина, 1984; Костиков, 1989; Кузяхметов, 1989; Панкратова и др., 1989; Гецен, 1990; Перминова, 1990; Домрачева и др., 1992; Малышева, 1993; Домрачева, 1996; Панкратова и др., 1996; Домрачева, 1998 а, б; Домрачева, 2000; Домрачева и др., 2001 и др.).

Типичный пример судьбы пленок «цветения» на поле озимой ржи описан в 1955 г. Э.А. Штиной. Мощные пленки, состоящие преимущественно из зеленых водорослей, сформировались в мае, после двух недель сухой и холодной погоды, а в начале июня они значительно изменились. В густом травостое ржи пленки сохранили прежний темно-зеленый цвет и остались живыми. В их составе преобладали рассеянные нити цианобактерий *Anabaena variabilis* и *Cylindrospermum* sp.sp. и обильные нити протонемы мха. На местах с изреженным травостоем пленки высохли, приобрели светло-желтый цвет и более интенсивно заросли протонемой.

При дальнейшем высыхании почвы судьба пленок в зависимости от густоты травостоя и количества осадков складывалась по-разному. На открытых местах пленки заселялись грибами и полностью ими ассимилировались. На участках с изреженным травостоем в сухую погоду они зарастали мхами. Среди густого травостоя, защищающего пленки от прямых лучей солнца, пленки в сухую погоду подсыхают, а после дождей быстро оживают. Состав пленок после подсыхания меняется: десмидиевые водоросли почти полностью исчезают, зато появляются нити *Phormidium autumnale* и *Lyngbya aeruginosa*. Если в течение лета основу пленок составляли виды *Chlorohormidium*, то после уборки ржи начинали преобладать цианобактерии. Степень их развития определяется особенностями погоды и продолжительностью периода от уборки ржи до зяблевой вспашки. Формированию пленок на озимом поле способствуют наличие уплотненного поверхностного слоя, который,

особенно в условиях суглинистых почв, обуславливает временные, но продолжительные скопления талой воды на поверхности почвы; повышенное снабжение озимого поля органическими и минеральными удобрениями; быстрое отрастание ржи, что создает затененное пространство, где водоросли защищены от прямых лучей солнца и быстрого высыхания.

Первые исследования, связанные с изучением физиолого-биохимических процессов, протекающих в наземных разрастаниях с доминированием цианобактерий, проведены Е.М. Панкратовой, которая в природных условиях определила размеры азотфиксации (1972, 1977).

В исследованиях зарубежных авторов, наряду с изучением флористического состава и биомассы, можно обнаружить отдельные сведения о сезонных сукцессиях, трофических связях, интенсивности протекания процессов азотфиксации и фотосинтеза (Booth, 1941; Kiss, 1959, 1975, 1983, 1985; Jahnke, 1967; Komaromy, 1976, 1985; Broady, 1979; Mule et al., 1980; Cubit, 1984; Johansen et al., 1984; Ashly et al., 1985; Rayburn et al., 1985; Allen, van Anken, 1986; Reynaud a. Metting, 1988; Hoffmann, 1989; Rao, Burns, 1990; Akijama et al., 1991; Lange et al., 1992; Malam et al., 2001; Belnap, 2002 и др.).

Наряду с традиционным подходом ботаников и накоплением информации по функционированию популяций фототрофных микроорганизмов, проводятся поиски роли ФМС в биогеоценозах (БГЦ) через анализ их влияния на среду обитания и глубину ее изменения. Так, экспериментальным путем доказали, что под макроскопическими разрастаниями увеличивается агрегация почвенных частиц за счет связывания их электростатическими силами в случае, если сообщество состоит из одноклеточных форм (Костиков, 1989) или же за счет механического скрепления почвенных частиц и склеивания их слизистыми веществами, выделяемыми как одноклеточными (Metting, 1986), так и нитчатыми формами (Дубовик, 1995, 1998; Marathe, 1972; Balley et al., 1973; Pentecost, 1985; Shulten, 1985; Cano et al., 1997; Mandal et al., 1999).

Выделение слизи клетками водорослей и цианобактерий – явление универсальное и для водных, и для почвенных форм. Образование гелеподобных слизистых частиц (полисахаридных или полипептидных) многофункционально. Например, слизь является основным компонентом скопления одноклеточных диатомовых водорослей, при этом полисахаридные экссудаты придают устойчивость к бактериальному разложению. Присутствие их в агрегатах диатомей снижает проницаемость клеток (Alldredge, 1999). Для структурно-функциональной организации микробных популяций в виде биопленок межклеточный слизистый матрикс рассматрива-

ется как элемент структуры колоний, играющий роль интегрирующего компонента в обеспечении жизнеспособности и нормального функционирования популяций, представляющих собой полиморфные многоклеточные системы (Sutherland, 1996; Azam et al., 1999; Surette, 2002; Sutherland, 2002).

Гиперпродукция экстрацеллюлярных веществ в некоторых случаях, видимо, связана с их внутриклеточным синтезом. Среди обычных клеток имеются клетки-«камикадзе» с редуцированной клеточной стенкой, через которую активно выделяются слизистые вещества. Процесс выделения экзометаболитов на поздних стадиях сопровождается деструктивными изменениями и гибелью. В конечном итоге цитоплазматическая мембрана полностью разрушается, внутреннее содержимое клетки сливается с экстрацеллюлярным. Вокруг интактных клеток откладываются конгломераты идентичного фибриллярного вещества и/или оболочка высокой электрической плотности. На определенных этапах клеточной перестройки в связи с гиперпродукцией слизи включаются механизмы программируемой гибели клеток – апоптоза, связанного с экспрессией специализированных протеаз. Предполагается, что химическая природа гелеобразных экстрацеллюлярных полимеров, формирующих чехлы и колониальный матрикс, сходна с межклеточным матриксом животных и, соответственно, аналогична их роли в межклеточном транспорте метаболитов, возможно, регуляторной (Баулина, Лобакова, 2003; Dittman et al., 2002; Sutherland, 2002).

Гликокаликс (выделяемая цианобактериями слизь) может рассматриваться как иммобилизованная вода в матрице полимера с очень высокой механической плотностью сообщества, соответствующей примерно 1-2% агаризованной среды. Экзополимеры в подобных сообществах удерживают организмы внутри локального пространства и обеспечивают макростабильность по отношению к физическим факторам (вымыванию), обеспечивают макроструктуру сообщества с оптимальными диффузными расстояниями, создают транспортные колодцы для проникновения питательных веществ, связывают питательные вещества, ограничивают проникновение вредных факторов как химической природы, так и мелких хищников – протист. Следовательно, микробное сообщество за счет образования экзополимеров создает нечто вроде ткани, которую можно изучать методами парагистологии (Заварзин, 2003).

В практическом плане слизиобразование важно учитывать при обсуждении противэрозионной роли поверхностных разрастаний (Гаель, Штина, 1974; Маркова, 1977; Дубовик, 1982, 1998; Костиков, 1989; Starks, Shubert, 1982; Monastersky, 1989; Davey et al., 1991). Например, показано, что при инокуляции в эродированные почвы штаммов *Nostoc* начинается первичная агрегация за счет

взаимодействия между выделяемыми ностоком полисахаридами и морфологическими единицами почвенных фракций (Falcini et al., 1996). Инокуляция в почву штаммов *Tolypothrix tenuis* и *Nostoc muscorum* улучшает структуру почвы за счет выделения полисахаридов, процент агрегации становится более 50 (Zaccaro et al., 1999).

Инокуляция цианобактерий из р.р. *Oscillatoria*, *Nostoc*, *Scytonema* и их смеси приводила через два месяца к образованию на почве пленок. При этом нити цианобактерий и ассоциированные грибные гифы создавали матрикс, в котором поверхностные почвенные частицы были собраны в корочки на глубине 1 см (Acea et al., 2001).

Механизм данного процесса воспроизводили в модельных опытах. При исследовании прикрепления водорослей и цианобактерий, изолированных с поверхности почвы, к искусственному субстрату – карборундной бумаге, имеющей градиент зернистости, сравнимый с минеральными гранулами, установлено, что при потоках воды по бумаге в моделируемых условиях наличие зернистости субстрата было менее важно, чем морфология и природа слизи продукцией микрофлоры в успехе прикрепления организмов к субстрату (Davey et al., 1991). При сопоставлении результатов с натурными наблюдениями отмечены три главные фазы в развитии сообщества на поверхности почвы: интродукция зародышей, адгезия организмов на почвенные частицы, включая их удержание в период размыва, и рост флоры на поверхности субстрата или в неприкрепленном состоянии.

Гораздо сложнее роль ФМС при заселении ими рекультивируемых территорий (Шушуева, 1977; Неганова и др., 1978; Дорохова, 1989). Здесь, наряду с попытками использования ФМС для закрепления искусственных пылящих субстратов (например, зоошваблов: Неганова, 1975), расчет ведется на изменение химического состава самого субстрата: уменьшение его токсичности (Somashekar, 1984), накопление первичного органического вещества, т.е. первичного почвообразования (Шушуева, 1977; Штина, 1985), разложение или трансформация труднодоступных соединений для питания растений (Дорохова, 1990; Natesan, Shanmugasundaram, 1989).

Однако все эти попытки пока не выходят за рамки модельных опытов, хотя в них довольно четко просматривается положительный эффект от ФМС. Следовательно, преградой для внедрения таких работ являются чисто технологические причины: размножение инокулята, его внесение, приживание или же стимуляция спонтанного пула ФМС до экологически значимых масштабов. Возможно, какой-то практический отклик найдут опыты по исполь-

зованию ФМС для регуляции водного режима поверхностных слоев почвы. Было показано, что в местах с нестабильным увлажнением под наземными колониями цианобактерий и других сообществ в почве наблюдается повышенное содержание влаги по сравнению с рядом расположенной почвой без разрастаний. Это происходит как за счет усвоения атмосферной влаги, так и за счет усиления капиллярного эффекта, при котором влага из нижележащих слоев поднимается выше (Дубовик, 1995, 1998).

Все эти эффекты могут быть достигнуты в том случае, если наземные разрастания образуют **биогенный слой** (Панкратова, 1988) или особый **фотосинтетически активный слой** (Lange et al., 1992). При этом фототрофный компонент порой рассматривается как центр консорций, с которым ассоциирована свита потребителей (Пивоварова, 1988). В непосредственном контакте с фототрофами обнаружены олигонитрофилы, азотфиксаторы, целлюлозоразлагающие бактерии, денитрификаторы, аммонификаторы, актиномицеты, грибы, представители микрофауны (Панкратова, 1980, 1981, 1989). Разнородность входящих в ФМС фотосинтетиков неоднократно подчеркивалась Г.А. Завариным (1984, 1989, 1992, 1995, 2003).

Созданы модели иерархического соподчинения организмов в таких системах. При создании одной из них интерпретируется модель ризопланового и ризосферного построения сапротрофного микробного комплекса вокруг комплексов фототрофов. Тем не менее, эта модель оказалась интересной, и мы приведем ее здесь (Зенова и др., 1990; Зенова и др., 1995; Глаголева, 1992; Глаголева, Зенова, 1992; Дедыш и др., 1992). В альгосфере – своеобразной эконше вокруг клеток фототрофов – прослеживается наиболее вероятная следующая «ярусная» структура комплекса бактерий. «Первый ярус» составляют грамтрицательные бактерии и актиномицеты, устойчивые к водорослевым антибактериальным веществам. Они снимают парциальное давление кислорода, позволяя функционировать микроаэрофилам – азотфиксаторам, расположенным на «втором ярусе». «Третий ярус» образуют грамположительные бактерии-спутники, чувствительные к антибактериальным агентам водорослей.

Бактериальное звено играет стабилизирующую роль по отношению к автотрофному в неблагоприятных условиях среды. Это выражается в стимуляции роста водорослей и поддержании хорошего физиологического состояния клеток путем интенсификации образования хлорофилла. Водоросли контролируют развитие сопутствующих бактерий, удлиняя основные фазы роста гетеротрофов, что препятствует старению сообщества. В альгосфере формируется специфическая структура: центральное ядро составляют водоросли и типичные эккрисотрофы. Следующий структурный

компонент – гидролитики, разлагающие отмершие клетки автотрофов. Трофическое окружение вышеперечисленных групп составляет «микробиота рассеяния», использующая мономеры. Подобное сотрудничество партнеров создает возможность автономного длительного функционирования системы в природных условиях.

Данная концептуальная модель подкрепляется математической моделью, которая доказывает существование устойчивых микробных сообществ из организмов трех трофических уровней: водорослей – простейших – бактерий (Уморин, 1992). Механизмом устойчивости, согласно данной модели, является наличие круговорота лимитирующего биогена (азота) и выделение его в среду в более приемлемой для водорослей форме.

Как видно, основу подобных комплексов составляют первичные продуценты, хотя бесспорно обоюдовыгодное сотрудничество всех комплексантов. Типы взаимоотношений могут быть различными. Устойчивость АЦБС определяется наличием метаболических отношений, связанных с утилизацией всех продуктов обмена – жидких, твердых и газообразных. Бактерии, выделяя CO_2 в процессе минерализации и дыхания, увеличивают величину отношения $\text{CO}_2:\text{O}_2$, производят деструкцию органического вещества вблизи клеток фототрофов, стимулируя размножение водорослей и цианобактерий в благоприятном газовом режиме с одновременной стимуляцией процесса азотфиксации при наличии азотфиксирующих цианобактерий в сообществе (Панкратова, 1980; Заварзин, 1984; Дедыш, 1990; Зенова и др., 1995; Kruger, Eloff, 1981).

Относительно структурированности автотрофного блока ФМС четкая картина прослеживается лишь для водных цианобактериальных матов, как было сказано выше (Заварзин, 1995). По «цветению» почвы мы располагаем пока лишь эклектичными сведениями, рассыпающейся мозаичной картиной, составленной на основании «фотографической» съемки момента.

Фототрофное ядро формируется из того генофонда клеток, который питает и диффузные сообщества. Имеются примеры, что структура фототрофного комплекса изменяется в зависимости от внешних условий, складывающихся в данный момент в определенном биотопе. Эти условия контролируют определенную стратификацию популяций. Например, на состав и функционирование ФМС оказывает влияние уровень освещенности. Так, спектральный состав проникающего света имеет значение для локализации очагов массового размножения азотфиксирующих цианобактерий на поверхности почвы. Особенность освещения, складывающаяся под пологом различных растений, пульсация и мозаичность световых потоков под кронами деревьев, наличие под травянистыми растениями только малоценных для фотосинтеза цианобактерий

лучей создают крайне неодинаковые условия для светового роста цианобактерий в разных биотопах. Световая насыщенность и спектральная характеристика светопотока, достигающего поверхности почвы, определяют характер наземных разрастаний цианобактерий и вариабельность дневного хода азотфиксации (Панкратова, 1987).

Изменение сезонного уровня освещенности связывают и с изменением структуры ЦБС в зональном аспекте (Jorgensen et al., 1988).

Оказалось, что несмотря на физиолого-биохимическую пластичность различных видов фототрофов, тем не менее, среди них есть светолюбивые и теневыносливые формы. Такие примеры приведены достаточно подробно в обзоре Е.М. Панкратовой (1987). Классическим стал пример симбиоза на поверхности пустынных почв двух видов цианобактерий, образующих общий пласт – теневыносливого *Schizothrix atacamensis* (нижний слой), выполняющего роль фитиля, который снабжает влагой верхний слой, составленный светолюбивым *Calothrix desertica* (Schwabe, 1960). Отмечен факт поселения трех видов цианобактерий: *Microcoleus lyngbyanus*, *Calothrix crustacea* и *Scytonema hofmanii* в базальных клетках зеленой водоросли *Codium fragile*, при котором к цианобактериям через пигментированные слои зеленой водоросли доходило всего лишь 5-10% падающего света (Gerard et al., 1990).

Не вызывает сомнения факт специфичности фототрофов, образующих массовые разрастания в местах с повышенной инсоляцией – на скальных породах (Еленкин, 1936), вулканической лаве (Henriksson, 1978), на песках (Croom, 1973; Renaut et al., 1975; Stal, Krumbein, 1985; Willbraudt et al., 1990; Lange et al., 1992).

Физиология растений убедительно доказала, что уровень светолюбия обычно связан с повышенным уровнем засухоустойчивости. Одной из граней засухоустойчивости организмов является толерантность к повышенному содержанию солей. Более того, можно говорить даже о галофильных видах микрофототрофов, способных давать разрастания при повышенных концентрациях солей (Гапочка, 1981, 1999). Высокая устойчивость популяции к токсическому фактору обеспечивается фенотипической адаптацией, которая формируется в результате увеличения численности клеток, уменьшения их пространственной разобщенности и взаимодействия на уровне метаболитов.

В данном разделе мы коснемся вопросов о приложимости классического учения о сообществах для наземных разрастаний фототрофов. Сам факт их постоянного возникновения, возобновления со стабильно воспроизводящимися группировками – косвенное доказательство не случайности в их совместном росте. У Г.А. За-

варзина (1984) возникла неожиданная аналогия между подобными сообществами, например, цианобактериальными, и листом с плотно расположенными наверху клетками и паренхимой внизу. Отличие ЦБС от ткани листа: присутствие разных физиологических групп бактерий, способных осуществлять разнообразные реакции, которые под силу только целой экосистеме с участием высших растений. Вместе с тем, в ЦБС цианобактерии могут быть заменены другими водорослями, и тогда такое альго-бактериальное сообщество обладает практически теми же свойствами, что и ЦБС. Способность фототрофов вступать в симбиотические отношения с разнообразной микрофлорой дала им возможность создавать сообщества, способные выполнять функции многоклеточных организмов.

К сожалению, авторы цитированных работ не смогли подойти к объяснению причин возникновения и механизмов саморегуляции «цветения» почвы. До сих пор большинство исследователей используют плодотворный, но ограниченно действующий на уровне микробных популяций ценотический подход, при котором водоросли и цианобактерии рассматриваются как часть биогеоценоза (Штина, Голлербах, 1976). Во всех отечественных альгологических работах характеристика группировок водорослей складывается из признаков, которые используются в геоботанике при описании фитоценозов. Подобным образом были получены подробные характеристики диффузных сообществ почв различных типов бывшего СССР (обзоры: Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Хазиев, Кабиров, 1986; Штина, 1997 и др.), включающие описание видового состава, доминантные формы, численность клеток и их биомассу, встречаемость отдельных видов, сезонную динамику. В то же время вопросы саморегуляции, степени целостности, стабильности, наличия постоянных трофических связей в природных условиях экспериментальным путем не установлены. Совершенно необходимым этапом для понимания механизма образования «цветения» почвы является изучение условий реализации почвенного пула при размножении фототрофов на ее поверхности. Это дает возможность дальнейшего углубленного изучения самого явления «цветения» почвы.

1.3. Реализация видового потенциала микрорфототрофов почвы при размножении на ее поверхности

Водоросли – космополиты. Их клетки, вегетирующие или покоящиеся, как и другие микробы, легко переносятся на большие расстояния и заселяют всю планету: воду, почву и воздух. Однако

аэрофитон резко отличается от гидрофильных видов, которые встречаются только в амфибиальных сообществах. Для почвенных видов также характерны определенные черты (Голлербах, Штина, 1969).

По типу питания все водоросли и цианобактерии – преимущественно фотолитоавтотрофы. Поэтому их массовые разрастания мы встречаем лишь в фотическом слое почвы (Metting, 1981), благодаря чему четко выражена вертикальная стратификация водорослей и цианобактерий в почве.

Для выявления видовой обилия почвенной альгофлоры общепринятым является отбор проб с глубины 0-5 см. В то же время накоплены сведения, что водоросли могут проникать в почву на достаточную глубину. При этом порой на них выражен определенный ризосферный эффект (Алексахина, Штина, 1984).

В этом случае можно предположить две взаимонеисключающих вероятности их глубинного существования: механический перенос с корнями или переход на миксотрофное питание. Во всех случаях нахождения водорослей в глубине мы должны принимать во внимание два соображения: что эти организмы могут длительно сохранять фотосинтетические структуры в темноте (Гусев, Никитина, 1979) и способны усваивать в качестве источника углерода не только его диоксид, но, как экспериментально доказано, и углерод в форме различных, в первую очередь простых, органических соединений (Кузьменко, 1981; Ильяш и др., 1991; Parker В.С., 1961; Alexander, 1977; Ripka et al., 1979). Большинство работ по миксотрофному питанию выполнено на цианобактериях, так как эти фототрофы первыми «попали в руки» микробиологов с их экспериментальным подходом к изучению организмов.

Вместе с тем, отдавая должное экспериментальному подходу к изучаемым микроорганизмам и процессам, приходится констатировать, что использование сугубо микробиологического подхода, например, наличие аксенического материала в экспериментах, удаляет нас от понимания аутоэкологии и синэкологии этих организмов. В природных консорциумах фототрофных микроорганизмов реализуются такие метаболические связи, которые промоделировать в условиях чистых культур практически невозможно.

Принимая во внимание вышесказанное, очевиден факт, что массового развития эти организмы достигают на поверхности почвы («цветение»). Следовательно, напрашивается вывод, что в глубине почвы они переживают не лучшие времена (своего рода – узники земли). В то же время, с точки зрения сохранения биоразнообразия, именно почва, а не ее поверхность – неисчерпаемый и вечный резервуар видов фототрофов.

Как ни парадоксально, несмотря на длительность совместного существования человеческого общества и мира биоты, изученность последнего даже в рамках рутинной инвентаризации далеко не полная. По мнению некоторых ученых (Сытник, Вассер, 1993) на сегодняшний день идентифицированы, т.е. получили строгое научное описание, не более 5-10% организмов. В общем списке «живого вещества» биосферы из 1 447 609 видов на долю водорослей отведено 3000, а цианобактерий – 1500. При этом в почвах России встречено 1195 видов (Штина, 1996), а в Кировской области, где альгофлора изучена детальнее, – 590 видов (Штина, 1992, 1997).

«Цветение» почвы – тот случай развития микробосообщества, при котором возможно определение видового состава путем прямого микроскопирования пленок. Большая концентрация клеток фототрофов, сравнительная легкость отделения их от почвенных частиц делают возможным идентификацию до рода или даже вида сразу же после отбора проб «цветущей» почвы без дополнительного культивирования. В то же время выявление флористического состава диффузных внутрипочвенных комплексов требует длительного срока и постановки водных или почвенных культур без полной уверенности, что в культуре виды разовьются в том же соотношении, в котором они были представлены в природных сообществах.

Второе преимущество анализа наземных ФМС состоит в том, что наличие вида в его составе свидетельствует об активной жизнедеятельности и функционировании данного вида. Фототрофы диффузных ФМС могут находиться как в активном, так и покоящемся состоянии. Практически нет методов непосредственного определения меры их жизнедеятельности прямо в почве, потому что даже яркое свечение хлорофилла при люминесцентном микроскопировании не адекватно уровню его метаболической активности. Было показано, что свечение хлорофилла продолжается длительное время даже при компостировании клеток цианобактерий в полной темноте (до 5.5 месяцев), что доказывает сохранение хлорофилл-липоидного комплекса при гибели самой клетки (Мезенцева, 1987).

Но эпизодичность существования наземных ФМС и отсутствие их в отдельные периоды и на некоторых почвах привели к тому, что работ по «цветению» почвы гораздо меньше, чем исследованной глубинной почвенной альгофлоры, и неизмеримо меньше, чем работ по «цветению» воды.

Небольшой объем работ по «цветению» почвы, не имеющих, как правило, самостоятельного значения, тем не менее охватывает основные климатические зоны бывшего СССР, включая аazonальные (болота) и интразональные биомы.

Используя информацию по почвенно-альгологическим исследованиям, начиная с 1955 г., мы провели анализ флористических списков, как опубликованных, так и содержащихся в диссертациях. Использовались только те работы, в которых были указаны тип почвы, общая численность видов, образующих разрастания, общее число видов в почве, на которой развивается «цветение», названы доминанты наземных сообществ (табл. 1).

Таблица 1

Реализация видового потенциала фототрофов при «цветении» почвы
(сводные данные)

Тип почвы	Число видов		Реализуемость видо-вого потен-циала в пленках «цветения», %	Доминанты поверхностных разрастаний	Источник
	в поч-ве	в пленках «цвете-ния»			
Тундровая	164	27	16.5	<i>Nostoc punctiforme</i> , <i>N. muscorum</i> , <i>Stigonema ocellatum</i> , <i>S. minutum</i>	Перминова, Гецен, 1979
Торфяная	14	7	50.0	<i>Stigonema ocellatum</i> , <i>Tetmemoris brebissonii</i>	Антипина, 1979
Торфяно-болотная	51	17	33.3	<i>Chlorhormidium nitens</i> , <i>Bumilleria klebsiana</i> , <i>Heterotrix bristoliana</i>	Куликова, 1965
Дерново-подзолистая	38	9	23.7	<i>Chlamydomonas</i> sp., <i>Navicula mutica</i> , <i>Hantzschia amphyoaxis</i>	Тот же
Дерново-подзолистая	30	12	40.0	<i>Chlorhormidium flaccidum</i> , <i>Chlorella vulgaris</i> , <i>Chloro- coccum</i> sp.	Штина, 1955
Дерново-подзолистая	28	11	39.3	<i>Nostoc punctiforme</i> , <i>Cylindrospermum licheni- forme</i> , <i>Phormidium au- tumnale</i> , <i>Plectonema ed- aphicum</i>	Помелова, 1971
Дерново-подзолистая*	138	65	47.1	<i>Pseudoanabaena cate- nata</i> , <i>Oscillatoria brevis</i> , <i>O. tenuis</i> , <i>Phormidium au- tumnale</i> , <i>Ph. foveolarum</i> ,	Малышева, 1992
Аллюви-альная дерновая	33	18	54.5	<i>Nostoc sphaeroides</i> , <i>Ph. autumnale</i> , <i>Ph. tenue</i> , <i>Ph. uncinatum</i>	Штина, 1955
Дерново-карбонатная	94	18	19.1	<i>Microcoleus vaginatus</i> , <i>N. commune</i> , <i>Ph. foveola- rum</i> , <i>Ph. corium</i> , <i>Plec- tonema edaphica</i>	Носкова, 1968

Тип почвы	Число видов		Реализуемость видо-вого потен-циала в пленках «цветения», %	Доминанты поверхностных разрастаний	Источник
	в поч-ве	в пленках «цвете-ния»			
Аллюви-альная дерновая слоистая	206	22	10.7	N.spharoides, Ph. autumnale, Ph. ambigum, Ph. corium, Lyngbya martensiana, Microcoleus vaginatus	Тот же
Аллюви-альная слоистая	153	44	28.8	Chlorhormidium mucosum, N. microscopicum, Oscillatoria angustissima	Костиков, 1989
Лугово-черноземная	59	10	16.9	Phormidium tenue, Ph. corium, Oscillatoria formosa	Морарь, 1973
Луговой солончак	76	14	18.4	Microcoleus tenerima, Symploca muscorum, Microchaeta tenera, Scytonema ocellatum	Пивоварова, 1968
Темно-каштановая	76	10	13.1	Scytonema ocellarum, Microcoleus vaginatus, Pinnularia borealis	Большев, 1968
Солонцы степные	51	10	19.6	N. commune, Scytonema ocellatum, Ph. Autumnale, Ph. Foveolarum	Тот же
Сероземно-луговая	53	14	26.4	Ph. uncinatum, Oscillatoria brevis, Ph. corium, Ph. fragile	Османова, 1968
Такыр	39	10	25.6	Microcoleus vaginatus	Сдобникова, 1955
Коричневая горная	49	5	10.2	Microcoleus vaginatus	Маркова, 1976

* Почва загрязнена постоянными стоками животноводческого комплекса.

В то же время для нашей страны и для других регионов планеты имеется много фрагментарных описаний «цветения» почвы, в которых с большей или меньшей скрупулезностью выявляется флористический состав пленок, корочек, разрастаний. Очень мало работ выполнено в динамике (за исключением данных Е.М. Панкратовой, 1980). Мало многолетних наблюдений, связанных с одним

и тем же местообитанием, хотя есть великолепное исследование И.Л. Костикова (1989), связанное с изучением в течение десяти лет «цветения» почвы, вызванного *Microcoleus vaginatus*.

Субъективный фактор в исследованиях ФМС включает:

– разную квалификацию исследователя, которая приводит к различной полноте выявления флористического богатства;

– применение различных подходов при определении флоры водорослей: прямое микроскопирование, чашечные культуры со стеклами обрастания, водные культуры, комбинация всех методов, вследствие чего различен и «улов»;

– обеспеченность экспериментаторов определителями;

– временную и пространственную случайность в отборе проб, отсутствие исследований в динамике;

– вариабельность погодичных агрометеорологических условий.

При обобщении результатов вырисовывается любопытная картина реализации видового богатства фототрофов на поверхности почвы (табл. 1). «Цветение» почвы имеет несколько характерных свойств, независимо от места возникновения, сезона, типа почвы, доминирующих группировок:

1. Массовое размножение на поверхности почвы присуще многим видам. Хотя, если исходить из характеристики жизненных форм водорослей (Штина, Голлербах, 1976) и их приспособительных особенностей, все внутрпочвенные виды диффузных сообществ потенциально способны к размножению на поверхности. Теоретически любой вид водорослей при освещении может давать вспышку размножения. Это положение подтверждается во время лабораторного культивирования почвенных водорослей, выделенных в альгологически чистую культуру, при котором они поддерживают свою плотность на определенном, но всегда достаточно высоком уровне. В то же время в описанных наземных сообществах их структуру формируют от 5 до 27 популяций фототрофных микроорганизмов. Повышение видового насыщения пленок «цветения» наблюдается в особых случаях, например, при постоянном увлажнении почв стоками животноводческих комплексов. Наряду с возрастанием трофности и сапробности, видовое богатство фототрофного комплекса возрастает до 65 видов (Малышева, 1992). К увеличению флористического богатства при бедном минеральном субстрате (пески) может приводить постоянное увлажнение: свыше 40 видов обнаружено на одной из стадий сукцессии при зарастании незадернованного песка (Костиков, 1989).

2. Во всех рассматриваемых регионах количество видов, формирующих наземные альгоценозы, намного меньше видового пула в почве. Жесткий экотопический и ценобиотический отбор, связанный с напряженностью существования водорослей и цианобак-

терий на границе двух сред (почва-воздух), а также нарастание конкурентных отношений при физическом контакте партнеров в пленках «цветения» приводит к флористической неполноценности сообщества. Пресс экологических и антропогенных факторов позволяет выживать, вегетировать, размножаться на поверхности от 10 до 50% видов, выявляемых в глубине (в табл. 1 графа «реализуемость видового потенциала...»). На уровне ФМС проявляется общая экологическая закономерность: флористическая емкость экотопов всегда выше флористической емкости фитоценозов, формирующихся в этих экотопах. Многие виды, способные произрастать в данном экотопе в отсутствие взаимоотношений с другими видами, не могут входить в состав формирующихся здесь фитоценозов, так как они менее конкурентоспособны, чем виды, более приспособившиеся к изменившимся условиям (Работнов, 1978).

3. Роль отдельных видов, формирующих «цветение» почвы, различна. Выделяются популяции фототрофов, способные приобретать такую энергию размножения, что в очень краткие сроки практически в геометрической прогрессии увеличивают свою численность в меняющейся природной среде, что, в конечном итоге, приводит к доминирующей роли данной популяции в сообществе. Этот феномен – мгновенные, порой необъяснимые вспышки численности – характерен для всех биологических систем: от вирусов и бактерий до млекопитающих и популяций человека (Бигон и др., 1989; Максимов, 1989; Гиляров, 1990). У людей подобный особый жизненный дар, переходящий в течение тысячелетий от одной расы к другой, от одной национальности к другой, Л.Н. Гумилев (1989) назвал пассионарностью.

«Пассионарные» популяции фототрофов выделяются и среди возбудителей «цветения» почвы во всех зонах – от Арктики и Антарктиды до тропиков. Существуют как полидоминантные сообщества «цветения» почвы, так и с явной тенденцией к монодоминированию. Наиболее прочные монодоминантные сообщества способны создавать самые древние фототрофные организмы – цианобактерии. Среди них отмечены такие виды, как *Microcoleus vaginatus* (Маркова, 1976; Шушуева, 1977; Belnap, 2002), *Microcoleus* sp. sp. (Danin et al, 1989); *Nostoc commune* (Носкова, 1968; Панкратова, 1981).

Среди представителей эукариотных водорослей описаны монофицированные сообщества, образованные *Botridium* sp. (Рихтер и Орлова, 1926; Kiss, 1975), *Botridium granulatum* (Носкова, 1968; Малышева, 1992), *Botridium wallrothii* (Судакова, 1975), *Chlorhormidium nitens* (Куликова, 1965), *Chlorhormidium montanum* (Шушуева, 1977), *Euglena* sp. (Kiss, 1975; Антипина, 1979).

В многовидовых наземных сообществах в роли доминантов особенно часто выступают виды родов *Nostoc*, *Cylindrospermum*, *Scytonema*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Chlorochormidium* и др. В зависимости от видов-пленкообразователей они получили название ценозов: ностоко-сцитонемовый, диатомово-ностоко-сцитонемовый, ностоковый, формидиевый, цилиндроспермовый, хлорхормидиевый и т.д. В отдельных случаях виды-доминанты составляют свыше 90% численности и биомассы (обзор: Штина, Голлербах, 1976).

Сравнительное изучение списка доминантов показывает, что в абсолютном большинстве случаев это нитчатые и колониальные формы, т.е. популяции, эволюционно приспособленные к существованию в агрегированном состоянии. Причины доминирования отдельных видов и отдельных популяций в первом приближении могут быть выявлены уже при обзоре литературы. Это виды, которые обладают высоким коэффициентом размножения при определенных условиях, часто экстремальных, т.е. виды, обладающие высокой приспособляемостью и выживаемостью при недостатке освещения, полярных условиях влажности. По-видимому, большое значение, правда мало изученное, имеет экологическая валентность этих видов.

Существенную роль в доминировании в наземных альгоценозах может играть быстрота перехода от вегетации к покою и, наоборот, без промежуточных стадий привыкания. Так, например, возобновление азотфиксации и фотосинтеза происходит через 30 мин после реувлажнения сухих корочек цианобактерий почв умеренной зоны (Панкратова, 1987). В наземных высушенных цианобактериальных корочках тропических почв нитрогеназная активность восстанавливалась через два часа после увлажнения (Malani et al., 2001). В противоположность этому зеленые водоросли, как правило, плохо переносят засуху, поэтому преимущественно доминируют в периоды значительных увлажнений и во влажных местообитаниях.

То же можно сказать относительно обеспеченности почвы азотом и фосфором. В первом случае начинают доминировать зеленые водоросли (Домрачева и др, 1992), а при недостатке азота и высоком уровне фосфорных соединений первенство принадлежит азотфиксирующим цианобактериям, не выдерживающим конкурентных отношений с зелеными водорослями на фоне высокого обеспечения почвы азотом (Панкратова, Домрачева и др., 1994). Биологические преимущества многих доминантов заключаются и в укороченном времени генерации, которое может колебаться от 8-12 ч до нескольких суток по определению *in situ* (Домрачева, 1974; Домрачева и др., 1986; Перминова, 1982). К ускорению жизненного ритма отдельных популяций приводит размножение сра-

зу группами клеток: гормогониями, обрывками нитей, целыми нитями. У цилиндроспермума, например, они могут формироваться внутри спор (акинет) и содержат десятки клеток. Подвижные формы имеют несомненное преимущество перед неподвижными или образующими пальмеллоидное состояние вследствие способности к фото- и хемотаксису.

Вместе с тем, выигрывают и виды, обладающие способностью к удержанию на поверхности почвы за счет слизи, электростатических сил притяжения, физического сцепления с помощью нитей. Наиболее общим выводом, помогающим понять возможность сохранения биоразнообразия этих организмов, является необходимость периодического перераспределения внутрипочвенного видового пула и наземных разрастаний. Водоросли и цианобактерии из глубинных слоев почвы должны обязательно для сохранения фотосинтетической способности «глотнуть» света на поверхности (подзарядиться). Потенциал любого вида запрограммирован на размножение. Оптимальные же условия размножения для фототрофов связаны со светом.

Итак, «цветение» почвы – явление, не патологическое для ее состояния. Оно обусловлено массовым развитием водорослей и цианобактерий из внутрипочвенного видового пула.

Флористическая емкость наземных разрастаний всегда меньше флористической емкости диффузных почвенных комплексов.

Размножение фототрофов в почве и на ее поверхности подчиняется разным закономерностям.

Имеется обильная информация по флористическому составу пленок «цветения» при одномоментных «съемках». Декларируется положение о том, что определенные сочетания фототрофов формируют ценозы.

Выявлен круг сапротрофных партнеров, связанных с фототрофным ядром наземных разрастаний различными метаболическими отношениями.

Отмечается влияние некоторых экологических факторов на характер и особенности «цветения» почвы.

Вместе с тем, ни в одной работе не вскрыты причины, механизм и условия возникновения «цветения» почвы, которое может спонтанно возникать в разные годы в неожиданное время и продолжаться неопределенно долгое время.

Что касается пахотных почв, то наблюдения, несмотря на их многочисленность, относятся к констатирующим, которые несут ограниченную информативность для сравнительного анализа агроэкосистем, особенно во временном (хронологическом) аспекте. Невозможность ретроспективных аналогий «цветения» почвы, описанного в 1950–1960-е гг., и покрывающего почву в настоящее

время, определяется глубоким различием в режиме эксплуатации земли. Калейдоскоп агротехнологий, применяемых в 1980-е гг., во многом связан с эколого-энергетическими проблемами, диктующими, с одной стороны, ресурсо- и энергосберегающие технологии в сельском хозяйстве, а с другой – слишком щедрое, порой совсем неразумное использование агрохимикатов. В такой ситуации ФМС «цветения» почвы развиваются под воздействием чрезвычайно изменчивого пула биогенных элементов и резко меняющихся агрофизических показателей почвы. При этом нельзя исключить погодичную флуктуацию гидротермического режима и солнечной радиации. В связи с этим изучение пахотных почв осложнено. В то же время любая почва – и целинная, и пахотная – особенно важна в сохранении биоразнообразия планеты. В «Конвенции о биологическом разнообразии», принятой в 1992 г. на конференции ООН по окружающей среде, подчеркивается, что вопросы о роли и значении почв в сохранении биоразнообразия изучены еще совершенно недостаточно ни почвоведомы, ни биологами. И это несмотря на то, что именно почва является основной средой обитания подавляющего числа видов микроорганизмов.

Для выявления возможных причин «цветения» почвы необходимо располагать статистическими показателями популяций фототрофных микроорганизмов (численность, биомасса), знать причину варьирования их в разные сроки и в разных ФМС, иметь представление о динамике ФМС (погодичной, сезонной, суточной) и, наконец, выявить консортивные и межвидовые взаимодействия популяций и партнеров.

Только при выполнении этих условий можно оценить вклад наземных ФМС в первичный продукционный процесс почвы.

Глава 2

СТРУКТУРНЫЕ И РАЗМЕРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ АЛЬГО-ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ПРИ «ЦВЕТЕНИИ» ПОЧВЫ В АГРОЭКОСИСТЕМАХ

В данной главе мы придерживаемся классической схемы описания сообществ, включающей изучение характера пространственного распределения особей и группировок организмов, подсчета численности популяций, определение их размерных характеристик и оценку биомассы сообщества. Получение подобных количественных показателей по структурным элементам ФМС необходимо и для того, чтобы установить правильные пути и причины их динамики и познать роль отдельных структурных элементов ФМС

в создании микросреды (фикосреды). Так, изучение характера пространственного распределения позволяет провести корреляции между этим показателем и характером размножения видов. Изучение изменения распределения видов в ходе сукцессии может помочь при выяснении механизма смен и характера взаимоотношений между видами и средой на разных стадиях сукцессии. Образование агрегаций и группировок, беспрестанное перераспределение популяций по площади, расселение и миграция их во многом определяют особенности и своеобразие ФМС.

Определение численности организмов позволяет подойти к оценке сообщества в целом. Обилие отдельных популяций или группировок более высокого ранга дает возможность судить о процветании или, наоборот, о мере угнетения той или иной группы, связать расцвет и отмирание популяций с конкретными экологическими особенностями. Численность фототрофных микроорганизмов – один из наиболее динамичных показателей, менее консервативный, чем, например, видовое разнообразие. Оценка обилия организмов в ФМС позволяет проводить сравнительный анализ как во временном, так и в пространственном аспекте при любом подходе к изучению фототрофных сообществ: можно сравнивать ФМС целинных и пахотных почв, оценивать воздействие климатических и антропогенных факторов, отслеживать изменение количественных показателей различных популяций в ходе аутогенных, аллогенных, сезонных и погодичных сукцессий.

Размерная характеристика клеток, видов, популяций – неперенное условие для определения биомассы, продукции фототрофов при наиболее применяемой в почвенной альгологии методике их оценки. Кроме того, размерные показатели позволяют вычислить такие величины, как объем, удельная поверхность, метаболическая поверхность – категории, которые можно использовать в анализе метаболической активности отдельных популяций, в сравнительном анализе фотосинтетической активности ФМС.

Биомасса организмов и сообщества в целом – одно из важнейших понятий экологии. По биомассе отдельных группировок фототрофов, ее изменению в пространстве и во времени можно судить о роли их в ФМС, выделять, как и в случае оценки численности, виды-доминанты и доминирующие группировки. Динамика изменения биомассы различных систематических групп фототрофов с разными потребностями в элементах питания и других экологических потребностях, как правило, отражает динамику данных факторов в окружающей среде. Вследствие этого мы можем выйти на уровень индикаторной роли ФМС «цветения» почвы. Определение биомассы сообщества в динамике в течение сезона подводит к определению первичной продуктивности ФМС и, следова-

тельно, к вероятности установления вклада наземных ФМС в общепродукционный процесс всей экосистемы.

Случайные наблюдения за «цветением» в естественных биоценозах не приближают нас к пониманию механизма «цветения» из-за многочисленных факторов и их непредсказуемого сопряжения в каждом конкретном случае. В противоположность этому в агроэкосистемах мы можем надеяться на вскрытие причин из-за непрерывного слежения за динамикой биогенных элементов, агрохимических характеристик, учета влияния растений, конечно, не оставляя в стороне влияние метеорологических факторов. Для проверки экологической теории сельское хозяйство открывает широкие возможности, так как проверка тех или иных гипотез в естественных системах трудна (Paul, 1989).

2.1. Пространственное распределение фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы

Пространственная организация фитоценозов изучена достаточно хорошо (Василевич, 1969; Работнов, 1978, 1984, 1987; Миркин, 1981, 1986; Миркин, Наумова, 1994). Пространственная организация почвенных альгоценозов изучена гораздо слабее. Первые работы появились в 1970-х гг. (Домрачева, 1974, 1977а, 1977б). Наиболее полные и последовательные исследования проведены Г.Г. Кузихметовым (1981, 1983, 1984, 1986, 1999, 2000).

До сих пор пространственная микроструктура ФМС, степень ее мозаичности изучены слабо. При любом количественном анализе диффузных и сомкнутых ФМС по существу предполагается, что фототрофы, их формирующие, имеют случайное распределение. Действительно, самым исследованным вариантом распределения биологических объектов (микроорганизмов, высших растений, беспозвоночных и т.д.) по площади является случайное распределение. При этом полагают, что организм имеет одинаковую возможность оказаться в любой точке пространства, такова же и вероятность его отсутствия. Когда на каком-то участке находится значительно меньше организмов, чем их могло бы быть здесь по объективным показателям, т.е. событие имеет очень малую вероятность, распределение сравнивают с пуассоновским. Когда же число организмов приближается к возможному максимуму, распределение их биномиальное, а при группировке результатов около средних значений – нормальное.

Предложено несколько методов, позволяющих определить тип распределения особей в пространстве. Сущность их состоит в том, что, используя различные статистические методы, эмпирические

распределения каких-либо признаков в выборках сравнивают их с теоретическими распределениями. К числу основных типов теоретических распределений принадлежат биномиальное распределение Бернулли, распределение Пуассона, нормальное распределение Гаусса-Лапласа и типы кривых Пирсона.

При анализе пространственного распределения почвенных фототрофов мы исходили из того, что их численность зависит от большого числа факторов (типа почвы, влажности, pH, солевого состава, аэрации, температуры, биотических связей и т.д.), поэтому численность клеток фототрофов можно рассматривать как случайную величину. Это дает возможность предполагать, что распределение фототрофов среди почвенных частиц подчиняется нормальному закону. При этом можно сослаться на теорему А.М. Ляпунова о том, что если случайная величина j представляет сумму очень большого числа взаимно независимых величин $\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_n$, влияние каждой из которых на сумму ничтожно мало, то она имеет распределение, близкое к нормальному:

$$W(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma} \cdot e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\sigma^2}},$$

где $W_{(x)}$ – плотность распределения вероятностей; x – случайная величина (в данном случае численность клеток фототрофов); \bar{x} – среднее значение; σ – среднее квадратическое отклонение; e – основание натурального логарифма.

Для статистической проверки гипотезы о согласии экспериментального распределения нормальному (распределение Гаусса) был использован критерий Пирсона χ^2 . Такой критерий считается одним из самых строгих и надежных критериев согласия, применяемых к сгруппированным данным и поэтому полностью отвечает условиям нашей задачи. Для критерия Пирсона вычисляют величину χ^2 , характеризующую отклонение экспериментального распределения от предполагаемого, по формуле:

$$\chi^2 = \sum_{i=1}^m \frac{(n_i - np_i)^2}{np_i},$$

где p_i – теоретические вероятности попадания в данный класс определенного количества фототрофов; n_i – число точек исследуемого почвенного пространства, имеющих одинаковое количество фототрофов; n – общее количество проб; m – число классов.

Если гипотетическое распределение нормальное, значения p_i находят из таблиц. Предварительно случайная величина x (численность фототрофов) нормируется.

Для диффузных внутрпочвенных комплексов мы доказали (Домрачева, 1977 а и б), что характер распределения зависит от размера учетной площадки и величины площади исследования. Распределение соответствует нормальному, если анализ проводят в средних пробах, приготовленных из образцов почвы, отобранной на больших площадях (не менее 100 м²). В этом случае при изготовлении средней пробы для подсчета фототрофов, когда вся почва пробы тщательно растирается и просеивается, происходит выравнивание, сглаживание неоднородного их размещения, и случайное размещение выглядит случайным. Кроме того, на развитие фототрофов в пределах достаточно большой площади оказывают существенное влияние колебания гидротермических, агрохимических, световых и других факторов, в частности, нанорельеф (Кузяхметов, 1981).

Для оценки равномерности распределения фототрофов в индивидуальных пробах, отобранных с небольшой учетной площади, был выбран показатель Морисита (Morisita, 1959)

$$I_s = q \sum_{i=1}^q \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)},$$

где q – общее число площадок; n_i – число особей на площадке; N – общее число особей на всех площадках. $I_s = 1$, когда вид распределен по Пуассону, $I_s < 1$ при равномерном распределении и $I_s > 1$ при контактиозном (групповом) распределении.

Для всех групп почвенных фототрофов показатель Морисита оказался больше единицы (Домрачева, 1977 а и б). Вероятно, контактиозное распределение является следствием их биологических особенностей. Так, зеленые и желтозеленые одноклеточные водоросли при размножении в большинстве случаев остаются рядом друг с другом, не имея подвижных стадий. Вследствие неустойчивой влажности в почве у многих водорослей отсутствуют зооспоры, а жгутиковые формы обладают слабой подвижностью (Голлербах, Штина, 1969). Диатомовые водоросли, которые могут двигаться самостоятельно, с одной стороны, менее скучены, с другой – отсутствуют на многих учетных площадках, т.е. следствием их движения является менее контактиозный характер распределения. Резко выраженная агрегированность в почве присуща нитчатым формам – зеленым водорослям и цианобактериям.

Показана мозаичность видового состава внутрпочвенных фототрофов, когда при исследовании нескольких десятков почвенных проб наибольшее число видов было найдено всего лишь в нескольких пробах (Комарову, 1984).

Видимо, причины, приводящие к контактиозному характеру распределения микрофототрофов в почве, во многом такие же, как

и для других организмов в природе. Среди них выделяют, например, следующие: векторные, определяемые градиентом различных абиотических факторов; связанные со способом размножения и расселения потомков; связанные с взаимодействием разных видов и т.д. (Hutchinson, 1953). В новой области почвенной микробиологии – градиентной микробиологии – подчеркивается особое значение почвенных микрзон, имеющих специфические микроусловия (рН, влажности, температуры, содержания кислорода, минеральных и органических компонентов, емкости катионного обмена), для распределения сапротрофных бактерий (Burns, 1987).

При анализе особенностей пространственного размещения в наземных ФМС учетные площади закладывали на разных полях севооборота. Размер учетной площади определяли размером пятна «цветения». Максимальная площадь учета составляла 20 см². С помощью почвенного бурилка пробы площадью 1 см² и толщиной 1 мм отбирали вплотную друг к другу. Пробы двукратно протирали через чайное сито в течение 10-20 мин., а затем растирали резиновым пестиком. В каждой пробе определяли численность фототрофов различных систематических групп, биомассу и площадь покрытия фототрофами почвы на каждом квадратном сантиметре. Для этого вычисляли площади поверхности всех встреченных при счете клеток фототрофов, которые сравнивали с геометрическими фигурами: кругом, квадратом, прямоугольником. При пересчете этой величины на 1 см² пользовались тем же коэффициентом перевода, что и для определения численности клеток фототрофов (Домрачева, Штина, 1985).

Распределение клеток фототрофов по размерным группам определяли при измерении 2923 клеток в 20-ти пробах «цветения» почвы, вызванного ассоциацией *Chlorococcales* + *Chlorhormidium*, и 1089 клеток из 10-ти проб «цветения» почвы, обусловленного развитием ассоциации *Chlorhormidium* + *Chlorococcales* + *Chlamydomonas*.

Оказалось, что основное число клеток водорослей в рассматриваемых пробах составляют мелкоклеточные формы: в первом случае клеток с диаметром до 10 мкм было 73.6; во втором – 67% от общего числа клеток. Однако эти мелкие клетки составляют не более 16% всей биомассы. Максимум биомассы дают более крупные клетки (диаметром от 11.2 до 16.8 мкм), составившие в первом случае 26.4% от общей численности и 65.3% биомассы; во втором – 33.0 и 96.9% соответственно.

Для выяснения характера пространственного распределения водорослей сравнивали численность клеток в поверхностных разрастаниях на прилегающих вплотную друг к другу площадках в 1 см².

«Цветение» почвы наблюдали в августе и сентябре на ячменном поле. Августовское «цветение» почвы было обусловлено одноклеточными зелеными и желтозелеными водорослями, численность которых колебалась от 240 до 1240 тыс. клеток/см². Нити *Chlorhor-midium flaccidum* были обнаружены на 14 из 20 площадок в числе от 15 до 340 тыс. клеток/см². Диатомеи встречены на 18 площадках, а цианобактерии – только на двух. Средняя численность фототрофов на 1 см² составила 748 тыс., средняя биомасса – 0.254 мг. Отношение максимального значения численности к минимальному у одноклеточных форм в пленке не превышало пяти (рис. 1а). Как видно, преобладают площадки с количеством водорослей, близким к среднему значению. В размещении площадок с максимальными значениями численности не наблюдалось закономерности. В рассматриваемой пленке они занимают и крайние положения (площадки 3, 10, 11, 15) и близкие к центру (12).

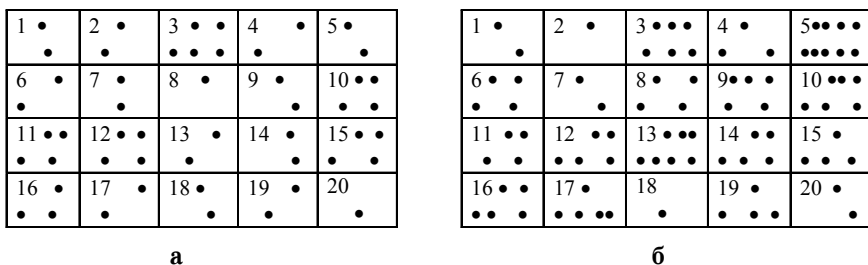


Рис. 1. Распределение зеленых водорослей при «цветении» почвы на озимом поле. 1-20 – номера площадок. а – плотность размещения одноклеточных водорослей. Точка – условное обозначение – 240 тыс. клеток/см²; б – плотность размещения нитчатых водорослей. Точка – условное обозначение – 1400 тыс. клеток/см².

В сентябре после уборки ячменя на том же поле «цветение» почвы было обусловлено мезотениево-хлорхормидиевой ассоциацией с присутствием небольшого количества других одноклеточных зеленых. Численность и биомасса водорослей в сентябрьской пленке превосходили соответствующие показатели, наблюдаемые в августе. Это связано не только с более благоприятной влажностью и освещенностью почвы, но и с деятельностью альгофагов. Так, если в августе при прямом микроскопировании пленок было очень легко обнаружить многочисленные альгофаги (амебы, нематоды), тела которых были заполнены клетками фототрофов, то в сентябре в телах этих беспозвоночных ни разу не просматривались ни клетки *Mesotaenium endlicherianum*, ни нити *Chlorhormi-*

dium flaccidum. Возможно, избирательное поедание привело к уменьшению численности мелких клеток и преобладанию крупных.

Их общая численность в сентябре варьировала от 1480 до 11 985 тыс./см². При этом среднее содержание нитчатых водорослей составляло 5885, а одноклеточных – 84 тыс./см². Диатомовые водоросли встречались очень редко – всего на шести площадках из 20. В данном случае также можно предположить выедание диатомей альгофагами.

Распределение водорослей с доминированием нитчатых форм представлено на рис. 16. Максимальное значение численности превышает минимальное в девять раз. Несмотря на агрегированность организмов в поверхностных разрастаниях, степень их скученности меньше, чем в диффузных внутрипочвенных комплексах. Так, коэффициенты вариации в диффузных сообществах составляют 86.0-92.2, в сомкнутых сообществах поверхностных разрастаний – 37.3-49.9%, соответственно показатель Морисита 1.3-1.6 – в диффузных, 1.1-1.2 – в наземных комплексах для отдельных группировок. Следовательно, контагиозный характер распределения свойствен и для наземных разрастаний фототрофов, что выражается как в мозаичном распределении самих пятен «цветения», так и в агрегированности клеток внутри этого пятна. Для ФМС в целом распределение соответствует пуассоновскому с коэффициентом Морисита, равным единице, т.е. на площадках плотность организмов значительно меньше, чем могла быть по объективным показателям. Действительно, средняя плотность клеток в несколько миллионов на 1 см² далека от емкости среды наземных ФМС дерново-подзолистых пахотных почв (раздел 2.2).

Площадь, занимаемую «цветением», определяют визуально или картированием (Панкратова, 1981) для вычисления биомассы фототрофов на больших площадях. Мы рассчитали действительную площадь покрытия почвы водорослями, т.е. площадь, покрытую фототрофами на учетной площади в 1 см². Расчет проводили суммированием поверхностей талломов водорослей на этой площадке, подобно тому, как определяют площадь листьев на определенной площади почвы. В разные сроки этот показатель был неодинаков, в зависимости от численности и состава водорослей. Так, в августе при доминировании одноклеточных зеленых водорослей последние занимали от 9 до 92.5, в среднем – 34 мм² на 1 см² площади. В сентябре, когда в пленке доминировали зеленые нитчатые водоросли, эти величины значительно выше: средняя площадь, занимаемая водорослями, – 90.4 мм² (с колебаниями от 25.4 до 197.1). Ни в одном случае степень покрытия почвы водорослями не достигала 100%. Такой парадокс объясняется многорядным расположением нитей, при котором часть почвы остается голой, что хорошо видно в стереоскопическом микроскопе.

Следовательно, агрегированность фототрофов в локальных точках внутрипочвенного диффузного сообщества приводит к возникновению отдельных пятен «цветения» на поверхности почвы, мозаичность которых отражает внутрипочвенную мозаичность особей и клеток прародителей «цветения». В то же время внутри пятна «цветения» характер размножения особей тоже приводит к контактиозному распределению, хотя и не выраженному в такой степени, как для фототрофов в толще почвы. Агрегированный характер распределения водорослей доказан и для карбонатного чернозема (Кузяхметов, 1986).

Г.Г. Кузяхметов, изучая в течение 30 лет особенности пространственного распределения микрофототрофов, считает, что пространственная организация альгоценозов представляет единство континуума и дискретности. Наличие континуума в распространении водорослей доказано присутствием водорослей на всех площадях различного масштаба. Дискретность, связанная с локальным распределением водорослей в микроразделах почвы, – явление динамичное, при благоприятных условиях они могут расширить пространство до макроскопических размеров в виде водорослевых матов «цветения» почвы. Формирование и функционирование альгоценозов значительно зависят от проективного покрытия растений, обеспечивающих быстроту затенения поверхности почвы растущими культурами.

2.2. Размерные характеристики фототрофных популяций

Для того, чтобы понять типичность и в то же время отличия в формировании ФМС по показателям численности от сообщества сапротрофных микроорганизмов, кратко обсудим принципиальные положения, которые могут быть полезными при интерпретации наших данных.

Д.Г. Звягинцев (1987) считает, что поскольку численность микроорганизмов – одна из наиболее мобильных характеристик популяций в каждый конкретный момент времени, важнее иметь представление о потенциальной способности каждой почвы хранить определенный запас микробных клеток. Автор выдвигает концепцию микробного пула как один из критериев оценки комплекса почвенных микроорганизмов, согласно которой микробный пул – один из механизмов поддержания гомеостаза в почве. При этом потенциальный пул микроорганизмов рассматривается как климатическая система: сукцессия микроорганизмов движется по пути поддержания энергии все большей биомассой организмов.

На протяжении всего развития почвенной микробиологии представления о численности микроорганизмов в почве, т.е. микробном пуле, сильно изменялись, причем определяемая численность все время увеличивается. Наименьший процент выделения микробов из окружающей среды дает метод посева на питательные среды. Полнота выделения возрастает в тысячи раз при использовании прямого микроскопического метода Виноградского. Еще больше увеличивает учитываемую численность микроорганизмов использование люминесцентной микроскопии и совершенствование методик подготовки почвы к анализу. Методом световой, флуоресцентной и сканирующей электронной микроскопии установлено, что средний диаметр клеток функционирующих в почве бактерий составляет в диаметре 1.4, в длину – 1.4 и в объеме – 0.7 мкм³ (Гузев, Звягинцев, 2003). В локусах с повышенной физиологической активностью и численностью (в ризоплане и кишечнике беспозвоночных) средний объем бактерий на 40% меньше бактерий, активно функционирующих в почве. Таким образом, более высокая метаболическая активность бактерий в почве сопровождается не только концентрационными, но и аллометрическими изменениями: в локусах с более высокой микробиологической активностью клетки бактерий имеют меньшие размеры.

Сколь велики ни были бы полученные конкретные цифры по численности бактерий, грибов, водорослей и других представителей микробиоты в почве, Д.Г. Звягинцев (1987) полагает, что с точки зрения функции в почве следует различать два пула микроорганизмов. На более высоком уровне пул, имеющий существенное значение для микробиологических процессов, протекающих в почве, и пул на нижнем уровне, обеспечивающий, главным образом, выживание определенных микроорганизмов в почве. Последний пул гораздо меньше в отношении численности клеток, но, возможно, весьма велик в видовом отношении. Он не имеет существенного значения в энергетических и метаболических процессах на данной стадии сукцессии, но может оказаться необходимым для обеспечения процессов на других стадиях сукцессии при изменении экологических условий.

При анализе количественных характеристик фототрофных микроорганизмов мы видим возможность приложения к ним концепции двух пулов.

Нижний пул – запас клеток водорослей и цианобактерий в почве (ее фототрофный генофонд), для которых характерно и случайное, и контагиозное распределение в почве. Это банк организмов, способных при благоприятных условиях давать вспышки размножения на поверхности почвы, и в то же время – стратегия сохранения видового разнообразия микрофототрофов.

«Цветение» почвы может быть отождествлено с **верхним пулом**, который обеспечивает главную функцию водорослей и цианобактерий как первичных продуцентов органического вещества и азотфиксаторов в почве и объясняет их ключевую роль в наземных микрокосмах.

Связь между численностью ценопопуляций и их жизнеспособностью носит сложный характер. На примере высших растений было показано (Злобин, 1981), что наивысшая жизнеспособность не совпадает ни с минимальной, ни с максимальной численностью.

Для водорослей и цианобактерий это положение становится значимым при сопоставлении численности клеток наземных ФМС и их физиологической активности (глава 5).

Обычное состояние для почвы – количественная неполноценность микробоценозов, что в той или иной степени определяется низкой скоростью роста (время генерации больше 3-30 суток) и малой вероятностью размножения. Микроколонии в почве распределены по Пуассону; динамика популяционной структуры описывается марковской цепью с доминированием покоящихся форм в равновесном состоянии (Жожевин, 1989).

Если для сапротрофов основной планкой, ограничивающей их размножение в почве, является наличие источника доступного органического углерода, то численность отдельных популяций в пленках «цветения» может зависеть от результирующей взаимодействия самых различных процессов, а иногда и от колебаний какого-то одного фактора, который является лимитирующим на данный момент. Например, нам хорошо известно, что численность зеленых водорослей лимитируется чаще всего содержанием азота в почве, а цианобактерий – фосфора (Панкратова, Домрачева и др., 1984; Домрачева и др., 1992; Панкратова, Домрачева и др., 1994; Панкратова, Домрачева, 1995 а, б).

Иногда малейшие колебания в сторону улучшения условий, на которые вряд ли реагируют цветковые растения, вызывают ускоренный отклик определенной группы фототрофов. Так, Е.М. Панкратова (1987) показала, что удвоение количества клеток цианобактерий в пленках «цветения» может быть вызвано даже за счет росы или кратковременного дождя.

К переменным, регулирующим численность фототрофных микроорганизмов в природных местообитаниях, относят также различный уровень инсоляции в течение суток. Наблюдения, проведенные за изменением численности водорослей через каждые три часа в течение суток в поверхностных разрастаниях, показали, что он идет в одном направлении – от максимума в 12 ч дня к минимуму в 6 ч утра (Перминова, Киприянов, 1981). Значитель-

ное влияние на изменение численности оказывает относительная влажность воздуха (Перминова и др., 1982).

Динамичность показателя численности клеток (ЧК) зависит не только от питательных достоинств почвы, но определяется и сезонными изменениями температуры, влажности, ценотическими связями водорослей с микронаселением почвы и высшими растениями. Поэтому, хотя данный показатель не заменим при характеристике ФМС «цветения» почвы, он должен рассматриваться только в комплексе с другими критериями.

2.3. Численность

Первые количественные анализы «цветения» почвы были выполнены Э.А. Штиной (1955; 1959; 1968). По ее данным численность водорослей на целинных дерново-подзолистых почвах колебалась от 786 тыс. до 15 млн. клеток на 1 см². При мелиорации дерново-подзолистых почв в наземных разрастаниях ЧК колебалась от 1 до 10 млн./см² (Жондакова, 1984). Под влиянием удобрений и севооборотов ЧК колеблется в больших пределах – от нескольких сот тысяч до 8-12 млн. (Балезина, 1969; 1970; Помелова, 1971). При загрязнении почвы стоками животноводческих комплексов ЧК при «цветении» почвы может достигать 20 млн./см² (Малышева, 1992).

На дерново-карбонатной почве Кировской области ЧК в поверхностных пленках достигала на целинной почве 7-12, на окультуренной – до 4 млн./см² (Носкова, 1968).

ЧК при «цветении» торфяной почвы составляла 8.5 млн./см² (Куликова, 1965), на выработанных торфяниках при их «цветении» насчитывалось от 760 тыс. до 4 млн./см² (Бусыгина, 1976).

Кроме показателей ЧК, вычисленных для пленок «цветения» в Кировской области, аналогичные данные получены для других регионов страны.

Но говоря об имеющейся информации об обилии водорослей и цианобактерий в пленках «цветения» почвы, к сожалению, приходится констатировать, что в основном авторы исследований поверхностных разрастаний приводят лишь пределы колебаний численности фототрофов. Не обсуждается ни репрезентативность выборки, ни достоверность конечных результатов, не приводятся данные математической обработки, которую, кстати, и невозможно провести для получения достоверных результатов при большом разбросе первоначальных (исходных) показателей. Трудоемкость традиционного метода количественного учета водорослей заставляла исследователей, в первую очередь, работать с диффузными

внутрипочвенными сообществами. На «цветение» почвы внимание обращали просто как на любопытный факт, своеобразное украшение работы, факт, мимо которого добросовестный исследователь не проходит, но, досконально описав флористический состав пленок, ЧК в них рассматривает как что-то второстепенное.

Наиболее строгое исследование количественных характеристик «цветения» почвы выполнено для тундры в серии работ Г.Н. Перминовой (1979, 1980, 1990; Перминова, Киприянов, 1981; Перминова и др., 1982). Анализу подвергался большой объем образцов «цветущей» почвы, определялась необходимая повторность счета, проведен однофакторный дисперсионный и корреляционный анализ полученных результатов. Такие тщательные работы единичны из-за немислимой трудоемкости их выполнения.

Экспериментаторы, которые приступают к изучению ЧК в наземных разрастаниях, должны, как минимум, соблюдать условие, по которому достоверные результаты могут быть получены при использовании достаточной повторности счета. Только в этом случае возможно проведение статистической обработки и достигается полная уверенность в достоверности полученных результатов. Мы пользовались разработанной нами методикой счета ЧК на мазках (Домрачева и др., 1986). Применяв указанную методику, получили возможность одновременно обработать большое количество образцов, поставив конкретную задачу: при каких обстоятельствах внутрипочвенный пул может перейти в «цветение» почвы и как это зависит от характера распределения клеток в почве.

Для этой цели была проанализирована вертикальная стратификация водорослей и цианобактерий в местах, где наблюдалось «цветение» почвы. Монолиты с визуально заметным «цветением» на поверхности были вырезаны в соответствии с правилом отбора средней пробы. Суммарная площадь пленок «цветения» на них была около 50 см². ЧК определялась непосредственно в пленке «цветения» (поверхностный слой 0-2 мм) и по слоям почвы 2-5, 5-10, 10-20 мм.

Во втором случае анализ проводили в местах, где не было «цветения» по слоям 0-10 и 0-50 мм. Полученные данные сопоставляли с результатами анализа пленок «цветения» рядом расположенных участков почвы.

Результаты количественного анализа, представленные в табл. 2, показывают резкое сокращение ЧК водорослей и цианобактерий в почве под пленкой по мере углубления. Минимальная ЧК была обнаружена на глубине 10-20 мм, как и ожидалось. Это доказывает зависимость развития фототрофов от света. Уже на глубине 2-5 мм ЧК водорослей падает примерно в 12 раз по сравнению с поверхностным слоем (0-2 мм). Цианобактерии оказались еще бо-

лее чувствительными к условиям освещения: они в слое 2-5 мм сокращают свою численность свыше 20 раз. Меньшее падение ЧК одноклеточных зеленых водорослей и диатомей с глубиной вполне можно объяснить их способностью к активному движению из неблагоприятных условий (Ермилова, Громов, 1987; Baumann, 1985, 1986).

Таблица 2

**Вертикальная стратификация водорослей и цианобактерий
в фототрофных микробных сообществах при «цветении» почвы**

Глубина взятия образцов, мм	Численность клеток фототрофов, тыс./г		
	Водоросли	Цианобактерии	Всего
0-2	12 900	53 000	65 900
2-5	907	2 633	3 540
5-10	436	1 414	1 850
10-20	162	277	439

Зависимость ЧК фототрофов от глубины носит криволинейный характер (рис. 2) и описывается уравнением регрессии:

$$\lg y = \frac{100}{ax^2 + bx + c},$$

где y – численность клеток, млн./г; x – глубина отбора образцов, мм; a , b , c – коэффициенты. В конкретном случае $a = -0.96$; $b = 6.62$; $c = 11.59$.

При подстановке указанных коэффициентов уравнение приобретает вид:

$$\lg y = \frac{100}{-0.96x^2 + 6.62x + 11.59}.$$

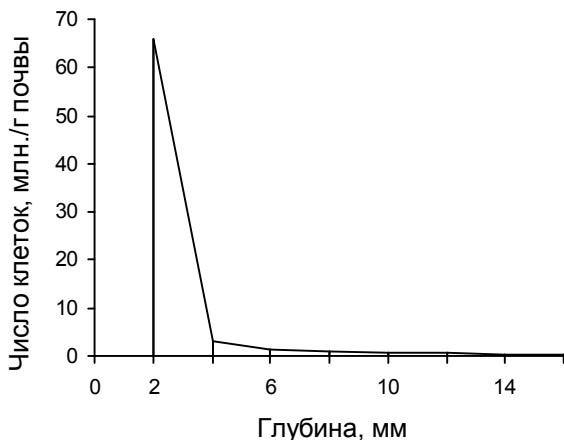


Рис. 2. Изменение численности клеток фототрофов с глубиной при «цветении» почвы.

Если провести анализ в обратном направлении, начиная с более глубоких слоев к фототрофному слою, то можно понять постепенную концентрацию пула клеток, т.е. возникновение той критической массы, которая и привела к «цветению». Более значительная концентрация цианобактерий под фототрофным слоем, по сравнению с ЧК водорослей, во многом обусловила экспансию их в пленки «цветения».

Использование метода прямого счета на мазках в образцах «цветущей» почвы позволило установить, что в 1 г поверхностного слоя (0-2 мм) может содержаться 58-66 млн. клеток (табл. 2 и 3).

В случае, когда учет ЧК проводили отбирая почвенные пробы с разной глубины, но за пределами пленок «цветения», этот показатель был значительно ниже в почве на той же глубине, чем тогда, когда отбор проводили под пленкой. Так, на глубине 10 мм под пленкой ЧК уменьшалась в 36 (табл. 2), а при отсутствии пленки – в 92 раза (табл. 3).

Таблица 3

Численность клеток фототрофных микроорганизмов в поверхностных разрастаниях и в глубине почвы при отсутствии ее «цветения» (тыс./г)

Состояние почвы	Глубина взятия образцов, мм	Группы фототрофов			
		Зеленые водоросли	Диатомеи	Цианобактерии	Всего
«Цветение»	0-2	2730	2600	53 170	58 500
Отсутствие «цветения»	0-10	46	74	515	635
	0-50	2	29	39	70

Примечание. Образцы «цветущей» и «нецветущей» почвы отбирали с участков, вплотную примыкающих к друг к другу.

Сопоставляя данные табл. 2 и 3, приходим к выводу, что вероятность «цветения» наибольшая при наличии внутрипочвенных сгущений клеток, существование которых доказано нами при анализе индивидуальных почвенных проб (Домрачева, 1977 а, б). В этих очагах создаются особые локальные условия, благоприятствующие физиологическому отбору, который приводит к резкому доминированию одного или нескольких видов над другими. При этом одновременно образуются многочисленные центры размножения этих видов, и «цветение» возникает мгновенно на значительной территории.

Места возникновения «цветения» почвы мы связываем не только с комплексом внешних условий (они дают сигнал массовому размножению), но пространственная ориентация пятен «цветения»

базируется на внутрипочвенных сгустках. Возникает мозаичная картина «цветения» почвы, отражающая мозаику внутрипочвенного нижнего пула. Вероятно, при «цветении» миграции клеток идут не сверху вниз, а снизу вверх (табл. 3). Возникают своеобразные «окна для инвазии» (Johustone, 1986).

В подповерхностных слоях на глубине 1-2 мм размножение становится особенно интенсивным. Кроме того была найдена такая необычная форма деления, при которой клетки-потомки не могли оторваться друг от друга (Kiss, 1975). Через эти «окна для инвазии» и происходит экспансия фототрофов на поверхность в местах, лишенных высшей растительности. Свободную поверхность почвы, в данном случае – для водорослей и цианобактерий, можно рассматривать как своеобразный «экологический вакуум» (Пианка, 1981).

Типичная картина реализации внутрипочвенного пула клеток до стадии «цветения» отражена на рис. 2. Результирующая кривая отражает гиперболическую зависимость этих показателей.

В случае, когда пул не достиг определенной критической величины для возникновения «цветения», зависимость носит более сложный характер и описывается уравнением:

$$\lg y = \frac{100}{ax^2 + bx + c},$$

где y – численность клеток, млн./г; x – глубина отбора образцов, мм; a , b , c – коэффициенты. В конкретном случае $a = -0.96$, $b = 6.62$, $c = 11.59$.

При подстановке указанных коэффициентов уравнение приобретает вид:

$$\lg y = \frac{100}{-0.96x^2 + 6.62x + 11.59}.$$

Если во всем объеме исследуемой почвы будет равномерно размещен пул клеток, достаточный для реализации «цветения», то при инициации его на такой почве разрастания равномерно развиваются по всей поверхности, как было показано серией модельных опытов (глава 3).

Таким образом, одна из возможных причин возникновения «цветения» – наличие критической ЧК нижнего пула в определенных почвенных локусах. Другой интересный вопрос – как происходит количественная реализация этого пула при разных условиях.

В общей экологии отмечается, что случаи очень быстрого увеличения численности и распространения организмов (так называемые популяционные взрывы) обычно наблюдаются как результат заселения организмами каких-либо новых пространств, в которые

они не могли проникнуть ранее или в которых они были уничтожены какими-либо катастрофическими процессами (Green, 1990). Бывают явления несезонных периодических и непериодических изменений численности особей в отдельных популяциях, конкретная причина которых иногда не ясна. Возможно, она является результатом каких-то «катастроф», при которых происходит возрастание численности видов, ранее подавляемых или ограниченных «насыщенностью» соответствующих эдафических пространств (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Если отнести это к водорослям, то ежегодная перепашка почвы в агроэкосистемах, зарастание поверхности высокими растениями, воздушная засуха, постоянно обновляемые агрохимикаты – как раз те явления, которые действуют как фактор катастроф на наземные популяции водорослей и цианобактерий. Но при сохранении почвенного пула сообщество «цветения» возобновляется мгновенно, как только появляются подходящие условия. Интенсивность размножения определяется многими переменными. Это интегральный показатель, отражающий комплекс как абиотических факторов, так и физиологическое состояние клеток в толще. В агроценозах к природным факторам присоединяется мощный пресс агрогенного воздействия на почву, к которому чрезвычайно чувствительными оказываются почвенные фототрофы. Поэтому в одной и той же почве в разные сезоны и в разные годы обилие фототрофной микрофлоры в пленках «цветения» различно (табл. 4). Минимальная ЧК клеток на 1 см^2 , при которой «цветение» почвы становится визуально заметным, лежит в пределах 45-50 тыс. Максимальный показатель – 38 млн./ см^2 . Выше этой цифры не удалось обнаружить информационных данных для пахотных почв. Правда, верхний предел численности клеток на 1 см^2 – свыше 80 млн. – обнаружен Э.А. Штиной и Е.М. Панкратовой (1974) для целинных почв поймы р. Вятка.

В зарубежных исследованиях указаны показатели обилия фототрофов в наземных разрастаниях от 58 тыс. до 8 млн. клеток на 1 см^2 (Roger et al., 1979; Shimmel, 1982; Shimmel, Darley, 1985).

Видимо, показатель численности в 40 млн. клеток/ см^2 можно считать емкостью среды пахотных почв. Плотность клеток фототрофов в поверхностных разрастаниях, как и плотность любых других организмов, не может выходить за пределы емкости среды без ущерба для популяции. В конкретном примере именно пространство (поверхность почвы определенной площади) становится лимитирующим ресурсом.

Комплекс всех остальных факторов, таких как свет, гидротермический режим, запас биогенных элементов, может вызвать изменение уровня внутривидовой и межвидовой конкуренции.

Таблица 4

**Минимальные и максимальные показатели численности
фототрофных микроорганизмов (тыс./см²) в разных условиях**

Год	Минимум	Месяц	Условия	Максимум	Месяц	Условия
1980	748	Август	Одногодичное N60P60K60, вспашка	6600	Сентябрь	Одногодичное N60P60K60, вспашка
1981	45	Май	Одногодичное N60P60R60, вспашка	1010	Сентябрь	Одногодичное N60P60K60, вспашка
1982	81	Июнь	11-летнее P120K120, вспашка	928	Август	11-летнее N180P120K120, вспашка
1983	159	Июнь	12-летнее P120K120, вспашка	2573	Август	12-летнее N60P120K120, вспашка
1984	71	Август	Без удобрений, вспашка	1576	Август	13-летнее N90P120K120, вспашка
1985	5390	Июнь	3-летнее N60P60K60, отвальное лущение	12790	Июнь	3-летнее N60P60K60, плоскорезная обработка
1986	700	Июль	4-летнее N120P120K120, плоскорезная обработка	11037	Июль	4-летнее N60P60K60, плоскорезная обработка
1987	4140	Июль	5-летнее N150P150K150, плоскорезная обработка	37820	Сентябрь	Одногодичное N120P120K120, вспашка
1988	740	Июль	Одногодичное торф 60 т/га, вспашка	6900	Июль	Одногодичное торф + навоз по 30 т/га, вспашка
1990	52	Июль	5-летнее навоз 40 т/га, вспашка	9161	Июнь	5-летнее N100P120K90, вспашка

Примечание. В 1989 г. в связи с длительной засухой в вегетационный период массовые разрастания отсутствовали.

куренции и перераспределение в составе группировок фототрофов. Но при этом должен сохраниться тренд чисто пространственной упаковки клеток на поверхности, при котором не будут лимитироваться их размножение и существование во внутренних слоях ФМС при создании многорядного (многослойного, многоярусного) сообщества. В противном случае для нижних слоев фототрофов затрудняются газообмен и фотосинтез, что приводит к уменьшению продуктивности ФМС, как показано ниже (глава 5).

Возвращаясь к результатам наблюдений за 10-летний период (табл. 4), необходимо отметить, что минимумы и максимумы ЧК жестко не фиксированы. В отдельные годы, когда условия были чрезвычайно благоприятны для «цветения» почвы (1985, 1987), минимальные показатели ЧК превышали максимумы, зарегистрированные в другие годы (1980, 1982, 1983, 1984).

На основании многолетних данных и просчета приблизительно нескольких тысяч образцов (ежегодно 300-400 проб) были вычислены для каждого года наблюдения показатели средней ЧК в пленках «цветения» почвы (табл. 5).

Таблица 5

Средние показатели численности клеток за вегетационный сезон при «цветении» пахотных почв

Показатель	Год наблюдений									
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1990
Млн./см ²	3.316	0.337	0.468	0.672	0.816	8.045	4.203	14.06	2.898	2.675

Средняя ЧК в ФМС колебалась от 337 тыс. в 1981 г. до 14 млн. клеток на 1 см² в 1987 г. Средневзвешенная за 10 лет составила 3.749 млн./см², т.е. обычное состояние для ФМС характеризуется насыщением, весьма далеким от емкости среды (40 млн. клеток/см²). В те годы, когда зарегистрированы максимальные значения ЧК (1980, 1985, 1986, 1987 гг.) (табл. 4), отмечается и высокий уровень средней насыщенности поверхности почвы клетками фототрофов – от 3 до 14 млн./см² (табл. 5). На основании вычислений минимальных, средних и максимальных значений ЧК был построен график флуктуации этих показателей по годам (рис. 3). Оказалось, что все три кривые параллельны. Наблюдается синхронизация изменений показателей максимальной, минимальной и средней годовой ЧК. Наибольший размах колебаний обнаружен для наименьших показателей ЧК. Чем благоприятнее по гидрологическому режиму год (1985, 1987), тем сильнее сближаются кривые.

В диапазоне от 40 тыс. до 40 млн. клеток на 1 см² (табл. 4, рис. 3) реализуются все процессы жизнедеятельности природных

ФМС, происходят катаклизмы на уровне отдельных популяций и последовательная смена группировок в ходе сезонных сукцессий. Гибкая видовая структура ФМС позволяет им сохраняться и поддерживать определенный количественный статус в меняющихся условиях среды (глава 6, раздел 3.2).

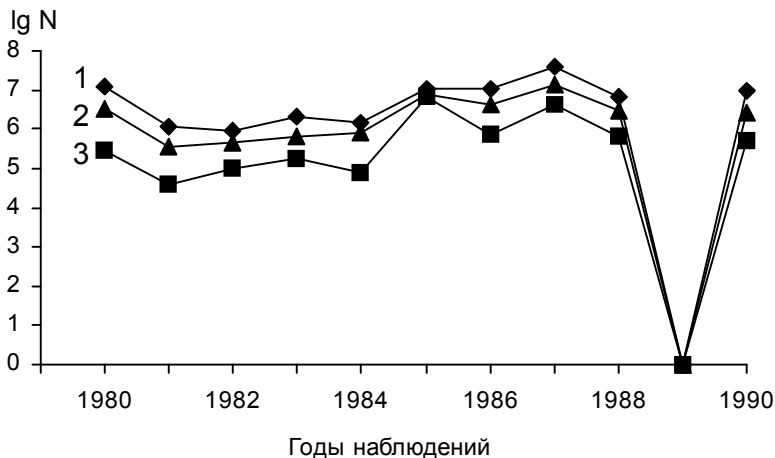


Рис. 3. Погодничная флуктуация численности клеток фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы. (N – численность клеток на 1 см². 1 – верхний предел численности; 2 – средняя численность за вегетационный сезон; 3 – нижний предел численности).

Примечание. В 1989 г. «цветение» почвы не отмечалось.

Одна и та же ЧК в разные периоды создается различными систематическими группами, обладающими разной экологической валентностью. В процессе количественного изучения ФМС мы выделили пять группировок фототрофов, которые легко удается идентифицировать при прямом микроскопическом учете: одноклеточные зеленые и желтозеленые, нитчатые зеленые и желтозеленые и диатомовые водоросли, а также безгетероцистные и гетероцистные формы цианобактерий.

Одновременное совместное существование этих группировок в наземных ФМС встречается далеко не всегда. Пики численности разнообразных эколого-морфологических групп, как правило, приходятся на разные периоды вегетационного сезона и отражают ход сезонной сукцессии (раздел 3.2). Пока отметим, что показатели абсолютного обилия конкретных групп не совпадают. Их реакция на внешние воздействия далеко не однозначна. ЧК фототрофов при массовом размножении определяется потенциальными возможностями конкретной группы, могущей вести себя агрессивно при

завоевании территории, вытесняя представителей других групп. Благодаря этому сообщество даже монофицируется. С другой стороны, в ФМС встречаются не окрашенные по поведенческой реакции партнеры, что объясняет их убиквизм. Например, редкое сообщество не содержит одноклеточных зеленых водорослей – организмов, присутствующих в любых местообитаниях.

В природных комплексах фототрофов наименьшая степень агрегированности присуща одноклеточным зеленым и желтозеленым водорослям, что обнаруживается при анализе характера их распределения как в толще почвы (Домрачева, 1977 а, б), так и на ее поверхности (Домрачева, Штина, 1985).

Флористический анализ пленок «цветения» в наших исследованиях выявляет в основном одноклеточные зеленые водоросли, поэтому впоследствии мы ведем речь именно о данной группе.

Одноклеточные зеленые водоросли присутствуют при «цветении» почвы постоянно, независимо от сезона, меняя лишь степень участия в сложении ФМС (раздел 4.2). Как правило, размножение именно этой группы открывает сезон «цветения» почвы в умеренной зоне при незначительных первоначальных показателях ЧК. Подобные организмы труднее идентифицировать при прямом микроскопировании пленок «цветения» (так называемые «зеленые шарики»). ЧК одноклеточных колеблется в пределах от 40 тыс. до 2 млн. клеток/см². Подобно высшим растениям, одноклеточные зеленые водоросли реагируют, в первую очередь, на обеспеченность почвы азотом и другими биогенными элементами. Но одновременно с ростом ЧК одноклеточных зеленых водорослей меняется их доля участия в количественной структуре ФМС. Так, при одинаковом процентном участии (18-19%) одноклеточных водорослей в создании ФМС в вариантах без внесения удобрений, при внесении P120K120 и N180P120K120 их численность на 1 см² очень различна: 76, 138 и 175 тыс. клеток соответственно (табл. 6).

Порой пленки «цветения» полностью могут состоять из одноклеточных зеленых при резком сокращении ЧК. Такое явление мы наблюдали в Кировской области при 13-летнем внесении азотных удобрений в дозе 180 кг/га и в Польше – при 30-летнем внесении повышенных доз таких удобрений (глава 6). Именно однокле-

Таблица 6

Численность (тыс. клеток/см²) и процент участия одноклеточных зеленых водорослей в наземных фототрофных микробных сообществах

Показатель	Вариант				
	Без удобрений	(PK) ₁₂₀	N ₆₀ (PK) ₁₂₀	(NPK) ₁₂₀	N ₁₈₀ (PK) ₁₂₀
Численность	76	138	107	256	175
Участие, %	19	18	32	29	19

точные зеленые водоросли, скромные партнеры других фототрофов в зрелых и устойчивых ФМС, остаются последним бастионом при «выбивании» прочих группировок из пленок «цветения» при жестком антропогенном прессе (Домрачева и др., 1992; Панкратова, Домрачева и др., 1994; Панкратова и Домрачева, 1995 а, б, главы 6 и 7).

Среди нитчатых зеленых водорослей ведущая роль принадлежит видам р. *Chlorhormidium*, способным к формированию монодоминантных сообществ (раздел 1.4). Нитчатые зеленые водоросли еще резче, чем одноклеточные, реагируют на обеспеченность почвы минеральным азотом. Численность их клеток неуклонно возрастает в 2, 9 и 12 раз – синхронно увеличивающимся дозам азота (табл. 7).

ЧК нитчатых зеленых водорослей может быть очень высокой, достигая в пленках «цветения» плотности до 5-8 млн./см² в полевых условиях и до 12 млн./см² в модельных опытах с альгологически чистыми культурами.

Таблица 7

Изменение численности клеток нитчатых зеленых водорослей при «цветении» почвы под влиянием азотных удобрений в стационарных опытах

Дозы азота, кг/га по д.в.	0	60	120	180
Численность клеток, тыс./см ²	60	117	552	731

При массовом развитии они образуют сплошной войлок, способствующий сильному уплотнению почвы, что нарушает газовый режим под пленкой. Многорядная структура такого налета во многом напоминает растительные ткани. Нити, хотя и не образуют колоний, с трудом отъединяются друг от друга, плотно сплетаются и опутывают частицы субстрата, к которому прикреплены. В ходе остроумных опытов была доказана противоэрозионная роль хлорхормидиума, препятствующего росту оврага в длину и ширину (Костиков, 1989).

Суммарная длина нитей зеленых водорослей составляет от 0.1 до 155.9 м/см² в лесостепной зоне на техногенных наносах (Дорохова, 1989), от 20 до 30.5 – на выработанных торфяниках (Бусыгина, 1975) и в поверхностных налетах на песках она колеблется от 40 до 65 м/см² (Гаель, Штина, 1974).

По нашим измерениям длина нитей зеленых водорослей, развивающихся на поверхности дерново-подзолистых пахотных почв агрогенных систем, в среднем составляла 30.2 м/см², достигая до 65.5. Полученные показатели вполне сопоставимы с длиной гифов мицелиальных организмов: до 60 м/г в пахотном горизонте у актиномицетов и грибов (Полянская, 1996; Полянская и др., 1995).

Особенности «цветения» почвы, вызванного нитчатыми зелеными водорослями и, в частности, хлорхормидиумом, состоят в том, что размножение этой водоросли может продолжаться в течение всего вегетационного сезона (с мая по октябрь) в условиях достаточного обеспечения почвы азотом (глава 6).

Наблюдения в люминесцентном микроскопе стекол обрастания в ходе формирования ФМС показывают, что колонизация верхнего слоя почвы начинается с обрывков нитей, состоящих из двух-четырех клеток. В начальный период их численность на поверхности не велика, разброс результатов по повторностям количественного учета, наоборот, чрезвычайно высок (отмечено, что при просмотре 15-20 стекол обрастания нитчатки могут встретиться в одном-трех случаях). Поэтому данные количественного учета при обработке почвенных образцов, как правило, выбраковываются из-за невозможности получить статистически достоверные показатели ЧК нитчатых. В графе против нитчатых зеленых ставят прочерк или 0, хотя их размножение на поверхности уже началось.

Диатомовые водоросли – наиболее легко узнаваемая группа фототрофов. Среди форм, оккупирующих поверхность почвы, преимущественно развиваются представители четырех родов, резко различающиеся по форме, внешнему виду и размерам: *Navicula*, *Hantzschia*, *Nitzschia*, *Pinnularia*. Не способные к самостоятельному формированию ФМС в почвенных условиях, диатомеи находят себе благоприятную экологическую нишу в слизи и чехлах других фототрофов.

Некоторые исследователи отводят диатомовым водорослям особую роль в функционировании почвенных комплексов фототрофов (Артамонова, 1994; Кабиров, 1988; 1991). Так, накопление кремния в первичных почвах южной тайги, развивающихся на техногенных наносах, связывается с интенсивным развитием диатомей: содержание аморфного кремнезема в слое 0-1 см наносов составляло 0.69% от веса субстрата при ЧК 3.3 млн./см² и 10.49% – при численности 25.2 млн./см² (Дорохова, 1989).

В наземных ФМС пахотных почв обнаруженная нами ЧК диатомей колебалась в пределах от 14-15 до 500 тыс./см², не проявляя ярко выраженных реакций на воздействия агрохимикатов. При прямом счете делящиеся клетки диатомовых водорослей встречаются очень редко, хотя иногда и наблюдаются своеобразные «заборы» – гирлянды диатомей, включающие до десятка клеток.

Цианобактерии – именно эта группа прокариотных фототрофов обеспечивает самые массовые вспышки размножения, вал живой биомассы. Считают, что массовое размножение цианобактерий при «цветении» воды – явление того же порядка, что и огромные массы насекомых, подводные скопления высших расте-

ний, косяки рыб и т.д. (Брагинский и др., 1969). При этом находит свое отражение специфическая способность некоторых видов цианобактерий до предела насыщать биотопы и давать продукцию, выходящую за пределы обычной для данного биотопа, создавая «лавину живого вещества». Такая специфическая особенность связана с древностью цианобактерий и может рассматриваться как биологическая адаптация, вытекающая из высокой биогеохимической энергии размножения (Вернадский, 1965). Клетки цианобактерий выработали в течение многомиллионной эволюции устойчивость к влиянию самых неблагоприятных факторов. В борьбе за жизненное пространство выделяют химические соединения, подавляющие рост других микроротрофов (Кульский и др., 1986; Громов, 1996). С эколого-трофических позиций – накопление избыточной биомассы цианобактерий при эвтрофировании водоемов есть следствие того, что большинство таксонов цианобактерий являются трофическим тупиком в пищевых цепях гидробионтов (Левич, 1995). В почвенных трофических цепях цианобактерий антагонизм не выражен в такой степени, но и в этих экосистемах они формируют наиболее прочные и долговечные ценозы.

Флористический состав наземных ФМС формируют безгетероцистные и гетероцистные формы цианобактерий.

Доминантами среди **безгетероцистных цианобактерий** в почвах агроценозов Кировской области являются виды двух родов: *Phormidium* и *Oscillatoria*. Обилие безгетероцистных цианобактерий особенно велико в хорошо унавоженной почве. Так, при первом внесении навоза в осваиваемую почву (30 т/га) ЧК безгетероцистных цианобактерий возростала с 1.2 до 5.7 млн./см², составляя в контрольной почве 50, а в унавоженной – 93% от общей ЧК наземных ФМС.

Абсолютные показатели ЧК безгетероцистных цианобактерий колеблются в значительных пределах: от десятков тысяч до нескольких миллионов на 1 см². Длина их нитей чрезвычайно велика – до 30.3 м/г песка (Гаель, Штина, 1974) и от 1.1 до 70.0 м/г в высокогорных почвах Памира (Маркова, 1976). По нашим измерениям длина нитей составляет до 76.0 м/г.

Из всех почвенных фототрофов наибольшее внимание уделяют **гетероцистным цианобактериям** в связи с наличием у них азотфиксации (Гусев, Никитина, 1979; Панкратова, 1985; 1987; Андреев и др., 1990; Henriksson, 1978; Metting, 1980; Scujins et al., 1987; Reddy, Roger, 1988 и др.)

В Кировской области флора цианобактерий целинных и пахотных почв детально изучена Э.А. Штиной и ее учениками в 1950–1980-е гг. Экспериментальное исследование процессов азотфиксации в полевых условиях, фотосинтеза и трансформации органи-

ческого вещества цианобактерий и их использование для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур проведены Е.М. Панкратовой и ее учениками (Панкратова, 1981, 1982, 1985, 1987; Вахрушев, 1974; Мезенцева, 1989; Резник, 1992; Калинин, 1995).

Гетероцистные формы цианобактерий – неперенный компонент наземных ФМС в агроценозах. Как и другие исследователи количественного состава наземных разрастаний, мы столкнулись с феноменом абсолютного доминирования этой группы фототрофов на пашне в условиях дефицита почвы по азоту. Выявляемое обилие азотфиксирующих цианобактерий достигало миллионов и десятков миллионов клеток на 1 см^2 . Как замечено Е.М. Панкратовой (Панкратова, Домрачева, 1995а), если в 1960–1970-е гг. на полях области преобладали виды р. *Nostoc*, то в 1980-е гг. место главного доминанта занял *Cyldrospermum licheniforme*. Среди субдоминантов можно отметить виды р.р. *Nostoc* и *Anabaena*.

Как и другие группы фототрофов, гетероцистные формы цианобактерий обладают специфической реакцией на некоторые биогенные элементы. В частности, применение фосфорных удобрений приводит к очень быстрому возрастанию плотности популяций: с 250 тыс. клеток в неудобренной почве до 780 тыс./ см^2 при внесении P_{120} , т.е. в три раза. Аналогично совместное действие извести и фосфора: 1.3 млн. кл./ см^2 в неудобренной почве и 3.5 млн. – в варианте CaP (Панкратова, Домрачева и др., 1994).

В то же время наличие минерального азота в почве, особенно его кумулятивный эффект при длительном внесении высоких доз (свыше 120 кг/га), становится причиной полного исчезновения этой группы фототрофов из наземных ФМС (Домрачева и др., 1992).

При необычайно большой ЧК цианобактерий в осенний период на полях, в условиях значительного выноса азота из почвы высшими растениями, формируются структуры, напоминающие цианобактериальные маты (ковры), которые в виде студенистых налетов покрывают до 60% поверхности почвы. На целинных участках было отмечено, что цианобактерии могут покрывать до 32% почвы между кустиками многолетних дерновых трав (Райс, 1978). В почвах степной зоны в местах максимального развития цианобактериальное покрытие почвы может достигать 70-90% поверхности почвы (Приходькова, 1987). Длина нитей в подобных разрастаниях имеет протяженность несколько десятков метров на 1 см^2 . Текстура разрастаний напоминает растительную ткань, разорвать которую еще сложнее, чем разрастания хлорхормидиума.

В амфибиальных ЦБС плотность пленок, образованных этими организмами – 1.383 г/см^2 с прочностью на разрыв $0.13-0.70 \text{ кг/см}^2$, сопоставимым с прочностью фильтровальной бумаги (Заварзин и др., 1993).

Таким образом, следует констатировать, что участие отдельных эколого-морфологических групп фототрофов в сложении наземных ФМС различна. При этом те количественные рамки, в пределах которых происходит нарастание ЧК, тоже отличаются у разных групп (рис. 4).

LgN (кл./см²)

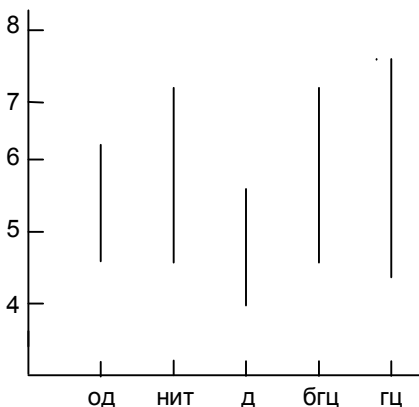


Рис. 4. Диаграмма колебаний амплитуды численности клеток фототрофов при «цветении» почвы. Условные обозначения: од – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, нит – нитчатые зеленые и желтозеленые, д – диатомеи, бгц – безгетероцистные цианобактерии, гц – гетероцистные цианобактерии.

зеленых и диатомовых водорослей избежать конкурентного исключения при возрастании плотности других популяций. Поэтому они имеют постоянное место в сложной мозаике сообществ, в которых одни явные доминанты в ходе сезонных сукцессий полностью вытесняют первоначальные доминанты (раздел 3.2). Одноклеточные зеленые и диатомеи стабильно встречаются в ФМС «цветения» почвы в агрогенных системах обычного и интенсивного пользования. В то же время для нитчатых форм, достигающих в период своего расцвета численности популяций, несопоставимо больших по сравнению с одноклеточными, характерна приуроченность к определенной динамике почвенных биогенов (глава 6).

Нам показалось возможным применить для комплексов микрорфототрофов, формирующих «цветение» почвы, классификационное построение ценопопуляций растений в аспекте их качества

Из диаграммы колебаний амплитуды ЧК водорослей и цианобактерий видно, что нижний порог численности разных групп очень близок. Верхние границы плотности популяций имеют три пика, связанные с развитием зеленых нитчатых водорослей, безгетероцистных и гетероцистных цианобактерий. Ясно (рис. 4), что главенствующая роль в формировании наземных ФМС принадлежит нитчатым формам, в первую очередь, азотфиксирующим цианобактериям. Степень изменчивости максимального обилия организмов отражает потенциальную возможность скорости роста численности популяций (биотический их потенциал), которая способна у нитчатых форм приводить к популяционным взрывам, но преимущество быть малочисленными позволяет популяциям одноклеточных

и жизненного состояния (Злобин, 1981, 1993). Исходя из этого, считаем **равновесными** популяции диатомовых и одноклеточных зеленых водорослей, для которых характерны невысокие значения ЧК, но постоянное присутствие в ФМС. **Процветающие** популяции отличаются чрезвычайно высокой энергией размножения, следствием которой являются повышенная плотность клеток и формирование многорядного (многоярусного) сообщества. Эта стратегия присуща нитчатым формам – зеленым водорослям и цианобактериям. Однако их присутствие в ФМС непостоянно и приурочено к определенным биогенным элементам. **Депрессивные** популяции часто возникают при запредельной плотности особей, самоизреживание и конкуренция в них могут приводить к обильному падению численности клеток, вплоть до полного исчезновения определенных групп из состава ФМС. В последних двух популяциях постоянно наблюдаются взаимобратимый переход (популяции процветающие \leftrightarrow популяции депрессивные), изменение экологического статуса. Физиологический эффект скученности и нехватки ресурсов при максимальном заполнении биотопа приводит к элиминации процветающей популяции и переводу ее в депрессивное состояние, выход из которого связан с высвобождением ресурсов. Пластичность метаболических реакций одноклеточных организмов, способных к более легкой миграции из мест скученности оказывается при этом выгоднее по сравнению с нитчатыми.

Оценка ЧК показала, что в почве существуют локусы, отличающиеся повышенной концентрацией клеток, которые при миграции снизу вверх становятся очагами инвазии при возникновении «цветения». Необходима определенная величина нижнего пула фототрофов для достижения критической массы, ведущей к популяционному взрыву при «цветении» почвы. Непосредственно под пленками «цветения» плотность популяций фототрофов в десятки раз выше, чем в толще почвы рядом расположенных участков.

При размножении на поверхности фототрофов возникают ФМС, в которых ЧК колеблется в значительных пределах: от 40 тыс./см² (визуально заметный порог «цветения») до 40 млн. (емкость среды дерново-подзолистых почв). В пересчете на 1 г «цветущей» почвы данные величины приобретают размах от 260 тыс. до 260 млн. клеток. Весомость и значимость этих цифр можно представить, если вспомнить, что почвенные микробиологи оперируют показателями численности сапротрофной микрофлоры в несколько миллиардов клеток в 1 г почвы (Звягинцев, 1987; Кожевин, 1989; Полянская, 1996 и др.). Но даже при такой их численности только в редких случаях (например, развитие «снежной плесени» – *Fusarium nivale* – на поверхности почвы весной) биомасса гетеротрофных микроорганизмов становится визуально заметной. В то же время,

несмотря на меньшую численность клеток фототрофов в пересчете на единицу площади или веса почвы, их развитие обнаруживается по изменению окраски почвы. Это косвенное свидетельство того, что в периоды «цветения» почвы биомасса фототрофов превышает биомассу сапротрофов, чему доказательство будет приведено в разделе 4.1.2. К сожалению, большинство почвенных микробиологов стороной обходят данную часть микробного населения почвы.

«Цветение» почвы, как феномен прорыва микромира в макромир, дает реальную возможность оценить ЧК не только ФМС в целом, но и слагающих его компонентов, легко различимых при микроскопировании. Разнокачественность видового состава наземных ФМС обеспечивает большую их пластичность при выживании в меняющихся условиях среды, как в сезонном плане, так и на фоне применяемой агротехники. Поддержание высокой плотности фототрофов в разных условиях осуществляется различными эколого-морфологическими группами. Флуктуации ЧК этих групп создают резонансный эффект, при котором происходит синхронизация изменений показателей максимальной, средней и минимальной ЧК по годам. Разновалентность экологической адаптации фототрофов на поверхности почвы влечет за собой неравноценность вклада разных групп в реализацию количественного статуса ФМС. Так, одноклеточные зеленые и диатомовые водоросли, несмотря на постоянное присутствие в пленках «цветения», – поставщики сравнительно малой ЧК (от нескольких десятков тысяч до 1-2 млн. клеток/см²). Наибольшим биотическим потенциалом обладают нитчатые формы: зеленые водоросли и цианобактерии, в первую очередь азотфиксирующие. Плотность их популяций достигает от нескольких миллионов до десятков миллионов клеток на 1 см². Принимая во внимание достигнутый порог ЧК в ФМС, а также характер ответных реакций фототрофов на антропогенные воздействия, мы выделяем три основных типа ценопопуляций водорослей и цианобактерий при «цветении» почвы: равновесные, процветающие и депрессивные.

Однако при учете только ЧК популяций, формирующих наземные ФМС, невозможно определить меру участия каждой группы в продукционном процессе, потому что неизвестно, какая ЧК обеспечивает ту или иную биомассу. Необходимо знать размеры клеток. Даже беглый просмотр любого альго-цианобактериального пейзажа, будь то стекло обрастания, раздавленная капля из жидкой накопительной культуры или прямое микроскопирование пленок «цветения», показывает, что в мире водорослей и цианобактерий есть свои «карлики и гиганты», имеющие не только разные размеры, но и разную форму. Поэтому чтобы представить объективную картину роли и вклада фототрофных микроорганизмов в

жизнь почвы, необходимо иметь инструменты для оценки этого вклада. Несмотря на свою трудоемкость, расчетно-объемный метод определения биомассы остается на сегодняшний день единственно возможным способом вычленивать долю каждой группы фототрофов в суммарной биомассе ФМС.

Вариации линейных размеров почвенных фототрофов в природе мало изучены, хотя доказано, что даже в стационарном режиме культивирования морфологические особенности клеток фототрофов – величина переменная (Кондратьева, 1987; Дедыш, 1990; Banse, 1976).

Безусловно, тщательное измерение размеров клеток – важнейшее условие при видовом определении, так как идентификация микрофототрофов использует ботанический морфометрический код. Но мы доказали, что измерения линейных размеров природных популяций фототрофов столь же важны и для определения биомассы (Домрачева, 1972, 1975).

Очень долго в почвенной микробиологии была привлекательной идея об уподоблении тела микробной клетки шару диаметром 1 мкм^3 и, следовательно, имеющей стандартную биомассу. При обсуждении морфометрической картины микробных сообществ П.А. Кожевин (1989) отметил, что диапазон значений объемов бактериальных клеток весьма обширен: от 0.08 до 1 мкм^3 . От усреднения размеров мицелиальных организмов отказалась Л.М. Полянская (1996), проводя одновременно с количественным учетом микроскопических грибов и актиномицетов определение их линейных размеров.

В почвенной альгологии первоначально использовали положение Э. Рассела (1936) о среднем размере клеток почвенных водорослей с радиусом 10 мкм. Непосредственные определения конкретных объемов клеток почвенных водорослей показали, что эта цифра очень далека от реальной (Штина, 1959; Балезина, 1970; Помелова, 1971; Домрачева, 1974; Маркова, 1976 и др.).

В дальнейшем, подобно гидробиологам, и почвенные альгологи стали уподоблять тело водорослей не только шару и цилиндру, но и таким фигурам, как конус, эллипсоид, сфера и т.д., промеряя длину, ширину и диаметр клеток. Данная методика была положена и в основу нашей работы.

Статистический анализ размерных групп водорослей и цианобактерий почвы проведен на основании непосредственного измерения нескольких сотен тысяч клеток, встреченных при прямом счете под микроскопом.

Определение линейных размеров клеток дало возможность составить вариационные ряды распределения фототрофов определенных размеров в конкретных экотопах, вычислить биомассу ФМС,

его метаболическую поверхность (глава 5), удельную поверхность популяций, площадь покрытия почвы «цветением» и подойти к определению продукции микрофототрофов. Вследствие этого при определении биомассы наземных ФМС удалось впервые оперировать не усредненными показателями, а рассчитывать реальную биомассу, исходя из природных размеров складывающихся ее особей.

Изучение структуры внутрпочвенных комплексов фототрофов было проведено при измерении клеток в почвенных образцах с глубины 0-5 см (табл. 8) и наземных разрастаниях (табл. 9).

Число классов в вариационных рядах определяли в зависимости от объема выборки и количества измеренных клеток, но при условии, что в каждом классе было не менее пяти клеток (частоты классов).

Таблица 8

Вариационный ряд размеров клеток одноклеточных зеленых водорослей в слое почвы 0-5 см без внесения удобрений

Диаметр, мкм	2.8	4.8	6.8	8.8	10.8	12.8	16.8	18.8
Встречаемость, %	42.6	19.7	25.2	3.1	6.5	1.9	0.4	0.3

Видно, что в пределах фототрофного слоя почвы преобладают мелкоклеточные формы с диаметром от 2.8 до 6.8 мкм.

Для наземных ФМС также были составлены вариационные ряды с определенным размахом признака. Как и для внутрпочвенных фототрофов, шаг класса (диаметр клетки) был 2 мкм (табл. 9).

Таблица 9

Вариационный ряд размеров клеток одноклеточных зеленых водорослей в наземных фототрофных микробных сообществах без внесения удобрений

Диаметр, мкм	2.5	4.5	6.5	8.5	10.5	12.5
Встречаемость, %	15.4	61.5	15.4	3.8	0	3.9

Сверх ожидания на поверхности почвы при «цветении» преобладали мелкоклеточные формы, имеющие сходный диаметр с формами внутрпочвенного комплекса.

Сравнение двух вариационных рядов (табл. 8 и 9) приводит к выводу, что размах колебаний размерности диаметров клеток одноклеточных водорослей очень значителен – от 2.5 до 18.8 мкм. Причем в глубине почвы наибольшая частота встречаемости (%) падает на клетки диаметром 2.8 и 6.8 мкм (42.6 и 25.2% соответственно), т.е. разница диаметров отличается более чем в два раза.

Если рассмотреть вариационный ряд в наземных разрастаниях (табл. 9), то диаметр 4.5 мкм характерен для 61.5% измеренных клеток, но два соседних класса, составляющих в сумме до 30% клеток, разнятся по диаметру более чем в два раза.

Было проведено сравнение морфометрической структуры популяций одноклеточных зеленых водорослей внутрипочвенных комплексов и наземных ФМС. Аналогичное сравнение линейных размеров популяций выполнено на фоне различных агрогенных воздействий. Для оценки достоверности различия между эмпирическими вариационными рядами был выбран критерий χ^2 (хи-квадрат). Расчет критерия для сравнения вариационных рядов линейных размеров клеток одноклеточных зеленых водорослей выполнен по формуле (Шмидт, 1984):

$$\chi^2 = \frac{1}{n_1 \cdot n_2} \sum \frac{(f_1 \cdot n_2 - f_2 \cdot n_1)^2}{f_1 + f_2},$$

где f_1 и f_2 – частоты первого и второго рядов (встречаемость, %); n_1 и n_2 – объем первой и второй выборок (количество клеток, измеренных в том и другом ряду).

Разница в линейных размерах клеток считается достоверной, если экспериментальная величина хи-квадрат больше теоретической.

Использование критерия хи-квадрат выявило наличие достоверных колебаний диаметров клеток одноклеточных зеленых водорослей при «цветении» почвы в разных агроценозах, например, при внесении возрастающих доз азотных минеральных удобрений. Повышение содержания в почве азота приводило к возрастанию среднего диаметра клеток (табл. 10). Поскольку клетки имеют форму шара, то при вычислении их объемов и биомассы наблюдается увеличение этих показателей.

Подобным образом доказано, что возрастание диаметра клеток происходит при первичном внесении в целинную почву торфа и совместном внесении торфа и навоза. Изменение диаметра отмечается в пределах от 4.5 (контроль) до 6.0 и 6.4 мкм в вариантах с торфом и навозом соответственно.

Таблица 10

Изменение линейных размеров клеток одноклеточных зеленых водорослей при внесении возрастающих доз азотных минеральных удобрений

Дозы азота, кг/га	0	50	100	150	200	250
Средний диаметр, мкм	4.72	5.87	5.07	5.40	5.88	5.39
χ^2 экспериментальный		12.938	15.681	18.603	15.412	28.656

Примечание. χ^2 теоретический = 7.815.

В стационарных опытах отмечено увеличение линейных размеров клеток в наземных популяциях при длительном внесении фосфора, извести, а также сочетаний NP и органо-минеральных удобрений (табл. 11, рис. 5).

Таблица 11
Изменение размеров
и удельной поверхности
одноклеточных зеленых водорослей
под влиянием удобрений

Вариант	Средний диаметр клеток, мкм	Удельная поверхность, мкм ² /мкм ³
Без удобрений	5.4	1.110
P120	6.3	0.952
Ca _{нгр}	6.2	0.968
N100P120	5.9	1.016
N100 + навоз	6.4	0.938
Ca + навоз	6.1	0.984
P + навоз	5.5	1.090

Примечание. Удельная поверхность вычисляется как отношение площади поверхности клетки (S, мкм²) к ее объему (V, мкм³).

Как рост ЧК зеленых водорослей, так и увеличение их размеров, т.е. происходит синхронизация роста ЧК и биомассы популяций (табл. 11).

Гистограмма (рис. 5) наглядно иллюстрирует изменение морфометрической структуры популяций одноклеточных зеленых водорослей при агрогенных воздействиях.

Изменение доли мелко-клеточных и крупноклеточных форм фототрофов часто изменяет показатели биомассы, при этом причины подобного явления могут быть разные. Например, для фитопланктона высказывается гипотеза, что причиной укрупнения клеток водорослей может быть выделение в окружающую среду метаболитов зоопланктона (Галковская и др., 1999). Применение удобрений, как правило, вызывает

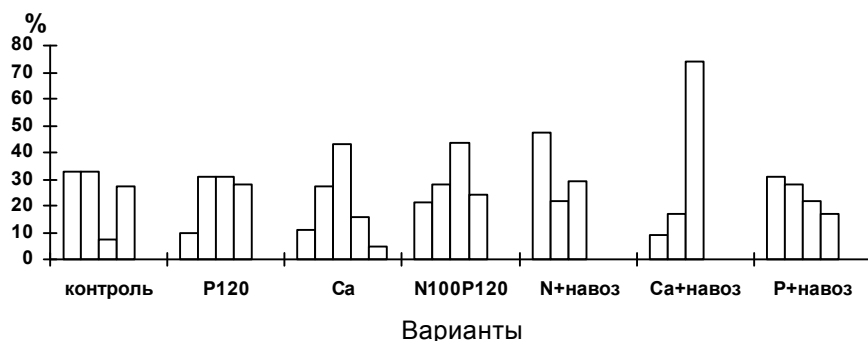


Рис. 5. Изменение морфометрической структуры популяций одноклеточных зеленых водорослей при агрогенных воздействиях. (По оси абсцисс – модальные классы диаметров клеток, мкм. В каждом варианте первый столбик – клетки диаметром 2.5, второй – 4.5, третий – 6.5, четвертый – 8.5, пятый – 10.5).

Укрупнение размеров может иметь вполне определенный экологический смысл. Считают, что крупные формы лучше сохраняют постоянный уровень функционирования. При колебаниях параметров среды они в меньшей степени «открыты» ее воздействиям из-за низкой величины отношения площади поверхности тела к ее объему, т.е. удельной поверхности.

В то же время на фитопланктоне была обнаружена интересная закономерность, которую мы подтвердили и на почвенных популяциях микрофототрофов (табл. 12).

Таблица 12

Изменение удельной поверхности одноклеточных зеленых водорослей при размножении природных популяций

Дата наблюдения	Средний диаметр клеток, мкм	Удельная поверхность, мкм ² /мкм ³	Численность клеток, тыс./см ²
15.09	5.1	1.176	900
16.09	4.7	1.276	1950
17.09	5.7	1.052	260
18.09	4.8	1.250	1100

Не всегда увеличение численности водорослей приводит к росту их биомассы. Мелкие водорослевые виды способны достигать большей плотности, чем более крупные (Дауда, 1974; Давидович, 1991; Belinger, 1977; Schlesinger et al., 1981; Allen et al., 1986; Lotfi, 1990). Показана линейная логарифмическая зависимость (на стадии стационарного роста) ЧК в культуре от логарифма среднего объема клетки, поэтому максимальное обилие водорослей может быть функцией клеточного размера (Agusti et al., 1987). Регрессионный анализ, проведенный для оценки связи между объемом клеток 59 видов водорослей и максимальной плотностью, показал сильную отрицательную корреляцию между этими показателями.

Тот же факт увеличения ЧК без роста биомассы был отмечен при изучении «цветения» тундровых почв. Возрастание доли мелких клеток в результате их деления приводило к повышению ЧК без роста биомассы или даже при ее уменьшении. Нарастание биомассы без значительного роста ЧК чаще всего происходит с увеличением доли крупных клеток как результатом ростовых процессов (Перминова, 1980).

До сих пор все примеры были приведены на группе одноклеточных зеленых водорослей. Принимая модель шара как исходную для определения линейных размеров этих организмов, удалось показать диапазон их варьирования в зависимости от физиологических и антропогенных факторов.

Гораздо сложнее подойти к размерным характеристикам нитчатых зеленых, диатомовых водорослей, а также цианобактерий, имеющих в пределах данных групп клетки самой разнообразной формы. Поэтому критерием сравнения их размерности были выбраны средние объемы клеток. Поясним это. Измерение клеток проводили параллельно с учетом ЧК. В каждой группе рассчитывали объем клеток согласно принятым фигурам. Например, для нитчатых зеленых водорослей за исходную принималась фигура цилиндра. Промерялись все клетки. Суммируя все объемы клеток, делили их на число измеренных клеток, находя, таким образом, средний объем. В подобной интерпретации средний объем, найденный в каждой группе для каждого варианта, – не усредненный абстрактный показатель.

Для диатомовых водорослей в некоторых случаях использовали форму цилиндра, в других – двух конусов и т.д. Для цианобактерий – шара и цилиндра. Для определения объема спор подбирали подходящие геометрические фигуры. Средний объем данных групп фототрофов вычисляли как и для нитчатых зеленых водорослей.

Сравнение объемов клеток у представителей разных систематических групп водорослей и цианобактерий показывает, что не только индивидуальные объемы клеток, но и их средние значения в разных агроценозах варьируют в широких пределах: у нитчатых зеленых – от 71 до 377, у диатомовых – от 610 до 1118, у безгетероцистных форм цианобактерий – от 7 до 71, у гетероцистных – от 11 до 77 мкм³ (без учета спор).

Тенденция укрупнения клеток при использовании удобрений отчетливо проявляется для нитчатых зеленых и диатомовых водорослей, а также для безгетероцистных цианобактерий при анализе их объемов (табл. 13).

Влияние различных форм удобрений на азотфиксирующие цианобактерии не столь однозначно. Например, внесение извести

Таблица 13

Влияние удобрений на размеры клеток нитчатых зеленых водорослей, диатомей и безгетероцистных цианобактерий

Вариант	Средний объем клетки, мкм ³		
	Водоросли		Безгетероцистные цианобактерии
	нитчатые зеленые	диатомовые	
Без удобрений	255	808	14
Ca ₁ Hr	285	947	49
Навоз	240	1104	53
CaN120P120 + навоз	286	1078	63

приводит к возрастанию среднего объема клетки с 27 до 32, а использование фосфора – к падению объема с 27 до 11 мкм³, но одновременно происходит интенсивное размножение популяций гетероцистных цианобактерий (1.29 млн. клеток/см² в варианте без удобрений, 3.06 млн. – в варианте с фосфором).

Среди почвенных фототрофов именно азотфиксирующие цианобактерии обладают минимальными объемами клеток, максимальной удельной поверхностью (табл. 14), наименьшим временем генерации (раздел 4.3).

Таблица 14

Величина удельной поверхности клеток фототрофов при «цветении» почвы в разных агроценозах

Вариант	Группы фототрофов				
	Водоросли			Цианобактерии	
	одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные
Без удобрений	1.154	0.592	0.696	1.333	1.302
Са _{1нг}	1.017	0.592	0.630	0.948	1.201
Навоз	1.154	0.592	0.631	1.333	2.256
P120	1.017	0.686	0.636	1.325	2.408

Установлено, что чем меньше размер клеток цианобактерий, тем выше скорость фиксации ими ¹⁴CO₂ и поглощения других биогенов (Erdmann, Schiewer, 1985). Чем больше удельная поверхность, тем интенсивнее осуществляется обмен веществ между организмом и средой (Шлегель, 1987).

Вероятно, комплекс перечисленных особенностей и обеспечивает цианобактериям наивысший биотический потенциал среди почвенных фототрофов. Вследствие этого именно популяции цианобактерий обладают максимальной плотностью клеток в наземных ФМС.

Таким образом, клеточные размеры фототрофов являются важными маркерами состояния популяций. На примере всех групп почвенных фототрофов была доказана невозможность использования любых условных усредненных показателей для вычисления биомассы той или иной группировки ФМС, как это часто делается для других микробиологических объектов.

Поэтому, несмотря на трудоемкость дифференцированных измерений, мы считаем необходимым проводить их при определении биомассы конкретных эколого-морфологических групп, а общую биомассу наземных ФМС вычисляем как сумму составляющих ее популяций.

2.4. Биомасса

До сих пор почвенная микробиология не располагает прямыми методами определения биомассы микроорганизмов в природных условиях, будь то сапротрофные бактерии, грибы, водоросли, цианобактерии или простейшие, поэтому в практике микробиологических исследований широко используются косвенные приемы определения данного показателя. Например, используя результаты количественного учета с одновременным определением объема клеток, а также различные физиологические и биохимические методы, количественно оценивающие те или иные стороны жизнедеятельности микроорганизмов (интенсивность дыхания, фотосинтеза, азотфиксации, содержание хлорофилла, АТФ и т.д.). Вследствие этого трудно провести сравнение биомассы представителей разных групп почвенных микроорганизмов, обитающих в различных почвах и зонах.

В то же время размеры микробной биомассы интересуют не только микробиологов. Таблицы, сопоставляющие биомассы почвенной микробиоты, проникают и в научно-популярную, и в агрономическую литературу. Так, Э. Пфайффер (1994) в книге, описывающей почвенные биодинамические процессы, приводит ориентировочные данные по весу в почве бактерий, грибов, водорослей и простейших (табл. 15), подчеркивая, что здоровье и богатство почвы, в частности, основаны на процветании обитающих в ней организмов.

Биомассу почвенной микробиоты непременно учитывают в общем балансе биомассы экосистем в целом (Рикфлес 1979; Работнов, 1984; Одум, 1986; Бигон и др., 1989 и др.). Точность определения микробной биомассы повышает точность оценки относительного вклада каждой группы организмов в функционирование как всей экосистемы, так и ее микрокосмов.

Особая роль биомассы почвенных водорослей и цианобактерий связана с их способностью к фотосинтезу и, следовательно, к

производству первичной продукции. Поэтому необходимо строго и корректно подходить к оценке биомассы почвенных фототрофов. К сожалению, как и в случае определения ЧК в наземных ФМС, данные по их биомассе, имеющиеся в отечественной и иностранной литературе, отрывочны, получены разными способами, без достаточно убедительной статистической обработки.

Таблица 15

**Биомасса
почвенных микроорганизмов**
(по Пфайфферу, 1994)

Группы микроорганизмов	Биомасса, кг/га
Грибы и водоросли	500
Актиномицеты	700
Бактерии	550
Простейшие	850

Сводки по почвенной альгологии, ввиду большой трудоемкости объемно-расчетного метода определения биомассы, рекомендуют использовать в отдельных случаях для ускорения определения усредненные объемы доминирующих водорослей и цианобактерий или соотношение биомассы к числу клеток (Б/ЧК) при работе на стационарных участках (Хазиев, Кабилов, 1986; Зенова, Штина, 1990).

Проведенный сравнительный анализ морфометрической структуры наземных ФМС (табл. 11-14, рис. 7) заставляет нас полностью отказаться от использования любых условных показателей при вычленении влияния агрогенных факторов на биомассу. Мы сравнили показатели средних объемов клеток фототрофов, приведенные Э.А. Штиной (1972), с результатами определения объемов клеток этих же видов, вычисленных в ходе ежесуточных наблюдений за ФМС «цветения почвы» (табл. 16).

Имея такую разницу в объемах клеток одного и того же вида, следует признать, что влияние любого фактора (климатического или антропогенного) на наземные популяции фототрофов можно поймать только замеряя каждую клетку с параллельным учетом их численности. Это дает возможность не только приблизиться к определению реального вклада каждой группы фототрофов в создание наземной биомассы ФМС, но и сопоставлять результаты объемно-расчетного метода с другими, например, с кинетическим методом, основанным на определении скорости фотоассимиляции CO_2 (Дедыш, 1990; Дедыш и др., 1991). Возможности кинетического метода были продемонстрированы как на примере естественных разрастаний водорослей, так и при изучении динамики в модельных опытах искусственно внесенных в почву популяций одноклеточных и нитчатых зеленых водорослей. Сопоставление данных кинетического и объемно-расчетного методов выявило их значительную сходимость, когда прямой счет ЧК сопровождался определением размеров клеток, меняющихся в течение опыта. При использовании усредненных размеров альгологически чистых культур водорослей расхождения в величинах биомассы, определенной при прямом микроскопическом учете и кинетическом методе были существенны.

Кинетический метод определения биомассы микрофототрофов, последний из вновь предложенных, имеет свои достоинства: точность, быстроту, меньшую трудоемкость, чем объемно-счетный. Но его недостатком являются невозможность исследования состава альгофлоры, неприменимость, когда в почве есть другие фотосинтезирующие организмы.

Следовательно, при сравнении с кинетическим, объемно-расчетный метод не утратил свою актуальность.

Таблица 16

Средние объемы клеток некоторых почвенных фототрофов, мкм³

Виды фототрофов	По Штиной, 1972	Наши данные при ежесуточных измерениях в природных популяциях
Nostoc sp. sp.	35	12-28-23-31-35-15-10
Cylindrospermum licheniforme	30	62-33-27-35-58-77-10
Chlorella sp.	65	47-47-47-65-14-33-65
Chlorhormidium sp. sp.	280	71-123-317-320-320-356-240

Примечание. Э.А. Штиной приводятся рекомендуемые объемы клеток для расчетов биомассы. Нами приведены колебания средних объемов при ежесуточных измерениях нескольких сотен клеток в ФМС.

Мы определяли биомассу водорослей и цианобактерий как одну из характеристик, необходимую для вычисления продукции и выяснения уровня воздействия агрохимикатов на продукционные процессы.

Биомасса фототрофов в наземных ФМС пахотных почв столь же динамична, как и показатели ЧК, и варьирует в широких пределах – от 0.008 до 2.588 мг/см². Конкретные показатели биомассы наземных ФМС, сформированных в разных агроценозах, и динамика биомассы приведены ниже (табл. 17, глава 6).

Таблица 17

Биомасса фототрофов в поверхностных разрастаниях на пахотных почвах

Год	Биомасса, мг/см ²		
	максимальная	минимальная	средняя
1980	1.813	0.044	0.534
1981	0.602	0.011	0.124
1982	0.584	0.076	0.166
1983	1.454	0.088	0.386
1984	0.092	0.008	0.049
1985	1.531	0.397	1.056
1986	0.657	0.140	0.350
1987	2.588	0.518	1.313
1988	1.188	0.246	0.640
1990	2.002	0.132	0.688
Среднее за 10 лет	1.251	0.166	0.531

В годы, различающиеся по гидротермическому режиму, отличаются между собой и показатели максимальной, минимальной и средней биомассы. Так, в пленках «цветения» в отдельные годы наблюдения максимум биомассы не поднимался выше 0.092 мг/см^2 (1984), в то же время в очень влажные годы (1987) минимальная биомасса не опускалась ниже 0.518 мг . Используя усредненные данные за 10 лет, видим, что минимальная биомасса находится на уровне 0.166 , максимальная – 1.251 , а средняя – 0.531 мг/см^2 .

Ранее отмечалось, что очень трудно сравнить биомассу микроорганизмов, вычисленную разными авторами в силу отсутствия унифицированных подходов в ее определении. Тем не менее, приведем некоторые показатели биомассы в пробах «цветущей» почвы, полученные при одноразовых определениях (мг/см^2): для дерново-подзолистой от 0.237 до 0.979 (Помелова, 1971); для дерново-подзолистой, подверженной воздействиям стоков животноводческих комплексов, до 8.3 (Малышева, 1992); для торфяной почвы – от 0.876 до 1.577 (Куликова, 1965); для выработанных торфяников – от 0.028 до 0.159 (Бусыгина, 1975). В тундре цианобактерии, например *Nostoc commune*, входят в число доминантов не только альгосинузий, но в благоприятные для развития цианобактерий периоды могут преобладать среди других криптогамных растений по проективному покрытию и биомассе. Проективное покрытие может достигать $80\text{--}95\%$. Максимальные значения биомассы – $4.5\text{--}5.0 \text{ г}$ сухой массы на 0.06 м^2 (Патова, Гецен, 2000). В многомесячных исследованиях «цветения» тундровых почв были получены показатели биомассы от 0.02 до 1.80 мг/см^2 (Перминова, 1990). Кроме собственных определений, нам известен один случай определения биомассы фототрофов одновременно с прямым микроскопическим учетом ЧК на мазках: в дерново-подзолистой почве Московской области биомасса фототрофов колебалась от 0.46 до 13.46 мг/г (Дедыш, 1990). Если мы переведем свои результаты с единицы площади (мг/см^2 , табл. 18) на весовые единицы (мг/г), как это сделано в выше цитируемом источнике, то биомасса фототрофов в пахотных дерново-подзолистых почвах Кировской области колеблется от 0.52 до 16.90 .

Давая оценку биомассе фототрофов при «цветении» почвы, необходимо подчеркнуть ее структурную **групповую гетерогенность**. Прирост одинакового количества биомассы в ФМС под влиянием разных агроメリорантов обеспечивается различными группировками фототрофов (табл. 18).

Так, в произвесткованной почве около 30% биомассы создается за счет цианобактерий, а 42.6% – за счет зеленых водорослей. При длительном внесении в почву минерального азота в повышенной дозе около 80% биомассы ФМС приходится на долю зеленых

Таблица 18

**Влияние агроメリорантов на общую биомассу фототрофов (мг/см²)
и групповую структуру (%) наземных сообществ
(на основе вариантов стационарного опыта)**

Вариант	Биомасса	Водоросли			Циано- бактерии
		зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	
Ca _{1Hr}	0.737	12.2	30.4	28.4	29.0
N100	0.785	7.3	70.8	21.0	0.0

водорослей, при полном отсутствии в период наблюдения циано-бактерий. Вклад диатомовых водорослей в формирование биомас-сы различается незначительно.

Естественно, что в самой биомассе ФМС происходят не только качественные, но и количественные изменения и под воздействием применения разнообразных удобрений (табл. 19), и при изменении доз однотипных удобрений (табл. 20).

Таблица 19

**Влияние различных удобрений на биомассу (мг/см²)
наземных фототрофных микробных сообществ и его структуру, %**

Вариант	Биомасса	Водоросли		Цианобактерии
		зеленые	диатомовые	
Без удобрений	0.246	29.9	58.1	12.0
Навоз	0.550	6.0	37.4	56.6
Торф+навоз	1.114	31.7	54.5	13.8

Таблица 20

**Влияние минеральных азотных удобрений в стационарных опытах
на биомассу наземных альгоценозов (мг/см²) и структуру популяций, %**

Вариант	Биомасса	Водоросли		
		зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые
Без удобрений	0.133	30.8	38.4	30.8
N60	0.286	14.7	66.4	18.8
N120	0.526	7.2	81.7	11.1

Просматривается явная тенденция возрастания суммарной биомассы ФМС при улучшении почвенного питания фототрофов, хотя реакция каждого компонента биомассы ФМС не столь однозначна. Например, внесение навоза приводит к возрастанию биомассы ФМС более, чем в два раза по сравнению с неудобренной почвой, тогда как цианобактерий – возрастает почти в пять раз (табл. 19), а при совместном внесении навоза и торфа суммарная биомасса ФМС, по сравнению с контролем, выросла в 4.5 раза (1.114 мг/см² против 0.246), в то время как структура популяций по биомассе осталась примерно такой же.

Внесение азота в почву приводит к росту биомассы ФМС в два раза при N60 и в четыре – при N120 (табл. 20). Резко растет значимость биомассы нитчатых зеленых водорослей в структуре ФМС: 38.4 (контроль) – 66.4% (N60) – 81.7% (N120).

Очевидно, что, как в случае ЧК, существует определенная емкость среды и в отношении биомассы. В подавляющем большинстве примеров максимальная плотность биомассы фототрофов не превышает 2 мг/см² (табл. 17). В противном случае создаются неблагоприятные условия для клеток нижних ярусов в многослойных наземных ФМС, что способствует их отмиранию.

Иностранные исследователи, как правило, приводят показатели биомассы водорослей на 1 м². Нам не представляется возможным трансформировать эти данные на наши показатели, или наоборот, поскольку в обоих случаях необходимо оговаривать площадь покрытия, чего нет в ниже цитируемых работах. Так, биомасса сообществ фототрофов с доминированием *Nostoc commune* в пяти различных растительных сообществах в Арктике составляла приблизительно 100 г/м² (Lennichan, Dickson, 1989). Биомасса водорослей в ирландских болотах – в среднем 186 г/м² (Moore et al., 1975). Иногда биомассу клеток фототрофов выражают как их объем, например, приводятся сведения, что на пашне объем клеток водорослей составляет от 105 до 7590 мм³/м² (Shimmel, 1982). Есть данные, что биомасса водорослей в периоды «цветения» в пересчете на гектар с учетом площади покрытия колеблется от 2.3 до 19 кг сухого вещества (Панкратова, 1980).

Видимо, групповая гетерогенность биомассы играет важную роль в приспособительных изменениях ФМС под влиянием внешних факторов (в приведенных примерах все факторы – антропогенного происхождения).

Необходимо подчеркнуть групповую гетерохронность в создании биомассы ФМС, что напрямую связано с сезонностью в развитии отдельных групп фототрофов, при которой максимумы показателей их биомассы разделены во времени (табл. 21).

**Гетерохронность структуры биомассы
наземных фототрофных микробных сообществ**

Месяц	Биомасса, мг/см ²	Водоросли, %			Циано- бактерии, %
		зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	
Май	0.208	26.9	29.3	43.8	0
Июнь	0.584	4.4	72.8	22.8	0
Август	1.081	4.8	24.2	14.5	56.5

Значительное увеличение биомассы ФМС «цветения» почвы с 0.208 мг/см² в мае до 0.584 – в июне связано с активным размножением нитчатых зеленых водорослей. Следующий стремительный рост биомассы еще в два раза в августе происходит за счет массового развития цианобактерий, биомасса которых в это время составляет 56.5% в структуре ФМС.

Однако последующие наблюдения показали, что групповая гетерохронность биомассы может быть не выражена, если какие-то внешние факторы тормозят развитие определенной группы фототрофов, например, высокие дозы минерального азота выбивают из ФМС азотфиксирующие цианобактерии.

Таким образом, определение биомассы объемно-расчетным методом по измерению линейных размеров клеток фототрофов параллельно с прямым микроскопическим учетом их численности позволило определить реальную биомассу разных групп фототрофов и ФМС в целом.

Для пахотных почв умеренной зоны характерны значительные варьирования этих показателей в диапазоне от 0.008 до 2.588 мг/см².

Суммарная биомасса ФМС определяется уровнем активности и жизнеспособности различных группировок фототрофов. Биомасса ФМС гетерогенна и гетерохронна. Групповая гетерогенность обеспечивает определенный уровень суммарной биомассы ФМС в различном режиме минерального питания.

Изменения в биомассе ФМС под влиянием удобрений часто связаны со структурной перестройкой ФМС. Причиной возрастания биомассы ФМС может становиться не только повышенная обеспеченность биогенными элементами, но и гетерохронность в сезонном развитии разных групп фототрофов, в частности, зеленых и желтозеленых водорослей весной и цианобактерий – в конце вегетационного сезона.

Поэтому лишь биодинамические изучения процессов, происходящих в наземных ФМС, могут углубить представления об осо-

бенностях их функционирования, сопоставить роль различных групп фототрофов в сезонном аспекте, выяснить особенности развития доминирующих популяций. Но вне изучения годовой, сезонной, суточной динамики ФМС невозможно решить вопрос о роли водорослей и цианобактерий в продукционном процессе.

Глава 3 БИОДИНАМИКА «ЦВЕТЕНИЯ» ПОЧВЫ

Сменяемость состояния по шкале времени характерна для живой природы на всех уровнях ее организации (Пианка, 1981; Одум, 1986; Бигон и др., 1989). В природе постоянно наблюдаются флуктуации численности и занимаемого популяцией пространства. Масштабы таких колебаний приводят к отношению показателей биомассы в сезоны пика и спада до 1:1 000 000. Естественно, что подобные колоссальные колебания численности характерны лишь для популяций со сравнительно очень коротким жизненным циклом и, соответственно, несколькими поколениями за вегетационный сезон (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Именно к этой категории организмов относятся микроскопические водоросли и цианобактерии.

Термин **динамика** применяют, когда говорят об изменении численности популяций во времени. Обратимые временные всплески или спады численности называют **флуктуации**. Термином **сукцессия** обозначают изменения, происходящие в составе популяций, формирующих сообщество. При этом в ходе сукцессии численность организмов может меняться. Финальная сукцессионная стадия для данных условий существования – **климакс**, при котором скорость сукцессии падает до определенного уровня, после которого уже не видно никаких изменений. Разные варианты флуктуаций и сукцессий в любых сообществах наблюдаются постоянно, тогда как климаксные состояния преходящи.

Издавна существовали попытки перенести положения общей экологии на микробные сообщества и комплексы. Так, еще в начале прошлого века были проведены работы, доказавшие, что содержание бактерий в почвах не бывает постоянным (Cutler, Crump, Sandon, 1922; Taylor, 1936; цит. по: Рассел, 1955). Обнаружены колебания численности бактерий в течение года при ежедневных наблюдениях и при отборе проб почвы через каждые два часа. Даже при выдерживании почвы при постоянных температуре и влажности эти колебания не исчезли. Выдвигалось предположение, что колебания общей численности клеток состоят из серии колебаний, происходящих независимо друг от друга у разных групп бактерий.

В 1970–1980-е гг. в почвенной микробиологии появилась лавина работ, доказывающих наличие достоверных флуктуаций численности популяций сапротрофных микроорганизмов (сборники и обзоры: Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов, 1972; Динамика микробиологических процессов в почве, 1974; Закономерности развития почвенных микроорганизмов, 1975; Звягинцев, Голимбет, 1983; Голимбет, Звягинцев, 1984; Звягинцев, 1987; Биодинамика почв, 1988; Паринкина, 1989 и др.).

Частота и интенсивность колебаний численности бактерий в почве подвержены значительным изменениям и обусловлены причинами абиотического и ценотического характера, которые в совокупности определяют уровень биологической активности почв. Основные различия в почвах с разной экологической обстановкой заключаются в интенсивности нарастания клеток микроорганизмов, а не в частоте или периодичности колебаний их количества. Чем выше уровень организации и зрелости микробного сообщества, тем меньше амплитуда флуктуаций плотности микроорганизмов во времени.

Обобщая факты, гипотезы и предположения о причинах пульсаций численности бактерий, Д. Г. Звягинцев (1987) подразделяет их на две группы. Первую составляют объяснения пульсаций численности за счет внутренних механизмов микробного сообщества почвы. Это взаимодействия по типу хищник-жертва, а также регуляция универсальными ингибирующими веществами. Вторую группу составляют предположения о подчинении скорости роста факторам внешней среды (доступные питательные вещества, гидротермические условия).

Для объяснения одновременной вспышки развития сапротрофов в разных местах выдвигается гипотеза, связывающая периодичность в развитии микробных комплексов с периодическими колебаниями солнечной активности, при которой наблюдается периодичность выбросов продуктов фотосинтеза растений (экзометаболитов) через корень (Горбенко, 1986; Горбенко и др., 1986; Паников и др., 1988). На фоне мощного залпового поступления в почву органических веществ происходит взрывное размножение бактерий.

В начале 1970-х гг. популяционные экологи обратили внимание на хаотические процессы, внешне сходные со случайными (в силу нерегулярности и труднопредсказуемости их протекания) и, вместе с тем, детерминированные и принципиально предсказуемые. Такие процессы обусловлены внутренними свойствами самих популяций, в силу которых на регулярные колебания среды они отвечают иррегулярными изменениями. Величина пиков численности варьирует нерегулярно (Pool, 1989).

При внедрении в почву маркированных микробных популяций, они, как и автохтонные виды, испытывают значительные колебания численности во времени, не зависящие от гетерогенности почвенной среды (Кожевин, 1989).

Универсальность процесса природных пульсаций численности популяций была подтверждена изучением динамики почвенных водорослей и цианобактерий. Обнаружено наличие не только межсуточных, но и внутрисуточных колебаний численности и биомассы фототрофов в почве (Домрачева, 1972, 1974, 1975; Маркова, 1975, 1976; Кабиров, 1978; Перминова, 1990; Антипина, Тищенко, 1991 и др.).

Однако биодинамических исследований популяций фототрофов, формирующих наземные ФМС, чрезвычайно мало. Подробнее в этом плане изучены популяции азотфиксирующих цианобактерий. Для данной группы выявлена динамика не только таких показателей, как численность и биомасса клеток, но определена динамика накопления азота, что позволяет непосредственно перейти к определению продуктивности цианобактериального ценоза (Панкратова, 1977, 1981, 1982, 1987; Резник, 1989; Панкратова и др., 1989; Панкратова и др., 1991).

Временной аспект в изучении наземных ФМС необходим для решения следующих задач: оценить практический вклад наземных фототрофов в жизнь почвы как продуцентов легко трансформируемого органического вещества в разные сезоны и годы; выявить зависимость плотности популяций фототрофов от внешних факторов; определить относительный вклад различных групп водорослей и цианобактерий в биодинамических процессах; получить представление об экологических особенностях и поведении в природе отдельных популяций – доминантов ФМС. В конечном итоге накопленная информация намечает подходы к постижению механизмов формирования и функционирования ФМС «цветения» почвы.

В данной главе изучение динамики численности и биомассы фототрофов включает определение погодичных, сезонных и суточных флуктуаций этих параметров.

3.1. Погодичная динамика

Погодичная динамика наземных ФМС – частный случай повторяемости природных явлений, стоящий в том же ряду, что и «цветение» воды. «Цветение» почвы, с одной стороны, – состоящее эфемерное, столь же быстро возникающее, как и исчезающее в отдельные годы. С другой – массовое размножение фототрофов

на поверхности – не патология. Это явление другого порядка, чем эпидемии, эпифитотии или эпизоотии. «Цветение» почвы не приводит к подавлению развития других организмов. Не конкурируя с высшими растениями, фототрофы временно оккупируют ту часть поверхности, про которую говорят – «голая» земля. И на этой голой земле в очень краткий период развивается бурная микробная жизнь.

Длительный зимний покой водорослей и цианобактерий, которые в промерзшей почве находятся в состоянии, близком к анабиозу (Неганова, 1979), сменяется при весеннем прогревании почвы их активной вегетацией. При этом, как и при «цветении» воды, одновременно на значительном протяжении в разных местах появляются очаги «цветения» почвы. Например, И. Киш (Kiss, 1985) отмечает, что только во время единственного выезда в мае 1984 г. им было обнаружено 70 случаев «цветения» почвы. За 50-летнюю работу в почвенной альгологии автор обнаружил, что массовое развитие водорослей зависит от атмосферных явлений, влияния факторов космического порядка, проявляющихся в наступлении фронтальных изменений погоды, влияния основных условий среды – питания, света, температуры. И. Киш предполагает, что среди причин, обуславливающих ежегодное «цветение» почвы, имеет значение внутреннее состояние самих водорослей, т.е. согласованность в процессах развития и размножения (Kiss, 1959, 1985).

Годы, когда в умеренной зоне не наблюдается «цветение», чрезвычайно редки, не чаще одного раза в десятилетие. Так, из литературных источников известно, что в течение 1960-х гг. «цветение» отмечали ежегодно и на пахотных, и на целинных почвах (Куликова, 1965; Балезина, 1967, 1969; Носкова, 1968; Помелова, 1971). В 1980-е гг. мы зарегистрировали отсутствие «цветения» (1989 г.).

Фактическая длительность «цветения» пахотных почв, интенсивность размножения популяций фототрофов, их видовой состав зависят от конкретных условий. Практически безошибочно можно предсказать появление «цветения» почвы, представить примерный ход сезонных сукцессий, зная их аналоги в предыдущие годы, но анализ погодичных флуктуаций численности и биомассы клеток фототрофов указывает на их чрезвычайно большую вариабельность (рис. 8, табл. 22).

Как и все организмы с коротким жизненным циклом, водоросли и цианобактерии чрезвычайно чувствительны даже к кратковременным флуктуациям среды, отвечая на них увеличением или сокращением своей численности.

Таблица 22

Зависимость между численностью клеток в наземных фототрофных сообществах и суммой осадков за вегетационный сезон

Год	Численность клеток, тыс./см ²	Сумма осадков, мм
1980	3589	370
1981	435	275
1982	468	309
1983	672	395
1984	816	402
1985	8045	413
1986	5737	358
1987	14063	513
1988	2898	347
1989	«Цветения» не было	269
1990	2675	324

Особенности наземных ФМС состоят в том, что, в отличие от внутрпочвенных комплексов сапротрофов и фототрофов, они существуют непостоянно. Поэтому избрать критерием сравнения при изучении их динамики величину нижнего пула микроорганизмов, т.е. нижнюю границу численности, как предлагает Д.Г. Звягинцев (1987) для бактерий и грибов, невозможно. В наземных ФМС дерново-подзолистых почв нижний предел ЧК, при котором они становятся визуально заметными, постоянен и составляет 35-40 тыс./см² (раздел 2.2).

Верхний предел ЧК в ФМС, вследствие создания многоярусного сообщества, в котором затрудняются фотосинтез и газообмен, тоже имеет количественные ограничения – 40 млн. клеток/см². В то же время средние показатели численности и биомассы клеток за сезон в разные годы отражает как конкретные экологические условия, так и уровень активности фототрофов, их способность реагировать на действие возмущающих факторов внешней среды. Поэтому при изучении погодичной динамики фототрофов в период с 1980 по 1990 г. именно средние показатели ЧК сообщества в целом и отдельных эколого-морфологических групп легли в основу составления графиков и таблиц.

Исследования в течение десяти лет показали, что амплитуда колебаний погодичной средней ЧК ФМС чрезвычайно велика: от 425 тыс. (1981 г.) до 14 млн./см² (1987 г.), т.е. кратность разброса свыше 32 раз. При этом оказалось, что изменения ЧК ФМС из года в год хорошо коррелируют с вариациями одного лимитирующего внешнего фактора – суммой осадков за вегетационный период (табл. 23). Подобная зависимость носит линейный характер и выражается уравнением регрессии: $Y = 52.4X - 15634$, где Y – численность клеток, млн./см²; X – сумма осадков за вегетационный сезон, мм.

Коэффициент корреляции $r = 0.81$. $t_{\text{аксп.}} = 3.670 > t_{\text{табл.}} = 3.499$.

При сумме осадков 269 мм за вегетационный сезон (1989 г.) «цветения» почвы не наблюдалось.

Множественный корреляционный анализ показал невысокую зависимость между наблюдаемой средней ЧК в ФМС с температурой, влажностью воздуха и почвы (данные не приводятся).

Показатели биомассы фототрофов более консервативны, чем ЧК. Погодичная амплитуда колебаний средней биомассы имеет меньший размах: от 0.142 мг/см² (1984 г.) до 1.358 мг (1987 г.), т.е. кратность разброса около десяти раз, в три раза меньше, чем для ЧК (табл. 22 и 23).

Таблица 23

Погодичные колебания средней биомассы наземных фототрофных микробных сообществ, мг/см²

Год	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1990
Биомасса	0.642	0.175	0.238	0.440	0.142	1.047	0.456	1.358	0.907	0.778

Своеобразие динамики отдельных популяций заключается в различной скорости нарастания или падения в них числа особей. Для популяций, которые мы назвали равновесными – одноклеточные зеленые водоросли и диатомеи – (раздел 2.2), разброс в значениях средней ЧК по годам не так велик, как для ФМС, где он составлял 32 раза. У одноклеточных зеленых водорослей кратность разброса по годам – 17, у диатомей – 22.7 (рис. 6 и 8). Кратность разброса для показателей биомассы у этих групп почти такая же, как для ФМС в целом: 9.7 и 12.2 соответственно.

Популяции, для которых характерен взаимобратимый переход из процветающего состояния в депрессивное, дают очень большую амплитуду колебаний ЧК: у нитчатых зеленых водорослей – 33.3 раза, у цианобактерий – 172.7 (рис. 7 и 9). Амплитуда колебаний показателей биомассы: 21 – у нитчатых зеленых, 365 – у цианобактерий. Существенное превышение размаха колебаний показателей биомассы у цианобактерий объясняется доминированием в их популяциях видов, образующих споры очень большого размера (раздел 3.4). Если в пленках «цветения» доминирует *Cylindrospermum* sp. sp., накапливается значительная биомасса при сравнительно низких значениях ЧК.

Сравнение кривых на рис. 6, 7, 8 и 9 выявляет различный характер динамики разных групп. Например, в один из годов наблюдения (1980) на пахотных почвах зарегистрирован налет зеленых водорослей, составленный хлорохормидиево-мезотениевой ассоциацией, доминирующей в течение всего вегетационного сезона (Домрачева, Штина, 1985). Еще бо́льшая численность зеленых водорослей при «цветении» почв ржаного поля (свыше 19 млн. клеток/см²) была отмечена Э.А. Штиной в 1954 г. (Штина, 1955).

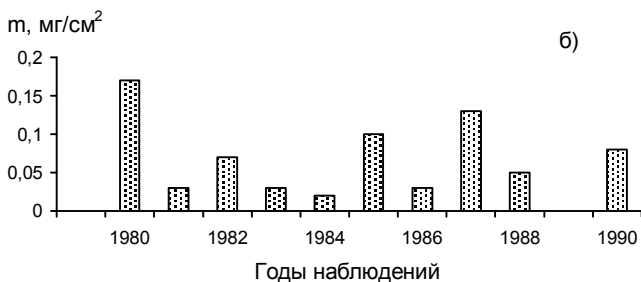
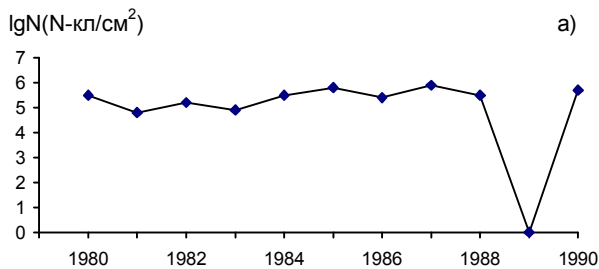


Рис. 6. Погодичная динамика численности клеток одноклеточных зеленых водорослей (а) и их биомассы (б).

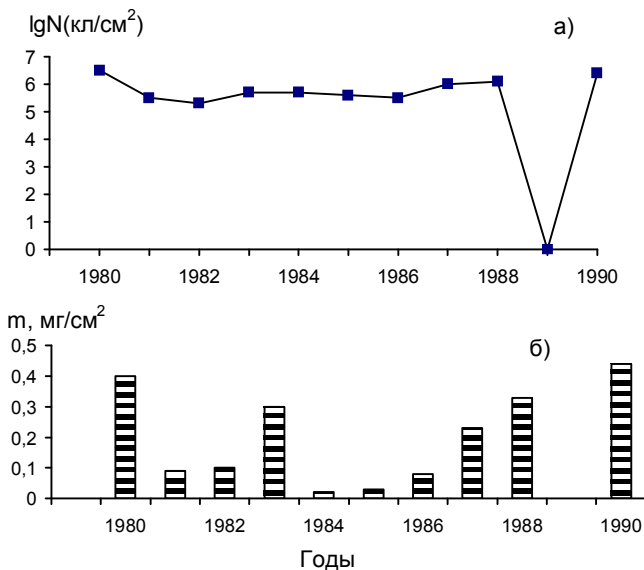


Рис. 7. Погодичная динамика численности клеток (а) и биомассы (б) нитчатых зеленых водорослей.

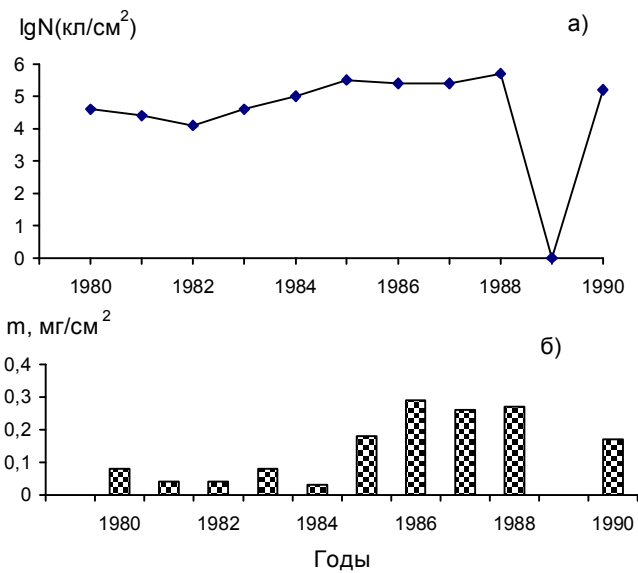


Рис. 8. Погодичная динамика численности клеток (а) и биомассы (б) диатомовых водорослей.

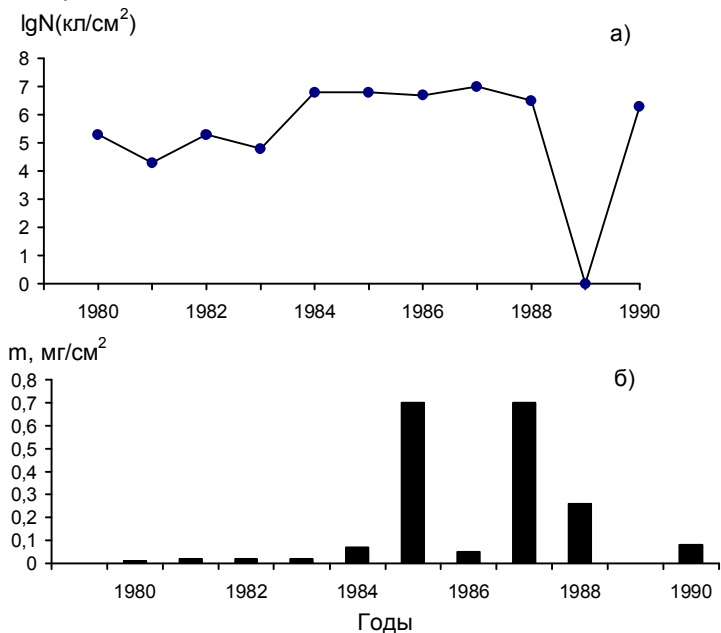


Рис. 9. Погодичная динамика численности клеток (а) и биомассы (б) цианобактерий.

Наивысшие погодичная численность и биомасса цианобактерий (свыше 10 млн. клеток на 1 см² и около 1.4 мг/см²) наблюдались в 1987 г. (рис. 9). В этот год непрерывное «цветение» почвы разных полей севооборота продолжалось свыше двух месяцев. Хотя, вероятно, рекордным было размножение цианобактерий в течение четырех месяцев (с середины июня до середины октября), наблюдаемое Е.М. Панкратовой (1980).

Сводные данные количественного учета фототрофов при «цветении» почвы с 1963 по 1990 г. (рис. 10) показывают наличие ярко выраженной погодичной динамики в развитии ФМС. Сопоставление результатов многочисленных наблюдений дало возможность выявить несколько фаз «цветения» почвы в разные годы. Обычно оно начинается неожиданно. Причина такой внезапности может быть обусловлена размножением организмов в многочисленных очагах – внутрипочвенных локусах с повышенной концентрацией клеток (раздел 2.2). На втором этапе «цветения» почвы захватывает все большую площадь и даже при визуальном осмотре отмечают увеличение размеров и мощности пленок «цветения». Хотя порой наблюдается и другая картина: существенная плотность популяций в ФМС при незначительной площади почвы, занятой «цветением», и, наоборот, очень маленькая плотность клеток в ФМС при большой площади «цветения» (Панкратова, 1980).

На третьем этапе происходит смыкание отдельных очагов «цветения» (при этом оно охватывает все впадины и гребни вспаханной почвы) или своеобразное рассасывание (рассеивание) ФМС, когда от «цветения» не остается и следа (например, пересыхание почвы, мощный растительный опад, смыкание листовой поверхности вышших растений в посевах или посадках).

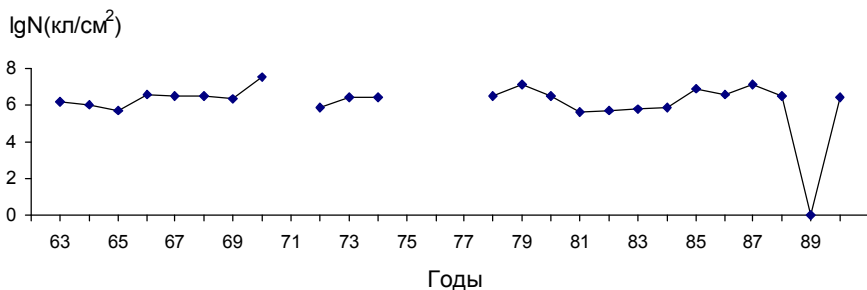


Рис. 10. Динамика численности клеток водорослей и цианобактерий при «цветении» почвы. Сводные данные с 1963 по 1979 г. на основании работ: Куликова (1965), Балезина (1970), Помелова (1971), Бусыгина (1977), Панкратова (1980), Кондакова (1984); с 1978 по 1990 г. – данные автора.

Примечание. В 1971, 1975, 1976, 1977 гг. наблюдения не проводились. В 1989 г. «цветения» почвы не было.

Отмеченные нами погодичные флуктуации ЧК и биомассы ФМС характерны и для «цветения» воды (Кожова, 1987). К объяснению причин погодичной динамики «цветения» воды привлекают разные гипотезы, в том числе – колебания температуры (Эрхард, Сежен, 1984), влияние фотопериода (Eilertsen et al., 1995), колебания интенсивности падающей радиации из-за разной облачности (Towsend et al., 1994), наложения на изменения температуры флуктуаций солнечной активности (Mallin, 1994) и активности гетеротрофных бактерий (Robarts et al., 1994).

Анализ причин погодичной динамики ЧК в ФМС «цветения» почвы показал наличие детерминированных связей между этим показателем и суммой осадков за вегетационный сезон. Обладая сенсорностью и рефлекторностью к разнообразным внешним раздражителям, ФМС меняются в пространстве и во времени вместе с условиями среды и отражают эти изменения в комплексе своих признаков. К числу таких признаков относятся количественные сочетания в ФМС различных группировок фототрофов. Увеличение суммы осадков за сезон определяет развитие ФМС в направлении повышения плотности популяций при «цветении» почвы, но в зависимости от сочетания всех параметров, а не только влажности, следствием становится преимущественное развитие той или иной группировки при высоких значениях общей ЧК. Например, при сумме осадков в 370 мм в 1980 г. общий высокий уровень плотности клеток в ФМС – 3.6 млн./см² (табл. 22) – был обусловлен преимущественным развитием нитчатых зеленых водорослей, имеющих среднюю плотность около 3 млн./см² (рис. 7). В то же время при близкой сумме осадков (358 мм) в 1986 г. средняя плотность клеток в ФМС была 5.7 млн./см² и создавалась в основном цианобактериями, имеющими плотность 4.8 млн./см² (рис. 9).

Таким образом, повышенная влажность обуславливает развитие ФМС «цветения» почвы с повышенной плотностью клеток в них, но сохраняет вероятность возникновения различных по составу сообществ в разные годы.

В непрерывно меняющейся среде происходят постоянная координация и регуляция разнообразных процессов в ФМС. Видимо, как во всех биосистемах любого уровня сложности, вещественно-энергетические процессы в ФМС протекают ритмично и согласованно с геофизическими и космическими ритмами. Анализ погодичной динамики ФМС (рис. 6-10) показывает, что они не только функционируют в колебательном режиме, но временная организация ФМС характеризуется множественностью ритмов, наличием ритмов с неодинаковым периодом.

Видимо, при размножении фототрофных микроорганизмов не только фиксируются колебания климата, но циклы в развитии

фототрофов отражают цикличность природных явлений, например, циклов Солнца. Так, материал многочисленных, многолетних определений ЧК при «цветении» почвы, когда действие случайных факторов нивелируется, показывает, что в период с 1963 по 1990 г. существовало несколько циклов в размножении фототрофов, различных по продолжительности (рис. 10): 5-летний (с 1965 по 1969 г.), 4-летний (с 1978 по 1981 г.), 3-летний (с 1984 по 1986 г. и с 1986 по 1988 г.). Период с 1981 по 1986 г. можно, вероятно, рассматривать как 6-летний цикл, а 3-летний период (1988-1990 гг.) как перевернутый цикл.

На уровне отдельных групп фототрофов выявляется, кроме того, наличие цикличности в их развитии. У одноклеточных зеленых водорослей преобладают трехлетние циклы (рис. 6). Для цианобактерий небывалые вспышки размножения регистрируются через 9-10 лет (1970, 1979, 1987).

Физиологические причины этого явления пока не ясны.

В настоящее время существуют попытки установить причинно-следственные связи между ритмами абиотической и биотической среды. Выдвигается гипотеза о существовании «биологического периодического закона» (Степаненко, 1991), согласно которому дискретность в реагировании биологических систем нужна для повышения их чувствительности к внешним воздействиям. Высокая чувствительность, позволяющая улавливать слабые изменения во внешней среде, дает определенным организмам, популяциям и сообществам преимущества в борьбе за существование.

Постулируется положение (Максимов, 1989), что явления природной цикличности распространяются на все биологические ресурсы и другие процессы в природе, характеризующиеся многолетней обратимой изменчивостью. Различные варианты сочетания цикличности протекающих абиотических процессов создают и разные комбинации циклической изменчивости природного фона, которым подчиняются ритмы жизнедеятельности растительных и животных сообществ. Повторяемость вспышек размножения организмов связана, прежде всего, с циклической изменчивостью существования популяций. Зависимость климатической изменчивости от циклов солнечной активности и других космических факторов формирует и соответствующие ритмы изменчивости в условиях существования организмов и сообществ. Проанализировав многочисленные исследования в течение текущего столетия динамики популяций растений, животных и патогенных микроорганизмов, автор приходит к выводу, что многолетняя повторяемость биологических процессов происходит без четко фиксированных интервалов, но она статистически близка к каким-то средним величинам. Часто обнаруживаются циклы в 3-5, 10-12 лет и др.

Итак, для наземных ФМС характерна разногодичная изменчивость их характеристик. Это проявляется в многолетних колебаниях ЧК и биомассы как ФМС в целом, так и отдельных популяций, прежде всего цианобактерий, в несходной по годам продуктивности ФМС, в перестройке видовой структуры (сукцессиях) ФМС в сезонном плане, в многолетней пульсации внутриточечных очагов массового размножения фототрофов, которые приводят к их взрывному размножению на поверхности почвы.

Изменение длительности временной шкалы при изучении динамики ФМС показывает наличие колебательных ритмов ЧК и биомассы наземных сообществ не только в многолетнем варианте, но и сезонном, а также и суточном.

3.2. Сезонная динамика

«Цветение» почвы, как правило, начинается ранней весной. Особенно интенсивно поверхностные группировки фототрофов развиваются на озимых полях после подкормки минеральными удобрениями (Штина, 1959; Балезина, 1965). Сезонную динамику фототрофов в пленках «цветения», помимо озимых полей, хорошо изучать на посевах многолетних трав второго года пользования, когда травостой еще разреженный, а плотность почвы достаточно велика. Так, в ходе сравнительного обследования пленок «цветения» на поле озимой ржи и поле клевера (1981 г.) выяснилось, что в том и другом случаях в начале мая начинают формироваться слабые, едва заметные невооруженным глазом разрастания, в которых преобладают одноклеточные зеленые и диатомовые водоросли. Спустя несколько дней зарастание поверхности почвы происходит при участии *Chlorohormidium nitens*. Плотность популяций в пленках «цветения» под клевером примерно в семь раз выше, чем под озимой рожью (рис. 11). Разница в численности клеток обусловлена массовым развитием хлорохормидиума на клеверном поле. Это вполне может быть связано с тем, что данное поле содержит круглогодично достаточное количество азота, обеспечивающее размножение нитчатых зеленых водорослей и лучшие условия влажности под листовым покровом.

Из-за сильной засухи летом на озимом поле «цветения» не было совсем. К осени оно возобновилось, достигая плотности популяций, которая была отмечена в мае. Несмотря на различие в количественном отношении, кривые сезонной динамики на разных полях севооборота практически параллельны, хотя в осенних пленках «цветения» ФМС формируются разными группировками фототрофов. ФМС клеверного поля содержит водоросли: зеленые

одноклеточные и нитчатые, диатомовые, а также цианобактерии. ФМС озимого поля из-за осеннего дефицита минерального азота утратили группировку нитчатых зеленых водорослей.

В сухой год максимум ЧК приходился на весенний период, что, как правило, не характерно для типичных по влажности лет, поскольку максимального обилия достигают обычно цианобактерии, давая позднелетний и осенний пики численности, превышающие несколько миллионов клеток на 1 см^2 (раздел 2.2). Но летняя засуха затормозила осеннее размножение цианобактерий, плотность их клеток в пленках «цветения» осенью достигала всего лишь 80 тыс. на клеверном поле и 42 тыс./ см^2 – на озимом. Это подтверждается данными литературы, согласно которым инициация «цветения», возбуждаемого цианобактериями, определяется условиями влажности, складывающимися в июле месяце (Резник, 1989; Панкратова и др., 1991). При достаточном увлажнении почвы в этом месяце к концу лета создаются благоприятные условия для массового размножения цианобактерий.

Пик сезонной численности может сдвигаться на конец лета (рис. 12, 1 кривая) или оставаться постоянно высоким в течение летних месяцев (рис. 12, кривая 2), а при этом в пленках «цветения» наблюдается абсолютное доминирование зеленых водорослей.

В годы, особенно благоприятные для развития цианобактерий, например, в 1987 г., в ходе сезонной динамики фототрофов происходит непрерывное увеличение их ЧК в ФМС вплоть до ухода почвы под снег, несмотря на то, что «цветение» почвы началось поздно, только в июле (рис. 13). Длительное развитие

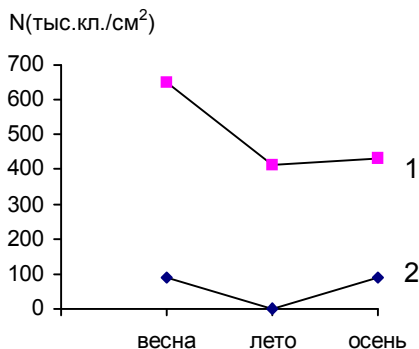


Рис. 11. Сезонная динамика численности клеток фототрофов при «цветении» почвы на клеверном (1) и озимом (2) полях.

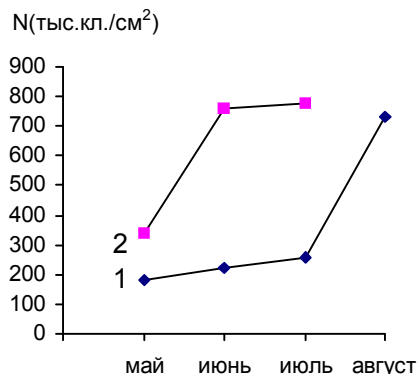


Рис. 12. Сезонная динамика фототрофов при «цветении» почвы под озимой рожью в годы достаточного увлажнения (1 — 1982 г., 2 — 1983 г.).

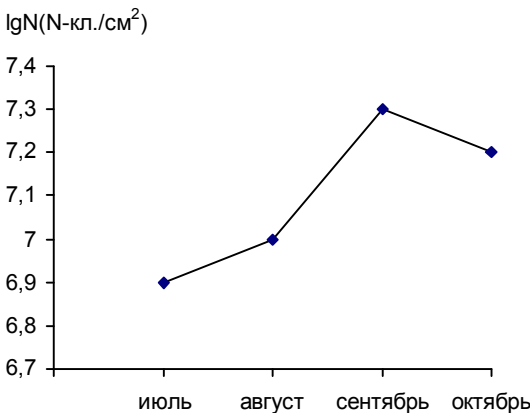


Рис. 13. Динамика численности фототрофов при «цветении» почвы с осенним доминированием цианобактерий.

самые незначительные сезонные колебания ЧК (менее чем в два раза) при первоначально высоких показателях обилия популяций (свыше 2 млн. клеток/см²). Хотя при одной и той же ЧК в июне и июле (рис. 14) доминанты различаются: зеленые нитчатые – в июне и безгетероцистные цианобактерии – в июле.

Сезонные вариации качественно-количественного состава фототрофных микроорганизмов в зависимости от конкретных условий, складывающихся в год наблюдения, отмечаются и для фитопланктонных сообществ (Pujin et al., 1987; Solarì, 1987; Tont, 1987). Показано, что интенсивность, длительность и периодичность «цветения» воды колеблются в зависимости от преобладающих видов в данном сезоне и конкретных особенностей сезона.

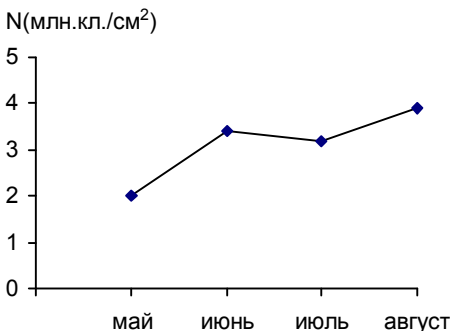


Рис. 14. Сезонная динамика фототрофов в пленках «цветения» при последовательной смене доминирующих группировок.

наземных ФМС на не перепаханной почве приводит к тому, что плотность популяций в них достигает многих миллионов клеток на 1 см², и между отдельными группами фототрофов возникают сложные отношения, что проявляется в причудливом ходе суточной динамики фототрофов (раздел 3.3, 3.4).

Когда все группы фототрофов имеют шансы на массовое размножение (1990), отмечены

Таким образом, в ходе сезонной динамики ЧК фототрофов ФМС «цветения» почвы нет жестко регламентированных сроков наивысшего расцвета популяций. Пики ЧК подвижны и легко смещаются в зависимости от конкретных условий. Сезонные количественные характеристики ФМС динамичны, одинаковый уровень плотности популяций в разные периоды одного и того же вегетационного сезо-

на практически не встречается. Однако сезонные флуктуации ЧК не столь значительны, как погодичные.

Говоря о сезонной динамике отдельных групп фототрофов, следует отметить, что их присутствие в наземных ФМС не постоянно, связано с динамикой биогенных элементов, с изменениями функциональных связей между популяциями в ходе сезонной сукцессии (главы 4 и 6). Поэтому сезонная динамика ФМС не может рассматриваться в отрыве от сезонной сукцессии, когда речь идет уже не только и не столько об изменении ЧК популяций, но и об изменении видовой структуры ФМС. Из фототрофов, формирующих ФМС «цветения» почвы, только одноклеточные зеленые и диатомовые водоросли встречаются в течение всего сезона в поверхностных разрастаниях. Размножение других группировок фототрофов приурочено к определенным периодам вегетационного сезона. Сравнение сезонной динамики одноклеточных зеленых и диатомовых водорослей (рис. 15) с динамикой ФМС в целом (рис. 14) показывает различный характер сезонной флуктуации ЧК. Так, для диатомовых водорослей пик их численности (200 тыс. клеток/см²) приходится на май с последующим последовательным снижением ЧК данной популяции. ЧК одноклеточных зеленых незначительно возрастает с мая по июнь (с 700 до 900 тыс./см²), с последующим обвальным падением плотности популяции почти в 20 раз в июле. Таким образом, для популяций одноклеточных водорослей (зеленых и диатомовых) в июле и августе отмечается минимальная ЧК. Динамика ЧК ФМС в основном носит совершенно другой характер (рис. 14). Разница в минимальной и максимальной всего около двух раз (2.0 и 3.9 млн. клеток/см² соответственно). Возрастание общей ЧК происходит последовательно в течение всего сезона от мая к августу.

Следовательно, изучение динамики фототрофных популяций в наземных ФМС (исключительно на основе изменения ЧК) не раскрывает характер связей, которые возникают между фототрофами в процессе формирования и развития ФМС. Особенности поведения отдельных групп фототрофов, время их генерации в природных условиях, вклад отдельных групп в продукционный процесс вскрываются в ходе изучения их суточной динамики.

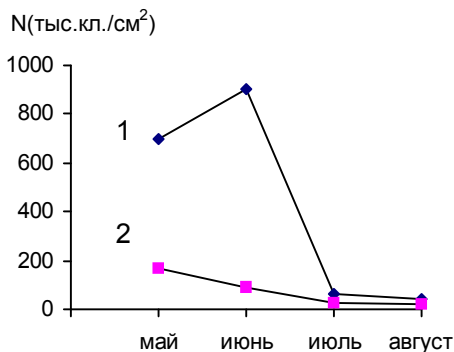


Рис. 15. Сезонная динамика численности клеток одноклеточных зеленых (1) и диатомовых (2) водорослей.

3.3. Суточная динамика

Наблюдения, проведенные над почвенными водорослями и цианобактериями в почвах различных климатических зон, доказали наличие суточной динамики в их развитии (Домрачева, 1972, 1974, 1975; Маркова, 1976; Кабиров, 1978). Главным фактором, определяющим характер суточной динамики внутрипочвенных группировок фототрофов в засушливый период, является наличие влаги. В это время связь между ЧК водорослей и влажностью почвы носит прямолинейный характер. Однако коэффициент корреляции, равный 0.64, показывает, что влажность почвы – не единственная причина, регулирующая цикл развития фототрофов (Домрачева, 1974). В условиях постоянного высокого увлажнения, что наблюдается при ежедневных дождях, характер связи между ЧК и влажностью меняется. Зависимость между этими величинами носит не прямолинейный, а параболический характер с коэффициентом корреляции всего 0.34. При ливневых дождях даже может установиться отрицательная зависимость между ЧК и влажностью. Во всех обсуждаемых случаях, когда мы работали с внутрипочвенными группировками фототрофов при ежесуточном определении их численности и биомассы (продолжительность опытов от двух недель до месяца), не была отмечена явная зависимость в развитии внутрипочвенных комплексов от температуры. Следовательно, причиной суточных колебаний ЧК могут быть факторы внутрипопуляционных и межпопуляционных взаимоотношений организмов. Степень их выраженности и определяет величину суточных амплитуд колебаний ЧК и биомассы.

Появление «цветения» почвы напрямую связано с определенной влажностью почвы и влажностью атмосферного воздуха, но развитие и суточная динамика фототрофов в наземных ФМС также носят более сложный характер, чем прямая зависимость от влаги. Например, начало «цветения» под одними и теми же сельскохозяйственными культурами может различаться на несколько суток в зависимости от способов обработки почвы и вносимых в почву удобрений. Так, плоскорезная обработка почвы, при которой наблюдается ее большее уплотнение по сравнению со вспашкой, становится причиной более раннего и более мощного развития пленок «цветения». Применение удобрений, обеспечивающее различную степень насыщенности почвы элементами питания, тоже приводит к разновременности в появлении «цветения» почвы. Наиболее поздние сроки «цветения» почвы свойственны вариантам полевых опытов, где не применялись удобрения. В то же время внесение в почву извести, азота и фосфора и навоза совместно с минеральными удобрениями ускоряет сроки «цветения» почвы (Панкратова, Домрачева и др., 1994).

Варианты суточной динамики ФМС могут быть различны.

Рассмотрим пример развития ФМС в мае на почве под озимой рожью, когда ежедневные определения ЧК в наземных растениях проводили в течение недели с 11 по 17 число (рис. 16).

В этих наземных растениях преобладали одноклеточные зеленые водоросли из родов *Chlorella* и *Chlamydomonas*, а также в

очень небольших количествах встречались диатомеи. Плотность клеток в исследуемый период колебалась от 130 до 620 тыс./см². Влажность почвы была достаточно высокой – от 39 до 59% от п.в. В то же время периоды максимальной влажности почвы не совпадали с максимальной ЧК. Динамика ЧК имела следующий характер. С первого по второй день определения ЧК выросла в 1,5 раза, затем происходило ее снижение в 1,8. На этом уровне ЧК держалась в течение суток, затем стремительно падала в два с лишним раза и стабилизировалась на этом низком уровне. Следовательно, выявлен характер ежесуточной динамики со слабыми осцилляциями, с постепенным падением ЧК (за неделю – почти в пять раз по сравнению с первоначальной плотностью клеток). И все это сопрягалось с устойчивой повышенной влажностью почвы и стабильной температурой. Прямое микроскопирование пленок в данный период выявило значительное количество простейших, преимущественно амёб, тела которых были набиты клетками водорослей, и с трофической активностью которых, видимо, связаны деградация и полная элиминация ФМС всего за одну неделю.

Плотность популяций в пленках «цветения» настолько мала, что это практически исключает возникновение каких бы то ни было конкурентных отношений между самими фототрофами. Поэтому пресс хищников вполне может быть главной причиной неустойчивости слабо развитых ФМС. Следовательно, в суточной динамике фототрофов возможны ситуации, когда даже благоприятные климатические факторы (влажность и температура) не способствуют стабилизации ФМС на высоком уровне ЧК, если основу популяций составляют легко перевариваемые виды, размножение которых на поверхности совпадает с пиком размножения беспозвоночных.

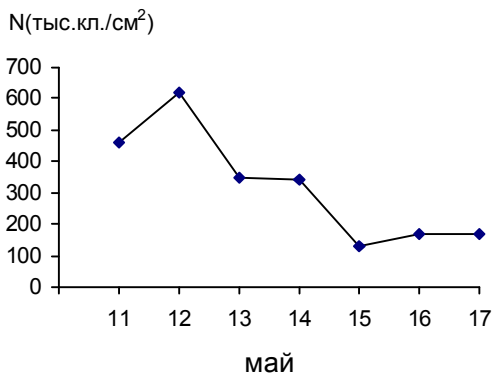


Рис. 16. Ежесуточная динамика численности клеток при «цветении» почвы в мае.

Своеобразие динамической кривой ЧК (рис. 16) состоит и в том, что через точку, приходящуюся на 14 мая, можно провести ось симметрии, при этом половинки кривой представляют обратное зеркальное отображение. Одному явному пику (12 мая) соответствует один явный провал (15 мая).

Другой пример ежесуточной динамики ФМС мы рассматриваем на основе фототрофных популяций, сформировавших мощные разрастания, которые стабильно существовали более двух месяцев (с августа по октябрь) на полях под культурами овса и ячменя, а позднее – по стерне данных злаков. Изучали динамику как ФМС в целом, так и отдельных групп фототрофов в течение двух недель в сентябре. В период наблюдений влажность воздуха колебалась от 80 до 100%, а влажность почвы была близка к полной влагоемкости. Температура воздуха колебалась от +3 до +11 °С. Посевы сельскохозяйственных культур были производственные, располагались на рядом расположенных полях, применялись одинаковые дозы органических и минеральных удобрений и одинаковый способ обработки почвы. Однако динамика фототрофов на полях различна. Независимость развития водорослей и цианобактерий в разных ФМС проявляется в отсутствии синхронизации ритмов размножения клеток в наземных популяциях (рис. 17) на разных полях. В то же время резкие колебания ЧК в пределах суток наблюдаются в обоих случаях. Плотность популяций в ФМС чрезвычайно велика, доходя до максимальных показателей в 30-40 млн. клеток/см². ФМС сформированы разнообразными группами фототрофов. Доминирующая популяция (*Cylindrospermum licheniforme*) имеет сложный жизненный цикл (раздел 3.4).

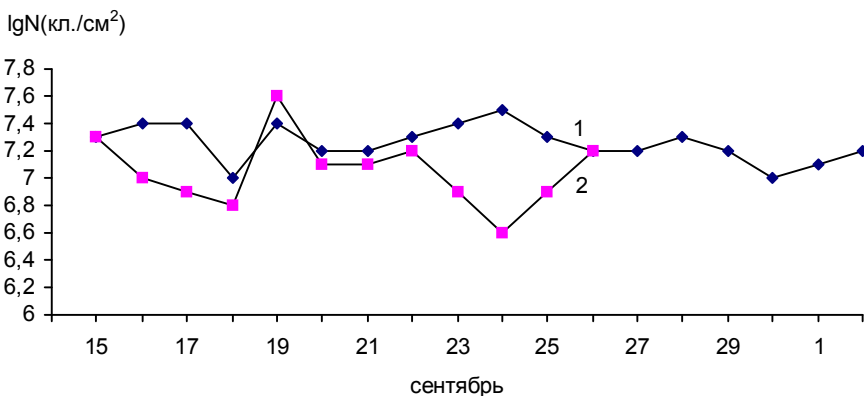


Рис. 17. Ежесуточная динамика численности клеток фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы на овсяном (1) и ячменном (2) полях.

Кроме фототрофов, в наземных разрастаниях обнаруживались многочисленные представители другой микро- и мезобиоты, в частности, простейшие (амебы), нематоды. Очень много спор и гифов грибов, преимущественно из рода *Fusarium*. Вероятно, многие альгофаги, такие как клещи и коллемболы, могли мигрировать из пленок «цветения» при отборе проб и транспортировке их в лабораторию. Переплетение нитей в ФМС создало многорядное сообщество, настолько прочное, что разрушить его механически удалось только при многократном протирании пленок через сито с помощью резинового пестика. Тем не менее, даже в таких сложно структурированных ФМС сохранялся флуктуационный ритм развития популяций. В течение суток ЧК в ФМС под овсом возрастала в 1.4-3.0, под ячменем – в 2.3-5.7 раз. Аналогично менялись и показатели биомассы в течение суток под обеими культурами – в 1.5-2.5 раза. Полученные сведения согласуются с результатами, выявленными для наземных разрастаний в тундре, где было установлено, что при нарастании и падении ЧК в течение одного-трех дней количество водорослей меняется в два-три раза и более (Перминова, 1980). При этом коэффициент варьирования ЧК во времени (21-24%) существенно больше, чем коэффициент варьирования этого показателя в пространстве (3-12%) в смешанных образцах (Перминова и др., 1982). Их тщательное приготовление исключает вероятность пространственной неоднородности в распределении фототрофов по поверхности почвы, поэтому наличие суточных колебаний ЧК и биомассы фототрофов – не артефакт, а действительность.

Располагая информацией о суточной динамике наземных популяций, можно определить время их генераций, а также удельную скорость роста отдельных группировок.

Для ориентировочного вычисления времени генерации различных групп фототрофов без учета их выедания и естественного отмирания использовали формулу, наиболее широко применяемую для расчета времени генерации бактерий, простейших, водорослей:

$$g = \frac{\lg 2(t_2 - t_1)}{\lg x_2 - \lg x_1},$$

где g – время генерации, ч; $\lg 2$ – коэффициент, соответствующий удвоению численности организмов; X_2 и X_1 – концентрация организмов в моменты времени t_2 и t_1 соответственно.

Проведенные расчеты показывают (табл. 24), что удвоение ЧК в наземных популяциях всех групп фототрофов при благоприятных условиях в природе может происходить в пределах суток и быстрее.

Время генерации фототрофов при «цветении» почвы

Группы фототрофов	Водоросли			Циано-бактерии
	одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	
Время генерации, ч	6.5-24.8	15.0-26.2	16.7-24.0	10.0-15.6

Таким образом, для природных популяций в наземных разрастаниях характерно постоянное обновление особей и, следовательно, величина продуцируемой ими биомассы в периоды «цветения» неоднократно обновляется и может многократно превосходить те величины, которые регистрируются при одноразовых съемках.

Время генерации фототрофов в наземных ФМС оказывается меньшим по сравнению с диффузными внутрпочвенными комплексами в этой же почве, где оно составляет 11-60 ч при благоприятных условиях (Домрачева, 1974).

Еще раз следует отметить, что эти расчеты приблизительны, так как не учитывают элиминацию популяций вследствие различных причин. Но даже в первом приближении очевидно, что в течение вегетационного сезона в наземных ФМС происходит постоянная смена поколений, и при благоприятных условиях популяции неоднократно находятся в экспоненциальной стадии роста. Такие периоды, которые можно вычислить по пикам ЧК при ежедневном их определении, существенны для определения биотического потенциала фототрофов в природных условиях. В отсутствие лимитирующих факторов врожденную способность разных популяций к увеличению численности определяют как ее биотический потенциал. В математических терминах представление о биотическом потенциале выражается параметром λ , представляющим удельную скорость роста (Одум, 1986), который вычисляется по формуле:

$$\lambda = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{t_2 - t_1},$$

где λ – удельная скорость роста; x_2 и x_1 – концентрация организмов в конечный и начальный моменты определения; t_2 и t_1 – конечный и начальный моменты времени.

При вычислении удельной скорости роста почвенных бактерий на основе ежесуточных определений их численности было показано, что удельную скорость роста бактериальных популяций можно рассматривать как среднюю скорость роста отдельных видов бактерий, входящих в состав этой популяции (Тен Хак Мун, Крысанова, 1979).

Экстраполируя это положение на популяции почвенных фототрофов, в тех случаях, когда не было возможности точно определить вид учитываемого микроорганизма, вычисляли λ для отдельных эколого-физиологических групп (табл. 25). Оказалось, что максимальные показатели удельной скорости роста за сутки характерны для цианобактерий.

Таблица 25

Удельная скорость роста популяций фототрофов при «цветении» почвы

Группы фототрофов	Водоросли			Цианобактерии
	одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	
λ (сутки ⁻¹)	1.40	1.44	1.57	1.66

Минимальное время генерации и максимальная удельная скорость роста объясняют феномен абсолютного доминирования цианобактерий в осенних пленках «цветения» почвы и их способность до предела насыщать биотопы.

Динамический характер развития ФМС связан не только с абioticкими факторами. Так, проведенный корреляционный анализ показал, что в ФМС, развивающихся под овсом, зависимость ЧК от температуры и влажности описывается следующим уравнением регрессии: $Y_1 = 0.14X_1 + 19.4$; где Y_1 – численность клеток; X_1 – температура воздуха; $r_1 = 0.064$.

$Y_2 = 1.45X_2 + 97.3$, где X_2 – влажность воздуха; $r_2 = 0.243$.

В пленках, развивающихся под ячменем, подобная зависимость также очень слаба. Между ЧК клеток и влажностью воздуха коэффициент корреляции равен всего 0.109. Когда дожди шли ежедневно, это обеспечивало постоянное поступление капельножидкой влаги на пленки, вода застаивалась на поверхности почвы, в ее углублениях и непосредственно на самих пленках «цветения». Вследствие этого водоросли и цианобактерии в своем развитии не лимитировались водой. Температура воздуха, хотя и была низкой, все-таки обеспечивала и деление клеток, и сохранение таких функций фототрофных популяций, как фотосинтез и азотфиксация, что было обнаружено инструментальными методами (Панкратова и др., 1989). Следовательно, те флуктуации, которые обнаруживаются при ежесуточных определениях ЧК (рис. 20), вызваны внутрипопуляционными факторами: активностью хищников, межпопуляционной и внутривидовой конкуренцией, цикличностью в развитии отдельных популяций, имеющих морфологически разнокачественные клетки. В отличие от межгодовой и сезонной динамики, колебательный режим существования наземных ФМС в межсуточном режиме определения явно имеет автогенный ха-

ракти, причины которого вскрываются при изучении динамики отдельных популяций и трофических связей почвенных фототрофов. Кстати, из гидробиологии известны суточные флуктуации в биологии водорослевых клеток, многие из которых являются эндогенными. Такой цикличности подчинены клеточное деление, фотосинтетическая активность, поглощение биогенных элементов (Соловьева, Чурбанова, 1980; Stevenson, Peterson, 1991). Эти ритмы гарантируют оптимальное физиологическое состояние клетки в условиях среды, изменяющейся с периодом 24 ч. Поскольку не у всех видов ритмы одинаковы, это может быть механизмом, снижающим интенсивность межвидовой конкуренции (Chisholm, 1981; Sweeney, 1983).

Следовательно, ежесуточный учет ЧК в наземных ФМС доказал наличие достоверных флуктуаций, связанных как с абиотическими, так и с внутриценотическими факторами. Популяции фототрофов разных эколого-систематических групп существуют в различном режиме, что проявляется и во времени генерации, и в удельных скоростях роста. Это обуславливает вклад каждой группы в общее сложение ФМС. Особый интерес представляют особенности жизненных циклов доминантов – эдификаторов сообществ.

3.4. Динамика *Cylindrospermum licheniforme* как эдификатора микробных комплексов

Среди сотен тысяч видов организмов, населяющих различные ареалы планеты, особую роль играют те, которые становятся эдификаторами сообществ, занимая доминирующее положение и определяя возможность развития и существования других организмов. В наземных разрастаниях микрофототрофов, в частности, особая роль отдельных видов закреплена даже в названии ценозов, например, ностоко-цитонемовые, формидиевые, микроколево-формидиевые, ностоко-шизотриксые, хлорхормидиево-мезотениевые и т.д. Из сотен видов почвенных водорослей и цианобактерий лишь десятки описаны как виды, играющие основополагающую роль в создании наземных фототрофных микробоценозов. Понятен интерес, проявляемый альгологами и микробиологами к изучению жизненного цикла, особенностей развития, экологии подобных популяций. В качестве показателя приспособленности популяции водорослей к определенным условиям существования используют данные о жизнеспособности входящих в ее состав особей, определяемых по общему их габитусу и специальными методами оценки жизненного состояния клеток. Интегральным признаком, отражающим биологические свойства вида, можно счи-

тать особенности его жизненной стратегии, воспринимаемой как совокупность способов, линий поведения, ведущих к выполнению главной цели живого – самоподдержание и воспроизводство (Кондратьева, 1994).

В экстремальных условиях существования некоторые виды могут стабильно доминировать в течение всего вегетационного сезона. Так, описаны экологические особенности зеленой нитчатой водоросли *Chlorhormidium montanum* в горно-таежной зоне на автомобильных отвалах (один из видов отвалов, образующихся при открытой разработке угля в Кузбассе) при неблагоприятных водном и тепловом режимах, что ведет к бедному видовому составу альгофлоры (Шушуева, 1977). В то же время дерновины *Chlorhormidium montanum* содержат 2.29-2.38% азота, столько же, сколько и бобовые на отвалах, и значительно больше, чем злаки и разнотравье (не более 1%). Очевидно, водоросль накапливает азот в своей массе из рассеянного состояния за счет небольших количеств связанного азота в грунтах или деятельности олигонитрофильных бактерий, нередко заселяющих поверхность ослизняющихся оболочек водорослей. На примере этой водоросли изучена роль *Chlorophyta* в перераспределении зольных элементов. В золе водорослей по сравнению с грунтом в 15-50 раз больше меди, марганца, цинка; в три-четыре раза – кобальта, молибдена; в три – калия.

Пленки *Chlorhormidium montanum* оживают ранней весной и существуют вплоть до снегового покрова. Водорослевый войлок легко отделяется от субстрата, что позволяет определить его биомассу прямым взвешиванием. Наблюдение за его вегетацией в течение двух вегетационных периодов (Шушуева, 1977) показало, что вегетация водоросли начинается в начале апреля сразу после выхода из-под снега перезимовавших дерновинок при температуре грунта +3, +7 °С и длится до устойчивого снежного покрова.

Среди почвенных фототрофов особенно большое внимание уделено цианобактериям – как азотфиксирующим, так и безгетероцистным. В частности, подробно описаны типичные природные местообитания *Nostoc commune*. Изучены корреляции между экологическими потребностями данного вида и особенностями биотопа, с одной стороны, и размерами и пропорциями различных типов клеток – с другой, а также скорость его роста в разных условиях, интенсивность азотфиксации, суточная динамика биомассы и т.д. (Носкова, 1968; Шушуева, 1984; Espinosa-Abarca et. al., 1984; Mollenhauer, 1985а и б и др.).

Подробно изучены уникальные особенности цианобактерии *Microcoleus vaginatus*, связанные с засухоустойчивостью, солеустойчивостью, устойчивостью к радиации и термолабильностью, кото-

рые обеспечивают его доминирование от Арктики и Антарктиды до тропиков (см. обзор: Маркова, 1976). Г.И. Маркова (1977) доказала наличие у данного организма в условиях Памира не только ежесуточной динамики биомассы в течение года, положительно коррелирующей с влажностью, но отметила внутрисуточные колебания биомассы микроколеуса с пиком в 5 ч утра. Предполагают, что наличие пика связано со способностью цианобактерии улавливать влагу из приземного слоя воздуха в ночные часы благодаря своим морфологическим и физиологическим особенностям.

Microcoleus vaginatus развивается в течение всего года на голых участках коричневой почвы с хорошо выраженным нанорельефом. В сухое время года организм образует на поверхности почвы порошоквидный налет серого цвета. При помещении в воду набухание влагалища происходит в течение нескольких секунд. Через 10-15 мин. трихомы приобретают способность к движению, выходят из влагалища, удаляясь от нити. В тех случаях, когда на горных склонах биомасса микроколеуса не менее 1 мг на 1 г абсолютно сухой почвы, сыпучесть участков отсутствует, что явно доказывает противозерозионную роль этого нитчатого фототрофа.

Особая роль *Microcoleus sociatus* обнаружена для пустынь Израиля (Lange et al., 1992). Одна нить *M. sociatus*, из которых формируются особые корочки, опутывающие кварцевые частицы почвы, объединяет до 30 трихомов. Трихомы легко выползают из общей нити и формируют новые нити в других местах в направлении увлажнения.

Особенности роста и цикла развития *Nostoc muscorum* прослежены в посевах риса (Морарь, 1973). Так, *Nostoc muscorum* на почве без риса дает разрастания в виде мелких колоний диаметром 0.5-2 мм, постепенно сливающихся в сплошную корочку. В цикле развития данного организма выделяются следующие стадии: прорастание споры (акинеты), рост и деление первичного трихома, стадия колонии, гормонональная стадия, спорообразование. На сырой почве при влажности 80-90% от полной влагоемкости *N. muscorum* развивается следующим образом.

1. Прорастание споры. Спора увеличивается в размерах, разбухает. Коричневый цвет постепенно меняется на сине-зеленый. Протопласт отстает от оболочка и делится на две равные части. Оболочка лопается и «проросток» выходит наружу.

2. Рост и деление первичного трихома. С образованием в молодом проростке гетероцисты в дальнейшем идет активный рост слабо развитого трихома. Обычно на протяжении всего трихома идут деление и рост вегетативных клеток. Трихом периодически отчленяет от себя отдельные гормононии, которые тоже энергично растут. Процесс деления трихомов в полевых условиях длится недо-

лго. Уже на третьи-пятые сутки после прорастания слабо развитой трихом перестает отчленять гормогонии и начинает сильно извиваться, но продолжает активно расти. Периодическое обезвоживание трихомов приводит к тому (почва в условиях юга после прошедших дождей или полива быстро высыхает и только ночью остается несколько увлажненной от выпадения росы), что они начинают формировать колонии. Это является не только нормальным физиологическим процессом, но и приспособлением организма к условиям периодического высушивания.

3. Стадия колонии. Слабо развитый трихом начинает разрастаться во всех трех плоскостях, чем и обеспечивает формирование шаровидно-приплюснутых колоний. Трихом продолжает активно расти и выделяет слизь. Это способствует образованию на почве мелких плотноватых колоний с гладкой поверхностью.

4. Гормогонияльная стадия. Внутри колонии образуются одиночные газовые пузырьки. Скопление газа внутри колонии приводит к разрыву трихома в одном или нескольких местах и распаду трихома на массу гормогониев. Благодаря способности передвигаться, гормогонии расползаются по субстрату со скоростью 1-2 мкм/сек. За период активного движения гормогонии отползают от материнской колонии на расстояние 2-3 см, после чего останавливаются. Газовые вакуоли в клетках к тому периоду исчезают. Трихомы растут и появляются гетероцисты. Малоизвитые трихомы начинают постепенно извиваться и формировать молодые колонии, которые, в свою очередь, разрастаются и распадаются на массу гормогониев, т.е. гормогонияльная и колониальная стадии многократно повторяются.

5. Спорообразование. Наступает, когда внешние условия не благоприятствуют дальнейшему размножению цианобактерии при помощи гормогониев.

Чрезвычайно активную роль в формировании поверхностных разрастаний играют, кроме того, безгетероцистные цианобактерии р. *Phormidium*. Жизненный цикл *Ph. inundatum* в условиях меняющегося водного режима рисовых чеков описан С.Н. Морарем (1973). В период первоначального затопления поля (четвертые сутки) трихомы и гормогонии формициума, находящиеся в покое, переходят в активную стадию, но интенсивное размножение под водой не происходит. При аэрации почвы (сброс воды) наблюдается массовое образование активных гормогониев из трихомов. При вторичном затоплении поля этот «посевной материал» разрастается и образует на почве под слоем воды сплошную пленку. Через трое-семь суток после вторичного затопления рост цианобактерии замедляется. В клетках зрелых трихомов становится заметнее грануляция.

Если в стадии активного роста вода благоприятна, то в стадии созревания трихома и массового образования гормогониев – нежелательна. Известно, что трихомы *Ph. inundatum* окружены плотным слизистым влагалищем. Слизь склеивает нити между собой и с частицами почвы, что затрудняет газообмен с окружающей средой. Возможно накопление в клетках каких-то продуктов и газов, которые тормозят процесс активного размножения без кислорода.

Показано, что физиолого-морфологические особенности, сверхчувствительность к изменению режима увлажнения, своеобразии способов размножения дают значительные экологические преимущества данной цианобактерии в колонизации субстрата, поддержания постоянного динамического характера развития популяций.

Подробно изучены структура, клеточная дифференциация и жизненный цикл цианобактерии *Nodularia harveyana*, выделенной из образцов различных типов почв (Dixit et al., 1985).

В условиях Кировской области на пахотных почвах доминирующее положение в наземных ФМС в поздне-летний и осенний периоды занимают виды из рода *Cylindrospermum*, в частности, *C. licheniforme*. Этот вид неоднократно отмечался как доминант «цветения» почвы в умеренной зоне (Штина, 1958; Носкова, 1968; Помелова, 1971; Шушуева, 1977; Панкратова, 1981; Кондакова, 1984; Janke, 1967; Hirose, Wolk, 1979; Van De Water a. Simon, 1982).

Мы изучали динамику *C. licheniforme* на полях в 1987 г., когда сильное увлажнение почвы и воздуха способствовало длительному «цветению», которое непрерывно продолжалось более двух месяцев (Домрачева, 2000).

Пробы «цветущей» почвы отбирали в полевом севообороте производственных посевов овса и ячменя Учебно-опытного хозяйства ВятГСХА ежедневно в течение двух недель. Количественные результаты получены при обработке 240 проб.

Модельные опыты по изучению особенностей динамики *Cylindrospermum*. в условиях стационарного режима влажности и температуры выполнены на кафедре биологии почв МГУ совместно с П.А. Кожевиным.

Природные наблюдения за ежесуточной динамикой *C. licheniforme* проводили в 1989 г., начиная с 15 сентября, одновременно на двух рядом расположенных полях (почва дерново-подзолистая тяжело-суглинистая). К моменту наблюдения ячмень был убран, овес оставался несжатым до 21 сентября.

Популяция *Cylindrospermum* гетерогенна, состояла из морфологически разнокачественных клеток, включающих вегетативные, гетероцисты и споры (акинеты). Популяционная динамика цилиндроспермума включала постоянные колебания численности и био-

массы организма в целом, а также постоянное перераспределение процентного соотношения клеток различной функциональной значимости (табл. 26).

Таблица 26

Структурные особенности популяции *Cylindrospermum licheniforme* при «цветении» почвы на овсяном поле, %

Дата	Численность клеток			Биомасса клеток		
	вегетативных	спор	гетероцист	вегетативных	спор	гетероцист
15.09	95.1	3.3	1.6	74.0	24.8	1.2
16.09	91.2	5.8	2.9	30.9	66.6	2.5
17.09	89.8	6.2	4.0	27.1	69.2	3.7
18.09	86.4	9.3	4.3	22.4	74.6	3.0
19.09	94.6	4.3	1.1	60.4	37.8	1.8
20.09	91.0	6.9	2.0	24.2	67.2	8.6
22.09	93.4	4.7	1.9	47.4	51.7	0.9
24.09	94.3	3.8	1.9	65.9	33.0	1.1
26.09	91.8	6.2	2.0	53.4	45.9	0.7
28.09	93.9	4.7	1.4	46.7	52.8	0.5
30.09	84.4	13.9	1.7	14.7	84.9	0.4
2.10	93.1	5.5	1.4	26.2	72.4	1.4

Видно, что основу численности составляют вегетативные клетки (82-95%), в то время как основу биомассы, определенной объемно-расчетным методом, – споры. При их численности от 2 до 15% от общего числа клеток на долю биомассы приходится 24-90%. При этом споры находятся в состоянии непрерывного роста и по мере созревания разрываются, давая выход трихомам, начинающим формирование новых зрелых форм со всеми присущими им морфологически разнокачественными клетками. Например, с 18 по 19 сентября процентное содержание спор уменьшилось с 9.3 до 4.3; соответственно, процентная доля биомассы уменьшилась с 74.6 до 37.8. Параллельно у вегетативных клеток показатели численности и биомассы менялись от 86.4 до 94.6% и с 22.4 до 60.4 соответственно (стерня овса). Подобная картина отмечена и в другие сроки: на стерне овса – 22-24 сентября, на стерне ячменя – 17-19 и 22-26 сентября (табл. 27).

Следовательно, популяция цилиндроспермума находится в активном, жизнедеятельном состоянии. Продукты фотосинтеза в основном расходуются на образование спор, в которых происходит быстрое образование нитей, состоящих из вегетативных клеток (Панкратова, Домрачева, Резник, 1989).

Таблица 27

Структурные особенности популяции *Cylindrospermum licheniforme* при «цветении» почвы на ячменном поле в сентябре, %

Дата	Численность клеток			Биомасса клеток		
	вегетативных	спор	гетероцист	вегетативных	спор	гетероцист
15	91.6	7.4	1.0	9.9	89.5	0.6
16	92.2	4.7	3.1	6.1	90.0	3.9
17	83.7	15.1	1.2	12.1	87.6	0.3
18	92.6	4.7	2.7	35.7	62.8	1.5
19	95.4	2.3	2.3	56.3	41.7	2.0
20	92.3	6.4	1.3	32.5	66.8	0.7
22	95.1	3.9	0.9	48.9	50.4	0.7
24	81.6	15.5	2.9	7.9	91.5	0.6
26	91.3	8.3	0.4	26.1	73.8	0.1

Размножение популяции происходит интенсивнее не гормонониями, отшнуровывающимися от основных трихомов, а быстрым их формированием внутри спор с толстыми оболочками, где поддерживаются более стабильные условия по сравнению с поверхностью почвы, так как температура в сентябре достаточно низкая с существенным понижением в ночные часы. Нити внутри спор формируются за двое-трие суток, после чего высвобождаются.

Наличие двух механизмов размножения (непосредственного деления клеток и образования гормононий, а также формирование нитей внутри спор) обеспечивает преимущество цилиндроспермума перед другими цианобактериями, потенциальными доминантами, и поддержание численности популяции на постоянно высоком уровне – несколько миллионов клеток на 1 см².

Динамику объемов вегетативных клеток и спор отражают результаты, приведенные в табл. 28.

В модельном лабораторном опыте был воспроизведен ход сукцессии данной популяции в стандартизированных условиях среды с постоянным уровнем влажности почвы (60% от п.в.), температуры (+25°) и освещенности (3000 лк круглосуточно).

Таблица 28

Средние объемы вегетативных клеток и спор *Cylindrospermum licheniforme* (мкм³) в наземных разрастаниях в сентябре

Дата	15	16	17	18	19	20	22	24	26	28	30
Вегетативные клетки	65	33	27	35	58	30	52	52	77	60	33
Споры	749	1101	1011	1072	752	1094	1123	1005	983	1359	1157

Высушенную почву с поля из-под овса растирали в ступке, просеивали через сито диаметром 1 мм. В чашки Петри помещали по 50 г просеянной почвы, увлажняли ее, разравнивали поверхность шпателем и ставили в люминостат. На выровненную поверхность почвы раскладывали покровные стекла вплотную друг к другу.

«Цветение» почвы появилось на вторые сутки экспозиции. Ежедневно просматривали по десять стекол. Через семь суток сообщество на стеклах обрастания стало многослойным, что полностью исключило прямой подсчет клеток под микроскопом. Поэтому в последующий период пробы отбирали с помощью почвенного бурика, который использовали и для отбора проб в полевых условиях. Пробы для количественного учета под люминесцентным микроскопом готовили как описано в методике работы, и счет вели на мазках.

Динамика *Cylindrospermum licheniforme* хорошо воспроизводится логистической функцией

$$B = \frac{1,5}{1 + e^{10-0,04t}},$$

где B – биомасса; t – время.

$\lambda_{\max} = 0,4 \text{ r}^{-1}$ – максимальная относительная скорость роста, т.е. минимальное время генерации равно приблизительно 17 ч.

Динамика биомассы цилиндроспермума в течение месяца отражена на рис. 18. Стадия логарифмического роста продолжалась чуть больше недели. Максимальную продолжительность имела стационарная фаза (с 19 по 32 сутки опыта). В ходе аутогенной сукцессии происходило перераспределение роли морфологически разнокачественных клеток популяции данной цианобактерии. Если на первых этапах в структуре популяции доминировали вегетативные клетки, то после достижения емкости среды регистрировалась равновесная структура, в которой примерно поровну представлены споры и вегетативные клетки (рис. 19, табл. 29).

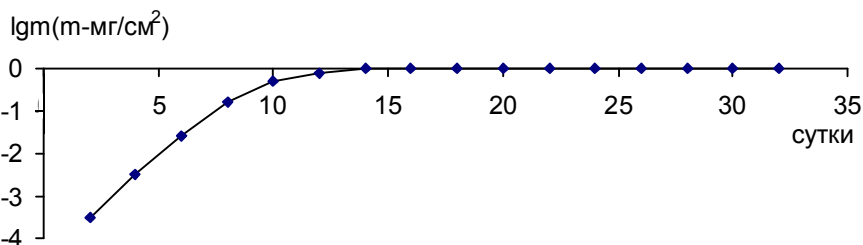


Рис. 18. Динамика биомассы популяции *Cylindrospermum licheniforme* при инициации «цветения» почвы (модельный опыт).

**Структура популяции *Cylindrospermum licheniforme*
в ходе аутогенной сукцессии (модельный опыт)**

Сутки	Численность клеток, млн./см ²		Биомасса клеток, мкг/см ²	
	вегетативных	спор	вегетативных	спор
2	0.01	0	0.6	0
3	0.01	0	0.6	0
4	0.02	0	1.2	0
5	0.06	0	3.6	0
8	6.00	0.12	374.0	132.0
15	12.1	0.08	749.0	70.0
24	4.5	0.38	881.0	937.0
31	14.3	0.26	892.0	428.0

Таким образом, в модельном опыте максимальная плотность клеток (14,3 млн./см²) отмечена через месяц развития сообщества. Наибольшая численность спор (380 тыс./см²) наблюдается через три недели с момента возникновения сообщества. Соответственные показатели биомассы – 892 и 937 мкг/см².

Таков ритм развития популяции цилиндроспермума, не осложненный флуктуацией абиотических параметров. В природной среде в условиях асинхронной ритмики температуры, освещенности и влажности наблюдается следующая картина существования исследуемой популяции (табл. 30). Плотность клеток достигает гораздо больших величин (17-20 против 14 млн. в модельном опы-

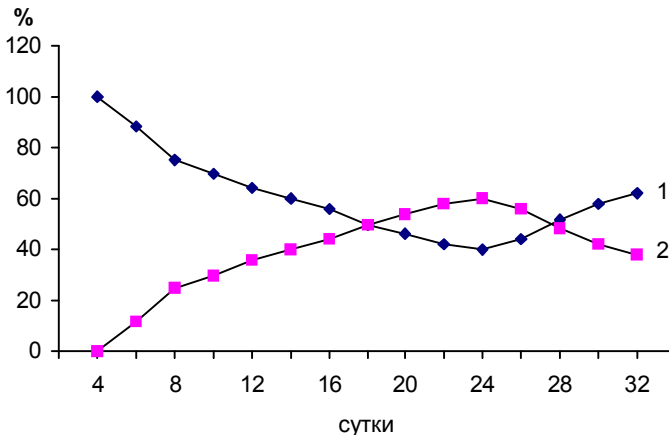


Рис. 19. Динамика популяционной структуры *Cylindrospermum licheniforme* в ходе аутогенной сукцессии (1 – вегетативные клетки, 2 – споры).

те). Показатели биомассы (1286 мкг/см²) примерно в 1.5 раза выше аналогичного показателя модельного опыта (892 мкг/см²).

Оспоренность природной популяции также выше. Число спор может превышать миллион клеток на 1 см² (1.31 млн.), тогда как максимум численности спор в оптимальных условиях модельного опыта – 380 тыс./см² на 24-е сут. развития популяции. Биомасса спор на 1 см² в природной популяции тоже выше по сравнению с популяцией инициированной: 1057-1324 против 937 мкг.

Таблица 30

Структура популяции *Cylindrospermum licheniforme* в природных условиях при длительных сроках «цветения» почвы

Сутки после начала «цветения»	Численность клеток, млн./см ²		Биомасса клеток, мкг/см ²	
	вегетативных	спор	вегетативных	спор
45	10.39	0.35	792	262
46	15.36	0.95	529	1057
47	20.01	1.31	588	1324
48	5.87	0.60	219	643
49	17.20	0.77	1286	617
50	8.19	0.61	325	667
52	12.90	0.64	671	719
54	7.10	0.28	368	181
56	5.30	0.35	405	344
58	12.39	0.61	741	829
60	2.54	0.41	84	474
62	6.59	0.38	182	478

Начало наших наблюдений над популяцией *C. licheniforme* в природе совпадает с ее выходом на плато, но, как и в модельном опыте, динамическое равновесие в популяции нарушается неожиданно резким падением ЧК с последующим их ростом вновь до уровня емкости среды. В табл. 31 приведены некоторые сравнительные показатели одной и той же популяции в разных режимах существования.

Анализ данных табл. 30 показывает, что при достаточно больших расхождениях в минимальных и максимальных показателях численности и биомассы вегетативных клеток и спор, средние значения этих показателей в период стационарной фазы одинаковы, т.е. стабильнее существование популяции при численности вегетативных клеток 9 млн./см² и численности спор от 200 до 500 тыс./см². Можно также отметить в том и другом случаях установление динамического равновесия между биомассой спор и биомас-

сой вегетативных клеток при их максимальных и средних показателях, тогда как по показателям численности плотность спор и вегетативных клеток несопоставимы.

Таблица 31

Сравнительная характеристика популяции *Cylindrospermum licheniforme* в условиях природной среды и в модельном опыте

Показатели	Полевые условия			Модельный опыт		
	Минимальная	Максимальная	Средняя	Минимальная	Максимальная	Средняя
Численность клеток						
Вегетативных	2.54	20.0	9.47	4.5	14.3	9.22
Спор	0.28	1.31	0.55	0.08	0.38	0.21
Биомасса клеток						
Вегетативных	84	1286	476	281	892	574
Спор	181	1329	471	70	937	392

Примечание. Численность клеток – млн./см²; биомасса – мкг/см².

Объемы вегетативных клеток цилиндроспермума колеблются от 27 до 58, спор – от 721 до 1359 мкм³. Исходя из максимального объема спор и минимального объема вегетативных клеток, можно предположить, что внутри споры формируется нить, содержащая до 50 клеток. Так, например, с 18 по 19 сентября (табл. 28 и 30) ЧК увеличилась с 5.87 до 17.2 млн./см². Соответственно, доля вегетативных клеток возросла с 22.4 до 60.4% (по биомассе). Одновременно процентное содержание биомассы спор уменьшилось с 74.6 до 37.8%. В период с 17 по 19 сентября биомасса спор снизилась с 1324 до 617 мкг/см², т.е. примерно на 70%. На столько же за этот период возросла биомасса вегетативных клеток (698 мкг).

Таким образом, уникальные морфологические особенности *Cylindrospermum licheniforme*, чрезвычайно высокие темпы размножения (время генерации – 17 ч), быстрая адаптация к меняющимся условиям среды, система сохранности вегетативных клеток внутри спор, постоянно сохраняющийся генофонд гетероцист вывели популяцию этих цианобактерий на доминирующее положение в таких лабильных системах, как агроценозы.

В целом, подводя итоги данной главы, отметим, что наземные ФМС – динамичные образования, имеющие определенную многолетнюю цикличность в развитии отдельных групп фототрофов. В то же время в пределах вегетационного сезона ЧК в ФМС зависит от количества осадков за этот период. Для ФМС характерны флуктуационные колебания ЧК и биомассы различных популяций, имеющие разный временной диапазон (от суточного до сезон-

ного). Количественные флуктуации зависят от гидротермического режима, который и определяет начало и интенсивность самого «цветения», и ценотических факторов. При этом внутри отдельных популяций, например, у *S. licheniforme*, происходят взаимобратимые процессы нарастания и падения численности и биомассы разнокачественных клеток со стабилизацией на уровне, определяемом емкостью среды при данных условиях.

Биодинамические процессы при «цветении» почвы затрагивают не только изменения количественных параметров ФМС. Реализация видового потенциала почвенных фототрофов в ходе сезонной динамики неизбежно приводит и к качественным изменениям в наземных ФМС, т.е. к сукцессии.

Глава 4 МЕХАНИЗМ АЛЬГО-ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ СУКЦЕССИЙ

Пространственно-временное существование ФМС неизбежно приводит к различному характеру сосуществования фототрофных популяций и связанных с ними гетеротрофных партнеров в зависимости от конкретных условий. При этом динамический характер изменения количественных показателей ФМС (ЧК и биомасса) сопровождается их качественными перестройками – сукцессиями. Триггерным фактором в ходе сукцессий при наличии одного и того же видового пула фототрофов в почве могут быть как динамика биогенных элементов (глава 6), так и связи (прямые и опосредованные) с другими компонентами сообщества. Вследствие этого направленность альгоценозогенеза на поверхности почвы детерминирована комплексом экзогенных воздействий и совокупностью эндогенных факторов, господствующих внутри ФМС. К последним относятся связи между отдельными видами фототрофов, между их популяциями, а также разнообразные взаимодействия фототрофов с гетеротрофным комплексом ФМС – бактериями, грибами, беспозвоночными. Вероятно, динамика этих взаимодействий определяет ход аутогенной сукцессии ФМС, а совокупность внешних и внутренних факторов становится причиной сезонных сукцессий.

К настоящему времени отсутствует целостное представление о механизме альго-цианобактериальной сукцессии и в почве, и на ее поверхности. В то же время накоплен достаточно обширный материал, ярко характеризующий отдельные детали данного процесса.

Выбрав в качестве образца классические положения общей экологии (Бигон и др., 1989, т. 1), подойдем к рассмотрению этой проблемы с изучения взаимодействий внутри ФМС на уровне межвидовых взаимоотношений фототрофов, а также сопряженности в

развитии фототрофного и гетеротрофного комплексов при «цветении» почвы.

Известно, что сообщества, образующиеся при «цветении» почвы, представлены организмами разных трофических уровней. Они пронизаны многочисленными биотическими связями – как трофическими, так и биохимическими. Чем выше плотность фототрофных популяций (а в пленках «цветения» она может достигать десятков миллионов клеток на 1 см²), тем более напряженными становятся эти связи. Существуют разнообразные методы выявления связей разных уровней в сообществах. Их конкретная методика зависит от целей исследования и групп организмов, которые анализируются в той или иной ситуации. Наличие постоянно повторяющихся комплексов фототрофов с постоянными доминантами и постоянно сопутствующей сапротрофной микрофлорой заставляет предполагать, что взаимодействия на уровне фототрофов определяют во многих чертах стабильность формирующегося сообщества, хотя сила и прочность биотических связей в альго-цианобактериальных ценозах легко нарушаются внешним вмешательством.

4.1. Характер взаимодействия между фототрофными партнерами

Для ФМС характерен подвижный тип интеграции между водорослями и цианобактериями, что проявляется уже на уровне количественного учета ЧК (разделы 2.2, 3.1, 3.2). В сообществах, имеющих одинаковую общую ЧК, плотность клеток различных групп фототрофов может резко различаться.

Классическая фитоценология выделяет три основные формы влияния растений друг на друга: контактные, трансбиотические и трансбиотические (Работнов, 1987). Из них наибольшее значение имеют трансбиотические взаимодействия, т.е. воздействия растений друг на друга через изменение условий произрастания. Среди них различают: а) конкуренцию из-за средств жизни; б) выделение в окружающую среду продуктов метаболизма растений; в) отложение отмерших остатков; г) совокупное воздействие всех растений, входящих в состав фитоценоза, на среду – создание фитосреды.

Учитывая, что главная особенность водорослей и цианобактерий, как и высших растений, – кислородный фототрофный способ питания, а в наземных ФМС – непосредственные тесные контакты организмов друг с другом, попытаемся интерпретировать результаты исследований по взаимодействиям фототрофных микроорганизмов в свете фитоценологических концепций.

Альгологи располагают обширным кругом работ как по антагонистическим, так и дружественным отношениям между водорослями, однако большинство подобных работ выполнено либо при изучении смешанных культур, либо на примере фитопланктонных сообществ.

До сих пор одним из наиболее спорных вопросов, даже для самых изученных фитопланктонных сообществ, остается вопрос о том, являются ли межвидовые отношения в биоценозах действительно системообразующими отношениями, определяющими его качественную специфику. Или, напротив, не является ли подобный биоценоз просто статистическим объединением относительно независимых видов, оказавшихся вместе потому, что они нуждаются в сходных абиотических условиях, а взаимодействия между ними – лишь неизбежный побочный продукт их существования (Федоров, Гильманов, 1980). Для решения этой задачи, в частности, можно установить преобладание сильных или слабых взаимодействий между образующими ценоз видами, проводя анализ и по качественным признакам, и по количественным эффектам.

Впервые аллелопатические взаимодействия водорослей отмечены на примере автоингибиции в старой культуре *Nostoc punctiforme* в 1917 г. (Harder, 1917. Цит. по: Wolfe a. Rice, 1978). Изучение аллелопатических взаимоотношений между природными видами показало наличие стимулирующего и ингибирующего эффектов культур друг на друга (Wolfe a. Rice, 1979).

Доказан аллелопатический эффект при взаимодействии двух видов цианобактерий в условиях, когда устранялась конкуренция за питательные вещества за счет применения среды с избытком биогенных элементов и отбора видов со сходной скоростью роста (Rzeczycka a. Przytoska-Jusiak, 1993).

Чрезвычайно интересный факт агрессии *Anabaena variabilis* против зеленой, желтозеленой и диатомовой водорослей, выделенных из торфяно-болотной почвы, описан Р.М. Куликовой (1965). *A. variabilis*, разрастаясь в виде вуалеобразных пленок, и на агаризованной, и в жидкой среде, покрывала поверхность, занятую другими водорослями и уничтожала их. При этом за счет продуктов распада водорослей происходило нарастание биомассы анабены.

Прокариотно-эукариотные химические взаимодействия обнаружены между цианобактерией *Anabaena flos-aquae* и одноклеточной зеленой водорослью *Chlamydomonas reinhardtii* (Kearns, Hunter, 2001). Цианобактериальные экзотоксины парализуют подвижность водоросли. В экспериментальном микрокосме присутствие цианобактерии или ее экстрацеллюлярных продуктов индуцирует оседание водоросли, что, вероятно, увеличивает конкурентно-свободную зону для цианобактерии при дефиците биогенных элементов.

Мы составляли простейшую комбинацию из двух видов одноклеточных зеленых водорослей для оценки силы их взаимного влияния друг на друга по количественным характеристикам. Накопительные культуры *Chlorella vulgaris* и *Scotiella nivalis* были внесены в стерильную почву с влажностью 60% от п.в. в альгологически чистом виде и в виде смеси. Титр клеток при внесении составлял 120 тыс./г. Ежедневно проводился учет ЧК в течение 15 дней. Кривые динамики ЧК альгологически чистых видов имеют различный характер (рис. 20). Для *Scotiella nivalis* характерно увеличение ЧК к четвертым суткам опыта примерно в два раза по сравнению с уровнем внесения (1 кривая). Далее показатели обилия уменьшались постепенно и плавно, достигая к девятым суткам уровня внесения, а затем к концу опыта снова происходило возрастание ЧК до максимального показателя. Таким образом, несмотря на временное угнетение развития в течение пяти суток (с четвертые по девятые), обусловленное каким-то внутривидовым механизмом, основная тенденция развития популяции данного вида в почве – неуклонное постепенное нарастание ее численности.

В то же время ЧК *Chlorella vulgaris* после внесения в почву сразу начинала сокращаться в течение девяти суток с элиминацией половины популяции к этому сроку. Дальнейшее возрастание ЧК хотя и было достаточно активным, все-таки не вывело популяцию на уровень внесения.

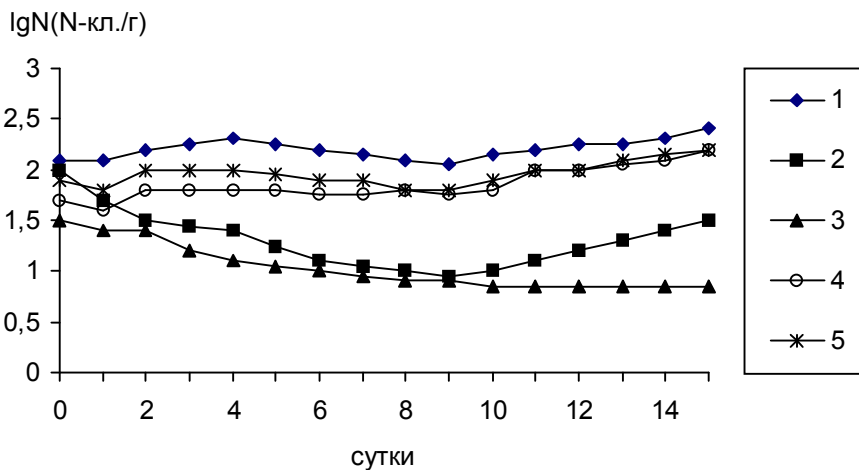


Рис. 20. Динамика численности клеток одноклеточных зеленых водорослей, внесенных в стерильную почву: 1 – *Scotiella nivalis*; 2 – *Chlorella vulgaris*; 3 – *Chlorella vulgaris* в смешанной культуре; 4 – *Scotiella nivalis* в смешанной культуре; 5 – смешанная культура.

Таким образом, исходя из поведения обеих популяций в чистых культурах, можно говорить о большей жизненной активности *Scotiella nivalis*.

Совместное внесение культур в почву оказалось неблагоприятным для обоих видов, хотя их плотность клеток была не столь велика, чтобы вызвать конкуренцию за питательные вещества (рис. 20, кривые 3-5). Угнетение в большей степени коснулось *Ch. vulgaris*, численность клеток которой неуклонно сокращалась на протяжении всего опыта (кривая 3), достигнув в конце ничтожно малой величины – 4.6 тыс./г. Угнетение *Ch. vulgaris* при совместном выращивании с другим видом было отмечено и ранее (Rice, 1954).

Scotiella nivalis испытала угнетение в первые сутки, соприкоснувшись с другим видом. После этого кривая ее динамики в смешанной культуре практически параллельна динамике чистого вида. При этом ЧК за 15 суток опыта выросла в три раза, тогда как при развитии скотиеллы в монокультуре аналогичный показатель увеличился всего в два раза. ЧК хлореллы за такой же период падает в четыре раза в монокультуре и в семь – в смешанной по сравнению с уровнем внесения. Суммарная ЧК смешанной культуры не достигла уровня развития популяции монокультуры скотиеллы. Налицо односторонний антагонизм одной зеленой водоросли против другой. И хотя уровень развития лидера в смешанной культуре несколько меньше, чем в чистой, в то же время ускоряются темпы его размножения. Так, среднее время генерации *Scotiella nivalis* за время опыта в чистой культуре составило 11.2, в смешанной – девять суток.

Аллелопатическое взаимодействие двух или нескольких видов фототрофов в модельных опытах, приводящее к изменению количественных или физиологических параметров популяций, отмечается и между представителями других систематических групп: зелеными водорослями и цианобактериями (Максимов, Кроленко, 1987; Бусыгина, 1995; Forest et al., 1963; Wilson et al., 1979; Kruger, 1985); между разными видами цианобактерий (Царенко, 1980); между диатомеями (Elbrachter, 1977).

Сколь бы ни были интересны результаты модельных опытов, можно в условиях культуры заниматься бесконечным калейдоскопом комбинаций и сочетаний разнообразных фототрофных партнеров, получая как отрицательные, так и положительные примеры взаимодействия. Все-таки основная заслуга модельных опытов заключается в возможности дозировать вносимые вещества, анализировать продукты обмена, проводить опыты в строго контролируемых и управляемых условиях. Но полученные при этом результаты следует использовать очень осторожно для интерпрета-

ции наблюдаемых в природе явлений, поэтому изучение взаимоотношений естественных фототрофных популяций – более интересная, хотя и более сложная задача, позволяющая приблизиться к пониманию природы альго – цианобактериальных комплексов. При этом вполне вероятно, что в наземных альгоценозах могут действовать те же силы, что и в фитоценозах. Выделяют пять основных факторов, определяющих разнообразие сообществ: метаболические взаимоотношения и кооперация, конкуренция за пищевые ресурсы, хищничество, пространственная неоднородность, изменчивость среды обитания во времени (Абросов, 1990). Первые три фактора – чисто экологические, поскольку они формируют видовую структуру сообществ в идеально гомогенных экосистемах. Последние два определяют закономерности функционирования экосистем в пространстве и времени.

4.2. Взаимодействие популяций в фототрофном микробном сообществе (ФМС)

В природных наземных фототрофных комплексах постоянно встречаются повторяющиеся группировки видов, по сочетаниям которых исследователи дают названия этим ценозам по аналогии с названиями доминирующих ассоциаций фитоценозов. Равновесное одновременное сосуществование видов отмечается и для фитопланктона пресных и морских водоемов. Между видами, длительно сосуществующими в микрокосмах, положительные взаимодействия встречаются в десять раз чаще, а отрицательные в два раза реже, чем между случайно выбранными видами (Сиренко, Козицкая, 1988).

Степень агрегированности и устойчивости таких фантомных сообществ, как ФМС, не может быть постоянной величиной. Хотя известны примеры поселения внутри слизистого покрова колоний цианобактерий или на их поверхности других видов водорослей, которые могут входить в доминирующий комплекс сообщества вместе с цианобактериями (Патова и др., 2000; Pankov, 1986). Однако чаще всего характер взаимоотношений меняется как в связи с изменением самих популяций (возраст, морфологическая дифференциация клеток, плотность особей на единицу площади и т.д.), так и экологической обстановки (абиотические факторы и численность особей других трофических уровней). Поэтому возникновение конкуренции на ограниченном пространстве неизбежно, если сообщество не погибнет в силу каких-то внешних причин. Кроме того, тесные физические контакты в наземных ФМС, в отличие от диффузного внутривидового комплекса, приводят и к химичес-

ким взаимодействиям популяций за счет выделяемых продуктов, подобно тому, что наблюдается и в фитопланктонных сообществах.

Общепринято, что взаимное влияние низших организмов друг на друга осуществляется с участием экзометаболитов (Телитченко, Остроумов, 1990). Любое прямое или косвенное влияние одного вида на другой, включая и микроорганизмы, путем образования химических соединений, выделяемых в окружающую среду, рассматривается как аллелопатия (Райс, 1978). Этим аллелопатия отличается от конкуренции, при которой происходит полное или частичное изъятие из среды некоторого фактора, необходимого для другого организма в том же местообитании. При аллелопатии происходит круговорот физиологически активных веществ в биоценозе (Гродзинский, 1991). Считают, что система химических связей между клетками является средством информации о состоянии сообщества как единого целого (Зими́на, Садыкина, 1987). Для начала активного роста клеток микроводорослей необходима определенная концентрация экзометаболитов в среде, которые могут функционировать как хелатирующие агенты, переносчики субстратов питания, факторов роста. Авторы данной гипотезы полагают, что именно концентрация метаболитов является одной из предпосылок массового развития фитопланктона, выступая для сообщества источником информации о состоянии всей популяции. Экзометаболиты являются для клеток регулятором плотности сообщества по принципу обратной связи.

В числе экзометаболитов аксенически чистых и природных популяций водорослей и цианобактерий обнаружено более 300 органических соединений, в том числе органические кислоты, углеводы, углеводороды, спирты, эфиры, альдегиды, кетоны, аминокислоты, амины, индолы, фенолы, витамины и др. (Горюнова, Демина, 1974; Сакевич, 1985; Сиренко, Козицкая, 1988; Андреюк и др., 1990). Концентрация и компонентный состав этих групп определяются как таксономической принадлежностью фототрофов, так и их физиологическим состоянием. Например, к веществам, тормозящим рост популяций зеленых водорослей, относятся липиды (Недосекин и др., 1991). Из культуры *Nostoc sp.* выделен альгицидный антибиотик (Веприцкий и др., 1991).

Степень фитотоксической активности цианобактерий зависит от места их обитания. Подавляющее большинство культур цианобактерий, выделенных из водоемов, проявляют фитотоксические особенности. Продукция токсинов является адаптационной особенностью, позволяющей цианобактериям при нехватке ресурсов выстоять конкуренцию с другими фототрофами. Показано, что цианобактериальные токсины парализуют подвижность зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* и вызывают оседание водоросли

на дно. Эти прокариотно-эукариотные химические взаимоотношения могут увеличивать конкурентно-свободную зону для цианобактерий в условиях озера, создавая оптимальные условия для «цветения» токсических цианобактерий (Kerns, Hunter, 2001). Цианобактерии, выделенные из различных типов почвы, менее активны по сравнению с культурами, изолированными из водоемов (Занина, 1986).

Существует мнение (Сиренко, Козицкая, 1988), что роль аллелопатических взаимодействий между фототрофами усиливается в тех случаях, когда ослабевает лимитирующее влияние некоторых биогенных факторов, например, в эвтрофных водоемах. Авторы утверждают в результате анализа значительного количества литературных источников, что в любых водных экосистемах продуцируемые водорослями метаболиты и продукты постлетального разрушения клеток играют важную роль в формировании бактерио-, мико-, альго-, фито- и зооценозов, в возникновении сукцессий и смены доминирующих видов при «цветении» воды.

Полагают, что состав естественных биоценозов складывался из организмов, взаимоустойчивых к экзометаболитам партнеров (Тамбиев, 1991).

Об аллелопатическом эффекте можно судить не только по анализу состава экзометаболитов с использованием системы биохимических анализов. Косвенным методом определения показателя аллелопатических отношений является количественное определение сопряженности в развитии видов в сообществе. С этой целью мы использовали коэффициент ассоциативности (Василевич, 1969) – коэффициент сопряженности Пирсона, основанный на использовании метода хи-квадрат:

$$r_4 = \sqrt{\frac{\chi^2}{N}} = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+b)(b+d)(c+d)(a+c)}},$$

где r_4 – показатель связи (индекс ассоциативности); N – общее число исследуемых площадок ($N = a + b + c + d$). Числа, стоящие в клетках подобной таблицы, показывают, сколько раз встретилась та или иная комбинация признаков. Если исследуется сопряженность между двумя видами или популяциями видов определенных систематических групп по их встречаемости, то a – число площадок, на которых встречаются оба вида, b – число площадок, на которых встречается только второй вид, c – число площадок, на которых встречается только первый вид, d – число площадок, на которых отсутствуют оба вида, $(a+b)$ – общее число площадок, на которых встречается второй вид, $(a+c)$ – общее число площадок, на которых встречается первый вид.

Результат определения значим, если $\chi^2_{\text{экспер.}} \chi^2_{\text{теорет.}} = 3.8$ (для уровня значимости 0.95).

В первом приближении, если связь значима по хи-квадрат, то при $r_4 < 0$ ассоциация «разваливается», популяции испытывают друг к другу явный антагонизм; при $r_4 > 0$ говорят о «пригнанной» ассоциации, т.е. обе популяции испытывают взаимный положительный аллелопатический эффект, и при $r_4 = 0$ популяции вполне нейтральны друг к другу.

Методика опыта, в котором определялась сопряженность в развитии популяций микрофототрофов друг от друга, состояла в следующем. Почва, взятая с поля под стерней овса (раздел 4.4), высушивалась, затем ее протирали в ступке и просеивали через сито (имитация вспашки или иного способа обработки почвы). Просеянную почву увлажняли до 80% от п.в. в чашках Петри и ставили в люминостат при круглосуточном освещении. «Цветение» на поверхности появилось на вторые сутки. На вторые, третьи, четвертые и пятые сутки изучение сообщества проводили прямым микрофотографированием стекол обрастания под люминесцентным микроскопом МЛ-4 в количестве десяти штук (стекла обрастания были разложены на гладко выровненную поверхность почв при постановке опыта). При прямом количественном учете микроорганизмов подсчитывали ЧК конкретных популяций, отмечая каждое просмотренное поле зрения, которое в данном аспекте принималось за учетную площадку. Полученные результаты подставляли в тетрапальную таблицу.

Оказалось, что на первых этапах формирования сообщества значимая связь наблюдается между гетероцистными и безгетероцистными формами цианобактерий (табл. 32). Остальные популяции (зеленые, желтозеленые и диатомовые водоросли) первоначально нейтральны как по отношению друг к другу, так и к цианобактериям.

Коэффициенты ассоциативности на третьи, четвертые и пятые сутки указывают на то, что связь между популяциями цианобактерий носит функциональный характер, эмпирический критерий

Таблица 32

Степень ассоциативности гетероцистных и безгетероцистных цианобактерий на начальных этапах «цветения» почвы

Коэффициент	Сутки с начала опыта			
	вторые	третьи	четвертые	пятые
r_4	0.29	0.77	0.67	0.78
χ^2	44	325	238	363

$$\chi^2_{\text{теорет.}} = 3.8.$$

хи-квадрат значительно превышает табличный, что подтверждает высокую статистическую надежность полученных результатов.

При прямом микроскопировании отмечается, что в процессе зарастания почвы нити гетероцистных и безгетероцистных цианобактерий увеличиваются в длину, сближаются, переплетаются в единые комплексы. В конкретном случае аллелопатический эффект может быть обусловлен способностью безгетероцистных цианобактерий усваивать продукты азотфиксации гетероцистных форм, как было доказано Е.М. Панкратовой (1967, 1981). Внеклеточный азот гетероцистных цианобактерий усваивается даже в том случае, когда в среде содержится азот в неорганической форме.

Вычисление коэффициента парной корреляции между видами фитопланктона также демонстрируют положительную их сопряженность, сходную реакцию на пространственную неоднородность среды (Гиляров, Чекрыжева, 1984).

Однако в нашем случае по мере нарастания плотности фототрофного сообщества возрастает напряженность отношений между партнерами, которая может приводить к выбиванию из сообщества отдельных партнеров. Конкурентное исключение из сообщества отдельных популяций может объясняться различной скоростью поглощения биогенов из среды. Поскольку группы про- и эукариотных водорослей далеко отстоят друг от друга в эволюционном плане, то они имеют разнообразный состав фотосинтетических пигментов, запасных питательных веществ, а структурные и экологические различия проявляются в механизме поглощения и транспорта питательных веществ (Сауг, Уиттик, 1990).

В исследованиях межвидовой конкуренции высших растений в посевах и естественных фитоценозах установлено (Работнов, 1987), что конкретные взаимоотношения между видами изменяются в зависимости от условий произрастания, количественных соотношений видов, воздействия консортов, от выраженности любого из экологических факторов.

Значительный вклад в развитие современных представлений о механизме конкуренции между фототрофами за минеральные ресурсы внес Д. Тильман (Tilman, 1981, 1982; Tilman et al., 1986). Он объясняет сосуществование многих видов, конкурирующих за небольшое число ресурсов, тем, что ресурсы, как и потребляющие их популяции, находятся в постоянной динамике, при которой потребление ресурса уравновешивается притоком его в среду. Число сосуществующих видов не превышает числа лимитирующих ресурсов. Главным критерием оценки конкурентной способности вида при состязании за один ресурс является минимальная концентрация ресурса, при котором популяция может поддерживать равновесие между рождаемостью и смертностью. На примере диатомо-

вых водорослей Тильман (Tilman, 1981) продемонстрировал наличие пищевой конкуренции за кремний и фосфор у четырех видов. Испытанные виды обладали широким пределом пищевых потребностей: от почти полной идентичности до резкого различия и сосуществовали лишь тогда, когда каждый вид лимитировался разными пищевыми источниками.

Выявлены адаптационные механизмы у некоторых водорослей, которые обеспечивают той или иной популяции преимущество, позволяющее противостоять конкурентному вытеснению партнеров в борьбе за общий ресурс (Федоров и др., 1991): 1. Способность довольствоваться ограниченным количеством минеральных ресурсов, устойчивость к метаболическому подавлению – патентность вида; 2. Способность выделять токсические метаболиты – виолентность вида; 3. Способность в условиях нехватки биогенов переходить на миксотрофный тип питания – эксплерентность вида.

Сосуществование видов легче достижимо и в тех случаях, когда более сильный конкурент распределен агрегировано и независимо от более слабых конкурентов (Rosewell et al., 1990).

На уровне особей в ФМС внутривидовая и межвидовая конкуренция часто совпадает. Например, любая клетка любого вида планктонных водорослей, находящаяся в смешанной культуре, конкурирует за элементы минерального питания с другими клетками собственного и чужого видов (Гиляров, 1990).

Равновесное одновременное сосуществование видов объясняют разным типом адаптированности к изменению концентрации биогенов (Rhee, Gotham, 1980; Hulburt, 1985).

Конкурентные отношения могут возникать между разными жизненными формами водорослей (Hansson, 1988).

В качестве факторов, вызывающих конкурентное вытеснение одного вида другим, может вступать и пресс хищников – через выедание, ведущее к снижению ЧК определенного вида (Дегерменджи, 1981; Banse, Sumitra-Vijayraghava, 1996; Miralto et al., 1999; O’Neil, 1999), и через экскрецию азота и фосфора в определенных соотношениях, которые могут стимулировать развитие определенных видов (Sterner, 1990).

Поэтому даже в условиях нехватки тех или иных биогенов популяции, способные к их быстрой ассимиляции, получают преимущество на определенном периоде (Левич, Булгаков, 1993).

Проверка всех перечисленных выше гипотез, созданных для объяснения поведения фитопланктонных водорослей, безусловно, затруднена на таких объектах, как наземные ФМС. Не имея возможности определять в динамике концентрацию и соотношение основных биогенных элементов в почве, что легко достижимо для водных экосистем, мы изучили особенности наземных фототроф-

ных сообществ в условиях применения различных доз минеральных удобрений. Так, в диапазоне нарастающих концентраций азота от 60 до 180 кг/га при их длительном применении на одной и той же почве развиваются ФМС с различными структурными характеристиками (табл. 33).

Таблица 33

Структура наземных фототрофных микробных сообществ при внесении возрастающих доз азота в условиях 11-летнего стационара, %

Вариант	Общий азот, %	Водоросли			Цианобактерии	
		одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные
N0	0.125	18.8	14.8	3.7	56.5	6.2
N60	0.127	32.2	35.2	4.2	24.7	3.7
N120	0.129	28.9	62.4	2.0	6.7	0
N180	0.131	18.8	78.8	2.4	0	0

Аналогичное изменение структуры сообщества наблюдается даже при разовом внесении азотных удобрений (табл. 34). Видно, что возрастающие дозы азота приводят к постепенному вытеснению из сообщества цианобактерий.

По мере увеличения концентрации в почве форм доступного азота уменьшается конкурентоспособность цианобактерий, для которых при нормальном ходе сезонной сукцессии характерно абсолютное доминирование в пленках «цветения» в конце лета и осенью в условиях умеренной зоны (раздел 4.3).

Даже при внесении комплексных удобрений, т.е. при обогащении среды ресурсами, видовое разнообразие снижается с усилением численного преобладания немногих видов

Таблица 34

Влияние возрастающих доз азота на структуру популяций фототрофов (%) в поверхностных разрастаниях при разовом внесении

Вариант	Водоросли		Цианобактерии
	зеленые	диатомовые	
N0	44.9	3.1	52.0
N50	65.7	7.6	26.7
N100	64.8	7.9	27.3
N150	78.8	8.8	12.4
N200	81.6	6.5	3.9
N250	84.0	16.0	0

данных немногих видов (табл. 35). Подобное явление отмечено для фитопланктона при эвтрофикации водоемов. В наземных фитоценозах, например, в луговых, также происходит обеднение видового состава при длительном их удобрении (Работнов, 1987).

Флористическая деградация ФМС может достигать крайних пределов, если в почву в течение мно-

Влияние удобрений на структуру (%) и видовой состав наземных фототрофных микробных сообществ

Вариант	Количество видов	Водоросли		Цианобактерии
		зеленые	диатомовые	
Без удобрений	23	38.1	28.6	33.3
(NPK) ₆₀	18	35.0	20.0	45.0
(NPK) ₁₂₀	15	50.0	25.0	25.0

гих лет дифференцированно вносятся минеральные удобрения. Особенно острое проявление этого мы наблюдали на 30-летнем стационаре (раздел 6.4). При одностороннем применении минеральных азотных удобрений произошло полное перерождение наземных сообществ в комплекс фототрофов на уровне трех видов одноклеточных зеленых водорослей.

В результате конкурентных взаимоотношений, обостряющихся при дополнительном обогащении почвы минеральными элементами, возникает континуум наземных фототрофных микробных сообществ, на одном конце которого – сообщества, полностью насыщенные видами, встречающимися в данной почве (полная реализация видового пула). В них происходят жестко контролируемые биотические взаимодействия видов. На другом конце континуума – сообщества нестабильные, не насыщенные видами, контролируемые, в первую очередь, не биотическими факторами, а изменением внешних условий, прежде всего уровнем дополнительных биогенных элементов (рис. 21).

1 блок. ФМС, развивающиеся на почвах со сбалансированным содержанием биогенных элементов, без внесения агрохимикатов (нативные, матричные сообщества целинных и залежных земель). Наземные разрастания состоят из 20-30 видов. Наблюдается классический ход сезонной сукцессии с выявлением и сменой доминирующих группировок фототрофов (раздел 5.4).

2-3 блоки. Развитие сообществ с нарастающей степенью неполноценности (например, их можно обнаружить при длительном

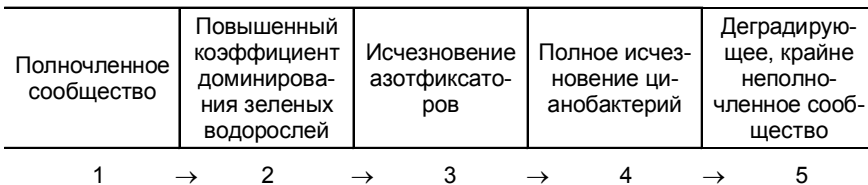


Рис. 21. Континуум альго-цианобактериальных сообществ при внесении азотных удобрений, возрастающих по дозе и длительности применения.

внесении минеральных удобрений в дозах, не превышающих 120 кг/га).

4 блок. ФМС, утратившие цианобактериальный компонент (применение азотных удобрений в дозах 180 кг/га и выше).

5 блок. Флористически неполноценное сообщество. Происходит накопление токсических свойств почвы при десятилетиях внесения в монотонном режиме высоких доз азота. Крайнее обеднение видового состава фототрофного комплекса, его монофикация.

Подобное распределение видов фототрофов во временном и пространственном существовании ФМС можно трактовать и как результат конкуренции (конкурентное вытеснение видов из наземных сообществ: *блоки 2-4*), и как экотопический отбор в крайне жестких условиях (*блок 5*).

Таким образом, для ФМС справедливо положение общей фитоценологии: по мере удаления от области максимальной флористической насыщенности к крайним условиям произрастания происходит снижение числа видов в фитоценозе. Оно наиболее выражено в тех местах, где может произрастать лишь небольшое число видов в силу действия экотопически-ценотического отбора, т.е. там, где некоторые виды способны не только произрастать, но и абсолютно доминировать, что ограничивает возможность произрастания других видов (Работнов, 1978).

4.3. Взаимодействия между фототрофами и сапротрофными партнерами

Постоянная экскреция значительного количества фотоассимилятов в окружающую среду, а также быстрое отмирание клеток, содержащих легко усваиваемый органический материал, делает как отдельные клетки фототрофов, так и их сообщества местом массового размножения и развития различных групп сапротрофов. Вокруг клеток водорослей образуются микрзоны, в которых создаются благоприятные условия для потребления органических веществ бактериями (Mitchell et al., 1985). При оптимальных условиях радиус микрзон, в которых создается повышенная концентрация органического вещества вокруг клеток фитопланктонных водорослей, не превышает 1 мм. Максимальная концентрация органического вещества на самой поверхности клетки превышает фоновую в 10 раз, к этим клеткам передвигаются бактерии в результате хемотаксиса.

При этом на примере фитопланктонных водорослей с использованием радиоуглеродного метода было показано, что потребление выделяемого фитопланктоном органического вещества бакте-

риями оценивается в 8-45% продукции (Straskrabova, 1990). По другим данным общая утилизация внеклеточного органического углерода водорослей бактериями, рассчитанная как сумма потребления на дыхание и ассимиляцию гетеротрофов, составляет 50-80%, при этом на дыхание бактерий расходуется 33-78% от потребляемого. Скорость минерализации – 5-15% меченого субстрата в сутки (Coveney, Wetzel, 1989). Всего 65-75% потребленного бактериями органического вещества подвергается минерализации (Садчиков, Куликов, 1992).

Быстрая трансформация органического углерода фитопланктона бактериями рассматривается как «фикосферный эффект» (Bell, 1985) благодаря тому, что водорослевые экстрацеллюлярные продукты избирательно стимулируют те бактерии, которые лучше адаптированы на поглощение этих веществ. Селективность фикосферы доказана с помощью лабораторного эксперимента с устойчивыми альго-бактериальными системами. В то же время для определенной группы бактерий альгофикосфера может быть ингибирующей.

Изучение специфики микробного комплекса напочвенных растений зеленых водорослей на выработанных торфяниках (Дедыш, 1990) показало, что среди сапротрофов доминирующее положение (30-90%) занимают граммотрицательные бактерии: рр. *Pseudomonas* и *Flavobacterium*, а также присутствуют все основные таксоны бактерий, характерные для ризосферы и ризопланы высших растений: р.р. *Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Rhizospirillum*, *Xanthomonas*, *Rhodococcus*, *Gluconobacter*. Исследования, проведенные на этих же торфяниках позднее, показали, что на поверхности торфа в период его «цветения» бактерии обнаруживались в количестве 200-500 КОЕ на одну водорослевую клетку (Широких, 1993а). При этом 50% штаммов бактерий – спутников зеленых водорослей – были способны к активному движению; 75% – оксидоположительны, 85% – факультативные анаэробы. Большинство штаммов проявляло слабую протеолитическую активность. Эти бактерии можно рассматривать как типичные копиотрофы, усваивающие различные водорастворимые мономеры, экскретируемые в окружающую среду водорослями (Широких, 1993б). Специфический состав бактерий в альго-бактериальных ассоциациях, включающий окрашенные формы и метилтрофы, позволяет рассматривать бактериальный комплекс пленок «цветения» как совмещающий признаки филлопланы и ризопланы (Широких и Широких, 2004).

Т.Г. Добровольская (2002) считает, что в процессе геологической истории, на протяжении которой формировались и функционировали циано- и альгобактериальные сообщества, была разрабо-

тана целенаправленная экскреция водорослями тех веществ, которые, с одной стороны, могли привлечь бактерии в качестве полезных для них симбионтов, а с другой – избавиться от ненужных или опасных для них организмов путем выделения разнообразных бактерицидных веществ. Автор предполагает, что селективное ингибирующее действие водорослей на грамположительные бактерии связано с тем, что еще на ранних этапах формирования цианобактериальных матов докембрия трофическое окружение цианобактериального ядра состояло из представителей грамотрицательных бактерий (класс *Proteobacteria*), в то время как грамположительные бактерии, попадающие, вероятно, из наземных субстратов, были «опасными пришельцами», поскольку многие из них обладали гидролитическими свойствами.

В основе трофических взаимодействий зеленых водорослей и бактерий в почве лежат процессы С- и N-обмена (Звягинцев и др., 1987; Дедыш и др., 1989). Процессы С-обмена сводятся к тому, что водоросли и гетеротрофы составляют замкнутую циклическую систему: фотоассимиляция CO_2 водорослью, экскретирование значительной части фотоассимилятов и потребление их сопутствующими гетеротрофами с выделением CO_2 , обеспечивающим процесс фотосинтеза. Показано, что в воздухе над «цветущей» почвой появляется повышенная концентрация диоксида углерода (до 0.25-0.35%), что предотвращает лимитирование фотосинтеза у водорослей.

Особенностью N-обмена в альго-бактериальных ассоциациях зеленых водорослей является процесс ассоциативной азотфиксации, при этом локализация азотфиксаторов наблюдается в непосредственной близости от места протекания фотосинтеза.

Передвижение N- и CO_2 -продуктов фиксации из клеток азотфиксирующих водных цианобактерий в ассоциированные с ними или свободно живущие клетки бактерий – обычное явление во время активного роста цианобактерий (Paerl, 1984).

Массовое размножение водорослей стимулирует развитие и такой группы мицелиальных прокариотов, как актиномицеты (Андреюк и др., 1989; Зенова и др., 1990), вплоть до образования лишайникоподобного таллома в совместной культуре (Зенова и др., 1980; Зенова, Звягинцев, 1994; Зенова, 1998; Звягинцев, Зенова, 2001). Г.М. Зенова и ее ученики создали новое направление в почвенной микробиологии, связанное с изучением взаимодействий между актиномицетами и водорослями. Показано, что актиномицеты составляют единственный мицелиальный компонент альго-бактериальных ценозов на выходах карбонатных пород. При этом в разных географических районах альгобактериальные ценоза однотипны по таксономическому составу, характеризуются доминиро-

ванием альгокомпонентов в биомассе ценоза (биомасса водорослей составляет 96-98% общей массы ценоза) и актиномицетного мицелия в биомассе сапротрофного прокариотного компонента ценоза (мицелий составляет от 58 до 90% биомассы прокариотного гетеротрофного компонента ценоза). Среди водорослевых компонентов ценоза установлено наличие таких зеленых водорослей, как *Chlorella*, *Chlorhormidium*, *Pleurochloris*, *Chlorococcum*. Актиномицеты в альгобактериальных ценозах представлены родами *Streptomyces*, *Micromonospora*, *Geodermatophilus*.

Места первичного почвообразования – выходы карбонатных пород с альгобактериальными ценозами – являются специфическими экологическими нишами, в которых стрептомицеты представлены в активной жизненной форме (мицелий). Взаимодействие стрептомицетов и водорослей в ценозе характеризуется определенной специфичностью, которая может быть выявлена с помощью следующих критериев: наличие положительного тропизма гиф стрептомицета к клеткам водоросли, способности к образованию коагрегатов между гифами стрептомицета и клетками водоросли, образование лишайникоподобного таллома в совместной культуре стрептомицетов и водоросли. Экспериментальные актинолишайники обладают определенными свойствами: стабильностью (части таллома, сформированного на поверхности песка, перенесенные на свежий субстрат, давали развитие нового, подобного исходному, таллома; лишайникоподобный таллом выдерживал пять пересевов и более в течение года); определенным соотношением компонентов (доминированием актинобионта, биомасса которого составляла 97-98% массы таллома); слоистой структурой; проявлением новых свойств по сравнению с культурами его составляющими.

Новые свойства экспериментального актинолишайника по сравнению со свойствами чистых культур, составляющих таллом компонентов, проявляются, прежде всего, в отношении антимикробной активности. Антимикробная активность лишайникоподобного таллома отличается от антимикробной активности отдельных компонентов. Таллом, сформированный культурами *Chlorella vulgaris* и *Streptomyces griseus*, проявлял антагонистические свойства в отношении *S. fradiae*, *S. antibioticus*, *Arthrobacter globiformis*, *Staphylococcus aureus*, в то время как чистые культуры компонентов не проявляли активности против перечисленных микроорганизмов.

Ценозообразующая роль актиномицета в актинолишайнике проявляется в регуляции численности водоросли, стимуляции образования хлорофилла и стабилизации бактериального звена системы (Жалакуцкая и др., 1993).

Среди изменений, происходящих в бактериальных популяциях под влиянием микрофототрофов, отмечено, в частности, изменение объемов бактериальных клеток – возрастание этого показателя при совместной инкубации природных популяций бактериопланктона и чистых культур водорослей в пять раз (Albright, McCrae, 1987). Размер клеток бактериопланктона в озерах показал значительную положительную корреляцию с численностью фитопланктона, особенно в начале и конце «цветения» воды (Psenner, Sommaruga, 1992).

Однако не всегда динамика численности водорослей и бактерий совпадает во времени. Обнаружено, что в период таянья льдов в Антарктике наблюдается задержка в развитии бактерий по сравнению с фитопланктоном (Billen, Vesquevort, 1991). Это несоответствие времени развития фитопланктона и бактерий на ранних стадиях «цветения» воды у кромки льда, по мнению авторов, связано не с низкой температурой, а с макромолекулярной структурой экзометаболитов водорослей, на гидролиз которых требуется определенное время.

В водных экосистемах при недостатке биогенов создается парадоксальная ситуация во взаимоотношениях водорослей и бактерий (Bratbak, Thigstad, 1985). Водоросли, испытывая недостаток биогенов, в частности Р, реагируют на него усилением внеклеточного выделения С органического, стимулируя таким образом своих конкурентов – бактерий, которые обладают большей конкурентоспособностью в потреблении фосфора.

Доказано также наличие связи между первичной продукцией озерного планктона и бактериальной продукцией (Lovell, Konorka, 1985). Обычно наблюдается двухнедельное запаздывание между максимальной первичной продукцией и последующим максимальным развитием бактерий. Считают, что это время необходимо, чтобы стал доступен углерод. Корреляция между биомассой бактерий и биомассой цианобактерий меньше, чем корреляция с продукцией.

Доказан стимулирующий эффект цианобактерий на развитие микроскопических грибов (Цивкелова и др., 2003; Rao, Burns, 1990).

В свою очередь, наличие сапротрофного комплекса является непрерывным условием процветания популяций фототрофов. Рост многих групп фототрофов замедляется в аксенических культурах. Например, для цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* (одного их доминантов «цветения» южных почв) показано, что ее рост в чистой культуре сопровождается морфологическими изменениями клеток, деградацией и гибелью (Дубинкин и др., 1992). При наличии бактериальных спутников фототроф сохранял морфоло-

гию и стабильный рост. Возможной причиной бактериальнозависимого развития фототрофов могут быть выделения бактериями в среду протеаз и других литических ферментов, которые осуществляют гидролиз соединений до простых, потребляемых в дальнейшем как бактериями, так и водорослями (Садчиков и др., 1992; Садчиков и др., 1993; Садчиков, Френкель, 1993).

Подробные исследования по жизнеспособности цианобактерий в аксенических и альгологически чистых культурах были выполнены Е.М. Панкратовой (Панкратова, 1967, 1970, 1981; Штина, Панкратова, 1974). На основании анализа возможных путей взаимодействия партнеров в природных ассоциациях сформулировано положение о том, что наиболее тесные метаболические отношения, развивающиеся по типу симбиотических, существуют между цианобактериями и олигонитрофильными бактериями-спутниками. Это доказывается тем, что при выделении в чистую культуру цианобактерии труднее всего очищаются именно от данной группы вселенцев. С другой стороны, чистая культура цианобактерий легче всего «загрязняется» олигонитрофилами. Культуры цианобактерий, очищенные от олигонитрофилов, становятся маложизненными. Оба партнера в такой ассоциации метаболически зависимы. Цианобактерии служат постоянно возобновляемым источником энергетического материала для сапротрофов, которые, в свою очередь, повышают уровень CO_2 и понижают уровень O_2 , производят деструкцию органического вещества почвы вблизи клеток цианобактерий, снабжают их витаминами, в частности, тиамином, рибофлавином и цианкобаламином. Олигонитрофильные бактерии – спутники цианобактерий, представлены преимущественно непоровыми грамтрицательными палочками pp. *Chromobacterium* и *Pseudomonas*. Меньше, но постоянно встречаются бактерии pp. *Mycobacterium*, *Micrococcus*, *Sarcina*, *Bacillus*.

Разработаны теоретические и практические основы создания на основе цианобактерий, очищенных от бактерий-спутников, новых ассоциаций, ключевым элементом которых является автотрофный партнер как единственный продуцент органического вещества в консорциуме (Панкратова, Калинин, 1991; Калинин, 1995; Pankratova, Kalinin, Kovina, 1995). Подобные программируемые композиции отличаются от монокультур высокой толерантностью к неблагоприятным условиям и поливалентностью действия. Бактерии, подселаясь к аксеничным культурам цианобактерий, активно колонизируют их слизь и капсулируются в ней. Таким образом, были получены консорциумы, включающие в свой состав культуры *Nostoc paludosum* + *Rhizobium galegae*, *N. paludosum* + *Agrobacterium radiobacter*. Эти консорциумы обладают большей активностью роста, нитрогеназной активностью и скоростью накопления белка, чем монокультура ностока.

Такие длительно существующие ассоциации фототрофного партнера гетеротрофного были использованы для получения бактериальных удобрений, эффективность которых оказалась выше, чем чистого нитрагина.

Включение в трофические цепи простейших может стать причиной возникновения непрерывного процесса последовательной сукцессии: водоросли-бактерии-простейшие независимо от вида водорослей (Biddanda, Pomeroy, 1988). Выделения клеток и разлагающиеся клетки фитопланктона, как показали прямые микроскопические наблюдения, становятся ядром образования агрегатов при росте на них бактерий. Поселение бактерий приводит к колонизации простейших, потребляющих бактерии, после чего происходит дезагрегация детрита, и процесс возобновляется заново. При этом выдвигается концепция «детритосферы» как особого местообитания комплекса детритных микроорганизмов в водных экосистемах, непосредственно связанных с фототрофным ядром.

Однако нельзя все взаимоотношения фототрофов и сапротрофов рассматривать в одностороннем порядке. Безусловно, наиболее распространенные типы отношений водорослей и бактерий-метабиоз, близкий к нему синергизм. С другой стороны, неоднократно отмечались случаи антагонизма, которые могут приводить к резкому уменьшению численности бактерий в пробах воды в период интенсивного размножения фитопланктона (обзор: Максимова, Сидорова, 1988). Антибактериальная активность водорослей бывает столь значительной, что они оказываются стерильными уже в момент выделения из естественных местообитаний. Доказано, что регуляция численности бактерий в альгобактериальных ассоциациях происходит за счет выделения таких метаболитов, обладающих антибактериальной активностью, как ненасыщенные жирные кислоты, хлорофиллиды, терпены, фенолы и др. (Сакевич, 1985; Максимова, Сидорова, 1988; Вольберг, 1986; Дедыш, 1990). Кроме антибактериального, многие водоросли оказывают и антифунгальный эффект (Shelat, 1980). При этом достоверное ингибирующее действие обнаружено не только у водных форм, но и у некоторых почвенных зеленых водорослей и цианобактерий (Сайфуллина, Кирикова, 1987; Дедыш, 1990).

Антагонизм проявляется и в форме конкуренции между водорослями и бактериями за биогенные элементы (Кузьменко, Рябов, 1980; Rothaup, 1992).

Отмечен необычный случай способности жгутиковых водорослей к бактериядности (Nygaard, Tobiesen, 1993).

В некоторых случаях наблюдаются примеры обратного антагонизма, т.е. сапротрофного партнера против водорослей. Обнаружено, что при инокуляции гриба, выделенного из лишайника, на газоне одноклеточной зеленой водоросли, выделенной из другого

лишайника, вскоре появились участки мертвых водорослевых клеток. Микроскопическое исследование этих участков выявило много мертвых и пустых клеток, большой процент их был заполнен грибными гифами (Henriksson, 1959). Хитридиевый гриб *Polyphagus parasiticus* способен одновременно паразитировать и на желто-зеленых, и на зеленых водорослях (Мамкаева, Плющ, 2003). В озерном планктоне выявлены паразитические грибы десмидиевых водорослей (Canter, Lund, 1969). Подвергаются атакам паразитических грибов и диатомовые водоросли (Kudoh, Takashi, 1990).

Степень антагонистических или симбиотических отношений между водорослями или грибами часто зависит от физиологического состояния водорослей. В условиях, ухудшающих рост водорослей, обнаруживается паразитизм грибов на водорослях (Бажина, 1966; Третьякова, 1980; Al-Maadhidi, Henriksson, 1980).

Известны случаи лизирования многих зеленых водорослей и цианобактерий миксобактериями (Stewart, Brown, 1969).

Иногда бактерии рассматриваются как эктопаразиты (Bjorksen, 1988). Предложена гипотеза, согласно которой выделение из клеток органических веществ происходит путем пассивной диффузии. При ней клетка за сутки теряет приблизительно 50% запаса низкомолекулярных веществ, или около 5% биомассы в пересчете на органический С. Обратному активному потреблению выделяемых водорослевой клеткой веществ препятствует потребление их бактериями.

В своей работе мы поставили конкретную задачу – изучить характер количественной связи между почвенными фототрофами и сапротрофами в наземных разрастаниях.

С этой целью отбирали образцы дерновой слабоподзолистой «цветущей» почвы с почвенного стационара МГУ, представленные 30 монолитами, каждый объемом $5 \times 10 \times 2$ см³.

На поверхности почвы в момент наблюдения развились мощные разрастания, включающие микроскопические колонии азотфиксирующей цианобактерии *Nostoc sp. sp.* диаметром до нескольких миллиметров. В каждом вырезанном из почвы монолите выделили четыре слоя: 0-2, 2-5, 5-10 и 10-20 мм. Для каждого слоя отдельно составляли смешанные образцы. Пробы тщательно несколько раз растирали в ступке, верхний слой 0-2 мм дополнительно протирали через сито с отверстиями диаметром 0.5 мм для разрушения колоний ностока. Навески почвы в 10 г количественно переносили в колбы с 90 мл дистиллированной воды. Почвенную суспензию обрабатывали ультразвуком на УЗДН (0.4 А; 22 кГц) три раза по две минуты для десорбции клеток с почвенных частиц. В работе использовали разведения 1:10 (для количественного учета водорослей и цианобактерий) и 1:100 (для учета сапротрофных бактерий).

Результаты количественного учета показали, что по мере удаления от поверхности почвы численность и биомасса фототрофных микроорганизмов начинают резко сокращаться (табл. 36). На глубине 20 мм, по сравнению с верхним слоем 0-2 мм, их численность убывает с 65.9 млн. клеток/г до 4.4, т.е. более чем в 100 раз. Падение биомассы еще значительнее: с 3.230 до 0.031 мг/г соответственно.

Показательно, что средние объемы клеток – наименьшие на поверхности, а при углублении происходит их укрупнение (табл. 37).

Таблица 36
Показатели численности и биомассы фототрофных и сапротрофных микроорганизмов при «цветении» почвы (числитель – численность клеток, знаменатель – их биомасса, мг/г)

Глубина, мм	Микроорганизмы	
	фототрофы	сапротрофы
0-2	$6.59 \cdot 10^7 / 3.230$	$5.46 \cdot 10^9 / 5.46 \cdot 10^{-4}$
2-5	$3.54 \cdot 10^6 / 0.419$	$1.12 \cdot 10^9 / 1.12 \cdot 10^{-4}$
5-10	$1.85 \cdot 10^6 / 0.135$	$7.09 \cdot 10^8 / 7.09 \cdot 10^{-5}$
10-20	$4.39 \cdot 10^5 / 0.031$	$7.10 \cdot 10^8 / 7.10 \cdot 10^{-5}$

Зависимость ЧК водорослей и цианобактерий в 1 г почвы от глубины описывается уравнением

$$y = \frac{1}{0,0162x - 0,0315},$$

где y – численность клеток фототрофов; x – глубина, мм.

Хотя сапротрофные бактерии в своем развитии не зависят от света, в данном опыте аналогичный спад численности зарегистрирован и у них. При переходе от слоя 0-2 мм к последующим их плотность снижается на порядок (от $5.48 \cdot 10^9$ до $7.10 \cdot 10^8$ клеток/г). Примечательно, что численность бактерий, выявленная в слое 0-2 мм, составляет примерно 5.5 млрд. клеток в 1 г. Это число значительно превышает обычно регистрируемые показатели обилия бактерий в тех случаях, когда их количество традиционно определяют по слою почвы 0-5 или 0-20 см.

Таким образом, при «цветении» почвы распределение бактерий в ней имеет четко выраженную стратификацию, причем максимальные показатели обилия бактерий зарегистрированы именно в поверхностных пленках. Зависимость числа сапротрофов от числа фототрофов имеет прямолинейный характер ($r = 0.999$) и описывается уравнением регрессии: $y = 0.0138x - 0.97 \cdot 10^7$, где y – численность бактерий; x – численность водорослей и цианобактерий (Домрачева и др., 1986).

Таблица 37
Средние объемы клеток фототрофов (мкм³) на разной глубине

Глубина, мм	У одноклеточных водорослей	У цианобактерий
0-2	11.7	47.0
2-5	18.4	153.0
5-10	31.7	86.3
10-20	46.7	84.5

При этом биомасса бактерий существенно ниже, чем у фототрофов, составляя примерно 0.01% (табл. 36). Известны аналогичные результаты и для фитопланктона, где в микроразонах, окружающих каждую клетку водорослей, бактерии на порядок увеличивают свою численность (Bowen et al., 1993), и для напочвенных разрастаний (Дедыш, 1990).

Итак, мы доказали, что «цветение» почвы является мощным средообразующим фактором для бактерий-сапротрофов. В создающихся условиях почва, которая обычно рассматривается как сложное, гетерогенное местообитание, явно трансформируется в более упорядоченную стратифицированную среду.

4.4. Трофические связи с почвенными беспозвоночными

Водоросли и цианобактерии, как и любые другие первичные продуценты, лежат в основании пищевой пирамиды, открывая собой трофические цепи, в которых в роли консументов выступают различные беспозвоночные.

Анализ длины пищевых цепей в 113 экосистемах различных биомов мира позволил отвергнуть предложение, что пищевые цепи длиннее при большей первичной продукции и что длиннее в экосистемах, функционирующих в более стабильной среде и короче – в сильно флуктуирующей (Briand, Cohen, 1987). Экспериментально установлено, что пищевые цепи короче в двухмерных «плоских» экосистемах (тундра, луга, бентосные экосистемы в водоемах) и длиннее в трехмерных «объемных» (леса, фитопланктонные сообщества).

Наземные ФМС «цветения» почвы в подобной трактовке экосистем можно отнести к плоским, в которых часть беспозвоночных приурочена в своем развитии к развитию ФМС (например, простейшие), другие же беспозвоночные могут выступать в роли случайных мигрантов, натолкнувшись на легко доступную и легко усваиваемую пищу при их перемещениях по почве (черви, клещи, коллемболы, нематоды). Инвентаризация альгофагов выявила десятки различных видов беспозвоночных, от простейших до членистоногих, для которых водоросли и цианобактерии являются основной пищей, кормовой или витаминной добавкой. Содержание очищенного белка в клетках цианобактерий может достигать 43% (Fontes et al., 1983). Рассчитанная калорийность 100 г органического вещества водорослей составляет для зеленых 472, диатомовых – 525, цианобактерий – 441 ккал (Барашков, 1972). В клетках водорослей обнаружены витамины А, В₁, В₂, В₆, В₁₂, С, Д, К и др. (Успенская, 1966).

Работы по выявлению трофических связей и их количественному изучению проводятся как в природных биотопах (например, с привлечением меченых изотопов), так и в лабораторных микроскопах, где определенные виды животных (и/или комбинации видов) кормят определенным видом (и/или комбинацией видов) водорослей. В дальнейшем результаты интерпретируются и экстраполируются в соответствии с целью исследования.

В некоторых комплексных исследованиях пытаются оценить все блоки биотической системы, включающей фито-, зоо- и бактериокомпоненты.

Принципы распределения ресурса между организмами одного трофического уровня и количественное отношение ресурс: потребители по-разному реализуются в воде и на суше (Стриганова, 1980, 1985). В воде основная масса фитопланктона – одноклеточные водоросли. Их потребление и разложение с высвобождением элементов питания происходят чрезвычайно быстро в толще воды. При попадании в донные осадки органические остатки разлагаются иным комплексом организмов, поэтому пищевые цепи водных пресноводных систем бесцикличны.

На суше пищевые цепи моноцикличны. В процессе исторического развития наземные сообщества почвенных животных сначала сохраняли пищевые связи с водой и сапротрофной микрофлорой. В настоящее время это характерно для водорослевых сообществ, где в детритных цепях беспозвоночные занимают уровни первичных разрушителей растительных тканей и высших хищников. Основной поток энергии направляется по цепям выедания, формирующимся на продукции почвенных водорослей.

На уровне конкретных взаимодействий фототрофов и беспозвоночных можно привести многочисленные примеры выявленных пищевых цепей и их разнообразия: от банальных до необычных. Например, иногда фототрофы (цианобактерии) служат для простейших единственным источником пищи, в результате чего автотрофная популяция может быть полностью элиминирована (Dryden, Wright, 1987).

На другом полюсе отношений находится мутуалистический симбиоз между двумя видами двукрылых (*Cricotopus* – *Diptera*, *Crizonomidae*) и *Nostoc parmelioides*. Самки откладывают яйца на поверхности развивающихся колоний ностока (Ward, 1985; Ward et al., 1985). Первичная продукция ностока выше у колоний с личинками. Изменяется форма колоний (приобретает форму сферы), что позволяет цианобактерии лучше использовать солнечную энергию. Дыхание личинок повышает концентрацию CO_2 , что приводит к росту его свободного уровня в пределах колонии и возможности для фиксации CO_2 при фотосинтезе. Личинки также мо-

гут увеличивать содержание органических и неорганических веществ, которые стимулируют фотосинтез. Выедание стареющих или мертвых клеток цианобактерий в пределах колонии тоже стимулирует интенсивность фотосинтеза на единицу веса фототрофной популяции.

Положения классической работы Г. Гаузе «Борьба за существование» (Gause, 1934), в которой дается четкий математический анализ компонентов микросистемы, состоящей из «хищника» (инфузории *Didinium*) и «жертвы» (инфузории *Paramecium* и бактерий), доказывают, что процесс взаимоотношений между ними состоит в периодических колебаниях их численности. Эти колебания Гаузе называет «природные периодические колебания». Кроме того, возникают «индуцированные периодические колебания», зависящие от внешних факторов. Колебания выражаются в том, что если в ограниченную систему вводится определенное число хищников, тогда начинаются уменьшение количества жертв и увеличение – хищников. Но вследствие уменьшения концентрации жертв увеличение численности хищников замедляется, даже начинается определенное отмирание последних из-за отсутствия пищи. В результате становятся все более благоприятные условия для роста выживших жертв. Их популяция возрастает, но снова начинается размножение хищников. Эти периодические колебания продолжаются длительное время. Анализ свойств соответствующих дифференциальных уравнений показывает, что один вид никогда не в состоянии полностью уничтожить другой. Но в экспериментах пищевая цепь бактерии – *Paramecium* – *Didinium*, помещенная в ограниченную систему, не имеет подобных периодических колебаний численности. Два последних компонента исчезают полностью, и пищевой источник первого компонента остается не использованным. Причины подобной нереализации теоретического уравнения Гаузе видит чисто в биологических свойствах объектов, которые не учитываются в эксперименте.

Даже в замкнутой системе жертвы не всегда исчезают полностью, если в нее вводится фототрофный компонент. Одновременное культивирование зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda*, простейших и бактерий показывает, что в присутствии простейших биомасса водорослей возрастает на порядок, а биомасса бактерий падает (Уморин, 1992). Это свидетельствует о наличии конкуренции между водорослями и бактериями, которую смягчают простейшие, частично выедая более сильного конкурента – бактерий – и не питаясь водорослью.

Э.А. Штина показала (1979), что возможно длительное (в течение 20 лет) существование в условиях пересева культур альгозоологической ассоциации: водоросли – амебы – бактерии-эккри-

сотрофы, в которых отношение продуцентов и консументов становится типичным для классической пищевой пирамиды – численность водорослей на порядок выше численности простейших.

Когда микросистема приближается к природным условиям по своим свойствам, взаимоотношения ее компонентов начинают контролироваться таким множеством причин, что мы не в состоянии точно предсказать путь развития каждой отдельной микросистемы.

Наличие автотрофного компонента в системе микробеценозов ведет к образованию простейших экосистем открытого типа. Характерной особенностью подобных систем оказывается колебание градиента концентрации питательных веществ и в результате в колебания вовлекается большое количество микроорганизмов (Nikitin, 1972). Так, выедание зоопланктона на природные популяции фитопланктона и интенсивность фотосинтеза влияет только после весеннего окончания «цветения» воды в период исчерпания биогенных элементов (Rey, 1991). С другой стороны, простейшие, участвуя в минерализации органического вещества, воздействуют на автотрофный компонент фитопланктона, увеличивая скорость роста автотрофов в 2-10 раз (Ferrier, Rassoulzadegan, 1991). Зоопланктон в озерах стимулирует фотосинтез и прирост биомассы водорослей, ускоряя биотический круговорот путем регенерации биогенных элементов (Гутельмахер, 1986; Sterner, 1990). Экскретируемый зоопланктоном биодоступный азот, например, в некоторых водотоках может обеспечить до 27-41% потребностей водорослей в данном элементе (Grimm, 1988). Более того, микрофауна (простейшие и нематоды), выедавая часть популяции азотфиксирующих гетероцистных цианобактерий в пустынных почвах, стимулирует процесс азотфиксации (Ghabbour et al., 1980).

Цель нашей работы – выявление альгофагов в наземных разрастаниях фототрофов, определение массы поглощенного ими вещества водорослей и цианобактерий, выяснение судьбы фототрофов после прохождения их через пищеварительный тракт беспозвоночных

Первичными всегда являются прямые наблюдения собранного в природе материала, в данном случае – микроскопирование пленок «цветения». И в нативном материале, и при культивировании водорослей всегда встречаются представители разных родов амёб, инфузорий, коловраток, нематод, клещей, тела которых наполнены клетками водорослей. При люминесцентном микроскопировании обнаруживается свечение хлорофилла внутри тел животных от интенсивно ярко-красного до бледно-розового.

О характере и скорости поглощения водорослей простейшими говорят следующие факты. При полуторачасовом наблюдении под

микроскопом за одной амебой мы заметили, что «заглатывание» клеток хлореллы происходит приблизительно через каждые 15 мин. Внутри амёбы водоросли лизировались почти мгновенно, теряя форму. В теле амёбы оставалось образование грязно-зеленого цвета, которое вскоре выталкивалось наружу.

Другая амёба из рода *Hartmanella*, диаметром 77 мкм, медленно подползала к водоросли *Chlorochytrium paradoxum* и постепенно обволакивала клетку приблизительно такого же диаметра.

Мы видели, как амёба этого же рода захватывала цепочки зеленых водорослей, имеющих четкую шарообразную форму. Через 10-15 мин. «проглоченные» водоросли теряли форму, превращаясь в массу зеленоватого цвета и неопределенной формы. Приблизительно через полчаса с момента захвата отдельные деформированные клетки начинали спрессовываться в сплошную массу. Среди зелени появлялись коричневые центры. Вся масса покрывалась капсулой, отделяющей ее от зернистой цитоплазмы амёбы. По литературным данным, скорость поглощения водорослей амёбами может составлять до девяти клеток за 15 мин. (Huang Tan-Chi, Wu Hai-Young, 1982). Установлено, что некоторые амёбы переваривают водорослевые клетки полностью, другие продуцируют ферменты, поступающие в водорослевую клетку и переваривающие ее содержимое *in situ*, так что в тело животного поступает бесформенный материал не зеленого цвета (Canter a. Lund, 1968). Иногда одна амёба образует до трех ложноножек, из которых каждая участвует в переваривании клеток водорослей.

В серии экспериментов по определению пищи почвенных амёб из 109 изолятов бактерий, актиномицетов, грибов, дрожжей и водорослей три из 14 видов почвенных водорослей поддерживали активную репродукцию простейших (Heal, Felton, 1970).

Для инфузорий эвтрофного пруда установлено, что пищи съедается больше, чем переваривается (Goulder, 1972). Нормы потребления ими зеленой водоросли *Scenedesmus* – 0.38-1.28 клеток в час.

При внесении в почву под хлопчатник суспензии *Scenedesmus obliquus* отмечено более чем 10-кратное увеличение численности почвенных простейших (Насырова, 1985).

Изучение распределения и движения простейших внутри и между почвенными агрегатами показывает, что они, обладая сравнительно ограниченной способностью к миграции, выедают практически все микроорганизмы в окружающем пространстве агрегатов. Увеличение влажности усиливает выедание (Hattori, 1992).

Кроме простейших, в наземных ФМС к альго-цианофагам относятся и другие беспозвоночные.

В поверхностной пленке водорослей, состоящей преимущественно из водорослей р. *Chlamydomonas*, были обнаружены нематоды рода *Diplogaster*. При люминесцентном микроскопировании мы отметили в кишечнике нематоды яркое свечение хлорофилла. Нематоды жили в пленке, пока не были съедены все водоросли.

Подобных наблюдений можно провести и описать очень много. С явлением прямого потребления водорослей беспозвоночными сталкивается любой альголог, имеющий дело как с культурами, так и природными объектами. В то же время количественные параметры потребления альго-цианобактериальных популяций животными можно определить только на основе специальных опытов, чтобы представить, насколько велик ущерб фототрофным популяциям от пресса хищников.

Размеры потребления водорослей мы определяли в опытах с энхитреидами, дождевыми червями и кивсяками (Домрачева, 1972; Некрасова, Домрачева, 1972; Домрачева, 1974; Nekrasova et al., 1976; Козловская, Домрачева, Штина, 1977), т.е. представителями мезофауны, которые являются постоянными обитателями почвенных биоценозов и имеют все шансы использовать водоросли и цианобактерии в качестве пищи при их большой концентрации на поверхности почвы в периоды ее «цветения».

В качестве корма для энхитреид было испытано пять видов водорослей: *Chlamydomonas reinhardii*, *Chlorella vulgaris*, *Scotiella nivalis*, *Actinochloris* sp., *Nostoc muscorum*.

Водоросли предварительно выращивали на мембранных фильтрах, помещенных в чашки Петри на стерильную дерново-подзолистую почву. Когда водоросли подрастали, на фильтры подсаживали энхитреид. Опыт снимался по мере выедания водорослей. Количество съеденных клеток определяли при подсчете числа водорослей на контрольных фильтрах, где не было животных.

Выяснилось, что все испытанные виды фототрофов поедаются энхитреидами (табл. 38)

Однако интенсивность поедания фототрофных микроорганизмов червями оказалась разной. Самым предпочтительным видом в данном опыте явилась хлорелла. Одна особь энхитреиды за сутки поглощала свыше 300 тыс. клеток водорослей, что в переводе на сухой вес составляет 4.1 мкг. Усвоение клеток цианобактерии носок в два раза меньше.

Пищевая избирательность беспозвоночных в отношении водорослей может быть следствием: 1) несоответствия экотопов водорослей и беспозвоночных; 2) пищевой непригодности водорослей (например, почти не поедается *Chlorhormidium flaccidum*, массовый в почве); 3) видовой специфичности беспозвоночных, т.е. отсутствием у них фенотипической адаптации к смене кормов (Некрасова, 1987, 1989а).

Интенсивность поедания различных видов фототрофов энхитреидами

Виды фототрофов	Количество фототрофов, съеденных одним червем за сутки	
	Тысяч клеток	Сухого вещества (мг·10 ⁻³)
<i>Chlamydomonas reinhardii</i>	37	3.1
<i>Chlorella minutissima</i>	319	4.1
<i>Scotiella nivalis</i>	11	1.2
<i>Actinochloris</i> sp.	13	2.8
<i>Nostoc muscorum</i>	103	2.2

Опыты с дождевыми червями *Octolasion lacteum* и кивсяками *Sarmatiulus kessleri* проводились совместно с Л.С. Козловской по разработанной ею схеме: источник пищи – кишечник – экскременты (Домрачева, 1974; Козловская, Домрачева, Штина, 1977). Вскрытие животных для получения стерильных отделов кишечника и получение экскрементов в стерильных условиях были необходимы, чтобы избежать заноса клеток водорослей с субстрата или поверхности тела беспозвоночных.

В опытах животных кормили естественной для них пищей. Для кивсяков это был березовый опад, а для дождевых червей – торф (животных привезли из Карелии). Кроме того, кивсяков кормили и чистыми культурами водорослей.

Для обогащения фототрофами природных субстратов проводилась инокуляция – в березовый опад *Nostoc muscorum*, а в торф – *Chlorella vulgaris*.

Опыт снимался по мере того, как животные в течение суток питались субстратом с искусственно внесенными фототрофами. После этого в стерильных условиях животных вскрывали и в разных отделах кишечника определяли численность водорослей и их видовой состав.

В березовом опаде, кроме внесенного ностока, обнаружено 11 видов автохтонных водорослей и цианобактерий. В переднем и заднем отделах кишечника отмечены пять видов: *Nostoc muscorum*, *Chlorella vulgaris*, *Coccomyxa solorinae*, *Pleurochloris magna*, *Hantzshia amphyoaxis*. Таким образом, альгофлора кишечника оказалась гораздо беднее альгофлоры опада. Состав фототрофов в переднем и заднем отделах кишечника одинаков.

При количественном учете наибольшая численность водорослей также выявлена в березовом опаде (табл. 39).

При сравнении численности водорослей в двух отделах кишечника видно, что содержание их намного выше в заднем отделе (при использовании методики вскрытия животных часть среднего отдела кишечника попадает с передним отделом и такая же часть – с задним). Это характерно для фототрофов всех систематических

групп. Разница особенно велика для цианобактерий: сокращение ЧК в 100 раз в переднем отделе кишечника по сравнению с субстратом, в три с лишним раза – в заднем отделе и в три раза – в экскрементах. Для заднего отдела кишечника и экскрементов ЧК этой группы фототрофов практически одинакова.

Таблица 39

Численность фототрофов в опаде, кишечнике и экскрементах кивсяков (тыс. клеток /г абсолютно сухого вещества)

Фототрофы	Опад	Передний отдел	Задний отдел	Экскременты
Зеленые и желтозеленые водоросли	2197	41.8	536.0	1311.0
Диатомеи	39	13.4	23.8	58.7
<i>Nostoc muscorum</i>	7901	77.5	2226.0	2674.0

Дождевые черви *Octolasion lacteum* в течение трех суток содержались в торфе, инокулированном суспензией *Chlorella vulgaris*. После этого в стерильных условиях проводили их вскрытие с отделением переднего и заднего отделов кишечника. При количественном учете фототрофов их наибольшая численность отмечается в торфе (табл. 40).

Таблица 40

Численность фототрофов в торфе и кишечнике дождевых червей (тыс. клеток/г абсолютно сухого вещества)

Фототрофы	Торф	Передний отдел	Задний отдел
Зеленые водоросли	4646.0	157.6	407.5
<i>Chlorella vulgaris</i>	3428.0	69.4	274.0
Диатомовые водоросли	29.6	1.0	3.4
Цианобактерии	84.6	0	0

Среди всех групп фототрофов абсолютными доминантами являются одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли с заметным участием *Chlorella vulgaris*.

Как и у кивсяков, у дождевых червей водоросли значительно в большем количестве обнаружены в заднем отделе кишечника по сравнению с передним, причем в кишечнике при прямом количественном учете не обнаружены цианобактерии, содержащиеся в торфе.

Для выявления предпочтительности разных видов фототрофов в качестве корма кивсяков (*Sarmatiulus kessleri*) на сутки подсаживали в чашки Коха, на дне которых были положены фильтры с нанесенными на них культурами водорослей. Затем определяли численность живых водорослей и процент их от общего числа в переднем, среднем и заднем отделах кишечника (табл. 41).

Численность живых клеток (тыс./г абсолютно сухого вещества) водорослей (1) и их процент (2) от общего количества водорослей в разных отделах кишечника кивсяков

Виды водорослей	Отделы кишечника					
	передний		средний		задний	
	1	2	1	2	1	2
<i>Chlorhormidium flaccidum</i>	2582	14.9	3722	16.9	9290	33.7
<i>Pleurochloris magna</i>	593	41.1	5210	51.9	20476	60.0
<i>Chlorella vulgaris</i>	2135	–	105228	–	250573	–

Примечание. У *Chlorella vulgaris* процентное содержание живых клеток не определяли.

Оказалось, что их наименьшая численность с минимальным процентом живых клеток приходится на передний отдел кишечника. Видимо, именно в этом отделе происходит наиболее активное переваривание клеток водорослей. Численность водорослей увеличивается в среднем и заднем отделах с одновременным ростом процента живых клеток.

Явление концентрации и выживания микроорганизмов, используемых для питания, в кишечнике беспозвоночных установлено и для сапротрофных бактерий (Бызов, 1999; Зинин и др., 1999). Более того, предлагается кишечник беспозвоночных рассматривать как специфическую нишу, где размножаются и начинают доминировать, например, среди актиномицетов, «редкие» роды, в то время как в некоторых природных субстратах (почве, подстилке, вермикомпосте) обычно доминируют другие роды (Бабкина, 1995). Показано, что беспозвоночные (диплоподы и компостные черви) могут стимулировать рост естественных популяций почвенных сапротрофных бактерий, проходящих через их кишечник. При этом численность бактерий в кишечных сообществах увеличивается от переднего отдела к заднему (Третьякова и др., 1996). Авторы данной работы полагают, что задний отдел кишечника – место, аналогичное ферментеру, где выжившие в результате прохождения среднего отдела бактерии растут с большой скоростью, формируя стойкие сообщества. Значительная часть этих бактерий высвобождается в почву в составе экскрементов.

В случае фототрофов, наверное, трудно предполагать их интенсивное размножение в каком бы то ни было отделе кишечника. Однако налицо факт последовательного повышения концентрации клеток всех испытанных видов водорослей при переходе от переднего к заднему отделу кишечника (Домрачева, 1974; табл. 41): для хлорхормидиума – в 3.6, плеврохлориса – в 34.5, хлореллы –

в 117.4 раза. Последующие опыты показали, что следствием сохранности жизнеспособных клеток фототрофов в кишечнике является их размножение из отложенных животными экскрементов. Беспозвоночные выступают не только регуляторами численности фототрофов, используя разрастания водорослей как «пастбище», но и способствуют их распространению, и выполняют селективную роль в преимущественном развитии определенных видов (Домрачева, 1974). Возникает такая же зависимость, как между животными и высшими растениями, когда утилизация животными части прироста фитомассы компенсируется созданием благоприятных условий для ее нарастания (Злотин, Ходашева, 1973). Подобную роль играют беспозвоночные по отношению к сапротрофам. В присутствии микрофауны продукция гетеротрофной микрофлоры, общая и удельная интенсивность дыхания и скорость минерализации возрастают на 15-30% (Мамилов и др., 1999). Для объяснения данного явления авторы предлагают концептуальную модель, согласно которой микрофауна непосредственно влияет на физиологическое состояние микрофлоры через механизмы компенсаторного роста, размножения или активации при проходе через кишечный тракт. В экскрементах увеличивается доля активной микрофлоры, что повышает скорость минерализации труднодоступных субстратов в почве.

Опыты по изучению избирательности переваривания животными разных видов фототрофов проводили с энхитреидами, клещами, дождевыми червями и кивсяками.

Обнаружено, что из экскрементов энхитреид активно развиваются на агаровой среде Данилова клетки *Chlorella vulgaris*. Такой картины не наблюдалось при высеве экскрементов энхитреид, которые питались другими видами водорослей.

При посеве на агар тщательно измельченной природной пленки водорослей с доминированием *Actinochloris* sp. на разросшихся колониях водорослей поселялись клещи рода *Tyrophagus*. При микроскопировании было видно, что кишечники клещей заполнены водорослями. Мы промывали клещей в 96%-ном спирте, 40%-ном растворе формалина и дистиллированной воде в течение часа, чтобы уничтожить клетки фототрофов на поверхности хитинового покрова. Мертвых клещей измельчали и эту массу засеивали на агаровую среду Данилова. Через два дня на агаре появлялся зеленый налет из водорослей рода *Chlorella*, хотя в природной водорослевой пленке доминировал другой вид, а численность хлореллы была очень незначительна. Следовательно, из многих видов, формирующих пленку, только хлорелла проявила устойчивость к пищеварительным ферментам клещей.

Была доказана роль панцирных клещей в распространении водорослей в серых лесных почвах и на выщелоченных черноземах (Ляцев, 2004). Показано, что в присутствии микроартропод происходит ускорение трансформации биомассы водорослей; избирательное поедание клеток водорослей сопровождается изменением состава альгофлоры.

В опытах с дождевыми червями (*Lumbricus rubellus* и *Octolasion lacteum*) и кивсяками (*Sarmatiulus kessleri*) определяли видовой состав фототрофов в природных субстратах, где жили эти животные (в торфе – для дождевых червей и березовом опаде – для кивсяков), и их экскрементах. Определение флоры водорослей и цианобактерий проводили после появления их обильного роста на жидких и агаровых средах, в которые был засеян испытываемый материал (табл. 42).

Таблица 42

Выживаемость фототрофов в экскрементах беспозвоночных

Виды беспозвоночных	Количество видов фототрофов		Выживаемость, %
	в субстрате	в экскрементах	
<i>Lumbricus rubellus</i>	17	11	64.7
<i>Octolasion lacteum</i>	11	7	63.6
<i>Sarmatiulus kessleri</i>	14	7	50.0

Разнообразие альгофлоры субстрата, на котором живут беспозвоночные, во всех анализируемых случаях выше того видового обилия, которое сохраняется в экскрементах. Видовое разнообразие снижается в основном за счет зеленых водорослей и цианобактерий.

Вероятно, на изменение видового состава влияют следующие факторы: разная представительность разных видов фототрофов в субстрате, их различная перевариваемость под действием пищеварительных ферментов, а также элемент случайности при заглатывании тех или иных видов.

Следующая серия опытов доказала возможность выживания и размножения фототрофов из экскрементов не только на питательных средах, но и в природных субстратах. С этой целью дождевых червей, которые жили в торфе, инокулированном *Chlorella vulgaris*, и кивсяков из березового опада, инокулированного *Nostoc muscorum*, извлекали из субстрата и тщательно многократно отмывали в проточной воде, чтобы избежать механического заноса клеток фототрофов с поверхности тела. Затем животных снова подсаживали в чашки Коха, куда был помещен простерилизованный субстрат: торф для червей и березовый опад для кивсяков. После пяти дней инкубации животных извлекали, чашки ставили на свет и

поливали стерильной дистиллированной водой. Через две недели проводили количественный учет фототрофов. Оказалось, что в березовом опаде численность клеток на 1 г абсолютно сухого вещества составила для зеленых водорослей 11.4 тыс. и 7 тыс. – для диатомовых. Носток, инокулированный в опад, не обнаружен. Следовательно, в экскрементах выжили только автохтонные виды и полностью переварился испытуемый вид.

В стерильном торфе, куда были подсажены черви, при количественном учете водоросли не обнаружены. Однако они развились в накопительных культурах на питательных средах после добавления торфа с экскрементами.

Аналогичный опыт подсаживания испытуемых животных, тщательно отмытых, в стерильный субстрат был проведен с кивсяками, которые питались чистыми культурами водорослей *Chlorella vulgaris*, *Chlorhormidium flaccidum* и *Pleurochloris magna*. Оказалось, что *Ch. vulgaris* развивается в большем количестве и дает большую биомассу, чем *Pleurochloris magna*, а *Chl. flaccidum* не развивается совсем.

Следовательно, благодаря передвижению животных в почве и рассеиванию ими на своем пути экскрементов, содержащих жизнеспособные клетки фототрофов, последние расселяются в новые местообитания.

Опыты с меченым азотом ^{15}N показали, что на построение тел животных идет около 5% азота водорослей (Штина и др., 1981; Козловская, Штина, 1987). Минерализация и гумификация меченой ^{15}N биомассы водорослей значительно ускоряются в присутствии беспозвоночных, в частности коллембол (Некрасова, 1980). Пищевые связи животных и водорослей могут быть опосредованы. Этим же автором было показано, что, хотя водоросль *Tetraedron* sp. несъедобна для коллембол, животные дают обильную кладку яиц на экскрементах диплопод, питавшихся этой водорослью.

Таким образом, для «пастбищных» пищевых цепей, началом которых служат наземные водоросли и цианобактерии, характерны следующие особенности: 1) чрезвычайно высокая скорость поглощения клеток фототрофов различными беспозвоночными и быстрая их утилизация; 2) совмещение в пространстве и времени формирования первичной продукции и потребления ее гетеротрофами; и создание первичной продукции, и ее деструкция происходят в одном ярусе – на поверхности почвы; 3) избирательность потребления и переваривания фототрофов животными, которые играют роль селективного фактора, элиминируя одни виды и стимулируя размножение и распространение других.

4.5. Ход аутогенных сукцессий в ФМС

В современной экологии сукцессия трактуется как упорядоченный процесс развития экосистем, управляемый и регулируемый климатом, конкурентоспособностью видовых популяций, наращиванием биомассы и количеством доступной энергии. Равновесное состояние экосистемы достигается, когда полностью используются все доступные системе ресурсы и продукция уравнивается деструкцией органического вещества (Goldsmith, 1985).

На основе имеющегося фактического материала по сукцессиям, протекающим в различных биомах, предлагаются три модели (Бигон и др., 1989):

1. **Облегчение** – развивающееся сообщество вызывает изменение абиотической среды, т.е. предыдущие виды готовят условия последующим.

2. **Толерантность** основана на разных стратегиях потребления ресурсов. Виды более поздних стадий нуждаются в меньшем их количестве и способны достигать зрелости в присутствии более ранних видов, вытесняя их в конкурентной борьбе.

3. **Ингибирование** – более поздние виды увеличивают свою численность, захватывая места, освобождающиеся при отмирании предшественников.

Различия между моделями – причины гибели первых поселенцев. В первом и во втором случаях – это конкурентная борьба за ресурсы, в частности, за свет и биогенные элементы. При ингибировании они исчезают вследствие локальных нарушений, вызванных экстремальными физическими условиями или влиянием хищников.

В обзоре И.Э. Смелянского (1993), посвященном механизму сукцессий, отмечается, что его рассматривают с точки зрения либо смены видов, либо внедрения нового вида в сообщество. Но до сих пор неизвестен механизм, способный обеспечить детерминизм сукцессионного процесса.

А.А. Титлянова (1993) на примере анализа материалов 25-26-летних исследований по сукцессиям растительности, микроорганизмов, фототрофных микроорганизмов, простейших и клещей (на КАТЭКе) показала, что общие закономерности в сукцессии отдельных компонентов не улавливаются. Каждое сообщество характеризуется специфическим сукцессионным процессом. Однако при всех отличиях в поведении отдельных компонентов биоты ход сукцессии в различных сообществах имеет черты сходства. Наиболее динамичным показателем (во времени и пространстве) является численность сообщества. Характер ее изменения в ходе сукцессии непредсказуем, так как он определяется целой совокупностью фак-

торов, часть которых меняется случайным образом. Количество организмов на разных стадиях сукцессии может быть выше стационарного уровня в несколько раз. Несмотря на резкие изменения численности сообщества, общая его биомасса в ходе сукцессии возрастает. Видовое богатство либо повышается, либо с самого начала устанавливается на уровне, близком к стационарному.

Под микробной сукцессией в почве понимают закономерные и планомерные изменения количества и качества микроорганизмов, направленности и напряженности микробиологических процессов (Звягинцев, 1987), независимо от того, приведут ли эти изменения (эта сукцессия) к установлению новой микробной системы или система вернется в первоначальное состояние из-за огромной скорости размножения. Сукцессионные действия, которые для растений занимают десятки и сотни лет, в мире почвенных микроорганизмов происходят за несколько месяцев.

Изучение микробных сукцессий в почве в модельных и полевых опытах показало, что состав доминирующих форм микроорганизмов непрерывно меняется. Каждая группа почвенных микроорганизмов претерпевает в ходе общей сукцессии микробиоты свою собственную (Звягинцев и др., 1994). В ходе сукцессии флуктуируют численность и биомасса основных групп почвенных микроорганизмов, причем значимым фактором являются температура, влажность и поступление субстрата. На первых этапах доминируют медленно растущие формы, а быстро растущие выходят на первый план на поздних этапах сукцессии (Полянская и др., 1989; Polyanskaya, Zvyagintsev, 1995; Полянская, 1996).

В микробной сукцессии почвенных микроорганизмов для упрощения рассматривают три этапа – «молодую», «промежуточную» и «зрелую» системы (Кожевин, 1989), имеющих следующие характеристики. «Молодая» (ненасыщенная) система имеет снижение отношения обилия бактерий по данным микроскопии к таковому по посеву, увеличение средней радиальной скорости роста грибной биомассы, относительно высокие показатели скорости роста и размножения бактерий. В «промежуточной» системе снижается средняя радиальная скорость роста колоний грибов, уменьшается относительное содержание биомассы грибов, но суммарная биомасса грибного компонента продолжает увеличиваться. Возрастает и время генерации бактерий. Условия в «зрелой» системе можно охарактеризовать как стабильные.

Ход сукцессий фототрофных микроорганизмов наиболее детально изучен для фитопланктона (Hutchinson, 1961; Varis, 1991). В общем плане его связывают с особенностями продукционного процесса водорослей (Федоров, 1987; Федоров и др., 1988), учитывая способность водорослевых клеток к гетеротрофному и фототроф-

ному росту. Выделяют следующие экологически значимые фазы развития водорослевых сообществ.

1. Фаза первичного синтеза характеризуется потреблением минеральных элементов питания. Начало периода совпадает с началом вегетации в условиях обеспеченности биогенными элементами и высокой освещенности. Завершение фазы происходит на фоне исчезновения из состава планктона форм, способных к массовому размножению в указанных условиях и исчерпанию запаса элементов минерального питания.

2. Фаза смешанного синтеза наряду с фотоавтотрофным приобретает значение гетеротрофный синтез. Ее окончание соответствует завершению сезона вегетации. Она характеризуется исчерпанием в фотическом слое запаса элементов минерального питания.

3. Фаза вторичного синтеза – гетеротрофный синтез, связывает два последовательных вегетационных сезона. Преобладают биологические процессы минерализации органического вещества и регенерации биогенных элементов.

Период сукцессий при изменении концентраций биогенов в воде может продолжаться от четырех до 14 дней (Hallegraeff e. Reid, 1986). Одновременно могут наблюдаться разные стадии сукцессии фитопланктонного сообщества даже по соседству (Kononen et al., 1992). Сукцессия при «цветении» воды протекает, в целом, от мелких видов к более крупным (Margalef, 1978). Число видов и особей в планктоне водоемов находится в тесной зависимости друг от друга (Кукк, 1965). Массовое развитие одного вида готовит почву для других, так как своим бурным развитием и последующим вымиранием изменяет химический состав воды и как бы создает среду для других видов.

Вопрос об особенностях сукцессий в наземных ФМС изучен слабо. Один из первых исследователей почвенных водорослей Дж. Ланд (Lund, 1947), наблюдая макроскопические разрастания водорослей на садовой почве в течение пяти лет, отмечает, что в отличие от водной среды, не обнаружены сукцессии водорослевых сообществ. Колебания численности водорослей были приурочены только к погодным условиям.

Все последующие исследования опровергли это утверждение.

В частности, было отмечено, что особенности протекания сукцессий в альгоценозах состоят в том, что формирующие пионерные сообщества виды не являются доминантами в уже сложившихся сообществах (Девяткин, 1979). Видимо, уже на ранних стадиях большое значение имеют внутриценотические отношения видов, в значительной степени определяющие степень их процветания.

Детальное изучение первоначального зарастания песка выявляет наличие микробных фототрофных сукцессий (Андреюк и др., 1989). Показано, что водорослевая синузия появляется первой. В ходе сукцессии происходит усложнение трофических функций микробных сообществ, усиление их минерализационной активности, формирование устойчивого микробного сообщества. Возрастает численность и биомасса микроорганизмов в сукцессионном ряду.

Сукцессии незадернованных песков поливариантны и определяются, прежде всего, водным режимом песка (Костиков, 1989). Наиболее распространенным является следующий сукцессионный ряд: дисперсные разрастания – пленки *Chlorhormidium flaccidum* – корки *Ch. mucosum* – моховая дернина. На разных стадиях зарастания обнаружены специфические особенности структуры альгогруппировок. Так, дисперсные разрастания представлены случайно занесенными видами. Для пленок и корок специфичны определенные виды. В ходе сукцессионных изменений на водорослевой стадии увеличивается видовое разнообразие.

Время сукцессии для колонизации стерильного глинистого субстрата, необходимое для достижения стадии сообщества, подобного луговому, оценивается от 18 до 30 лет (Lukesova, Komarek, 1987).

Под сукцессией наземных ФМС можно понимать последовательную их смену, в ходе которой возникающие новые сообщества отличаются другим видовым составом, разными количественными соотношениями фототрофных группировок и разными доминантами. Ежегодно повторяющееся заселение поверхности перепаханной почвы водорослями и цианобактериями из имеющегося в почве пула клеток – пример типичной вторичной сукцессии. В ходе ее происходит временное развитие альго-цианобактериального ценоза, т.е. сезонная сукцессия. Типичный ход такой сукцессии легко моделируется простым увлажнением исследуемой почвы и выдерживанием ее на свету.

Нами были поставлены специальные опыты по воспроизводству хода вторичных аутогенных сукцессий дерново-подзолистой почвы.

Задачи работы включали: 1) определение соотношения ЧК и биомассы различных систематических групп фототрофов в ходе сукцессии; 2) изменение характера связей между разными группами фототрофов; 3) изучение возможностей поливариантности сукцессий при смене абиотических условий; 4) изучение взаимобратимости аутогенной и сезонной сукцессии.

Объектом изучения в первой серии опытов была дерново-подзолистая среднесуглинистая почва, взятая с овсяного поля, по-

крытого мощно развитым «цветением» (раздел 4.4). В модельном опыте воспроизводили процесс зарастания почвы фототрофами после катастрофического разрушения поверхностных ФМС. Имитация вспашки или иного способа обработки почвы производилась путем растирания высушенных образцов «цветущей» почвы в ступке и просеиванием ее через сито. Просеянную почву увлажняли до 80% от п.в. в чашках Петри и ставили в люминостат при круглосуточном освещении. «Цветение» почвы вследствие большого запаса фототрофов появилось уже на вторые сутки. На вторые, третьи, четвертые и пятые сутки изучение сообщества проводили прямым микроскопированием разложенных на поверхности при постановке опыта стекло обрастания под люминесцентным микроскопом МЛ-4. Начиная с шестых суток сообщество достигает многослойной структуры и прямое микроскопирование пленок становилось невозможным. Поэтому пробы в 10-кратной повторности отбирали почвенным буриком с площадью 1 см², каким отбирались пробы и в полевых условиях. В дальнейшем их обработка шла по методике количественного учета водорослей на мазках (8-, 15-, 24-, 31-е сутки опыта).

Прямое микроскопирование стекол обрастания показывает, что, начиная со вторых суток при появлении визуально заметного слабого изменения окраски почвы, на ее поверхности развиваются многочисленные диаспоры размножения фототрофов, территориально не соприкасающиеся друг с другом. ЧК в этот период составляла 50 тыс./см², а расстояние между отдельными клетками и нитями достигало нескольких микрометров. Еще через сутки ЧК увеличилась в два, на пятые сутки – в 2.5 раза по сравнению с начальным этапом формирования ФМС.

Для количественной характеристики связей различных групп фототрофов был использован коэффициент ассоциативности (раздел 4.2).

Ежедневно просматривали под люминесцентным микроскопом по 10 стекол обрастания, примерно по 500 полей зрения на каждом, рендомизировано, как принято при прямом количественном учете, чтобы было охвачено все покровное стекло. Подсчитывали ЧК в каждом поле зрения для каждой группы фототрофов отдельно. Результаты количественного учета представляли в виде четырехпольной решетки, что позволило рассчитать тетрахорический показатель связи и его значимость. Так, полученные результаты связи между безгетероцистными и гетероцистными формами цианобактерий в первые пять суток «цветения» почвы колеблются от $r_4 = 0.290$ до $r_4 = 0.782$ (табл. 43).

Полученные коэффициенты ассоциативности показывают, что между обеими популяциями цианобактерий на начальных стади-

ях сукцессии существует ощутимая положительная связь. При этом размножение безгетероцистных цианобактерий происходит, в основном, в тех зонах, где присутствует их азотфиксирующий партнер по ФМС. Во всех случаях связь значима, так как экспериментальный хи-квадрат превышает теоретический ($\chi^2_{\text{табл.}} = 3.8$ для уровня значимости 0.95).

Аналогичным образом определенный коэффициент ассоциативности (r_4) между одноклеточными зелеными водорослями и азотфиксирующими цианобактериями за этот же период наблюдений изменялся по суткам (от вторых до пятых): 0.542-0.568-0.680-0.300 соответственно.

После пятисуточной сукцессии размножение фототрофов на поверхности приобретает лавинообразный характер (то, что называется популяционным взрывом). Количественный учет фототрофов при микроскопировании стекол обрастания уже проводить невозможно, так как нити цианобактерий в результате взаимного переплетения сформировали структуру, напоминающую ткань. В дальнейшем с 8-х по 31 сутки подсчет клеток проводился на мазках. За первые четверо суток от начала «цветения» в период высо-

Таблица 43

Четырехполюсная решетка количества наблюдений за гетероцистными и безгетероцистными формами цианобактерий в первые пять суток «цветения» почвы (модельный опыт)

Гетероцистные	Безгетероцистные		Полей зрения	r_4	$\chi^2_{\text{эксп.}}$
	есть	нет			
		А. вторые сутки			
Есть	a = 18	b = 41	525	0.290	44
Нет	c = 25	d = 441			
		Б. третьи сутки			
Есть	a = 53	b = 30	555	0.766	325
Нет	c = 1	d = 471			
		В. четвертые сутки			
Есть	a = 80	b = 69	525	0.670	238
Нет	c = 0	d = 376			
		Г. пятые сутки			
Есть	a = 70	b = 5	594	0.782	363
Нет	c = 29	d = 490			

Примечание. a – обе популяции присутствуют; b – гетероцистные цианобактерии присутствуют, безгетероцистные – нет; c – число полей зрения, в которых не встречаются гетероцистные формы и присутствуют гетероцистные; d – число полей зрения, в которых отсутствуют обе популяции.

кой сопряженности развития фототрофов друг от друга их ЧК увеличилась всего в 2.5 раза, за следующие трое суток почти в 250 раз, суммарная длина нитей – почти в 300, биомасса – в 100 с лишним раз (табл. 44). За весь срок наблюдений максимальное возрастание ЧК по сравнению с начальным этапом сукцессии – в 500-600, биомассы – в 1500 раз.

Начиная с восьмых суток, наблюдается выход на стационарную фазу, которая продолжается неделю. После этого наступает фаза отмирания, погибает более половины ЧК. К концу месяца происходит активизация размножения клеток, популяции фототрофов снова достигает максимальной плотности. Подобный двух-фазный характер колонизации был отмечен при искусственном воспроизводстве сукцессии на каменистой литорали путем очищения ее от обрастаний (Maelulich, 1986). И в этом случае плотность клеток фототрофов сначала быстро нарастала, затем происходило падение ЧК с последующим повторным возрастанием. За четыре недели колонизации сообщество приняло исходный вид.

Нарастание длины нитей (свыше 100 м/см²) привело к сильному скреплению частиц почвы, формированию мощного цианобактериального мата, который распространился и затянул всю поверхность в чашках Петри. В местах, где буриком отбирали пробы, над проемами и углублениями уже через сутки появляются висячие «мостики» из цианобактериальных нитей. Постоянная температура, круглосуточное освещение, оптимальная влажность поддерживались в течение всего опыта и не были лимитирующими факторами.

Параллельно увеличению плотности популяций возрастает напряженность конкурентных отношений между ними, в первую очередь, за территорию.

Таблица 44

Изменение количественных характеристик наземного фототрофного микробного сообщества в ходе его аутогенной сукцессии (модельный опыт)

Сутки с начала опыта	Численность клеток, тыс./см ²	Длина нитей, м/см ²	Биомасса, мкг/см ²
2	50.4	0.14	1.03
3	101.2	0.26	1.38
4	91.3	0.28	1.99
5	121.4	0.29	7.17
8	30000.0	85.20	775.00
15	28900.0	104.20	1084.00
24	10600.0	92.00	1407.00
31	26500.0	100.70	1527.00

Используя в ходе всего опыта усредненные данные относительного обилия различных группировок фототрофов по биомассе (цилиндроспермум (1), другие гетероцистные цианобактерии (2), безгетероцистные цианобактерии (3), одноклеточные зеленые водоросли (4) и диатомеи (5), получили информацию, которая может быть представлена в виде гистограммы (рис. 22).

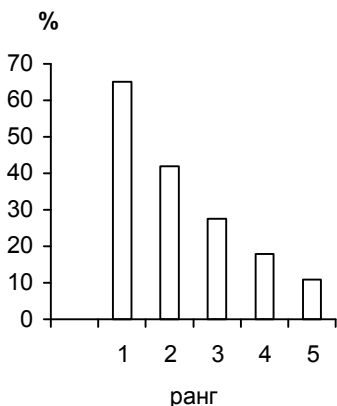


Рис. 22. Распределение относительного обилия учитываемых групп фототрофов в ходе аутогенной сукцессии. Обозначения в тексте.

в модельном опыте сходно с его поведением в природе (Панкратова и др., 1989). Динамика доминанта в том и другом случаях описывается логистическим уравнением (раздел 3.4).

Дифференциация экологических ниш несколько сглаживает уровень конкуренции и позволяет одновременно на ограниченной территории существовать организмам со сходными экологическими потребностями подобно тому, что наблюдается и в фитопланктонных сообществах (Hutchinson, 1953, 1961). Теория о нишевой структуре микробных сообществ приобрела чрезвычайную популярность. При изучении самых разнообразных сообществ установлено, что большую часть времени сообщество представляет собой не совокупность вытесняющих друг друга конкурентов, а совместное развитие трофически комплементарных видов, ведущее к расширению экологических ниш и, следовательно, к усилению совместной эксплуатации общих ресурсов (Азовский, 1989).

Однако стабильность подобным образом структурированных ФМС относительна. Виды доминирующего комплекса при интенсивном размножении выходят за пределы своей экониши. Любое перекрытие экологических ниш в сообществе приводит к снижению его устойчивости (Джиллер, 1988).

Наблюдаемая картина соответствует модели геометрического распределения структуры сообщества. В этом случае первый в ранжированном ряду член захватывает основную часть экониши, второй объект — такую же долю оставшегося пространства и т.д. В условиях нашего эксперимента обилие каждого i -го члена можно определить по формуле: $n_i = n_1 \cdot c^{i-1}$, где n — объект; i — номер объекта в ранжированном ряду; $c = 0.35$ — константа, отражающая отношение обилия последующего объекта к предыдущему.

Таким образом, доминант *Cylindrospermum licheniforme* занимает K -ую ($K = 1 - c$) часть пространства ниши, т.е. в конкретном случае примерно 65%. При этом поведение доминанта

Практическим критерием, позволяющим оценить изменение устойчивости сообщества в процессе его аутогенной сукцессии, является оценка ее по индексам разнообразия.

Мы имитировали ход аутогенной сукцессии в модельном опыте с «цветущей» дерново-слабоподзолистой почвой, почти на 100% покрытой разрастаниями с доминированием *Nostoc sp. sp.* Почву высушивали до воздушно сухого состояния, растирали в ступке для разрушения пленок и просеивали через сито с диаметром 1 мм. Затем среднюю пробу почвы помещали в плоский сосуд из органического стекла с плотной крышкой, увлажняли до 80% от п.в. для инициирования развития фототрофов. На гладко выровненную поверхность почвы накладывали покровные стекла (в сосуд помещалось около 100 стекол). Сосуд инкубировали в люминестате при круглосуточном освещении и постоянной температуре. Покровные стекла с развивающимся фототрофным сообществом снимали и просматривали под люминесцентным микроскопом по таблице случайных чисел через 1-, 3-, 6-, 9- и 12-е сутки. При микроскопировании определяли численность и биомассу различных систематических групп фототрофов.

В оптимальных условиях влажности, освещения и температуры, почва, имеющая большой пул фототрофных клеток, покрывается визуально заметным налетом уже на вторые сутки экспозиции. При этом общая ЧК на 1 см² гладко выровненной поверхности почвы составляет чуть выше 26 тыс. (визуально заметные разрастания фототрофов на поверхности почвы в полевых условиях удается обнаружить при ЧК ок. 30 тыс./см², раздел 3.2). На девятые сутки опыта плотность популяций в ФМС увеличивается более чем в 100 раз (табл. 45).

В ходе данной сукцессии наблюдается неодинаковое поведение различных групп фототрофов. Для диатомовых водорослей, несмотря на их невысокую общую численность, и для цианобактерий характерно значительное возрастание плотности клеток. Для одноклеточных зеленых водорослей отмечается стабилизация на

Таблица 45

**Количественная динамика популяций фототрофов
в наземных сообществах с доминированием *Nostoc sp. sp.*
(модельный опыт)**

Сутки	Численность клеток фототрофов, тыс./см ²			Всего
	зеленые водоросли	диатомеи	цианобактерии	
1	0.550	0.091	25.714	26.355
2	0.447	0.166	338.000	338.613
6	0.718	0.731	1044.428	1045.877
9	0.480	0.848	3978.571	3979.879

очень низком уровне (около 500 клеток на 1 см², т.е. если бы не прямой просмотр стекол обрастания под микроскопом, а традиционный учет путем разведений и просмотра в каплях или на мазках, то эта группа организмов осталась бы за чертой точности метода).

Для количественного описания процесса зарастания почвы диатомовыми водорослями и цианобактериями использовали логистическое уравнение:

$$N = \frac{K}{1 + e^{a-rt}},$$

где N – численность популяций в момент времени t; K – «емкость среды» – максимальное значение; r – показатель скорости роста; e – основание натурального логарифма; a – постоянная, определяемая для каждой группы организмов.

Получены следующие уравнения логистического роста на 1 см²: для численности диатомовых водорослей

$$N = \frac{940}{1 + 0,69^{2,983 - 0,025t}};$$

для численности цианобактерий

$$N = \frac{400 \cdot 10^4}{1 + 0,69^{6,719 - 0,049t}}.$$

Определение времени генерации за этот период (9 суток) по формуле объясняет причину более быстрой колонизации почвы группировками цианобактерий по сравнению с водорослями. Этот показатель для диатомей равен 27.6 ч, для цианобактерий в два раза меньше – 14.08 ч. Результаты фактически совпадают с теми, которые мы вычислили для популяций в природных условиях: 10.0-15.6 – для цианобактерий, 16.7-24.0 ч – для диатомей (табл. 27, раздел 3.4). По литературным данным время генерации цианобактерий в культуре от 5-14 (Antarikanonda, Lorenzen, 1982) до 24 ч (Saxena, 1981), в природных условиях фитопланктонные цианобактерии могут иметь время генерации 19 ч (Renk et al., 1985), почвенные – в пределах 12.7-16.2 ч (Liu Yongding, Li Shanghao, 1989).

Дальнейший анализ полученных результатов показал, что в процессе формирования ФМС происходит значительное упрощение структуры сообщества (табл. 46). В качестве показателя сложности сообщества был выбран индекс Шеннона (D): $D = -e p(i) \log_2 p(i)$, где p – вероятность. Чем больше индекс по абсолютной величине, тем сложнее структура сообщества.

В описанном ФМС существует довольно высокая отрицательная корреляция ($r = -0.750$) между биомассой и степенью сложно-

**Изменение структуры сообщества почвенных фототрофов
в процессе формирования «цветения» почвы**

Время, сутки	Процентное содержание фототрофов			Д
	зеленые водоросли	диатомеи	цианобактерии	
1	2.09	0.345	97.57	0.1795
3	0.13	0.049	99.819	0.0205
6	0.0686	0.06789	99.861	0.0164
9	0.01206	0.0213	99.9666	0.0046

сти сообщества (табл. 47). Эта зависимость носит линейный характер и описывается уравнением регрессии: $Y = -5.858X + 0.129$, где Y – разнообразие, X – биомасса.

Снижение видового разнообразия в ходе аутогенной сукцессии при непосредственном определении флористического состава ФМС отмечают как для фитопланктонных сообществ (Agusti, Duarte, 1991), так и для напочвенных (Перминова, 1987).

На 10-е сутки существования ФМС популяции почвенных фототрофов в своем развитии, пройдя лаг-фазу и экспоненциальную, вышли на стационарную фазу роста. Дальнейшее нарастание плотности и биомассы происходит за счет абсолютного доминирования группы цианобактерий. Но поскольку видовое разнообразие резко снижается, то ФМС, несмотря на растущую биомассу, становится менее устойчивым. Возможно, и в природных условиях причины исчезновения «цветения» почвы не только в изменении абиотических факторов и деятельности альгофагов, но и в снижении видового разнообразия сообщества перед началом следующего этапа сукцессии – перехода аутогенной сукцессии в сезонную, когда резко меняются доминанты.

Анализ результатов данного опыта показывает возможность обнаружения трансформации сообщества в ходе сукцессии без полной инвентаризации его видового состава, а с использованием такого параметра, как количественные отношения между крупными систематическими группами фототрофов, формирующих «цветение» почвы. Полученная информация указывает на усиление монофикации сообщества по мере нарастания его биомассы в ходе аутогенной сукцессии.

Таблица 47

**Зависимость сложности
сообщества от его биомассы
(степень разнообразия)**

Время, сутки	Биомасса, мг/см ²	Д (бит)
1	1.4	0.1795
3	6.8	0.0205
6	16.4	0.0164
9	25.5	0.0046

Но все-таки попытки описать структуру сложного сообщества одним- единственным показателем типа видового богатства, разнообразия или выравненности не состоятельны из-за потери при этом очень большого количества ценной информации (Бигон и др., 1989, т. 2).

Совокупность примененных нами методов позволила выделить в развитии сообществ при «цветении» почвы четыре сериальные стадии.

1. Независимое развитие видов друг от друга, фактический нейтраллизм, что наблюдается на обнаженной, увлажненной почве, представляющей для данной группы фототрофов своеобразный экологический вакуум. Становление наземного сообщества происходит за счет внутрпочвенного пула клеток. Интенсивность и скорость формирования ФМС определяется и прогнозируется величиной этого пула. Чем больше запас клеток в почве, тем с большей скоростью происходит нарастание плотности клеток в наземных ФМС. При искусственном разрушении пленок и инициации «цветения» такой почвы в модельных опытах его можно наблюдать уже через сутки.

2. По мере размножения клеток и их пространственного сближения сначала проявляется эффект взаимного стимулирования группировок, что может быть связано с несколькими причинами: предоставление «убежища» для одноклеточных, выделение экзо-метаболитов, содержащих как питательные вещества, так и стимуляторы роста. Это стадия высокой сопряженности в развитии группировок и видов.

3. С возрастанием интенсивности физических и метаболических (биохимических) контактов водорослей и цианобактерий друг с другом растет напряженность конкурентных отношений. Выделяемые организмами метаболиты практически мгновенно действуют на партнеров. Поэтому сообщество с высокой сопряженностью видов и группировок недолговечно. Происходит дифференциация экологических ниш группировок, что обеспечивает становление и стабилизацию сообщества на определенном уровне видового насыщения. Наблюдаемая на третьей стадии структура ФМС соответствует модели геометрического распределения обилия видов.

4. Верхний предел развития популяций может определяться перекрыванием экологических ниш вследствие дальнейшего нарастания биомассы сообщества за счет абсолютного доминирования одного или немногих видов. Происходит снижение видового разнообразия и, вероятно, вследствие этого уменьшение прочности сообщества (Пианка, 1981), которое достигает своей климаксовой стадии и разрушается. На его месте возникает новое, с новыми доминантами. Происходят повторяющиеся сезонные сукцессии, в

ходе которых компоненты наземных ФМС распределены в пространстве и во времени с определенной закономерностью.

Такая временная гетерогенность способствует периодическому процветанию в различные сроки различных групп водорослей и цианобактерий за счет изменения их конкурентных преимуществ. Последние возникают в ходе неравномерного потребления из почвы элементов минерального питания высшим растением, что приводит в конечном итоге к осенней вспышке размножения цианобактерий, не чувствительных к нехватке азота. Применяемые минеральные и органические удобрения меняют баланс питательных веществ в почве и изменяют циклический ход сезонной сукцессии (Панкратова и др., 1989; Панкратова, Домрачева и др., 1994).

Хотя в природных условиях ход сукцессий возобновляется ежегодно, любой из этапов может быть сжат, растянут или ликвидирован совсем при действии возбуждающих факторов, к которым в экосистемах относятся агрохимикаты, в первую очередь, удобрения (глава 6).

4.6. Связь аутогенных и сезонных сукцессий

Сезонные сукцессии отмечены для фототрофов, населяющих водные и почвенные экотопы. Закономерную смену видового состава по сезонам объясняют разными причинами. В частности, для водных местообитаний одним из главных факторов, приводящих к сезонным сукцессиям, считают изменение концентрации биогенов (Гусева, 1965; Федоров, 1973; Smiech et al., 1984; Bodeanu et al., 1985; Pereira, 1985; Sommer, 1985, 1993; Pieterse, Rohrbeck, 1990; Davey, Rothery, 1992).

В качестве других причин, объясняющих ход сезонных сукцессий, например, при сдвиге доминирования в эвтрофных прудах от эукариотных водорослей к цианобактериям, выдвигают конкуренцию за питательные вещества и выедание беспозвоночными (Sterner, 1989).

На возникновение и ход сезонных сукцессий водорослей и выход отдельных групп на доминирующее положение в альгоценозах водоемов большое влияние оказывают как абиотические, так и биотические факторы (Козицкая, 1989, 1991). Из числа абиотических основную роль для фитопланктона играют свет и температура. Среди биотических факторов важное значение принадлежит темпу размножения.

Говоря о наземных ФМС, Э.А. Штина (1986) сукцессии при «цветении» почвы объясняет различной стратегией доминирующих видов. Так, весеннее «цветение» на пашне вызывается разви-

тием водорослей-эксплерентов (одноклеточных зеленых и желтозеленых), обладающих низкой ценозообразующей мощностью, но способных очень быстро захватывать освобождающуюся территорию. Осеннее «цветение» происходит за счет азотфиксирующих синезеленых водорослей, которых автор относит к пациентам.

Наши многолетние наблюдения в различных полях севооборота разных агроэкосистем показали, что для сезонных сукцессий ФМС пахотных почв умеренной зоны характерна смена группировок, следующая за сезонной динамикой биогенов в почве, в первую очередь, азота, которая определяется их выносом из почвы высшим растением. Кроме того, существенное влияние оказывают агрометеорологические условия (разделы 3.2, 6.2.). Закономерной сменой группировок, которая повторяется из года в год, является последовательность: одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли (конец весны – начало лета) → нитчатые зеленые (конец весны – начало лета) → безгетероцистные цианобактерии (начало-середина лета) → гетероцистные цианобактерии (конец лета – осень). Полная реализуемость группового потенциала почвы (и/или видового) происходит только в ходе сезонной сукцессии (табл. 48).

Таблица 48

Сезонная динамика фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы (содержание группировок, %)

Группы фототрофов	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
Водоросли					
Зеленые одноклеточные	38.4	16.5	41.6	18.8	1.06
Зеленые нитчатые	51.0	74.4	26.7	14.8	1.46
Диатомовые	10.6	8.8	14.6	3.7	0.24
Цианобактерии					
Безгетероцистные	0	0	17.1	20.3	14.2
Гетероцистные	0	0	0	42.4	83.0

Однако ход сезонных сукцессий нарушается или они отстают, если режим биогенов в почве в течение длительного времени остается постоянным. Например, Е. М. Панкратова (Панкратова и др., 1989) показала, что при дробном внесении азотных удобрений под пшеницу в течение всего сезона доминантами в пленках «цветения» остаются виды зеленых водорослей (табл. 49).

Известен случай многолетнего «цветения» почвы, вызванного эвгленовыми, на месте хранения минеральных удобрений (Антипина, 1979).

Таблица 49

**Влияние дробного внесения азотных удобрений (N140)
на развитие фототрофов в пленках «цветения»**

Вариант опыта	Доминирующие группы
1. 40% – в предпосевную культивацию, 30% – в фазу кущения, 30% – в фазу выхода в трубку	Зеленые водоросли: виды <i>Chlorella</i> , <i>Chlorococccum</i> , <i>Chlorhormidium</i>
2. 60% – в предпосевную культивацию, 40% – в фазу кущения	Те же
3. 100% – в предпосевную культивацию	Те же
4. Без удобрений	Цианобактерии: виды <i>Cylindrospermum</i>

Длительное внесение минеральных удобрений также нарушает ход сезонных сукцессий. При этом структура популяций в наземных ФМС различается в зависимости от доз вносимых удобрений (табл. 50).

Таблица 50

**Структура наземных фототрофных микробных сообществ
на 11-летнем стационаре (конец июля)**

Вариант	Группы фототрофов, % от численности				
	Водоросли			Цианобактерии	
	зеленые одно- клеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	безгетеро- цистные	гетеро- цистные
Без удобрений	18.8	14.8	3.7	56.5	6.2
N60P120K120	32.2	35.2	4.2	24.7	3.7
N120P120K120	28.9	62.4	2.0	6.7	0
N180P120K120	18.8	78.8	2.4	0	0

Однотипный характер «цветения» почвы отмечали также при отсутствии связанного азота на песчаных отложениях при круглогодичном доминировании гетероцистных цианобактерий (Костилов, 1989) на полях орошения из-под свиного комплекса с постоянным притоком навоза и навозной жижи (Малышева, 1992). Из-за высокой трофности и сапробности «цветение» почвы во все сезоны обуславливалось за счет безгетероцистных цианобактерий.

Если же ход сезонных сукцессий не осложняется антропогенными факторами, то изменение видового состава ФМС происходит даже в пределах ее отдельных циклов, несмотря на наличие устойчивых доминантов, в сообществе получают возможность развиваться все новые и новые виды. Т.А. Работнов (1994), анализируя эволюцию растительных сообществ, назвал отдельные виды растений,

которые выработали определенный ритм сезонной вегетации, феноритмотипами, а сформированные из них фитоценозы, ценозами с сезонно-сменным состоянием. Под это определение вполне попадают ФМС, развивающиеся на почвах, не перегруженных агрохимикатами.

Мы уже отмечали, что в периоды повышенной влажности «цветение» почвы может непрерывно продолжаться очень долго (более двух месяцев). Таким годом, удачным для наземных фототрофов, был 1987 г. Определение полного флористического состава пленок «цветения» с доминированием *Cylindrospermum licheniforme* (раздел 3.4) проведено дважды: в августе и сентябре под двумя культурами – овсом и ячменем (табл. 51).

Таблица 51

Состав фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы

Дата	Возделываемая культура	
	овес	ячмень
20.08	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>Cylindrospermum licheniforme</i> 2. <i>Nostoc sp.sp.</i> 3. <i>Oscillatoria sp.</i> 4. <i>Oscillatoria brevis</i> 5. <i>Phormidium sp.</i> 6. <i>Ph. Autumnale</i> 7. <i>Plectonema sp.</i> 8. <i>Chlorhormidium flaccidum</i> 9. <i>H. amphioxys</i> 10. <i>Navicula mutica</i> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>C. licheniforme</i> 2. <i>Phormidium autumnale</i> 3. <i>Ph. corium</i> 4. <i>Plectonema sp.</i> 5. <i>Chlamydomonas sp.</i> 6. <i>Chlorhormidium flaccidum</i> 7. <i>Hantschia amphioxys</i> 8. <i>Nitzschia palea</i>
15.09	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>C. licheniforme</i> 2. <i>C. catenatum</i> 3. <i>C. muscicola</i> 4. <i>Anabaena variabilis</i> 5. <i>Schizothrix sp.</i> 6. <i>Ph. autumnale</i> 7. <i>Oscillatoria sp.</i> 8. <i>Ch. Flaccidum</i> 9. <i>Coccomyxa solarinae</i> 10. <i>Chlorococcum sp.</i> 11. <i>Chlamydomonas sp.</i> 12. <i>Cylindrocystis crassa</i> 13. <i>Mesotaenium endliherianum</i> 14. <i>Mesotaenium degreyi</i> 15. <i>Pinnularia intermedia</i> 16. <i>P. borealis</i> 17. <i>H. amphioxys</i> 18. <i>Tribonema sp.</i> 	<ol style="list-style-type: none"> 1. <i>C. licheniforme</i> 2. <i>C. catenatum</i> 3. <i>C. muscicola</i> 4. <i>Anabaena variabilis</i> 5. <i>Nostoc edaphica</i> 6. <i>Ph. autumnale</i> 7. <i>Ch. flaccidum</i> 8. <i>Chlamydomonas sp.</i> 9. <i>H. amphioxys</i>

В обоих случаях неизменными оставались доминанты. Среди других фототрофов происходила замена одних видов другими, хотя число видов в более старых сообществах возрастало. Так, в августе в ФМС, сформированных на почве под овсом, выявлено 10 видов, а в сентябрьских пленках их численность возросла до 18. Аналогичны показатели видового обилия в разрастаниях под ячменем: восемь видов в августе, 12 – в сентябре. В то же время во внутрипочвенных комплексах в оба срока флористического анализа число видов было одинаковым и значительно превышающим видовое обилие наземных ФМС: 39 видов в почве овсяного поля, 38 – в почве ячменного поля. Следовательно, коэффициент видовой реализации наземных ФМС овсяного поля составил в августе 25.6%, в сентябре – 46.1%, для ФМС ячменного поля эти показатели – 21.0 и 31.6% соответственно. Особенно наглядно повышение коэффициента реализации флористического потенциала проявляется в усилении доли азотфиксаторов в сентябре и появлению под овсом таких влаголюбивых форм Chlorophyta, как виды *Mesotaelium* и *Cylindrocystis*.

Скоротечность жизни микрофототрофов приводит к очень быстрому протеканию сукцессий и ежегодному возобновлению циклов, т.е. для ФМС характерен циклический ход сезонных сукцессий. Вероятно, именно для ФМС наиболее подходит концепция континуума фитоценозов, которая отрицает смену одного сообщества другим. Эта концепция рассматривает сукцессию как временной континуум с более или менее независимым распределением видов по градиенту времени. Основной моделью смены растительности в ходе сукцессии являются марковские цепи, где каждая последующая фаза зависит только от предыдущей, а не от всей прошедшей ранее сукцессии (Миркин, Наумова, 1984). Пример длительно существующих ФМС «цветения» почвы с возрастающим видовым разнообразием не оставляет места в сезонных сукцессиях какой бы то ни было важной роли почвенных беспозвоночных. В то же время фактор выедания очевиден в сезонных сукцессиях фитопланктонных сообществ (Lewis, 1977; Glibert et al., 1985; Palmer, Sideman, 1988).

В наземных ФМС беспозвоночные выступают как регуляторы ЧК в ходе суточной динамики фототрофных популяций.

В процессе сезонных сукцессий наземных ФМС, не осложненных или не упрощенных антропогенными факторами, вероятно, именно доминирующие группировки в ходе аутогенной сукцессии приводят к такому изменению биотопа, что делает неблагоприятным существование самих доминантов. Например, стремительное исчезновение с доминирующих позиций раннесукцессионных видов, таких как *Chlorhormidium flaccidum*, связано не только с ак-

тивным потреблением из почвы азота при вегетации высшего растения, но азот исчезает в тех локусах, где развивается только хлорхормидиум. Доказано, что в фикосфере нитчатых зеленых водорослей чрезвычайно высока активность денитрифицирующих бактерий, что вызывает ускоренную потерю азота из почвы (Kimura, 1990). В фикосфере цианобактерий денитрификация мала. В свою очередь, цианобактерии не конкурентоспособны по сравнению с зелеными водорослями, когда в почве много минерального азота. Более того, избыток нитратного или аммонийного азота ингибирует процесс прорастания спор гетероцистных цианобактерий (Gorzo, 1987).

Аутоингибция и элиминация доминирующей популяции неизбежно приводят к снижению ее численности и сезонной смене доминантов, т.е. налицо переход аутогенной сукцессии в сезонную.

Характерной особенностью сезонных сукцессий ФМС является неоднократное достижение за сезон климаксного состояния, если рассматривать климакс как динамическое состояние, самовозобновляющееся по составу, даже если это достигается в результате регулярных циклов изменений (Рикфлес, 1979). Но поскольку наземные ФМС пахотных почв ежегодно уничтожаются в результате перепахки почвы, ее промерзания и т.д., то все климаксы можно рассматривать как преходящие циклоклимаксы. Создается регулярный ежегодный цикл воссоздания наземных ФМС на голый почве, которая внутри себя несет все зачатки будущих преходящих сообществ с их доминантами: одноклеточные зеленые – нитчатые зеленые – безгетероцистные цианобактерии – азотфиксирующие цианобактерии. Именно их размножением заканчивается сезон «цветения» почвы в умеренной зоне.

Внутри каждого цикла ФМС проходят несколько стадий (раздел 4.3).

Безусловно, абсолютизировать любые схемы очень опасно. В конкретных условиях на доминирующую позицию и в аутогенных, и в сезонных сукцессиях может выдвинуться любой фактор: межвидовая конкуренция, внутривидовая конкуренция, дефицит влаги и территории, деятельность альгофагов, антропогенные воздействия. Но все-таки собранная нами информация позволяет проследить определенные закономерности в альго-цианобактериальных сукцессиях при «цветении» почвы, и с этих позиций относиться к наземным группировкам фототрофов как к сообществам.

Главной же особенностью любого фототрофного сообщества является его способность к созданию первичной продукции. Именно функционированию ФМС как автономных фототрофных систем посвящена следующая глава.

Глава 5 ПРОДУКТИВНОСТЬ НАЗЕМНЫХ ФМС

Водоросли и цианобактерии как организмы с коротким жизненным циклом, в отличие от высших растений, обладают высокой скоростью самовозобновления. Поэтому значения одномоментной биомассы почвенных и водных ФМС во много раз меньше, чем их продуктивность. На основании ежесуточных определений биомассы водорослей в биогенном горизонте почвы доказали, что годовая продукция составляет от 720 до 32 000% от одномоментной биомассы (Домрачева, 1974а и б; Штина, Домрачева, Некрасова, 1975).

Эти показатели близки к показателям фитопланктона, где годовая продукция составляет до 40 000% от одномоментной биомассы (Богоров, 1971).

5.1. Определение продуктивности ФМС

Наибольшая сложность при определении продукции ФМС возникает при выборе метода для определения этого показателя. Если для фитопланктонных сообществ процесс отработан в достаточной степени, и при использовании кислородного или радиоуглеродного методов исследователи получают результаты, сопоставимые для разных биомов Земли, то в отношении почвенных фототрофов как в глубинных комплексах, так и на поверхности почвы при ее «цветении», вопрос не решен однозначно. Не унифицированы даже единицы выражения продукции. Не проводилось параллельного определения ежесуточной биомассы и объема выделяемых экзометаболитов. Безусловно, общее уравнение продукции допускает несколько возможных методов измерения первичной продуктивности естественных местообитаний (Рикфлес, 1979). Поглощение диоксида углерода и минеральных питательных веществ, продукция растительной биомассы и выделение кислорода – все эти величины пропорциональны. В случае почвенных фототрофов достоинства и недостатки различных методов определения продукции проанализированы в сводках (Хазиев, Кабиров, 1986; Зенова, Штина, 1990). Поэтому мы не будем останавливаться на них подробно.

Приведем некоторые примеры, показывающие размеры накопления органического вещества микрофототрофов за определенный период.

Так, для глубинных комплексов фототрофов было показано, что величина продукции водорослей зависит от времени генерации. По данным ежедневных наблюдений время генерации в при-

родных благоприятных условиях в слое почвы 0-5 см для водорослей колебалось от 11.3 до 60 ч (Домрачева, 1974а). При вычислении продукции, как суммы достоверных приростов биомассы за сутки, при ежедневном определении, количество вновь образовавшегося органического вещества может даже в этом слое достигать до 107 кг/га за месяц в дерново-подзолистой почве. Продукция за вегетационный сезон колеблется от 54-90 до 180-642 кг/га в зависимости от конкретных метеорологических и других условий (Домрачева, 1974а и б).

Определение продукции фототрофов в наземных разрастаниях показывает значительную вариабельность полученных результатов. Эта вариабельность определяется как составом доминирующих фототрофов, так и географическим месторасположением района наблюдений. Например, в тундре продукция наземных ФМС с доминированием цианобактерий в сыром весе составила 205-288 кг/га со временем генерации 9-14-40-111 ч и временем оборота биомассы три-шесть дней (Перминова, 1980). В этой зоне продукция водорослей может достигать до 0.4% веса почвы (Перминова, Киприянов, 1981). В умеренной зоне максимальное значение продукции, рассчитанной исходя из суммарной (за месяц) величины накопления азота цианобактериями, – 504.4 кг/га (Панкратова, 1981, 1987; Панкратова и др., 1991).

Определение продукции фототрофов с доминированием цианобактерий по приросту биомассы в трех степных районах с мая по август выявило время оборота биомассы от 2.5 до семи дней и максимальную сезонную продукцию в сыром весе 1133 г/м² (Шушueva, 1984).

Продукция водорослей в моховых сообществах ирландских болот сопоставима с продукцией мхов (Moore et al., 1975). Продукция водорослей засоленных маршей Новой Англии за год составляет около 20% от продукции трав марша (Baird, 1987). В некоторых травянистых системах умеренной зоны установлено, что доля водорослей может составлять около 2% общей продукции (Bell, Sommerfield, 1987).

Определение отдельных таксонов фототрофов также показывает значительную вариабельность этого показателя. Например, месячная продукция *Hantzshia amphyoaxis* составляла под озимой пшеницей 45.7 кг/га, под яровой пшеницей – 282.3, на залежи – 11.5-22.2 (Кабиров, 1988). На долю этой диатомеи приходилось от 3 до 26% общей численности и от 6 до 78% биомассы альгосинузии. Время оборота биомассы колебалось в пределах 2-6-8.6 суток, а скорость ее обновления варьировала от 0.9 до 9.5 кг/га в сутки.

Nostoc, изолированный из почвы, выращивали и снова инокулировали в почву в количестве 0.2 кг/га. За 66 дней биомасса

Nostoc увеличивалась в 395 раз (до 79 кг/га сухого вещества). Средняя продуктивность составила 0.12 г/м²/день (Reynaud, Metting, 1988).

При исследовании ежемесячной продукции *Nostoc commune* в пяти сообществах выявлены достоверная положительная корреляция с полевой влажностью, температурой воздуха, подвижным фосфором; отрицательная корреляция с покрытием растений и подстилкой (Кузяхметов, 1989). При дисперсионном анализе действия десяти факторов установлено, что в их суммарном влиянии на продуктивность водорослей ведущее место занимает проективное покрытие растительности и подстилки. Большие значения продукции были получены для площадок с проективным покрытием не выше 75% и подстилки 10-15%. Максимальная продукция ностока выявлена в сообществах, где сухая ветошь и подстилка были сожжены весной. Освободившиеся при сжигании биогенные элементы стали доступными для ностока, что и явилось причиной высокой продукции цианобактерий в данном сообществе в течение всего сезона. Количество продукции колебалось в разных сообществах (в мг абсолютно-сухой биомассы/м²) за вегетационный период от 419 до 21 402. Продукция наземной массы высших растений на площадках, расположенных рядом с учетными, составила 242-533 г/м².

В холодно-сухих почвах плато Колорадо *Nostoc commune* покрывал до 70% поверхности и создавал до 95% биомассы в местах без высшей растительности (Belnap, Gardner, 1993). Сухой полисахаридный материал цианобактериальных чехлов прикреплялся к поверхности частиц всех типов почвы и субстрата и связывал их. При увлажнении чехлы и живые нити адсорбировали воду в количестве, восьмикратно превышающем сухую массу. Разбухшие корочки не мешали корням сосудистых растений проникать через них. Уровни N, P, K, Fe, Ca и Mg были выше у растений, росших на почвах, покрытых корочками, по сравнению с почвами, где они отсутствовали. Предполагаемый механизм обогащения почвы минералами авторы связывают с удержанием и связыванием их полисахаридами, экскретруемыми цианобактериями.

Приведенный выше пример показывает, что наземные микротофотрофы не только создают сами первичную продукцию, и но стимулируют первичный продукционный процесс сосудистых растений за счет обогащения среды биогенными элементами.

Э.А. Штина (1984), сравнивая коэффициент аккумуляции биомассы в различных экосистемах, показала, что его величина (отношение биомассы к продукции) колеблется от одного-двух в травяных биоценозах до 20-50 в смешанных лесах. Средний показатель для суши – 10. У фитопланктона он равен 0.003. У почвен-

ных водорослей всегда меньше: 0.12-0.4. Для почвенных водорослей этот коэффициент всегда на один-три порядка выше, чем у высших наземных растений.

На величину продукции оказывают влияние различные факторы. В частности, продуктивность коррелирует с объемом клеток (Садчиков, 1997; Shimmel, 1982). Мелкоразмерные формы, несмотря на низкие биомассы, обладают более высокими показателями удельной продукции по сравнению с крупными формами.

Доказана коррелятивная зависимость между продукцией и ЧК фототрофов, интенсивностью света, температурой и влажностью (Shimmel, Darley, 1985), рН и концентрацией NO_3 (Lotfi, 1990), совместным действием температуры и флуктуаций солнечной активности (Mallin, 1994).

Существует связь между первичной продукцией фототрофов и бактериальной продукцией. На создание продукции гетеротрофных бактерий может потребляться в среднем от 42 до 67% первичной продукции планктона (Robarts et al., 1994). Обычно наблюдается замедление (две-три недели) между установлением максимальной первичной продукции и последующим развитием максимальной бактериальной продукции. Считают, что это время необходимо, чтобы стал доступным углерод (Lovell, Konorka, 1985).

На примере водных форм нитчатых зеленых водорослей было показано, что их продукция расходуется следующим образом: деструкция – 15%, внеклеточные выделения – 26, выедание – 50, наблюдаемые разовые запасы биомассы – 8% (Величко, 1982).

В наших опытах по определению продукции наземных разрастаний первоначально был применен способ суммирования ежесуточных достоверных приростов биомассы, который впервые был использован при определении продукции внутрипочвенных водорослей (Домрачева, 1972). Точность данного метода считают довольно высокой, так как он опирается на точность определения биомассы фототрофов объемно-расчетным методом, который в достаточной мере апробирован и проверен (раздел 2.4). Для дополнительной проверки его точности в один из сроков наблюдений за динамикой фототрофов в пленках «цветения» параллельно определяли биомассу разрастаний методом сжигания (Резник, 1991) и объемно-расчетным методом. Полученные результаты составили 1.600 и 1.111 мг/см² соответственно. Налицо превышение показателей биомассы, полученной при сжигании поверхностных пленок над показателями расчетного метода в 1.4 раза, что можно объяснить учетом при сжигании доли выделяемых органических экзометаболитов, не учитываемых при определении объема клетки, т.е. по нашим данным в среду выделяется до 44% С, включенного в клетку при фотосинтезе. По литературным данным для вод-

ных форм этот показатель в среднем составляет до 43%, а в отдельные периоды – до 83 (Садчиков, 1997), для напочвенных растений – 50-89% (Паников, Емцев, 1989; Паников и др., 1989).

В целом, можно считать сопоставление результатов вполне удовлетворительным, так как, по крайней мере, объемно-расчетный метод вычисления продукции не приводит к завышенным показателям.

Преимущество определения продукции фототрофов путем суммирования суточных приростов биомассы сводится фактически к возможности дифференцированного ее определения у различных популяций в природных условиях, что недостижимо любыми другими методами.

Одним из сроков определения продукции фототрофов был выбран сентябрь, когда мощные разрастания фототрофов при непрерывном «цветении» в течение двух месяцев покрывали более 70% поверхности почвы. В наземных ФМС в этот период доминировали азотфиксирующие цианобактерии во главе с *Cylindrospermum licheniforme* (табл. 52).

Таблица 52

Месячная продукция различных групп фототрофов при «цветении» почвы, мг/см²

Группы фототрофов				Всего
Водоросли			Цианобактерии	
одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые		
1.216	2.510	1.446	6.694	11.866

Сравнение показателей одномоментной биомассы и продукции показывает, что продукция составляет от 283 до 8686% от одномоментной биомассы для одноклеточных зеленых водорослей; от 309 до 5229% для нитчатых зеленых; от 350 до 20 657% для диатомей; от 607 до 1869% для цианобактерий и от 458 до 1129% суммарной биомассы ФМС.

Месячная продукция фототрофов (не считая ее элиминации паразитами и хищниками и экскреции экзометаболитов) в указанный срок наблюдения составила приблизительно 831 кг/га с учетом степени покрытия.

Следовательно, роль органического вещества наземных фототрофов оказывается весьма значительной, если мы переходим от рассмотрения одномоментных показателей биомассы ФМС к его продуктивности за определенный период.

Если в диффузных внутрпочвенных комплексах роль фототрофов как первичных продуцентов может быть в какой-то степени поставлена под сомнение из-за дефицита света и создания части

продукции за счет гетеротрофного питания, то в наземных разрастаниях основная роль фотосинтеза в создании продукции бесспорна. Поэтому следующая задача нашего исследования – определить сопряженность параметров фотосинтеза и структурной организации ФМС.

5.2. Сопряженность параметров фотосинтеза и структурной организации ФМС

В условиях наземного существования световая фиксация диоксида углерода является основной формой углеродного питания водорослей и цианобактерий, несмотря на их способность облегченного перехода к усвоению иных, органических источников углерода. При гетеротрофном метаболизме фототрофов могут быть использованы органические вещества различной степени сложности, добавленные в среду искусственно или имеющиеся в среде (Кузьменко, 1981). При этом у таких фототрофов, как цианобактерии, мембраны тилакоидов обладают не только фотосинтетической, но и респираторной активностью (наличие в них цитохромоксидазы) в условиях гетеротрофного роста (Iwano et al., 1994). Доля гетеротрофного роста в общем метаболизме зависит как от физиологического состояния клетки, так и от внешних условия (Федоров и др., 1988). Многие микроводоросли способны в ходе жизнедеятельности менять экологический тип жизненной стратегии, что выражается в изменении соотношения доли автотрофной и гетеротрофной ассимиляции углерода. При этом часто синтезированное на свету и выделенное клетками наружу в чехлы или слизь органическое вещество, когда отсутствует фотосинтез, снова поглощается ими (Сакевич, Беспалько, 1994; Ernst et al., 1987). В этом кроется биологический смысл процессов выделения и ассимиляции метаболитов микроводорослей: среда обитания служит для них местом накопления веществ.

Сходство в протекании фотосинтетических реакций микрфототрофов и высших растений очень велико, но имеются существенные различия, обусловленные эволюционным разнообразием фотосинтетических пигментов, запасных питательных веществ, механизма поглощения и транспорта питательных веществ (Саут, Уиттик, 1990).

Физиология фотосинтеза различных систематических групп прокариотных и эукариотных водорослей изучена сравнительно слабо. Практически не разработаны представления об особенностях протекания фотосинтеза в природной среде в условиях наземного существования ФМС. Это связано как с методическими труд-

ностями, так и со слабой изученностью процесса функционирования наземных фототрофных микробных ценозов в целом.

Достоверно установлено, что у одноклеточных зеленых водорослей, в частности, р. *Chlorella*, интенсивность фотосинтеза падает с ростом плотности культуры и ее старением (Воробьева и др., 1979). На интенсивность фотосинтеза значительное влияние оказывают биогенные элементы. В условиях нехватки азота или фосфора наблюдаются снижение квантового выхода фотосинтеза, уменьшение количества комплексов фотосистем 1 и 2, инактивация части реакционных центров фотосистем (Кривальска и др., 1976; Арутюнян и др., 1984). Для водорослей экспериментально доказана связь нитратредуктазы и фотосинтеза. Показано, что на восстановление нитратов расходуется до 20% энергии, генерируемой при фотосинтезе. Ассимиляция аммония осуществляется как за счет запаса эндогенных продуктов, так и за счет вновь образовавшихся продуктов фотосинтеза (Павлова и др., 1994; Raine, 1983; Larsson et al., 1985).

Интенсивность фотосинтеза одноклеточных зеленых водорослей оказывает влияние на скорость выделения и количество органического вещества экзометаболитов. Чем полнее используется клеткой образованное соединение, тем меньше выделяется в среду органических веществ и, наоборот, повышается внутриклеточная концентрация какого-либо вещества. В условиях, оптимальных для фотосинтеза, обеспечивающих максимальную скорость роста, выделение органических веществ минимально – в пределах 0.5-3.0% фиксированного углерода (Максимова, 1979). Присходит совпадение времени удвоения количества клеток и ассимиляции CO_2 (Романенко, 1988).

Реакция зеленых нитчатых водорослей на несбалансированный состав минеральных элементов проявляется в подавлении интенсивности фотосинтеза, нарушении пигментного комплекса, поглощения минеральных солей клетками (Мережко и др., 1991). Доказано, что зеленым нитчатым водорослям присущ фотопериодизм. С ним связывают прирост клеточного материала в процессе фотосинтеза на свету и деление клеток, осуществляемое в темноте. При повышении биомассы может наблюдаться снижение интенсивности фотосинтеза, так как ухудшаются условия освещения. Интенсивность фотосинтеза нитчатых зеленых водорослей изменяется в течение дня, обычно возрастающая с утра и снижаясь в вечерние часы вплоть до нуля (Величко, 1982).

Фотопериодизм обнаружен и у диатомовых водорослей, что проявляется в характере прорастания спор (Admiraal et al., 1984; Eilertsen et al., 1995). Отмечается также, что у диатомей скорость фотосинтеза при световом насыщении зависит от отношения пло-

щади поверхности к объему клетки. Мелкие клетки имеют более высокие значения скорости фотосинтеза (Taguchi, 1976).

Эта же закономерность подтверждена и на других одноклеточных водорослях: чем больше клетка, тем меньше скорость роста, скорость дыхания и интенсивность фотосинтеза (Banse, 1976).

Установлено не только у водорослей, но и у цианобактерий, что чем меньше диаметр клеток, тем выше скорость включения углерода при фотосинтезе (Erdmann, Schiwer, 1985). Предполагается, что отношение поверхности к объему в колониях цианобактерий может быть косвенным фактором, регулирующим процессы азотфиксации и фотосинтеза. Толщина колоний может быть причиной увеличения сопротивления диффузии O_2 или CO_2 , или от мест фотосинтеза и азотфиксации, а также причиной ослабления светового потока (Dodds, 1989).

Фотосинтез цианобактерий сходен с C_3 -типом фотосинтеза высших растений, у которых начальное карбоксилирование осуществляется при участии рибулезодифосфаткарбоксилазы. Этот фермент у цианобактерий локализован во включениях клетки – карбоксисомах, количество которых возрастает при низкой концентрации в среде диоксида углерода (Turpin et al., 1984).

Доказано наличие тесной взаимосвязи между фотосинтезом и азотфиксацией. При снижении азотфиксирующей активности выделение кислорода намного ниже (Chen Yin, Fang Da-Wei, 1986). В свою очередь, при увеличении концентрации CO_2 в воздухе до 1% значительно возрастает скорость роста многих азотфиксирующих цианобактерий (Чан Ван Ни, 1990). Регистрацию нитрогеназной активности в темноте считают доказательством того, что «восстановительная сила», первоначально генерируемая в процессе фотосинтеза, может в клетках запасаться и впоследствии использоваться в процессах гетеротрофного метаболизма (Bautista, Paerl, 1985).

Существуют необычные ассоциации *Nostoc parmelioides* видов двукрылых. В этих ассоциациях с личинками колонии *Nostoc* обладают более высокой интенсивностью фотосинтеза, чем колонии того же вида цианобактерий без личинок. В ассоциациях морфология колоний *Nostoc* под влиянием личинок изменилась таким образом, что это позволило лучше использовать солнечную энергию. Дыхание личинок увеличивало концентрацию CO_2 в пределах колонии и возможность для его фиксации. Выедание стареющих или мертвых клеток также стимулировало увеличение интенсивности фотосинтеза на единицу массы цианобактерий. Предполагается, что возможная дополнительная добавка элементов питания от личинки в ассоциации может увеличить интенсивность фотосинтеза *Nostoc* (Ward et al., 1985).

Несмотря на прокариотный тип строения клетки у цианобактерий и отсутствие классических пластид, на интенсивность фотосинтеза у этой группы организмов влияют те же факторы, что у других автотрофов: температура, свет, влажность, условия минерального питания, плотность хлорофилла (Witton, Sinclair, 1975; Livingstone et al., 1984). Правда, есть и некоторые особенности. Например, цианобактерии чрезвычайно чувствительны к условиям увлажнения. В обезвоженных цианобактериальных матах после помещения в воду скорость фотосинтеза восстанавливается до прежнего уровня за 10 мин. (Hawes et al., 1992). Особенно чувствительны к влаге цианобактериальные разрастания в аридных зонах и на скалах, когда периоды фотосинтеза ограничиваются короткими периодами достаточной гидратации, но при этом содержание хлорофилла в корочках цианобактерий может достигать 1/4 содержания хлорофилла в лишайниках (Cubit, 1984; Lange et al., 1992).

При исследовании влияния интенсивности света на интенсивность фотосинтеза цианобактерий установлено, что спектральный состав проникающего света имеет значение для локализации очагов массового размножения цианобактерий. Особенности освещения, складывающиеся под пологом разных растений, пульсация и мозаичность световых потоков под кронами деревьев, наличие под травянистыми растениями только малоценных для фотосинтеза цианобактерий лучей создают крайне неодинаковые условия для светового роста цианобактерий в разных биотопах. Световая насыщенность и спектральная характеристика светопотока, достигающего поверхности почвы, определяются высшим растением и, в свою очередь, определяют характер наземных разрастаний цианобактерий.

Измерения в полевых условиях показали, что с увеличением интенсивности света фотосинтез и азотфиксация возрастают сначала пропорционально, а затем медленнее, чем интенсивность освещения, до некоторой максимальной величины. При высоком уровне освещения физиологическая активность цианобактерий снижается (Панкратова, 1987).

Даже при длительном темновом периоде многие цианобактерии продолжают синтезировать фотосинтетические пигменты и мембраны. Способность к кислородному фотосинтезу восстанавливается через несколько часов после экспозиции на свету и в кислороде (Noare et al., 1977).

Результаты, полученные на чистых культурах, указывают, что цианобактерии, растущие в темноте в бескислородном слое в течение 10 лет, могут восстанавливать кислородный фотосинтез в пределах нескольких часов после экспозиции в аэробных условиях на свету (Jorgensen et al., 1988).

Однако резкое чередование высокой и низкой интенсивности освещения приводит к прекращению роста культур цианобактерий и лизированию клеток. Предполагается, что резко меняющийся световой режим может быть одной из причин, предотвращающих массовое «цветение» цианобактерий в природе (Collins, Voglen, 1982).

При непрерывном культивировании цианобактерий со световым периодом разной продолжительности показано, что максимальный фотосинтез был при таких фотосинтетических параметрах, которые отражали увеличение содержания пигментов. Утилизация фотосинтезирующими клетками света была максимальной при световом периоде 8 ч и меньше. Количество синтезированного протеина было равным на свету и в темноте при световом периоде больше 8 ч (Post et al., 1986).

Существует определенная зависимость между интенсивностью освещения, интенсивностью фотосинтеза и особенностями поглощения клетками минеральных и органических веществ. Так, при выращивании культур цианобактерий в условиях ограниченного освещения и лимитирования P и N можно увеличить скорость роста в ответ на увеличение радиации и концентрации азота. Минимально необходимая для роста концентрация азота увеличивается (Healey, 1985).

Культура *Nostoc muscorum*, растущая на разных источниках азота, содержала разное количество хлорофилла и протеина. NO_3^- -растущая культура аккумулировала максимальное количество хлорофилла и протеина. Минимальное содержание этих веществ было при росте на NH_4^+ . В то же время относительное количество протеина и хлорофилла оставалось постоянным во всех культурах (Bagchi et al., 1985). Хотя аммонийный ион наиболее энергетически выгодный источник азота, этот ион ингибирует фотосинтез.

Добавление органического вещества не сказывается на урожае клеток *Anabaena variabilis* в логарифмической фазе роста, но в период, когда в фотоавтотрофных условиях культура переходила в стационарную фазу или лизировалась (при высоких интенсивностях света), рост в фотогетеротрофных условиях продолжался и, в конечном итоге, биомасса клеток оказывалась выше (Гусев, Никитина, 1977). У этой же цианобактерии в темноте при гетеротрофном росте с фруктозой или глюкозой время генерации 36 ч, в фотоавтотрофных условиях – 11 ч (Wolk, Shaffer, 1976).

Во многих исследованиях отмечалось влияние температуры на интенсивность фотосинтеза. В частности, оптимум фотосинтеза у цианобактерий установлен при температуре 25 °C (Robarts, Zokary, 1987; Lennichan et al., 1994), хотя выделение O_2 обнаружено при 1-2°C (Lennichan, Dickson, 1989).

Доказана значительная роль в фотосинтетической активности водорослей и цианобактерий их сапротрофных партнеров по природным и искусственным ассоциациям. Например, устойчивость природных популяций водорослей во время «цветения» воды к высокой освещенности объясняют присутствием бактерий, которые, выделяя CO_2 в процессе дыхания, увеличивают величину отношения $\text{CO}_2:\text{O}_2$, так как в опыте показано, что нормальный рост цианобактерий при очень высокой освещенности поддерживается длительное время, если через суспензию пропускают 0.52% CO_2 (Krüger, Eloff, 1981). Результатом активного метаболизма гетеротрофного компонента в водорослевых разрастаниях (одноклеточные зеленые) является повышенная концентрация CO_2 (до 0.25-0.35%) в воздухе над «цветущей» почвой, что предотвращает лимитирование фотосинтеза у водорослей (Дедыш, 1990).

Определение интенсивности фотосинтеза у *Chlorella vulgaris* в чистой культуре и ассоциациях с актиномицетами показало, что скорость выделения O_2 в ассоциациях на 25.3% ниже, чем в чистой культуре. Скорость ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ в чистой культуре хлореллы значительно выше, чем скорость ассимиляции в ассоциации хлореллы со стрептомицетами (Зенова и др., 1990). Полученные данные свидетельствуют о том, что между хлореллой и стрептомицетами существует метаболическое взаимодействие, что приводит к изменению оптимальных режимов функционирования процесса фотосинтеза.

Искусственно созданная альго-бактериальная ассоциация при определении интенсивности фотосинтеза методами нестационарной кинетики обнаружила инерционность. Это выразилось в наличии двух локальных экстремумов на кривой динамики CO_2 . Локальный минимум после включения света обусловлен тем, что фотоассимиляция CO_2 запускается мгновенно, а дыхание бактерий-спутников остается малоинтенсивным до тех пор, пока в среде не накопятся экзометаболиты водорослей. Локальный максимум на кривой после выключения света обусловлен мгновенным прекращением фотоассимиляции на фоне высокой дыхательной активности гетеротрофов, окисления накопленных на свету экзометаболитов водорослей. Кажущаяся скорость фотоассимиляции оказывается равна всего 38% от истинной. Скрытая от наблюдателя часть продукционного процесса водорослей (синтез экзометаболитов) превысила половину суммарного фотосинтеза – 0.75 (Паников, 1992).

Практически оказалась неизученным вопрос о продуктивности фототрофных сообществ в условиях, складывающихся в реальной обстановке и, не в последнюю очередь, зависящий от агрогенной нагрузки.

Наша работа проведена в полевых стационарных опытах. Дерново-подзолистая среднесуглинистая почва 11-летнего стационара имела $pH_{\text{ккл}}$ 4.8, содержание гумуса 1.6%, P_2O_5 6-8 мг и K_2O 4-16 мг/100 г почвы. Исследовали варианты, в которых на фоне $P120K120$ вносили возрастающие дозы азота $N60$, $N120$ и $N180$ кг/га. Удобрения применялись в форме NH_4NO_3 , $Ca(H_2PO_4)_2$ и KCl .

Дерново-подзолистая остаточной карбонатной, тяжело суглинистая почва четырехлетнего стационара имела pH 6.7, содержание гумуса 1.8%, P_2O_5 16.3 и K_2O 15.2 мг/100 г почвы. Исследовали влияние трех способов обработки почвы – вспашки на глубину 20-22 см, отвального лущения и плоскорезной обработки (10-12 см) на фоне с $N60P60K60$, $N120P120K120$ и без внесения удобрений.

При исследовании фотосинтеза спектрально-изотопным методом образцы «цветущей» почвы площадью в 1 см^2 в количестве от 30 до 45 помещали в кассету экспозиционной полевой камеры (Панкратова, Вахрушев, 1971), из которой откачивался воздух и запускалась газовая смесь следующего состава: CO_2 – 1% с содержанием ^{13}C – 64.4-70.1 ат.%, O_2 – 21%, N_2 – 77%. Остаточное разрежение в камере 0.1 ат. Установка для определения фотосинтетической активности почвенных водорослей описана ранее (Сметанин, Резник, 1985). Экспозиция камеры *in situ* 24 ч, что предполагает сохранение естественного суточного хода инсоляции. После экспозиции кассета вынималась из камеры и образцы фиксировали при температуре $105^\circ C$ в течение 20 мин. и разделяли на два слоя – верхний, обогащенный фототрофами, и нижний – контрольный. К анализу почвенные образцы готовили общепринятыми методами (Аринушкина, 1970) и затем в смешанном образце определяли содержание общего углерода и концентрацию ^{13}C спектрально-изотопным методом (Лазеева и др., 1976). Избыток обогащения ^{13}C в образцах колебался от 0.08 до 0.15 ат.%. Расчет фиксированного углерода проводили по ранее опубликованной методике (Сметанин, 1985).

При исследовании фотосинтеза газовой хроматографическим методом использовали проточную экспозиционную камеру, представляющую собой герметизированную чашку Петри, приспособленную для пропускания через ее внутренний объем газовой смеси (Резник, 1991). В камеру помещали описанную выше кассету с образцами и устанавливали в водяной термостат с прозрачными стенками, что позволяло контролировать как температурный, так и световой режимы. Через внутренний объем камеры прокачивали воздух с известной концентрацией CO_2 . После прохождения через камеру поток воздуха направляли в дозатор хроматографа ЛХМ-8МД, модифицированный для высокочувствительного определения содержания CO_2 . За счет процессов продуцирования углекислого

газа почвой и фотосинтеза концентрация CO_2 в воздухе на выходе камеры отличалась от исходной. Измерения проводили после установления в камере режима динамического равновесия, когда концентрация CO_2 в выходном потоке становилась постоянной, что достигалось примерно через 20-25 мин. После начала эксперимента концентрацию CO_2 измеряли при освещении и затемнении камеры. Повторность определения – трехкратная. Разность скорости выделения CO_2 на свету и в темноте относили за счет фотосинтетической активности. Затем эту величину переносили либо на единицу площади образца, либо на биомассу микроорганизмов. Устройство установки для определения CO_2 -газообмена газово-хроматографическим методом полностью опубликовано (Маругин, Резник, 1983).

Для контроля полевых измерений интенсивность фотосинтеза изучали в модельных опытах с чистыми культурами зеленой водоросли и цианобактерии из коллекции кафедры ботаники физиологии растений и микробиологии ВГСХА. Для опытов брали почву в поле с контрольного варианта, которую стерилизовали автоклавированием. Навески почвы 80 г помещали в чашки Петри и увлажняли до 80% от полной влагоемкости. Культуры *Chlorhormidium flaccidum* шт. 247 и *Nostoc muscorum* шт. 21 выращивали в жидкой среде. Первую – на среде Громова с азотом, вторую – на той же среде с исключением азота. Месячные культуры гомогенизировали и равномерно наносили на поверхность почвы. Чашки экспонировали в люминистате в течение трех недель до появления равномерных газонов фототрофов. Затем в них вносили удобрения согласно схеме полевого опыта. Образцы почвы с двухмесячных газонов помещали в экспозиционную камеру для определения фотосинтеза.

Количественный учет водорослей и цианобактерий проводили методом прямого счета на мазках под микроскопом. Биомассу этих организмов определяли объемно-расчетным методом, принимая удельную массу за единицу. Метаболическую поверхность альгоцианобактериальных разрастаний вычисляли по формуле (Каменир, 1987), видоизмененной для наших целей: $S = aV^n$, где S – метаболическая поверхность совокупности клеток определенной таксономической группы в мкм^2 на 1 см^2 ; V – средний объем клетки данной группы фототрофов, мкм^3 ; a и b – аллометрические коэффициенты, равные 0.652 и 0.779 соответственно; n – численность клеток данной группы фототрофов на 1 см^2 «цветущей» почвы.

Общая метаболическая поверхность фотосинтезирующих микроорганизмов на 1 см^2 пленки «цветения» почвы определялась при суммировании метаболических поверхностей отдельных таксоно-

мических групп: $\check{S} = S_1 + S_2 + S_3 + S_4$ (16), где \check{S} – метаболическая поверхность фототрофов, $\text{мм}^2/\text{см}^2$; S_1, S_2, S_3, S_4 – метаболические поверхности групп: одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей (S_1), нитчатых зеленых (S_2), диатомовых (S_3) и цианобактерий (S_4). Как видно, полученная величина выражается в $\text{мм}^2/\text{см}^2$. При желании, зная площадь, занимаемую «цветением», можно пересчитать полученные цифры на кв. метр или гектар. Однако, учитывая контагиозность пятен «цветения» и вероятность значительной ошибки определения реальной площади покрытия почвы во время вегетации высшего растения, мы понимаем, что подобные пересчеты во многом спекулятивны, но полезны при определенных обобщениях.

Мы уже показали (главы 2, 3 и 4), что феномен «цветения» почвы постоянно наблюдается в агроэкосистемах умеренной зоны. При этом сезонные сукцессии приводят к значительному изменению структуры фототрофного микробоценоза (табл. 53). Так, пленки «цветения» дерново-подзолистой почвы 11-летнего стационара, где удобрения не вносились, в раннелетний период состоят только из эукариотных водорослей с доминированием зеленых нитчатых (свыше 70% об общей ЧК). В августе в доминанты выходят прокариотные фототрофы – цианобактерии (свыше 60%).

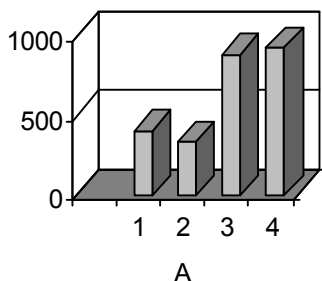
Таблица 53

Особенности структуры фототрофного микробоценоза при «цветении» дерново-подзолистой почвы, % от численности клеток

Срок наблюдения	Водоросли			Цианобактерии	
	одноклеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные
Июнь	16.5	74.7	8.8	0	0
Август	18.8	14.8	3.7	31.3	31.4

Сезонная динамика структуры фототрофных наземных ценозов в агрогенных системах может быть сильно модифицирована применением удобрений (рис. 23, В). Увеличение дозы азота сопровождается возрастанием доли зеленых водорослей до 98% от общей ЧК при N180 и резким уменьшением значимости вклада цианобактерий, в том числе азотфиксаторов, в продуктивность микробоценоза с полным их исчезновением при высоких дозах азотных удобрений (N180). Показатели общей численности клеток (рис. 23, А) и их биомассы быстро реагируют на изменение пула биогенных элементов в почве (рис. 23, А и В). Сопоставление величины ЧК, их суммарной биомассы с разверткой структуры сообществ по вариантам (рис. 23, Б) показывает, что увеличение значений первых по мере роста дозы азотных удобрений идет за счет зеленых нитчатых водорослей.

N, тыс. кл./см²



m, мг/см²

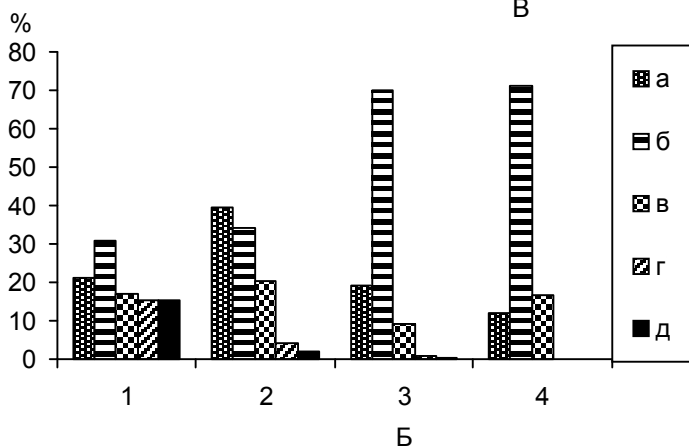
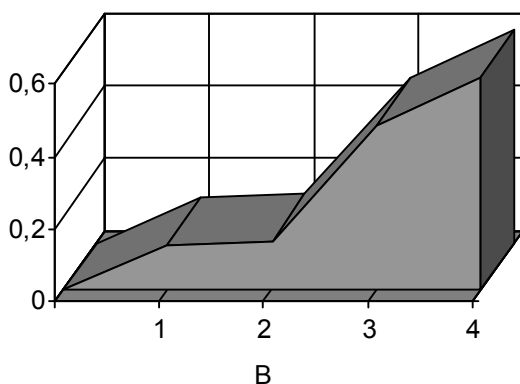


Рис. 23. Влияние удобрений на численность (А), структуру (Б) и биомассу (В) наземных фототрофных микробоценозов в 11-летнем стационаре: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли; б – нитчатые зеленые; в – диатомовые; г – безгетероцистные цианобактерии; д – гетероцистные цианобактерии. Варианты опыта: 1 – контроль (без удобрений); 2 – N60; 3 – N120; 4 – N180. Азотные удобрения вносили на фоне P120K120.

Флористический анализ выявил среди них доминант *Chlorhoridium flaccidum*, относящийся к раннесукцессионным видам, стратегия которого заключается в быстром освоении свободного пространства при высоком уровне обеспеченности азотом. Этот вид имеет крупные цилиндрические клетки, объединенные в длинные нити, оплетающие комочки почвы и образующие плотные многослойные маты. Водоросль способна к наиболее активному фотосинтезу по сравнению с цианобактериями (рис. 25, табл. 54), но

даже для такого «азотолюбца» есть предел насыщения почвы азотом, при котором ситуация для него становится предкризисной, что проявляется в снижении абсолютной интенсивности фотосинтеза при дозах азота выше 120 кг/га (рис. 24, ИФ). Удельный фотосинтез (рис. 24, УФ) при этом имеет пик при более низкой дозе азота (N60), что является следствием увеличения многослойности мата при дальнейшем возрастании дозы. Тонкий, нитчатый, лежащий в один слой мат, обладает более высоким удельным фотосинтезом, чем более толстый и складчатый, толщина которого увеличивает сопротивление диффузии CO_2 к месту фотосинтеза и ослабляет световой поток к индивидуальным клеткам мата. Это приводит к высокой коррелятивной зависимости между удельным фотосинтезом и метаболической поверхностью ($r = -0.854$). Необходимо добавить, что в случае доминирования в сообществе цианобактерий, а не зеленых нитчатых водорослей (рис. 23, Б, вар. 1 и 2) при практически равной метаболической поверхности (63 и 68 $\text{мм}^2/\text{см}^2$ соответственно), удельный фотосинтез сообщества резко различается: без удобрений – 0.178 и при N60 – 0.260 $\text{мкг CO}_2/\text{мг}$ биомассы в минуту (рис. 24, УФ), что доказывает более низкую фотосинтетическую активность цианобактерий по сравнению с зелеными нитчатыми водорослями. Подобная закономерность отмечена и для фитопланктонных группировок водорослей (Щербак, 1987).

Для уточнения ответной реакции зеленых водорослей и цианобактерий, осложненной *in situ* вариабельностью гидротермического режима, условий освещения и внутриценотическими взаимоотношениями с фототрофными партнерами, по схеме полевого опыта

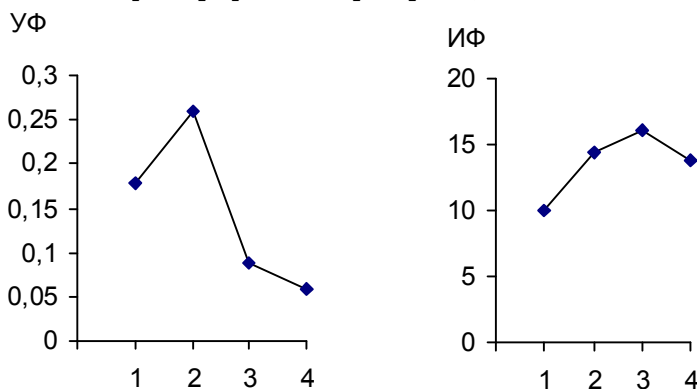


Рис. 24. Влияние возрастающих доз азотных удобрений на удельный фотосинтез (УФ) и интенсивность фотосинтеза (ИФ) в 11-летнем стационарном опыте. УФ – в $\text{мкг CO}_2/\text{мг}$ биомассы в мин.; ИФ – в $\text{мкг CO}_2/\text{см}^2$ в сутки. 1-4 – варианты опыта, те же, что на рис. 23.

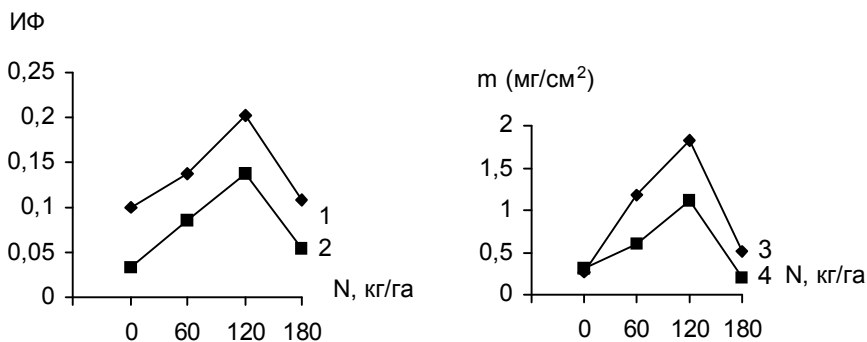


Рис. 25. Сопряженность интенсивности фотосинтеза (ИФ, 1, 2) с биомассой (m, 3, 4) у *Chlorhormidium flaccidum* (1, 3) и *Nostoc muscorum* (2, 4) под влиянием возрастающих доз азотных удобрений.

был заложен модельный опыт с тест-объектами *Chlorhormidium flaccidum* и *Nostoc muscorum*. Фотосинтез определяли газово-хроматографическим методом, исходя из его экспрессности и синхронности спектрально-изотопному методу, как было показано ранее (Сметанин, Резник, 1985). Лабораторные опыты подтвердили два факта, отмеченные *in situ*: во-первых, более низкую скорость ассимиляции CO_2 у *N. muscorum* по сравнению с *Ch. flaccidum* и, во-вторых, ее уменьшение с увеличением дозы азота до 180 кг/га (рис. 25). Дополнительная информация из этого опыта относится к изменению под влиянием возрастающих доз азотных удобрений линейных размеров клеток и, следовательно, их объемов.

Таблица 54

Коррелятивная зависимость между биомассой, фотосинтезом и дозами азота в чистых культурах фототрофных микроорганизмов

Дозы азота, кг/га, (x)	Биомасса, y_1		Интенсивность фотосинтеза, y_2	
<i>Chlorhormidium flaccidum</i>				
До 120	$r = 0.994$;	$y_1 = 0.013x - 0.305$	$r = 0.990$;	$y_2 = 0.008x + 0.090$
Свыше 120	$r = -0.868$;	$y_1 = 0.022x + 4.25$	$r = -0.989$;	$y_2 = 0.016x + 0.386$
<i>Nostoc muscorum</i>				
До 120	$r = 0.999$;	$y_1 = 0.0056x + 0.330$	$r = 0.838$;	$y_2 = 0.0013x + 0.116$
Свыше 120	$r = -0.719$;	$y_1 = 0.009x + 2.025$	$r = -0.843$;	$y_2 = 0.019x + 0.455$

На контроле средний объем клетки зеленой водоросли был – 107, при N60 – 282, N120 – 205 и N180 – 170 (в $\mu\text{м}^3$). Измельчение клеток при дозах азота выше 60 кг/га может быть следствием как ускоренного бинарного их деления, так и увеличения осмотического давления почвенного раствора при высоких дозах. Второе

предположение более обосновано, так как в замкнутом объеме экспериментального сосуда без поглощения питательных веществ высшим растением и при отсутствии промывного режима, изменения осмотических характеристик почвы более заметны, чем в поле. Ухудшение условий роста культуры подтверждается падением ее биомассы.

Между биомассой, интенсивностью фотосинтеза, с одной стороны, и дозой азота, с другой, в условиях лабораторных опытов в целом прямолинейной зависимости нет. Явно выделяется резонансная точка при N120, характеризующаяся максимальным значением исследуемых величин, после которой начинается резкое их падение, что дает основание рассматривать эту зависимость как параметрическую до дозы 120 кг/га и выше (табл. 54).

Учитывая коррелятивные зависимости и проводя аппроксимацию экспериментальных данных по уравнению, которое в первом приближении имеет вид:

$$y = 1,9 \sin \frac{\pi N}{240} - \frac{\sqrt{N}}{100},$$

где y может принимать значения биомассы (M), метаболической поверхности (S) и интенсивности фотосинтеза ($ИФ$), а N – это дозы азота, мы получили более сглаженные кривые синусоидальной формы (рис. 26), чем на рис. 25. Однако при всех используемых переменных сохраняется резонансный пик при N120. В области нисходящей кривой экспериментальные точки находятся ниже рассчитанных.

Газово-хроматографический анализ интенсивности фотосинтеза, несмотря на его экспрессность и несомненную результативность в выявлении абриса процессов, менее пригоден для вычисления такого параметра, как продукция водорослей, в силу малого времени экспозиции. Поэтому

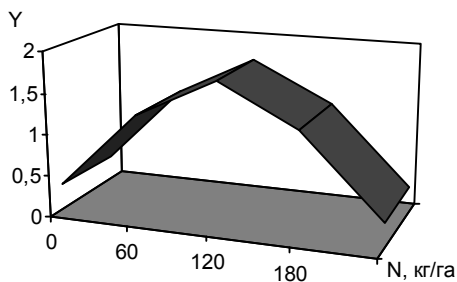


Рис. 26. Форма зависимости физиологических процессов $\{Y\}$ (образования биомассы, метаболической поверхности и интенсивности фотосинтеза) от дозы азота.

для ее определения мы использовали спектрально-изотопный метод. В табл. 55 приведены показатели продукции популяций *Ch. flaccidum* и *N. muscogum*, вычисленные по приросту биомассы в течение месяца, определенной объемно-расчетным методом, и по интенсивности включения в нее $^{13}\text{CO}_2$. При расчете сухого вещества по ^{13}C принимали 1 г усвоенного углерода эквива-

лентным 2 г сухой биомассы водорослей (Gallager, Daiver, 1974; Shimmel, Darley, 1985).

Сравнение величин месячной продукции фототрофов, полученной в модельном опыте по приросту биомассы (где $M_2 - M_1$ – прирост биомассы, а $t_2 - t_1$ – месячный интервал времени) и по интенсивности фотосинтеза, показывает существенное превышение в последнем случае (табл. 55). Объяснение сводится к тому, что в течение развития газона фототрофов наблюдается убыль биомассы в силу возрастного отмирания клеток, экскреции метаболитов и естественных трат на дыхание. Потери при неблагоприятных условиях у зеленых водорослей, остро зависящих от наличия азота в окружающей среде, могут составлять до 76% биомассы, что объясняет резкое уменьшение доли *Chlorhormidium* в структуре популяции фототрофов к концу вегетационного сезона в варианте без азотных удобрений (см. рис. 23, Б).

Таблица 55

Сравнение показателей продукции популяций *Chlorhormidium flaccidum* и *Nostoc muscorum* по приросту биомассы и включению ^{13}C , мг/см² за месяц

Организм	Вариант	По приросту биомассы (1)	По скорости включения ^{13}C (2)	Разница между первым и вторым методами, %
Ch. flaccidum	Без N	0.226	0.906	75.8
	N60	1.279	2.224	42.5
N. muscorum	Без N	0.339	0.558	39.2
	N60	1.204	1.692	28.8

Потери общей продуктивности у *N. muscorum* при росте без внесения азота почти вдвое меньше, чем у зеленой водоросли, что связано со способностью этого организма к азотфиксации. Существование альтернативного пути усвоения азота при образовании фотосинтетической продукции обуславливает высокую интенсивность фотосинтеза при большой его дозе (табл. 55), несмотря на ингибирование нитрогеназной активности (Резник, 1991). Таким образом, если вернуться к полевым опытам, то можно на основании метода $^{13}\text{CO}_2$ вычислить показатель общей продуктивности фототрофов, используя данные по интенсивности фотосинтеза, приведенные на рис. 24 (ИФ).

Следует сказать, что величина продукции фототрофных микроорганизмов за месяц находится в пределах от 53 до 219 кг/га (см. табл. 56). Общепринятое вычисление продукции за вегетационный сезон не дается, так как в приводимом эксперименте длительность существования «цветения» почвы была один месяц с

последующим его разрушением вспашкой почвы после уборки озимой ржи. Азотные удобрения корректируют общую продукцию водорослей и цианобактерий, и наибольшие ее показатели регистрируются в вариантах N60 → N120.

Таблица 56

Общая продукция фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы в течение месяца на 11-летнем стационаре с разными дозами азота, кг/га

Вариант	Продукция, мг/см ²	Площадь покрытия почвы «цветением», %	Продукция, кг/га
Без удобрений	1.755	30	52.6
N60	3.051	45	137.2
N120	4.374	50	218.7
N180	2.781	50	139.1

Данные, полученные в опытах с классической обработкой почвы – вспашкой на глубину 20 см с оборотом пласта, в основных чертах были подтверждены и при других способах обработки почвы – отвальном лущении и плоскорезной обработке на глубину 10-12 см. Так, репрессия фотосинтеза наступала при дозах N120P120K120 (рис. 28). Вместе с тем, отвальное лущение и плоскорезная обработка вызывали уплотнение почвы, что нарушало ее газообмен, создавая в то же время подток воды к верхним горизонтам и благоприятные условия для формирования многослойных матов фототрофов, обладающих большой метаболической поверхностью.

Интересные данные, с точки зрения выяснения влияния метаболической поверхности на интенсивность фотосинтеза микробных матов, дает величина индекса покрытия. Этот показатель вычисляли по аналогии с индексом покрытия листовой поверхности, который выражает отношение суммарной поверхности листьев к площади, занимаемой растением. Для популяции растений любого данного вида должно существовать оптимальное значение индекса листовой поверхности, при котором достигается наибольшая скорость фиксации солнечной энергии в пересчете на единицу площади поверхности почвы. При высоких значениях этого индекса наиболее затененные листья и целые растения могут понизить ассимиляционный потенциал всего сообщества: в популяции растений может оказаться слишком много листьев (Бигон и др., 1989, т. 1). В подобной же ситуации могут оказаться и ФМС, имеющие слишком много клеток в популяциях. Например, в цианобактериальных матах в среднем плотность хлорофилла сопоставима с плотностью хлорофилла в листьях. Потенциальная способность проникновения света к нижележащим слоям менее 20% (Заварзин и др., 1993).

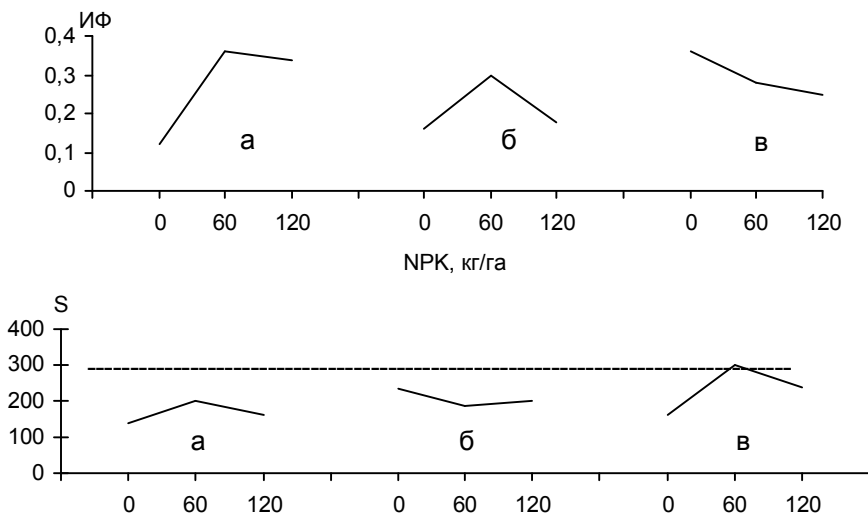


Рис. 28. Сопряженность интенсивности фотосинтеза (ИФ) и метаболической поверхности (S) наземных фототрофных микробоценозов на фоне разной обработки почвы и возрастающих доз минеральных удобрений в четырехлетнем стационаре: а – вспашка на глубину 20 см; б – отвальное лушение (10-12 см); в – плоскорезная обработка (10-12 см). ИФ – $\text{мгг CO}_2/\text{см}^2$ в мин., S – $\text{мм}^2/\text{см}^2$.

Мы рассчитывали индекс покрытия как отношение суммарной метаболической поверхности к занимаемой сообществом площади. Оказалось, что оптимальный для фотосинтетической активности индекс покрытия лежит в области $200 \text{ мм}^2/\text{см}^2$, т.е. около или ниже 2.0 (рис. 28), и это при том, что в агрогенных системах он может варьировать от 0.003 (при начале «цветения») до 13.00 (в осенний период, после уборки урожая по стерне).

Таким образом, ФМС, формирующееся на поверхности почвы, можно рассматривать как самостоятельную форму организации фототрофных микробов, которую отличают определенная структурированность, внутривидовая и межвидовая изменчивость. Продукцию этого сообщества можно определить, учитывая величины фотосинтеза. Показана пригодность для характеристики продукционных процессов газово-хроматографического и спектрально-изотопного метода с использованием $^{13}\text{CO}_2$. Существенный успех для получения сравнительных характеристик интенсивности фотосинтеза при варьировании условий в агрогенных системах обеспечивает газово-хроматографический анализ, благодаря его экспрессности и поточности. Спектрально-изотопный анализ получает преимущество при определении продукции фототрофных микроорганизмов благодаря экспонированию образцов в ат-

мосфере $^{13}\text{CO}_2$ непосредственно в поле в течение длительного времени с последующим определением прямого включения ^{13}C в биомассу организмов.

Максимальные показатели ЧК в пленках «цветения», их биомассы, интенсивности фотосинтеза дают основание считать, что экологическая стратегия сообщества состоит в стремлении к оптимуму при дозах НРК, не превышающих 120 кг/га. Но длительное применение удобрений и накапливающиеся в почве изменения приводят к появлению неблагоприятных симптомов: увеличению метаболической поверхности, индекса покрытия с одновременным снижением удельного фотосинтеза и продуктивности сообщества. При высоком обеспечении почвы азотом изменяется ход сезонных сукцессий: раннесукцессионные виды (зеленые нитчатые водоросли) доминируют в сообществе в течение всего вегетационного периода, поддерживая его ювенильную стадию. При этом не реализуется потенциал азотфиксирующих цианобактерий, которые в почвах умеренной зоны относятся к поздне-сукцессионным видам.

Градиент изменения параметров структурно-функциональных характеристик сообществ фототрофных организмов при «цветении» почвы может служить основой составления индикаторной шкалы при оценке биологического благополучия почвы (глава 7). Расширенную информацию для составления такой шкалы удалось получить при изучении особенностей организации ФМС в почвах агроэкосистем, эксплуатируемых в различном режиме (глава 6).

Глава 6 **ВЛИЯНИЕ АГРОГЕННЫХ ФАКТОРОВ** **НА РАЗВИТИЕ НАЗЕМНЫХ ФМС**

Сельскохозяйственные системы (агроэкосистемы, агрогенные системы) более динамичны по сравнению с биоценозами природного происхождения. Скорость их изменения под воздействием новых технологий и социальных перемен возрастает. Поэтому микробиоценозы в почвах агрогенных систем подвергаются более разнообразным, жестким и многочисленным воздействиям по сравнению с микробиоценозами залежных или целинных почв. К воздействию на сообщества микроорганизмов абиотических и биотических факторов присоединяются антропогенные, сила которых может превосходить два первых.

В настоящее время на первый план выходит стремление к экономной сельскохозяйственной технологии, позволяющей свести к минимуму поступление топлива и удобрений в агроэкосистемы, обусловленное не столько экологическими, сколько экономичес-

кими причинами. В то же время два предшествующих десятилетия в нашей стране были отмечены массивным применением удобрений, других агрохимикатов, часто без научного обоснования доз, сроков и форм их применения. Поэтому пресс химического воздействия почвенная биота ощущала достаточно длительное время. Сложный, неоднозначный характер ответных реакций организмов и системы в целом на разовые и повторяющиеся воздействия изучен в серии многочисленных исследований в области сельскохозяйственной микробиологии. Совокупность происходящих в почве процессов, обусловленная жизнедеятельностью почвенного микронаселения, имеет противоречивый характер и может быть причиной как улучшения плодородия почвы, так и прогрессирующего его падения.

В данной работе сознательно ограничен круг применяемых в сельском хозяйстве технологий с использованием минеральных и органических удобрений, а также способов обработки почвы, не касаясь применения пестицидов, стимуляторов роста, нетрадиционных удобрений и пр. Поэтому и к обсуждению собственных результатов привлечены только те литературные данные, которые посвящены последствиям применения удобрений и воздействию элементов минерального питания на различные группы фототрофных и гетеротрофных микроорганизмов, а также на такие интегральные показатели состояния почвенных микробсообществ, как дыхание почвы, азотфиксация, минерализационная способность.

Невероятное разнообразие организмов, обитающих и метаболизирующих в почве, делает практически нереальной возможность построения модели, адекватно описывающей происходящие в почве процессы, динамичные в пространстве и во времени. Тем не менее, жизненно важная задача определения биологического статуса почвы в режиме ее сельскохозяйственной эксплуатации заставляет исследовать все новые и новые группы организмов и их сообщества, исходя из специализации и квалификации специалистов, работающих в данной отрасли.

Одностороннее использование минеральных удобрений в больших дозах создало такие почвенные отношения, что на передний план выступили чисто физико-химические свойства почвы, а мир малой жизни изгоняется (Пфайфер, 1994). В почве устанавливаются новые отношения, ее минерализационная структура уподобляется лабораторным отношениям чисто минерального характера между почвой и растением.

Химические и механические нарушения в агроэкосистемах оказывают влияние на биотические и абиотические компоненты, на разложение органических остатков, и их влияние накладывается на обычные фенологические циклы во флоре и фауне (Добро-

вольский, Никитин, 1986; Карпачевский, 1983; 1987; Кроссли и др., 1987).

На фенологические циклы почвенной микрофлоры и микрофауны также накладываются химические и механические нарушения в агроэкосистемах, вызывающие изменения многих процессов.

Обзор литературных данных показывает, что изменение биологической активности почвы под влиянием минеральных и органических удобрений и характер ответных реакций эдафона зависят от типа почвы, климатических условий, доз и сроков внесения веществ. При этом происходящие изменения в структуре и функционировании микробоценозов могут быть как непродолжительными, флуктуационными, с возвратом в исходное состояние, так и глубокими, переводящими всю почвенную экосистему в качественно иное состояние (Алейникова и др., 1974; Аникст, 1980; Берестецкий, Торжевский, 1974; Добровольский, Гришина, 1985; Гурфель, 1974; Карпачевский, 1989; Кирюшин, 1996; Кореньков, 1990; Кудеяров, 1985; 1989; Кудеяров, Башкин, 1981; Кудеяров и др., 1986; Кузяхметов, 1986; Кураков, 1986; Лебедева, 1984; Минеев, 1990; Минеев, Ремпе, 1990; Никитишен, 1984; Сельскохозяйственные экосистемы, 1987; Тен Хак Мун, 1977; Третьякова, Балезина, 1983; Турчин, 1872; Шилов, 1988; Щербаков, 1980; King, Ward, 1977; Holm-Hansen, 1968; Pipe, Shubert, 1984; Sawruckowa, Vraný, 1990; Shubert, Pederson, 1986; Silvertown, 1987; Singh, 1975; Skalna, 1980; Subhashini, Kaushik, 1986; Subramanian, Shanmugasundaram, 1987 и др.).

Однако вопросы, связанные с особенностями формирования наземных ФМС, адекватности их реакций на применяемые агрохимикаты, возможностью использования в целях биодиагностики, до последнего времени оставались фактически без ответа.

Поэтому задачи данной главы включали изучение изменений, происходящих в наземных ФМС при первичном освоении залежных земель; реакции фототрофных популяций и сопутствующих организмов на комплексы агрогенных воздействий в обычных, интенсивных севооборотах и в условиях стационарных опытов. Совокупное исследование воздействия применяемых сельскохозяйственных технологий на альго-цианобактериальные комплексы позволило рассмотреть эволюцию ФМС в зависимости от интенсивности и длительности землепользования.

6.1. Изменения ФМС при освоении залежных земель

В результате исторического развития в природных почвенных экосистемах складываются определенные микробоценозы, включающие в том числе и фототрофные микроорганизмы, которые на данной стадии развития всей экосистемы сбалансированы как по видовому составу, так и по размаху флуктуационных и сезонных колебаний их численности и биомассы. Для подобных микробоценозов характерен и определенный ритм продукционных процессов. Микробоценозы рассматривают как результат воздействия определенной экологической обстановки на микроорганизмы и как активные регуляторы почвенной среды. Преобразуя поступающие в почву органические и минеральные вещества, микроорганизмы ограничивают диапазон колебаний химических свойств почвы и обеспечивают относительно постоянные условия обитания. Ответную реакцию можно рассматривать как особый биологический механизм, обеспечивающий удаление в силу тех или иных причин избытка соединений, разрушающих химическое равновесие почвы (Аристовская и др., 1988).

Сравнительно однородный поток биогенов в целинных и залежных травянистых экосистемах, связанный с ежегодным разложением растительного и животного опада, с определенным воздушным режимом, кислотно-солевым составом почвы, определяет верхнюю и нижнюю планку запасов фототрофных микроорганизмов (верхний и нижний их пул). Поэтому любое антропогенное вмешательство в систему, связанное с привнесением в нее дополнительных биогенных элементов, должно сказаться на основных качественных и количественных характеристиках ФМС. Мы анализировали ход подобных перемен при окультуривании дерново-подзолистой среднесуглинистой почвы, находящейся до этого много лет в залежном состоянии. В первый год после уравнительного посева была высеяна озимая рожь в вариантах с внесением минеральных и органических удобрений по следующей схеме: 1) контроль (без внесения удобрений), 2) торф 30 т/га; 3) торф 60 т/га, 4) торф 120 т/га; 5) торф + навоз по 30 т/га; 6) торф + навоз по 60 т/га; 7) торф 60 т/га + N60P60K60; 8) торф 120 т/га + N60P60K60; 9) N60P60K60; 10) Навоз 30 т/га.

Размер делянок 20×5 м². Пробы «цветущей» почвы первый раз были отобраны только в августе, так как из-за чрезвычайно сухой погоды лета 1988 г. «цветение» в более ранние сроки не наблюдалось. Пробы взяты сразу после уборки ржи по стерне. В течение предшествующего месяца была жара 30-33 °С без дождей, дождь впервые выпал 25 и 26 июля. В день взятия проб температура воздуха 18 °С, площадь покрытия почвы наземными разрастания-

ми более 60%. Влажность почвы около 30% от полной влагоемкости.

Выявлены значительные колебания ЧК по вариантам (рис. 29, а). Сведения об исходном состоянии популяций прокариотных и эукариотных водорослей в ФМС (контрольный вариант) после уборки первого урожая ржи показывают, что «цветение» почвы, сформированное к концу вегетационного сезона высшего растения, представлено всеми систематическими группами фототрофов. Плотность клеток при этом ок. 10 млн./г или 2.5 млн./см² (пул данной почвы в контрольном варианте). Во всех остальных вариантах ЧК при внесении удобрений обнаружила громадную амплитуду – от резкого уменьшения при внесении высоких доз (60-120 т/га) чистого торфа (варианты 3 и 4) до такого же резкого увеличения при внесении навоза (варианты 5 и 10). По гидротермическому режиму год был сухой, и поэтому внесение даже небольших доз NPK отрицательно сказалось на общей ЧК. Этот показатель по вариантам колебался от 600-700 тыс. до 6.3 млн./см².

В то же время все удобрения стимулировали в той или другой степени синтез органического вещества фототрофов (рис. 29, б) за счет разрастания отдельных групп, что с очевидностью следует из анализа структуры наземных ценозов (рис. 30).

После распашки целинной дерново-подзолистой почвы к концу вегетационного сезона на ее поверхности развилось «цветение», основную роль в котором выполняют безгетероцистные цианобактерии (50% от общей ЧК). Одинаково представлены одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли (16.7-17.1%), диатомовые и гетероцистные цианобактерии (8.9 и 7.3%). При внесении торфа в

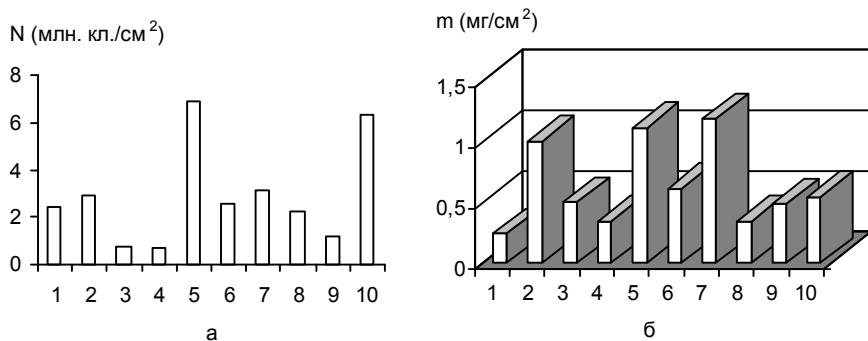


Рис. 29. Численность (а) и биомасса (б) фототрофных микроорганизмов в процессе окультуривания дерново-подзолистой почвы. Варианты опыта: 1 – контроль (без внесения удобрений); торф (т/га): 2 – 30, 3 – 60, 4 – 120; торф + навоз (т/га): 5 – по 30, 6 – по 60; 7 – торф 60 т/га + NPK(60); 8 – торф 120 т/га + NPK(60); 9 – (NPK)60; 10 – навоз 30 т/га.

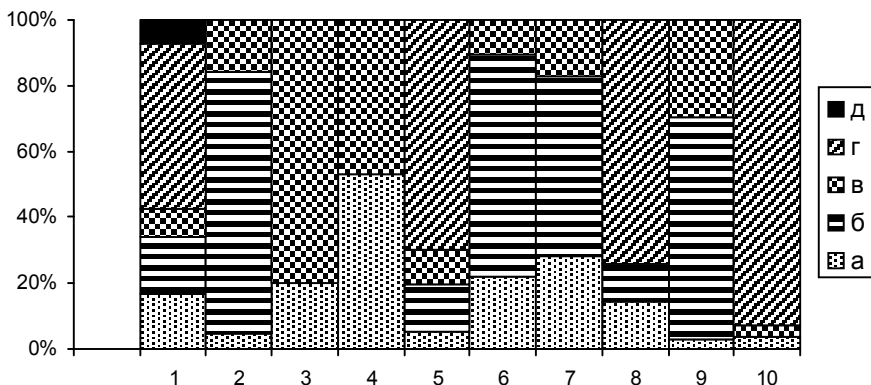


Рис. 30. Структура наземных разрастаний после распахки целины и применения удобрений. Условные обозначения: 1-10 – см. рис. 29; а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомовые, г – безгетероцистные цианобактерии, д – гетероцистные цианобактерии.

чистом виде в любых дозах из структуры сообщества полностью выпадают цианобактерии. Высокие дозы торфа (60 и 120 т/га) «выбивают» из сообщества нитчатые зеленые водоросли, еще толерантные к низкому его дозам. В то же время процветающими группами при внесении торфа оказались одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, численность клеток которых в вариантах с торфом выросла в 2.5 раза (рис. 30, а); а при внесении навоза – безгетероцистные цианобактерии, доминирующие (92.7%) в пленках «цветения». Универсальность действия удобрений на продукционные процессы подтвердилась и на фототрофных микроорганизмах: самые мелкие клетки оказались в контрольном варианте (в 1 мг биомассы $10 \cdot 10^6$), при внесении N60P60K60 их размеры увеличились почти втрое.

В целом, в первый год освоения целины видимые реакции фототрофных микроорганизмов на внесение удобрений не выходят за пределы резистентности природной экосистемы. Наблюдается ситуация, при которой в роли доминантов побывала каждая из группировок, за исключением азотфиксирующих цианобактерий.

Необычный случай «цветения» почвы мы наблюдали в 1984 г. под картофелем, хотя, как правило, под пропашными культурами и под картофелем в период между рыхлением почвы наземные разрастания не успевают развиваться. Год был очень влажный. Проводилась глубокая мелиорация залежной почвы. Схема опыта включала варианты: 1) контроль – без удобрений; 2) N90P420K450; 3) торф 300 т/га.

Для повышения гумусирования почвы использовались нетрадиционно высокие дозы минеральных и органических удобрений. Под влиянием первичного внесения удобрений в почву меняются такие показатели ФМС, как индивидуальные размеры клеток, структура популяций, демографические характеристики популяций. Очень резко изменяются размеры клеток одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей под влиянием удобрений (табл. 57).

Таблица 57

Средние объемы клеток популяций фототрофов в пленках «цветения» под картофелем, мкм³

Вариант	Водоросли			Цианобактерии
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	
Без удобрений	128	46	210	9
НРК	34	25	184	4
Торф	18	14	286	–

Примечание. Прочерк означает отсутствие цианобактерий в пленках «цветения».

Измельчение клеток зеленых водорослей и цианобактерий при обогащении почвы питательными элементами может быть сопряжено с уменьшением удельной скорости роста (Кожевин, 1989), так как считают, что в природных местообитаниях между морфологическими характеристиками и показателями темпа размножения существует определенная зависимость.

Применение удобрений стало причиной резко различного хода сукцессии в наземных ФМС. Это привело к формированию сообществ, существенно различающихся по численности различных групп фототрофов (табл. 58) и их качественной структуре (рис. 31).

Таблица 58

Численность различных групп фототрофов в наземных разрастаниях под картофелем при окультуривании почвы, тыс. клеток/см²

Вариант	Водоросли			Цианобактерии		Всего
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные	
Контроль	490	310	280	7552	15830	24462
НРК	730	1270	120	960	380	3460
Торф	270	1400	60	0	0	1730

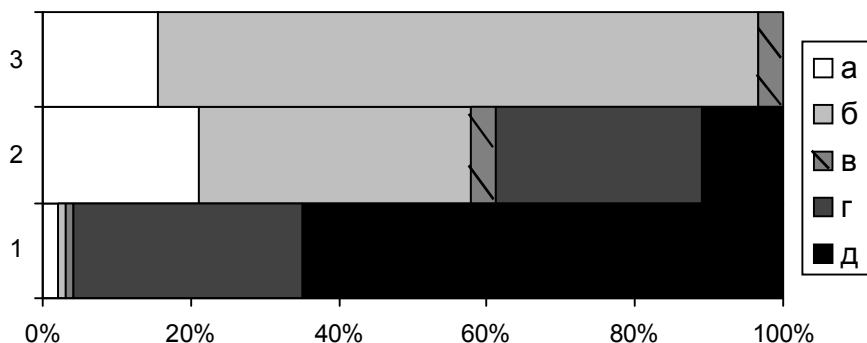


Рис. 31. Структура наземных разрастаний фототрофных микроорганизмов при освоении залежной земли. Условные обозначения: 1-3 – варианты опыта (1 – контроль без внесения удобрений, 2 – N90P420K450, 3 – торф 300 т/га); а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые, в – диатомовые, г – безгетероцистные цианобактерии, д – гетероцистные цианобактерии.

Полночленное фототрофное сообщество сформировалось только в контрольном варианте (рис. 31) с наличием всех систематических группировок, включая азотфиксирующие цианобактерии, занимающие в сообществе лидирующее положение. Плотность клеток в контрольном варианте чрезвычайно велика – около 25 млн./см². При этом цианобактерии составляют свыше 95% общей ЧК. В структуре популяций цианобактерий 64.7% приходится на долю азотфиксаторов и 32.3 – безгетероцистных цианобактерий (в основном, представителей рр. *Pseudoanabaena* и *Phormidium*).

Внесение минеральных удобрений в больших дозах (суммарное количество действующего вещества в NPK 960 кг/га) стимулирует развитие зеленых нитчатых водорослей, численность которых по сравнению с контролем выросла в четыре раза. Одновременно происходит резкое падение численности цианобактерий (примерно в восемь раз безгетероцистных и почти в 40 раз азотфиксаторов, у которых совсем не встречаются гетероцисты). Снижение общей ЧК в этом варианте по сравнению с контролем – в семь раз.

Внесение малоразложившегося торфа с кислой реакцией приводит к полному угнетению цианобактерий. В то же время бурно развиваются нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, численность которых по сравнению с контролем возросла почти в пять раз. Но, в целом, сообщество при внесении торфа имеет наименьшую плотность клеток и наименьшее видовое разнообразие с выпадением важнейшей группы фототрофов – цианобактерий.

Показатели продукционного процесса, выраженные в количестве накопленной биомассы, отражают ту же тенденцию, что и показатели ЧК (табл. 59).

**Биомасса фототрофных микроорганизмов
при «цветении» почвы под картофелем, мг/см²**

Вариант	Водоросли			Цианобактерии	Всего
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые		
Контроль	0.063	0.014	0.059	0.216	0.352
НРК	0.026	0.032	0.022	0.005	0.084
Торф	0.005	0.020	0.017	0	0.042

Вследствие резкого снижения или полного выпадения из состава сообщества такой многочисленной в контроле группы, как цианобактерии, биомасса ценоза при внесении удобрений в почву не растет. Увеличение численности зеленых нитчатых водорослей в четыре раза не компенсирует снижения биомассы цианобактерий в варианте с НРК в 40 раз. Поэтому общая биомасса ФМС в этом варианте в четыре раза меньше, чем в контроле. Внесение торфа приводит к еще большему угнетению продукционного процесса (биомасса ценоза падает в восемь с лишним раз по сравнению с контролем). Поскольку биомасса связана с линейными размерами клеток, которые в разных систематических группах фототрофов и в разных вариантах сильно варьируют, то изменение ЧК и их процентное соотношение не тождественны со значениями биомассы (табл. 60). Очень крупные клетки диатомовых водорослей, которые в ФМС по численности играют второстепенную роль (не более 3.5%), тем не менее, в структуре биомассы составляют до 40.5%.

Измельчение клеток при внесении удобрений значительно сказалось на вкладе в биомассу сообщества биомассы одноклеточных зеленых водорослей. Так, их доля в сообществе при внесении НРК по численности (в процентном отношении) возросла в 10 раз, а по биомассе всего на 11.9%. Показательно увеличение доли крупно-

**Структура популяций фототрофных микроорганизмов
(числитель – процентное содержание по численности клеток,
знаменатель – по их биомассе)**

Вариант	Водоросли			Цианобактерии
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	
Контроль	2.0 / 17.9	1.3 / 4.0	1.1 / 16.8	95.6 / 61.3
НРК	21.1 / 29.8	36.7 / 38.1	3.5 / 26.2	48.7 / 5.9
Торф	15.6 / 11.9	80.9 / 47.6	3.5 / 40.5	0

клеточных диатомей при внесении торфа. Это может быть свидетельством замедления деления их клеток.

Таким образом, распашка залежной земли и ее сельскохозяйственная эксплуатация в первый же год приводят к появлению и под озимой рожью, и под картофелем на поверхности почвы «цветения», которое не наблюдается на расположенных рядом не освоенных задернованных участках.

На любом применяемом агрофоне, по сравнению с контролем, меняются такие характеристики фототрофного сообщества, как численность и биомасса клеток, видовой и групповой состав фототрофов, структура сообщества, состав доминантов, морфологические характеристики клеток. Это явно свидетельствует о внутриценологических перестройках.

Любые биогенные вещества, вносимые в изначально бедную почву, повышают продуктивность или всего сообщества в целом, или отдельных группировок. При этом, однако, может происходить значительное снижение видового разнообразия.

Снижение видового разнообразия можно рассматривать как первичную ответную реакцию сообщества на действие возбуждающих факторов. Сбалансированное развитие сообщества, возникшего в условиях малой обеспеченности почвы питательными элементами, нарушается при внесении дополнительного количества биогенных элементов. Трофические предпочтения разных групп фототрофов приводят к тому, что при внесении разных удобрений лидирующие позиции захватывают разные группировки.

Первичная перестройка сообществ фототрофов лишь показывает вероятные пути их эволюции при агрогенных воздействиях. Возникшие изменения в ФМС закрепляются лишь при неоднократном повторяющемся прессинге.

6.2. Особенности развития ФМС в системах обычного и интенсивного землепользования

Необходимость совершенствования агротехники выращивания сельскохозяйственных культур для получения максимального выхода продукции приводит к необходимости постоянного совершенствования применяемых технологий с испытанием новых видов удобрений, их доз, сочетаний, способов обработки почвы и т.д. Поэтому ежегодно микронаселение почвы в агроэкосистемах испытывает гамму чередующихся, меняющихся разнообразных воздействий, к которым не всегда может адаптироваться, несмотря на высокие темпы размножения и быструю обновляемость поколений.

Задачи данного раздела – выявить адаптационные резервы фототрофных популяций при постоянной флуктуации оказываемых воздействий. Сравнить характер ответных реакций фототрофов при антропогенных воздействиях, меняющихся по силе, продолжительности и характеру.

Многочисленные исследования по влиянию удобрений на сапротрофную микрофлору почвы установили, что характер их воздействия во многом определяется совокупным влиянием различных экологических факторов: влажностью и температурой почвы, степенью ее окультуренности, видом возделываемой культуры (Кураков и др., 1987).

Показана неоднозначность реакции почвенных микроорганизмов на внесение удобрений. Так, химизация земледелия ведет к «бактеризации» почв и снижению значения грибов в почвенно-биологических процессах (Кураков, 2003). Положительное влияние на жизнедеятельность микроорганизмов оказывают удобрения, применяемые в относительно малых дозах и сравнительно короткое время. Длительное использование минеральных удобрений, а также их высоких доз ведет к заметному уменьшению размножения почвенной микрофлоры (Гончарук и др., 1988). Отмечено значительное уменьшение суммарной биомассы микроорганизмов при переходе от залежи к обычному и интенсивному агроценозу, связанное с возрастанием агрогенной нагрузки на почву (Просьянникова, 1995). При использовании минеральных удобрений увеличивается коэффициент флуктуации отдельных групп микроорганизмов и диапазон колебаний микробной системы в целом, что свидетельствует о снижении устойчивости сообщества (Иутинская и др., 1993 а и б).

При установлении предельно допустимых концентраций минеральных удобрений для каждой конкретной почвы оказалось продуктивным предложение выделять четыре типа реакций микробной системы, соответствующих зоне гомеостаза, стресса, резистентности и репрессии (Кураков и др., 1987). В зоне гомеостаза структура и состав микробного сообщества остаются неизменными. В зоне стресса происходит смена доминантов. В зоне резистентности доминирующее положение занимают микробы-токсикообразователи. В зоне репрессии происходит полное подавление микробной системы.

Для фототрофных микроорганизмов также характерна бурная ответная реакция на минеральные удобрения. Формирование экологических свойств фототрофных микроорганизмов происходило при различной обеспеченности их элементами минерального питания. В результате возникли виды, отличающиеся потребностью в азоте и зольных элементах. Существуют фототрофы, способные

обитать на бедных почвах, мощно развиваться в конце вегетационного сезона, хотя урожай высших растений выносит значительную часть доступных биогенных элементов. К такой группе относятся, например, азотфиксирующие цианобактерии.

Действие минеральных удобрений на фототрофные микроорганизмы изучалось как для водных, так и для почвенных форм. При этом исследования проводились и в лабораторных условиях на чистых и смешанных культурах, а также в модельных и полевых опытах. Большой вклад в изучение влияния минеральных удобрений на почвенные водоросли внесли Кировские альгологи (Балезина, 1970; Помелова, 1971; Некрасова, 1971, 1989; Третьякова, 1987; Перминова и др., 1992 и др.).

Минеральные удобрения могут принципиально изменить характер развивающихся ФМС из одного и того же первоначального видового пула клеток.

В условиях лабораторных и полевых опытов мы изучали групповой состав наземных сообществ фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы. К обсервации фототрофных популяций в почве подходили с трех сторон: используя натурные наблюдения в полевых условиях; иницируя «цветение» естественных образцов почвы с опытных делянок в лабораторных условиях; ставя модельные опыты с вариантами удобрений, отражающие изучаемые условия (Панкратова, Домрачева и др., 1994).

Натурные наблюдения проводили в течение трехлетнего стационарного опыта в НИИ сельского хозяйства Северо-Востока по схеме, включающей 16 вариантов:

1. Контроль (без удобрений). 2. Известь по 1 Нг (Са). 3. Навоз 60 т/га. 4. N100. 5. P120. 6. Са + навоз. 7. Навоз + N100. 8. N100 + P120. 9. Са + N100. 10. Навоз + P120. 11. Са + P120. 12. Са + N100 + P120. 13. Са + навоз + P120. 14. Са + навоз + N100. 15. Навоз + N100 + P120. 16. Са + навоз + N100 + P120.

Все варианты закладывали по фону K120. В качестве азотного удобрения применяли аммиачную селитру, фосфорного – двойной суперфосфат, калийного – хлористый калий. Навоз крупного рогатого скота вносили в первый год опыта, минеральные удобрения ежегодно под предпосевную обработку почвы.

В год наших исследований покрывающей культурой была озимая рожь. Под нее азотные удобрения вносили в два приема: под предпосевную обработку почвы (67 кг/га) и в весеннюю подкормку растений (33 кг/га).

Почва опытного участка дерново-подзолистая среднесуглинистая. Агрохимические показатели при закладке стационара: pH 4.6-4.8; гидролитическая кислотность 5.2-6.0 мг-экв./100 г почвы; содержание P_2O_5 – 6.5 мг/100 г почвы; гумуса – 1.6%; общего азота – 0.06%.

В лабораторном опыте использовали почву с участка стационара, где в течение трех лет не вносили никаких удобрений. Дублировали часть вариантов полевого опыта – варианты 1, 2, 4, 5 и 12 – по фону калия. Почву закладывали в чашки Петри и инкубировали на рассеянном свете в течение месяца – срока, достаточного для развития «цветения». Влажность почвы поддерживали на уровне 60-65% от п.в., температуру – в пределах $22\pm 3^{\circ}\text{C}$. Удобрения вносили в виде водного раствора.

Первичная информация, полученная в лабораторных опытах, свидетельствует о дифференцированной реакции разных групп фототрофов, которая заключается в изменении их популяционной плотности и видового состава на вмешательство извне (табл. 61, 62).

Видовое богатство изучаемого типа почвы было представлено 41 видом фототрофных микроорганизмов. В варианте без внесения удобрений реализуемость видового разнообразия составляла всего 34% (табл. 61) при очень незначительной плотности фототрофной популяции – 18 тыс. клеток/г почвы (табл. 62). При од-

Таблица 61

Количество видов фототрофной микробиопуляции в дерново-подзолистой почве при дифференцированном и совместном внесении минеральных удобрений (данные лабораторного опыта)

Вариант	Число видов					Реализуемость видового потенциала, %
	Цианобактерий	Водорослей			Общее	
		зеленых	желтозеленых	диатомовых		
Контроль	1	6	3	4	14	34
Ca	4	4	1	1	10	24
N100	1	4	2	1	8	19
P120	3	2	1	3	8	19
CaN100P120	3	1	1	1	6	15

Таблица 62

Численность фототрофных микроорганизмов (тыс.клеток/г) в дерново-подзолистой почве при дифференцированном и совместном внесении удобрений (данные лабораторного опыта)

Вариант	Водоросли		Цианобактерии	Общая
	зеленые	диатомовые		
Контроль	10.8	7.2	0.0	18.0
Ca	7.2	14.4	543.6	565.2
N100	57.6	36.0	0.0	93.6
P120	72.0	21.6	126.0	219.6
CaN100P120	2.0	39.6		

ностороннем внесении питательных веществ всегда происходило снижение реализуемости видового разнообразия микроорганизмов. Но внесение удобрений в бедную по содержанию гумуса и минеральных элементов почву обеспечивало всегда достижение более высокого уровня популяционной плотности ее фототрофного микробокомпонента.

Удобрение почвы оказало сильное воздействие на установившиеся внутривидовые и межвидовые взаимоотношения (гомеостаз) в фототрофном микробокомплексе, повышая конкурентоспособность одних и снижая ее у других видов. Этим объясняется уменьшение видового богатства микроорганизмов при дифференцированном внесении азота и фосфора (табл. 61). Азотные удобрения способствовали формированию сообщества, не насыщенного видами из порядка *Nostocales* и насыщенного представителями из отделов зеленых и желтозеленых водорослей, в частности, *Chlorohormidium flaccidum*, *Pleurastrum terricola*, *Plantospharia* sp. и *Heterothrix exilis*.

Дифференцированное внесение фосфора и извести приводило к доминирующему размножению цианобактерий (табл. 62). При этом особо выделялся порядок *Nostocales*, представители которого при внесении в почву извести составляли примерно половину общей численности данной группы фототрофов. Внесение одновременно с известью кислых удобрений – аммиачной селитры и суперфосфата – обусловило снижение коэффициента размножения высоко отзывчивой к малейшему подкислению группы цианобактерий, что влекло за собой уменьшение общей ЧК фототрофной популяции.

Полученная информация определяет дальнейшие подходы к диагностике состояния почвы при анализе агросистемы в стационарных опытах с варьированием биогенных элементов.

Уязвимым местом при полевых наблюдениях является срок взятия проб почвы, который позволил бы максимально выявить возможности тест-организмов и исключить элементы цикличности и варибельности, обусловленные колебаниями гидротермического режима и внутрисистемных отношений. Мы проводили временной контроль с помощью двух методических приемов – определения динамики численности фототрофов в слое почвы 0-1 см, т.е. при их диффузном распространении, и в пленках «цветения».

Одновременное использование обоих методических подходов позволило вычленил некоторые оптимальные и отсеять малоинформативные сроки для выявления индикационной роли фототрофных микроорганизмов. К неудачным относятся майские пробы, так как не все сочлены фототрофной ассоциации способны к размножению в почве в это время. Например, наличие фенопаузы

отмечалось у цианобактерий (рис. 32, А). Критическая масса многих видов зеленых водорослей была настолько мала, что они выявлялись лишь при инициации их спонтанного развития в почве, инкубированной длительное время в лабораторных условиях при оптимальном режиме температуры и влажности (Панкратова, Домрачева и др., 1994).

«Цветение» в мае занимало небольшие площади, в некоторых вариантах оно отсутствовало, спектр формирующих его группировок отличался неполночленностью (рис. 32, А).

Весенние пробы могут быть нетипичными для отражения состояния почвенного плодородия и по причине высокой нагрузки на почвенную биоту удобрений и связанного с этим временного повышения осмотического давления почвенного раствора, снижения разницы осмотических потенциалов между ним и клетками микроорганизмов. Исследования относительно роста и физиологических процессов осморегуляции у разных групп почвенных эукариотных и прокариотных микроорганизмов практически отсутствуют. Во всяком случае появление локальных пятен «цветения» на поверхности почвы (рис. 37 А) при одновременном отсутствии многих групп в диффузных внутрипочвенных комплексах свидетельствует о стратегии «убегания» фототрофов из неблагоприятных местообитаний (Панкратова, Домрачева и др., 1994).

Вместе с тем именно в весенний и раннелетний периоды выявились группы фототрофов, активно реагирующие на изменение почвенного плодородия. Так, на внесение в почву азота быстро отзывались зеленые водоросли, особенно нитчатые формы, которые начинали доминировать в пятнах «цветения» (рис. 32 А, варианты 7, 12 и 16). Однако одностороннее монотонное внесение минерального азота (вариант 4) приводило к задержке выхода нитчатых форм зеленых водорослей на поверхность, хотя в остальные сроки они были основной функционирующей группой в этом варианте опыта (рис. 32, Б, В, Г).

При отдалении срока анализа от срока внесения удобрений, когда концентрация почвенного раствора понижалась (июльские и августовские пробы), «цветение» развивалось во всех вариантах опыта (рис. 32, В и Г). В противоположность глубинным пробам, взятым в июле, при «цветении» удалось обнаружить размножение цианобактерий (рис. 32, В), что указывает на преимущества анализа группировок «цветения» перед анализом глубинного диффузного сообщества. Это положение имеет принципиальное значение для разработки метода мониторинга за состоянием микробной фототрофной популяции. В августе ассоциация микрофототрофов становится полночленной по групповому составу, что дает основания считать этот срок наиболее информативно отражающим состояние почвы.

N (млн. кл./см²)

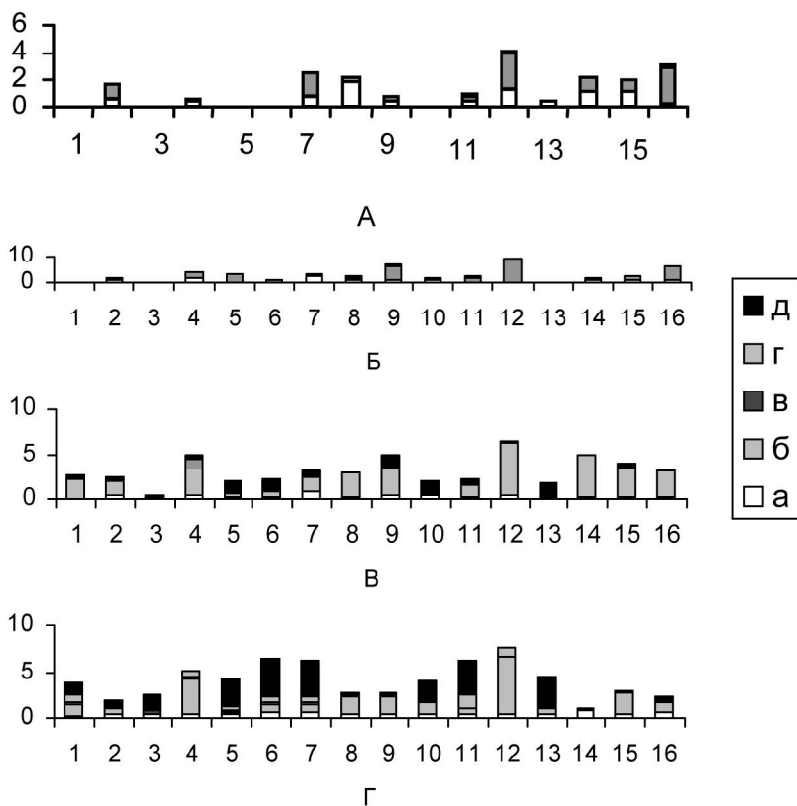


Рис. 32. Структура фототрофных микробных сообществ в наземных разрастаниях в мае (А), июне (Б), июле (В) и августе (Г) при дифференцированном и совместном внесении минеральных и органических удобрений: 1 – контроль (без удобрений), 2 – Са, 3 – навоз (80 т/га), 4 – N100, 5 – P120, 6 – Са + навоз, 7 – навоз + N100, 8 – N100P120, 9 – Са+N100, 10 – навоз + P120, 11 – Са + P120, 12 – Са + N100 + P120, 13 – Са + навоз + P120, 14 – Са + навоз + N100, 15 – навоз + N100 + P120, 16 – Са + навоз + N100 + P120; а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомовые водоросли, г – безгетероцистные цианобактерии, д – гетероцистные цианобактерии.

Сравнение результатов количественного учета фототрофных микроорганизмов на поверхности почвы – в пленках «цветения» (рис. 32) и в ее толще – диффузных внутрпочвенных комплексах (Панкратова, Домрачева и др., 1994) показало, что их биоиндикаторная роль выявляется лишь на уровне сформированных поверхностных разрастаний, в которых проявляются многие закономерности, свойственные растительным сообществам (глава 4).

Реакция фототрофных микроорганизмов на накапливающиеся в почве изменения, вызванные внесением удобрений, сравнима, а в иных случаях и более, чем изменение агрохимических показателей (табл. 63). Так, внесение извести в кислую почву (рН 4.5) привело к повышению урожайности озимой ржи на 3.4 ц/га, но незначительное развитие цианобактериальной группировки на поверхности почвы (рис. 32, Г, вариант 2) свидетельствовало о том, что дальнейший рост урожайности будет лимитирован низким содержанием в почве фосфора (6.18 мг/100 г почвы). Даже небольшое его увеличение (до 8.87 мг/100 г) вызвало бурное размножение цианобактерий (рис. 32, Г, вариант 5). Урожайность растений в то же время повысилась лишь на 2 ц/га и была ограничена низким рН почвы.

Одностороннее внесение минерального азота способствовало незначительному повышению урожайности озимой ржи (на 2.7 ц/га), но резко изменяло в неблагоприятную сторону состояние ФМС (рис. 32, Г, вариант 4), синхронным отражением чего явилось ухудшение некоторых агрохимических показателей почвы (табл. 63). Повышение содержания в почве нитратного и аммонийного азота вызывало резкое увеличение численности зеленых нитчатых водорослей, по состоянию которых можно прогнозировать действенность внесения азотных удобрений (рис. 32, Г, варианты 4, 12 и 15).

В год внесения свежего навоза видимого повышения плодородия почвы не наблюдалось; рН, содержание фосфора и калия оставались практически на уровне контроля, снижалось содержание подвижных форм азота, поэтому и урожайность растений не увеличивалась (табл. 63). Прямым подтверждением неблагоприятия почвы явилось и состояние фототрофов, общая численность их была ниже, чем в контрольном варианте. Подобный феномен указывает на низкую эффективность внесения свежего навоза.

При внесении комбинированных удобрений картина почвенного плодородия усложняется (начиная с 6 варианта), и здесь состояние наземных ФМС может прогнозировать поднятие уровня в почве фосфора (10 и 11 варианты).

Резкое увеличение содержания подвижного алюминия (8 и 15 варианты) приводит к падению урожая, и к падению численности водорослей, и к снижению их видового разнообразия.

**Агрехимические показатели дерново-подзолистой почвы
и урожайность озимой ржи после трех лет внесения удобрений
(данные полевого опыта)**

Вариант опыта	рН почвы	Содержание в почве					Урожай, ц/га
		P ₂ O ₅ , мг/100 г	K ₂ O, мг/100 г	Al, мг/100 г	NO ₃ ⁻ , мг/кг	NH ₄ ⁺ , мг/кг	
Контроль	4.51	6.55	16.4	0.045	6.1	1.6	35.1
Са	4.69	6.18	16.8	0.026	4.8	1.4	38.5
Навоз, 80 т/га	4.56	5.09	18.6	0.028	3.5	1.5	34.7
N100	4.21	4.75	16.9	0.268	8.9	3.2	37.8
P120	4.32	8.67	15.7	0.121	5.0	2.5	37.1
Са + навоз	5.44	7.41	19.1	–	–	–	38.4
Навоз + N100	4.63	6.04	18.1	0.032	6.4	1.6	38.0
N100P120	4.10	5.35	13.0	0.466	5.1	2.1	37.0
Са + N100	5.17	10.20	19.6	–	8.1	1.6	36.8
Навоз + P120	4.38	13.00	25.5	0.076	4.9	2.0	44.9
Са + P120	5.25	10.10	16.5	–	5.7	1.9	42.1
Са + N100P120	5.41	8.80	12.9	–	12.3	2.0	35.9
Навоз + Са + P120	5.22	7.67	16.8	–	4.0	1.9	42.1
Навоз + Са + 100	5.58	6.48	14.3	–	8.7	1.7	37.8
Навоз + N100P120	4.20	13.00	17.1	0.232	11.6	2.2	29.6
Навоз + Са + N100P120	5.65	10.10	21.6	–	16.5	2.2	38.7

Примечание. Прочерк означает отсутствие данных.

Анализ отдельных вариантов опыта показывает, что состояние наземных ФМС, отражая плодородие почвы, не прямо коррелирует с урожайностью растений, но в то же время может быть использовано для диагностики в ней питательных веществ, выявляя ограничивающие урожайность элементы.

Итак, наиболее четкая ответная реакция фототрофов на вносимые удобрения проявляется в развитии наземных ФМС по сравнению с внутрпочвенными комплексами.

Оптимальным для анализа адекватности плодородия почвы и фототрофного компонента ее биоты является август, когда в силу ауто- и синэкологических причин фототрофная ассоциация потенциально может обладать полночленностью своего состава.

Различные группы фототрофов в наземных разрастаниях обладают повышенной чувствительностью к отдельным биогенным элементам, что можно использовать для биологического тестирования почвы (глава 8).

6.3. Влияние полевых севооборотов на развитие ФМС

На развитие фототрофных микроорганизмов в почве оказывают воздействие не только агрохимикаты, но и такой мощный ценозообразующий фактор, как высшее растение. Изучение альгофлоры окультуренных почв показало, что в разных полях севооборота формируются разные альгогруппировки, которые изменяются в связи с ротацией севооборота (Штина, 1959; Помелова, 1971). Однако детальных исследований по особенностям формирования «цветения» почвы под разными культурами не проводилось.

Задача данного раздела – сравнить развитие наземных ФМС в агроэкосистемах в зависимости от пространственно-временного размещения сельскохозяйственных культур.

Для иллюстрации совместного действия азотных удобрений и высшего растения на фототрофный комплекс почвы приведем результаты опытов, заложенных на темноцветных почвах (czarna siemia wlaszcina wytwarzona) в г. Седльце (Польша) (Pankratova et al., 1989). Схема опыта включала следующие варианты: 1. Контроль (без удобрений). 2. N50. 3. N100. 4. N150. 5. N200. 6. N250. Выращиваемые культуры – бобы и кукуруза.

Флористический анализ выявил, что фототрофный компонент темноцветных почв Польши представлен небольшим количеством видов. Среди 29 таксонов обнаружено 12 видов зеленых, три – желтозеленых, четыре – диатомовых видов водорослей и 10 видов цианобактерий (табл. 64). Внесение азота в почву существенно изменяло соотношение основных групп в ФМС. В контрольном варианте развилось 12 видов; после внесения 50, 100 и 150 кг/га количество видов было 13, 16 и 21, соответственно. Применение высоких доз (200-250 кг/га) привело к снижению видового разнообразия до 19 и 14 видов.

Таблица 64

Влияние возрастающих доз азотных удобрений на видовое богатство фототрофной ассоциации на темноцветных почвах Польши

Группы фототрофов	Число видов					
	N0	N50	N100	N150	N200	N250
Цианобактерии	7	7	8	7	7	6
Зеленые водоросли	2	2	3	8	6	4
Желтозеленые водоросли	0	1	1	2	2	1
Диатомовые водоросли	3	3	4	4	4	3
Всего видов	12	13	16	21	19	14

Кроме таких факторов, как тип почвы и питательные элементы, существенную роль в развитии фототрофов играют высшие растения: прямую – через затенение поверхности почвы листовой поверхностью, и опосредованную – через изменение режима питания вследствие разной конкурентоспособности за питательные элементы.

Кукуруза – культура, отличающаяся высокой продуктивностью и большой листовой поверхностью, сильно затеняющая почву. При обследовании участков было видно, что «цветение» под кукурузой развито гораздо слабее, чем под бобами. Кроме того, кукуруза как культура, обладающая большей продукционной способностью и соответственно выносом питательных веществ из почвы по сравнению с бобами, в большей степени обедняла почву элементами питания. В конце вегетации высшего растения это привело к тому, что плотность клеток фототрофов в пленках «цветения» под бобами (млн./см²) была значительно выше (рис. 33), чем под кукурузой (тыс./см²). Вполне возможно, что в конце вегетационного сезона кукуруза значительно выравнивала содержание элементов питания в почве путем более высокого или более низкого продукционного процесса, определяемого дозами азотных удобрений. Поэтому различия в общей ЧК фототрофов между вариантами незначительны (рис. 33). Под кукурузой зависимость ЧК от доз вносимых удобрений практически отсутствовала, т.е. влияние высшего растения было значительно сильнее, чем прямое влияние удобрений.

В то же время в опытах с бобами установлена достаточно высокая степень коррелятивной зависимости в размножении фототрофов от доз азота: для одноклеточных зеленых водорослей $r = 0.542$; для диатомовых $r = 0.643$ и в сильной степени выражена отрицательная зависимость между развитием цианобактерий и вносимыми дозами азота – $r = -0.808$.

Другое интересное наблюдение заключается в том, что общая ЧК в наземных ФМС на контрольном участке под бобами выше, чем на тех участках, где азотные удобрения применялись в дозах до 100 кг/га. Анализ опубликованных результатов показывает, что использование азотных удобрений под бобовыми в оп-

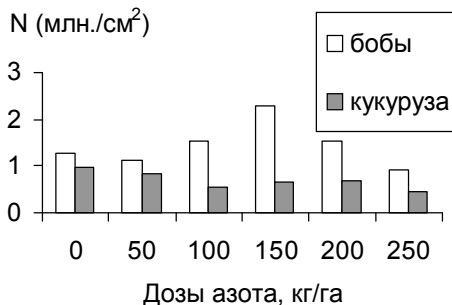


Рис. 33. Влияние возрастающих доз азотных удобрений на численность клеток фототрофных популяций в наземных разрастаниях под бобами и кукурузой.

ределенных дозах может привести к усилению выноса питательных веществ из почвы растением (Петербургский, Аникст, 1974). Следовательно, можно предположить, что водоросли оказались отзывчивыми на это явление. В то же время увеличение уровня питательных веществ при повышении доз азота до 150 кг/га ведет к параллельному увеличению общей ЧК. Внесение более высоких доз азота (200-250 кг/га) вело к сокращению плотности фототрофных популяций и полной элиминации цианобактерий из состава сообщества.

Таким образом, контролирующую роль в развитии наземных ФМС в текущих опытах могут играть высшие растения. Весьма четко проявляется разница в уровне развития фототрофных популяций под культурами, имеющими резко различные физиологические и биологические особенности, например, под кукурузой и бобами.

Изложенные выше результаты опыта – еще один убедительный аргумент в пользу того, что говорить уверенно об адекватности реакций фототрофных наземных популяций на агрогенные воздействия можно только на основе долгосрочных полевых опытов, которые обеспечиваются при создании стационаров.

6.4. Влияние монотонных технологий на ФМС (на примере стационарных опытов)

Для получения гарантированного эффекта от удобрений необходимо знать характер изменения плодородия почвы, что можно выявить только в длительных опытах с удобрениями культур. Такие опыты обеспечивают уникальные стандартизированные условия, позволяют проводить глубокие комплексные исследования, изучать основные факторы плодородия (Минеев, 1990). В длительных опытах нивелируются те флуктуации микробиологической активности почвы, которые были обусловлены природными абиотическими факторами и порой носят случайный характер. Эксплуатация почвы в стационарном режиме обеспечивает адекватность ответных реакций микробиоты на применяемые технологии. Так, серия опытов на стационарах, заложенных еще в 1912 г. на дерново-подзолистой почве, показала, что существует связь между содержанием органического вещества почвы и уровнем биологической активности (Лыков и др., 1984; Лыков, Сафонов, 1985). С ростом биологической активности почвы увеличивается урожайность сельскохозяйственных культур лишь до определенного предела. При очень высокой биологической активности происходит

снижение урожая, связанное с возрастанием численности микроорганизмов, утилизирующих минеральные формы азота.

На стационаре, также заложенном в 1912 г., но на черноземной почве, уставлено, что длительное применение минеральных удобрений приводит к преобладанию среди микроорганизмов к-стратегов, т.е. медленно растущих микроорганизмов, но способных более полно использовать субстрат (Благодатский и др., 1994). В неудобряемой почве активна меньшая часть микробного сообщества, которая обладает более выраженными чертами г-стратегов, способных к быстрому росту при внесении избытка субстрата.

В длительно удобряемой почве (29 лет) при внесении N90P90K90 по сравнению с контрольной почвой без удобрений меняются многие показатели биологической активности (Возняковская и др., 1994): увеличивается «общая биогенность» – суммарная численность учтенных микроорганизмов; возрастает численность аммонификаторов (в 10 раз), а также микроорганизмов, использующих минеральный азот, и грибов. Возрастает такие показатели, как выделение CO₂, разложение целлюлозы, нитрифицирующая способность, содержание гумуса и урожайность сельскохозяйственных культур.

Длительное применение (более 30 лет) минеральных удобрений становится причиной значительных негативных изменений в структуре микробного комплекса: повышается встречаемость и обилие фитотоксических грибов и микробиологическая токсичность почвы (Козлова, 2000). Это приводит к снижению урожайности растений, несмотря на то, что комплексные агрохимические анализы на различных почвенных разностях показывают возрастание в почве содержания минерального азота и подвижного фосфора (Минеев и др., 1985; Минеев, Ремпе, 1991).

Еще более негативные изменения в черноземной почве отмечены при 30-летнем внесении в нее N30P60K60. Из структуры микробоценоза пашни полностью исчез азотобактер, до минимума сократилась численность дождевых червей, в три раза возросла фитотоксичность почвы, ускорилась минерализация органического вещества, в 2.5 раза оказались подавленными биохимические процессы гумусообразования (Маринеску и др., 1992). Элиминирование токсинообразующих микроорганизмов достигается использованием органических удобрений (Вайда, 1991).

Неоднозначность длительного воздействия минеральных и органических удобрений выявлена на стационаре, заложенном на дерново-подзолистой почве в 1948 г. (Наумова, Барсукова, 1991). Внесение навоза приводит к увеличению содержания органического вещества почвы, а внесение минеральных удобрений – к снижению его относительного содержания в биологической форме. Адап-

тация комплекса почвенных микроорганизмов к различным системам удобрений сопровождается изменением запаса и динамики поведения его биомассы. Применение удобрений приводит к увеличению микробного углерода и азота почвы (на 50% при применении навоза и на 20-30% – при применении минеральных удобрений) и выравниванию их сезонной динамики. Удобрения замедляют время оборота биомассы в 1,5-2,0 раза.

Нам не известно ни одного литературного источника, где бы были приведены примеры, отражающие реакции наземных ФМС на агрохимикаты в стационарных опытах. В то же время результаты текущих опытов (разделы 7.1-7.3) показывают, насколько реактивной группой являются фототрофные микроорганизмы, вызывающие «цветение» почвы.

Поэтому цель данного раздела – изучить характер и закрепление ответных реакций наземных ФМС под влиянием монотонных технологий стационарных опытов с перспективой создания метода диагностики состояния почвы по состоянию ее наземных фототрофных группировок. Для решения поставленной задачи проводили опыты на стационарах разного срока пользования (от трех до 30-летнего).

Самым молодым в этой серии опытов был стационар, заложенный на дерново-подзолистой тяжело-суглинистой почве, отдела земледелия НИИСХ Северо-Востока. Изучалось совместное действие способов обработки почвы и доз минеральных удобрений на продуктивность растений. Известно, что способы обработки почвы в любой климатической зоне, в первую очередь, используются как средство защиты от механического разрушения ее. При этом значительно меняется водно-воздушный режим почвы. В условиях Кировской области показано, что обработка почвы приводит к перераспределению механических элементов в пахотном горизонте, изменению многих физико-химических свойств. Необходимость минимализации обработки почвы наряду с традиционной вспашкой обусловлена несколькими причинами: как с точки зрения ресурсосберегающих технологий и экономии горючего, так и для лучшей сохранности от водной и ветровой эрозии. Для дерново-подзолистых почв Кировской области доказано, что отвальное луцение и безотвальная плоскорезная обработка приводят к более резкой дифференциации пахотного и подпахотного слоев по плодородию по сравнению с отвальной вспашкой (Кошкин, 1980; Коробицын, 1993). Кроме того, поверхностная обработка способствует меньшей глыбистости почвы, макроструктура меньше уплотнена, увеличивается коэффициент структурности.

За годы нашей работы стационар «постарел» на три года: 3-4-5-летний соответственно. Схема опыта включала следующие варианты:

Вспашка на глубину 0-20 см	Без удобрений	$N_{60}P_{60}K_{60}$	$N_{120}H_{120}K_{120}$
Отвальное лущение 0-10 см	«—»	«—»	«—»
Плоскорезная обработка	«—»	«—»	«—»

Смена культур в севообороте: клевер – озимая рожь – яровая пшеница. Годы исследований 1985-1987.

И применение минеральных удобрений, и способы обработки почвы оказали существенное влияние на структуру и функционирование фототрофных микробных сообществ (Домрачева, Ельшина, 1990; Панкратова, Домрачева, Резник, 1996). Так, под клевером, культурой, которая во второй год пользования сама по себе, независимо от обработки почвы, вызывает ее уплотнение, «цветение» началось в июне только под теми вариантами, где были внесены минеральные удобрения. На следующий год, когда покрывающей культурой была озимая рожь, «цветение» начиналось в вариантах с минимальной обработкой почвы.

Наиболее сильно проявилось влияние минеральных удобрений на структуре фототрофного комплекса. Повышенные дозы минеральных удобрений привели к снижению видового разнообразия при всех способах обработки почвы (табл. 65).

Таблица 65

Влияние способов обработки почвы и минеральных удобрений на видовой состав фототрофов

Способ обработки почвы	Число видов фототрофов		
	без удобрений	$N_{60}P_{60}K_{60}$	$N_{120}P_{120}K_{120}$
Вспашка	23	18	15
Отвальное лущение	23	17	17
Плоскорезная	23	18	15

Несмотря на максимальное видовое обилие фототрофов в вариантах без удобрений, внутрипочвенный пул клеток фототрофов в июне не достиг той величины, при которой началось бы «цветение». В то же время в вариантах с внесением удобрений плотность клеток достигала значительной величины – от 6 до 12.8 млн./см² (табл. 66). Высокий уровень содержания фосфора в почве при высоких дозах NPK обеспечил бурное развитие цианобактерий в нехарактерные для них сроки. Уплотнение почвы при минимализации ее обработки выявляет тенденцию стимуляции развития нитчатых зеленых водорослей. При дозе $N_{120}P_{120}K_{120}$ численность этой группы фототрофов на плоскорезной обработке в 10 раз выше по сравнению со вспашкой. Полученные результаты согласуются с данными Кировских ученых-земледельцев, установивших, что в верхнем горизонте почвы при минимальной ее обработке содержится

повышенное количество нитратов по сравнению со вспашкой (Кошкин, 1980; Коробицын, 1993). Уплотнение почвы при плоскорезной обработке способствует возникновению максимальной плотности клеток в ФМС (табл. 66).

Таблица 66

Численность фототрофных микроорганизмов при различных способах обработки почвы и разных дозах минеральных удобрений, тыс./см²

Вариант	Водоросли			Цианобактерии	Всего
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые		
(NPK)60					
Вспашка	80	240	210	8230	8760
Лущение	50	580	20	5390	6040
Плоскорез	1170	980	210	10430	12790
(NPK)120					
Вспашка	1150	90	270	6731	8241
Лущение	310	220	170	9641	10341
Плоскорез	970	990	380	5551	7891

При смене культур в севообороте (клевера – на озимую рожь) отчетливо проявляется тенденция резкого снижения численности цианобактерий по мере увеличения доз вносимых удобрений ($r = -0.850$) в вариантах с отвальным лущением и плоскорезной обработкой (табл. 67).

Таблица 67

Изменение численности клеток цианобактерий при разных дозах NPK на 4-летнем стационаре, тыс./см²

Вариант	Водоросли			Цианобактерии	Всего
	зеленые одноклеточные	зеленые нитчатые	диатомовые		
Без удобрений					
Лущение	490	50	310	4350	5200
Плоскорез	160	270	230	2270	2930
(NPK)60					
Лущение	30	0	140	1340	1510
Плоскорез	270	290	290	1200	2050
(NPK)120					
Лущение	110	530	460	730	1830
Плоскорез	320	0	330	50	700

Примечание. На вариантах со вспашкой в этот срок «цветения» почвы не было.

По мере увеличения длительности внесения удобрений изменяются такие показатели структурных характеристик ФМС, как процент видового разнообразия, процентное содержание различных систематических группировок по численности и их биомассе (табл. 68). Ни в одном случае не совпадают показатели видового разнообразия, численности и биомассы. При мелкой обработке (отвальное лущение) увеличивается видовое разнообразие зеленых и желтозеленых водорослей, нарастающее вслед за увеличением доз NPK.

Таблица 68

Структура наземных фототрофных микробных сообществ на 4-летнем стационаре

Вариант	Группы водорослей						Цианобактерии		
	зеленые и желтозеленые			диатомовые					
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Лущение									
Без удобрений	21.4	10.4	11.2	35.7	6.0	50.5	43.9	83.6	38.3
(NPK)60	46.6	2.0	0.7	20.0	9.3	67.8	33.4	88.7	31.5
(NPK)120	53.3	35.0	17.2	13.3	15.1	68.9	33.4	39.9	3.9
Плоскорез									
Без удобрений	38.1	14.7	13.0	18.6	7.8	72.1	33.3	77.5	14.9
(NPK)60	35.0	27.3	12.8	20.0	14.1	73.0	45.0	58.5	14.2
(NPK)120	50.0	35.0	14.3	25.0	15.1	85.4	25.0	39.9	0.3

Примечание. 1 – видовое разнообразие, %; 2 – численность, %; 3 – биомасса, %.

Наибольший процент численности клеток цианобактерий регистрируется в варианте без удобрений. Парадоксально, что значительный вклад в синтез биомассы вносят малочисленные диатомовые водоросли за счет преимущественного развития *Hantzchia amphioxix*, имеющей большой объем клеток.

При высоких дозах азота из состава доминантов исчезают гетероцистные цианобактерии *Nostoc muscorum*. Их место занимают безгетероцистные формы *Microcoleus vaginatus* (при отвальном лущении) и *Phormidium corium* (при плоскорезной обработке). Сходная реакция фототрофов отмечена и для внутрпочвенных комплексов (Третьякова и др., 1989).

На пятилетнем стационаре (покрывающая культура – яровая пшеница) сроки возникновения «цветения» почвы были обусловлены (при равных абиотических факторах) способом обработки

почвы. Именно на плоскорезной обработке оно началось прежде всего, отличалось мощностью и продолжительностью существования. При сравнении вариантов с удобрениями можно отметить, что при возрастании доз NPK от 90 до 150 кг/га видовое разнообразие снизилось с 30 видов фототрофов до 22 (табл. 69).

Таблица 69

Демографические характеристики наземных фототрофных микробных сообществ на 5-летнем стационаре при плоскорезной обработке почвы

Дозы удобрений	Фототрофное сообщество		
	Число видов	Численность клеток, млн./см ²	Биомасса, мг/см ²
(NPK)90	30	10.7	1.478
(NPK)120	25	12.6	1.946
(NPK)150	22	13.0	2.340

В то же время суммарная биомасса ФМС возрастает, в первую очередь, за счет развития *Chlorhormidium flaccidum*, плотность популяции которого достигает свыше 10 млн. клеток/см². Из структуры популяции ФМС при N150P150K150 полностью исчезают гетероцистные цианобактерии (табл. 70).

Действие одинаковых доз удобрений при разных способах обработки почвы, скорее всего, проявляется опосредованно через изменения гидрологического, трофического, внутриценотического характера. Наиболее ярко зависимость в развитии наземных ФМС от величины дозы NPK проявляется при плоскорезной обработке почвы и менее всего выражена при отвальном лущении. Коэффи-

Таблица 70

Видовая структура наземных фототрофных микробных сообществ на 5-летнем стационаре в августе, %

Группы фототрофов	Способы обработки почвы, дозы NPK, кг/га								
	вспашка			отвальное лущение			плоскорезная		
	90	120	150	90	120	150	90	120	150
Водоросли									
Одноклеточные зеленые	1.7	4.5	3.1	3.9	1.1	1.5	7.3	4.3	14.1
Нитчатые зеленые	1.7	0	8.7	11.1	0	18.1	8.7	6.4	83.3
Диатомовые	3.3	1.4	2.5	7.5	2.2	5.8	3.5	2.1	2.6
Цианобактерии									
Безгетероцистные	38.1	62.4	55.4	46.3	44.1	11.2	50.6	56.1	0
Гетероцистные	55.2	31.7	30.3	31.2	52.6	49.9	29.9	31.1	0

коэффициенты корреляции между ЧК сообщества и дозами NPK равны: $r_1 = 0.593$ (для вспашки); $r_2 = 0.079$ (для отвального лущения); $r_3 = 0.931$ (для плоскорезной обработки).

Однако коэффициенты корреляции между дозами удобрений и биомассой фототрофов более высокие и стабильные: 0.857-0.990, т.е. в создании «живого вещества» ФМС проявляет ту же тенденцию, что и фитоценозы – нарастание продуктивности за счет снижения видового разнообразия при увеличении доступа биогенных элементов. Например, неодинаковая реакция разных видов растений на лугах при внесении NPK проявляется в том, что одни виды процветают и обильно размножаются, другие – ослабевают вплоть до полного исчезновения из структуры сообщества при одновременном общем нарастании продуктивности луга (Работнов, 1984). В случае наземных ФМС, развивающихся на стационаре, мы также могли наблюдать, что в них происходят то большие, то меньшие изменения, в зависимости от доз удобрений, способов обработки почвы, связанные с тем, что конкурентоспособность одних группировок фототрофов повышается, а других снижается. В итоге возникают ФМС, отличные от тех, которые развиваются на почве в контрольном варианте. Чем дольше действует монотонный раздражающий фактор, тем сильнее эти различия стабилизируются и закрепляются.

Сопутствующие наблюдения показывают, что внесение удобрений сказывается на биогенности почвы и через изменение активности ее сапротрофного комплекса. При этом наблюдается разная реакция на удобрения и способы обработки почвы различных эколого-трофических групп микроорганизмов (Мезенцева, 1987). Высокие дозы NPK в вариантах со вспашкой, прежде всего, активизируют деятельность аэробов – целлюлозоразлагающих бактерий и грибов (табл. 71). При отвальном лущении, когда вспашка идет на небольшую глубину, наоборот, деятельность целлюлозоразлагающих микроорганизмов ослабевает так же, как и снижается общая биогенность прокариотов по мере возрастания доз удобрений. Неблагоприятные условия для большинства групп микроорганизмов складываются при плоскорезной обработке почвы при внесении высоких доз NPK: подавляется деятельность аммонификаторов-аэробов, резко снижается численность бактерий, использующих минеральный азот, олигонитрофилов и грибов. Показатели общей биогенности почвы (по численности сапротрофных прокариотов) свидетельствуют, что наиболее эффективно действие минеральных удобрений сказывается при традиционном способе обработки почвы – вспашке на глубину 20-22 см с оборотом пласта. Выявляется та же закономерность, что получена в многочисленных исследованиях по влиянию возрастающих доз минеральных

удобрений на активность почвенной микрофлоры (см. литературный обзор данного раздела). Параллельно росту доз удобрений происходят ускорение микробиологических процессов и рост общей численности микроорганизмов: в 1.5 раза при внесении N60P60K60 и в 4.4 раза при внесении N120P120K120 (табл. 71). При отвальном лущении показатели общей биогенности во всех вариантах примерно на одном уровне. При плоскорезной обработке общая биогенность почвы ниже, чем при вспашке.

Таблица 71

Влияние возрастающих доз минеральных удобрений и способов обработки почвы на численность сапротрофных микроорганизмов

Микроорганизмы	Вспашка			Отвальное лущение			Плоскорезная		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Аммонификаторы, млн./г	8.96	10.0	8.18	3.47	11.4	4.03	11.4	12.9	4.2
Актиномицеты, млн./г	23.6	32.6	35.2	12.6	21.5	28.3	30.6	43.9	5.7
Олигонитрофилы, млн./г	26.8	34.0	55.2	41.6	26.5	24.7	30.6	30.6	10.7
Целлюлозоразлагающие, тыс./г	28.3	58.5	287.5	85.2	64.0	50.6	70.4	108.7	84.5
Грибы, тыс./г	64.0	98.4	187.5	33.3	104.9	88.0	219.7	340.9	118.7
Общая биогенность, млн./г	59.4	76.8	99.0	57.8	59.6	57.1	72.9	87.8	20.8

Примечание. 1 – вариант без удобрений; 2 – внесение (NPK)60; 3 – внесение (NPK)120.

Механические обработки почвы, определяя ее водно-воздушный режим, оказывают влияние и на трансформацию органического вещества. Вспашка значительно ускоряет минерализацию биомассы цианобактерий. Воздействие плоскорезной обработки и отвального лущения выражены слабее (Мезенцева, 1985, 1987; Панкратова, Мезенцева, 1985).

Данные по урожайности высших растений особенно показательны для клевера, возделываемого на 3-летнем стационаре (табл. 72).

В контрольном варианте урожай получен полностью за счет азота симбиотической азотфиксации. При этом наилучшие условия для высшего растения и ризобиума оказались при минимальных способах обработки почвы. Азот в дозе 60 кг/га частично подавляет азотфиксацию, но его недостаточно для увеличения уро-

жая, поэтому при данной дозе урожайность меньше, чем в контроле при всех способах обработки почвы. Наивысший урожай зеленой массы клевера был получен при вспашке и с внесением N120P120K120, т.е. там, где практически был исключен механизм симбиотической азотфиксации и нарастание биомассы растения шло исключительно за счет минерального азота. Определение азотфиксирующей активности под посевами клевера при разных способах обработки почвы показало, что высокие дозы удобрений приводят к резкому снижению активности нитрогеназы (Резник, 1991).

Таблица 72

**Урожай зеленой массы клевера
при различных способах обработки почвы и разных дозах удобрений**

Предпосевная обработка	Урожайность, ц/га		
	Без удобрений	(NPK)60	(NPK)120
Вспашка	453	436	603
Отвальное лущение	509	357	437
Плоскорезная	504	356	562

Совокупность демографических и функциональных изменений в ФМС продемонстрируем на примере еще более старых стационаров.

В течение трех лет проводились наблюдения над сообществами «цветения» почвы на 11-13-летнем стационаре отдела агрохимии НИИСХ Северо-Востока (Панкратова, Домрачева и др., 1984а и б; Домрачева и др., 1992). Почва дерново-подзолистая средне-суглинистая. Схема опыта включала варианты: Контроль (без удобрений); P120K120 (фон); N60P120K120; N90P120K120; N120P120K120; N150P120K120; N180P120K120.

Азот вносили в виде аммиачной селитры, фосфор – в виде суперфосфата и калий – в форме хлористого калия. Возделываемые культуры в годы исследования: озимая рожь – озимая рожь – яровой ячмень.

Через 11 лет интенсивного использования почвы с применением только минеральных удобрений резко изменился состав наземных ФМС (рис. 34). Негативные тенденции проявились в упрощении структуры сообщества за счет флористической неполноценности, связанной с выпадением цианобактериального компонента микрофлоры (включая безгетероцистные и гетероцистные формы) при высоких дозах внесения азота. Здесь прочно доминируют группировки зеленых водорослей. В то же время внесение только фосфорно-калийных удобрений стимулирует размножение и процветание группировок цианобактерий.

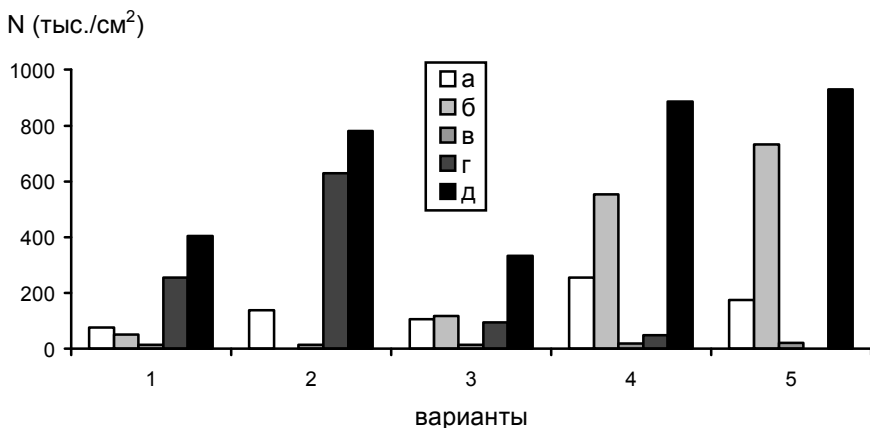


Рис. 34. Численность и групповой состав фототрофных микроорганизмов в почве при длительном внесении минеральных удобрений.

Варианты опыта: 1 – контроль (без внесения удобрений), 2 – фон (P120K120), 3 – фон + N60, 4 – фон + N120, 5 – фон + N180; а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомовые водоросли, г – цианобактерии, д – общая численность фототрофов.

Общий уровень развития фототрофов в поверхностных разрастаниях различен по годам и культурам (табл. 73). Под озимой рожью «цветение» появляется раньше, занимает большие площади, чем под ячменем.

Показатели общей ЧК в наземных сообществах не вскрывают особенностей структуры популяций. Поэтому, на первый взгляд, кажется труднообъяснимым факт увеличения ЧК на фоне внесения P120K120 по сравнению с контролем на 11-летнем стационаре и снижение этого показателя при внесении на фосфорно-калийном фоне дополнительного азота в дозе 60 кг/га (рис. 34). Если же обратиться к структурным особенностям ФМС в разных вариан-

Таблица 73

Численность популяций фототрофов в наземных разрастаниях при длительном внесении азотных удобрений*

Возраст стационара	Культура	Численность клеток, тыс./см ²					
		N0	N60	N90	N120	N150	N180
11 лет	Озимая рожь	404	333	–	884	–	929
12 лет	Озимая рожь	345	1996	759	704	575	–
13 лет	Ячмень	76	1205	1510	749	98	–

Примечание. * Все дозы азота внесены на фоне P120K120. Прочерк означает, что пробы не отбирались.

тах, то легко обнаружить, что РК дали мощный толчок развитию цианобактерий, за счет которых и возросла общая ЧК. Именно азотные удобрения играют решающую роль в судьбе популяций цианобактерий (табл. 74). По мере возрастания доз азота снижается их численность в пленках «цветения» вплоть до полного исчезновения при длительном внесении N180. Внутри самой популяции цианобактерий происходит структурная перестройка. Если в контрольном варианте в составе ФМС были в равном количестве представлены гетероцистные и безгетероцистные формы, то в дальнейшем начинает возрастать доля безгетероцистных и соответственно сокращаться доля азотфиксаторов. При N60N120 они занимают в структуре популяций цианобактерий всего 17%, т.е. по сравнению с контролем их долевое участие снижается почти в три раза.

Таблица 74

Структура популяций цианобактерий при длительном внесении азотных удобрений (числитель – численность клеток, тыс./см²; знаменатель – процентное содержание)

Цианобактерии	Варианты опыта				
	Контроль	P120K120	N60PK	N120PK	N180PK
Безгетероцистные	127 / 50	473.6 / 75.3	77.5 / 82.5	47.3 / 83.0	0
Гетероцистные	127 / 50	155.4 / 24.7	16.5 / 17.5	9.7 / 17.0	0
Всего клеток	254	629	94	57	0

При изучении фототрофного комплекса в целом можно предположить, что постепенное вытеснение цианобактерий из наземных ФМС связано не с токсическим действием на них минерального азота, а с утерей конкурентоспособности в его утилизации по сравнению с нитчатými зелеными водорослями (табл. 75).

Таблица 75

Влияние длительного применения азотных удобрений на структуру фототрофного сообщества «цветения» почвы, % и его видовое разнообразие

Вариант	Водоросли			Цианобактерии		Индекс Шеннона
	зеленые одно-клеточные	зеленые нитчатые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные	
Контроль	18.8	14.8	3.7	31.35	31.35	2.0723
P120K120	17.7	0	1.8	60.6	19.9	1.4383
N60PK	32.1	35.4	4.2	23.3	5.0	1.9435
N120PK	29.0	62.6	2.0	5.3	1.1	1.3410
N180PK	18.9	78.8	2.3	0	0	0.8761

Участие цианобактерий в сложении сообщества меняется с 62.7% в контроле до 28.3% при N60 и до 6.4% при N120 с их элиминацией при N180. Одновременно в такой же последовательности возрастает роль зеленых нитчатых водорослей: 14.8 – 35.4 – 62.6 – 78.8% (почти зеркальное отражение). Внесение дозы N180 приводит к сильнейшей монофикации сообщества с преимущественным развитием *Chlorhormidium flaccidum*, имеющего очень крупные клетки. Вследствие этого значительно возрастает биомасса всего ФМС (от 0.123 мг/см² в контроле до 0.584 при N180).

Резкое снижение видового разнообразия ФМС отражает и падение величины индекса Шеннона (табл. 75). Коэффициент корреляции между величиной индекса Шеннона и дозами азота выражает высокую степень отрицательной зависимости ($r = -0.9746$), которая носит линейный характер: $Y = 0.007X + 2.18$, где Y – индекс разнообразия, X – дозы азота.

Вычисление коэффициентов корреляции между дозами азота и численностью различных групп фототрофов показало степень как очень высокой положительной, так и отрицательной зависимости (табл. 76).

Таблица 76

**Корреляционная зависимость
между численностью фототрофов и дозами азота**

Фототрофы	Коэффициент корреляции, r	Уравнение регрессии	Критерий Стьюдента, t _{эксп.}
Водоросли			
Одноклеточные зеленые	0.7209	$Y = 0.74X + 86.6$	1.47
Нитчатые зеленые	0.9627	$Y = 4.08X + 1.7$	5.03
Диатомовые	0.8980	$Y = 0.04X + 13.5$	2.89
Цианобактерии			
Безгетероцистные	-0.9958	$Y = -0.68X + 124.4$	15.40
Гетероцистные	-0.8392	$Y = -0.64X + 96.3$	2.18
Общая численность	0.8785	$Y = 3.55X + 316.6$	2.60

Примечание. $t_{теор.} = 2.78$.

Величина коэффициента корреляции показывает, что развитие наземных группировок фототрофов при длительном применении минеральных удобрений находится в прямолинейной зависимости от доз азота. Высокие значения r убедительно свидетельствуют о важнейшей роли этого элемента в жизни микрорфототрофов.

Есть предел насыщенности почвы азотом, за которым начинается угнетение физиологических функций ФМС. Исследования, про-

веденные на данном стационаре, показали, что высокие дозы азота угнетают не только такой важнейший процесс, как азотфиксация (Резник, 1991), но подавляют интенсивность фотосинтеза (табл. 77). Этот показатель был определен двумя методами: в полевых условиях с помощью ^{13}C (Сметанин, 1983) и методом газовой хроматографии (Маругин, Резник, 1982). Результаты определения показали, что несмотря на разницу в абсолютных показателях поглощения CO_2 , они отражают одну и ту же тенденцию. Различия в абсолютных значениях связаны с тем, что спектральный анализ позволяет определить реальную величину фотосинтеза в природных условиях при экспозиции камеры в течение суток в поле (раздел 5.2), в то время как метод газовой хроматографии выявляет потенциальные способности фототрофов с ассимиляции углекислоты в оптимальных условиях при кратковременной экспозиции.

Комплексные исследования, проведенные на этом стационаре, показали, что повышенные дозы азота вызывают ускорение про-

Таблица 77

Влияние минеральных удобрений при длительном их применении на интенсивность фотосинтеза фототрофов в наземных разрастаниях (в мкг CO_2 , поглощенных за 1 ч на 1 мг биомассы)

Вариант	Метод определения	
	Газовая хроматография	Спектральный анализ
Контроль	3.17	1.07
P120K120	4.85	1.56
N60PK	4.97	1.56
N120PK	2.16	0.52
N180PK	1.06	0.35

цессов минерализации (Мезенцева, 1987). Проведенный нами учет количества сапротрофных микроорганизмов продемонстрировал возрастание биогенности почвы при длительном применении минеральных удобрений (табл. 78).

Вычисленные коэффициенты корреляции между содержанием аммонийного азота и численностью аммонификаторов, а также между дозами азота и общей биогенностью почвы составили соответственно 0.8879 и 0.9607.

Следовательно, все полученные на этом стационаре результаты доказывают нарастание биологического неблагополучия почвы по мере увеличения доз вносимого в нее азота. Это и возрастание биологической активности почвы, выраженное в усилении ее биогенности и ускорении минерализационной активности, и подавление

**Влияние возрастающих доз минеральных удобрений
на биогенность почвы**

Вариант	Численность сапротрофов			Общая биогенность, млн./г
	аммонификаторы, млн./г	бактерии, растущие на минеральном азоте, млн./г	грибы, тыс./г	
Контроль	35	44	776	79.8
P120K120	55	33	397	88.4
N60PK	60	19	382	79.4
N120PK	67	59	400	126.4
N180PK	107	60	1120	168.1

ние функций азотфиксирующей и фотосинтезирующей микрофлоры, и уменьшение численности беспозвоночных (Мезенцева, 1987). Получение обобщенной картины функционирования почвенных микробсообществ потребовало участия многих специалистов, сложной и дорогой техники, дефицитных реактивов (Панкратова, Мезенцева, 1985; Панкратова и др., 1988).

В то же время классическая картина надвигающегося неблагополучия почвы при поступлении повышенных доз технического азота очень четко просматривается при анализе состояния наземных фототрофных группировок. Проведение этого анализа, по сравнению с другими методами определения биологической активности почвы, является более простой и легкой в выполнении задачей. Поэтому групповой анализ ФМС «цветения» почвы мы стали рассматривать как перспективный для экспресс-диагностики ее состояния. Естественно, что чем старше стационар, тем с большей уверенностью можно сказать, что приводимые обобщения отражают накопившиеся в почве изменения.

Показательны в этом отношении результаты, полученные на 30-летнем стационаре в условиях центральной Польши (Варшавское воеводство), заложенном в 1960 г. Пробы отбирались в 1990 г. Опыты были заложены на характерных для Польши бурых почвах по схеме полного факторного эксперимента с вариациями четырех элементов: N, P, K и Ca. Мы отбирали пробы с шести из 16 вариантов длительного внесения минеральных удобрений: N, Ca, CaN, NPK, CaNPK и контроль (без внесения удобрений). Севооборот четырехпольный: картофель – ячмень – рапс – рожь. В год наблюдения поле было занято ячменем. Дозы удобрений в среднем в каждый год составили: N147, P50, K137, NPK-334 кг/га. Один раз в четыре года в почву вносили 1.6 т CaO.

При крайне дифференцированном внесении удобрений произошло резкое изменение агрохимических свойств почвы (табл. 79) и ее эффективного плодородия (табл. 80). Без известкования со временем уменьшился урожай исследуемых культур, причем известкование не имело значения при внесении исключительно азотного удобрения и в варианте с NPK. Известкование проявило защитную роль эффективного плодородия почв, нормализуя рН почвенного раствора и увеличивая содержание доступных для растения элементов почвенного питания, особенно фосфора и магния.

Таблица 79

Влияние (дифференцированного) длительного применения минеральных удобрений на свойства почвы (по: Kusselewski, 1989)

Вариант	Агрохимические свойства почвы				
	рН _{кл}	Всего мг/100 г почвы		В усвояемой форме	
		N	P ₂ O ₅	K ₂ O	Mg
Контроль	4.4	50.0	2.1	4.1	0.8
N	4.0	58.5	2.0	4.4	0.5
Ca	7.2	47.0	5.4	3.8	1.9
CaN	7.1	53.0	3.8	3.4	1.5
NPK	4.1	52.5	18.1	5.9	1.4
CaNPK	7.2	56.3	21.0	12.4	1.4

В этих условиях популяции фототрофных микроорганизмов четко указывали на нарушение сбалансированности экосистем данного агробиоценоза. Резко различная численность, видимые изменения группового (рис. 35) и флористического состава (табл. 81) микрофлоры отражают условия почвенного плодородия.

Таблица 80

Влияние (дифференцированного) длительного применения минеральных удобрений на урожайность растений (по: Kusselewski, Labetowisz, 1989)

Вариант	Урожай культур в севообороте, т/га			
	картофель		яровой ячмень	
	1966 г.	1985 г.	1966 г.	1985 г.
Контроль	10.3	3.1	1.21	0.53
N	14.4	0.3	2.36	0.00
Ca	10.7	5.5	1.64	0.69
CaN	16.3	15.7	2.35	2.20
NPK	23.6	2.7	2.78	0.40
CaNPK	22.1	24.9	3.05	4.26

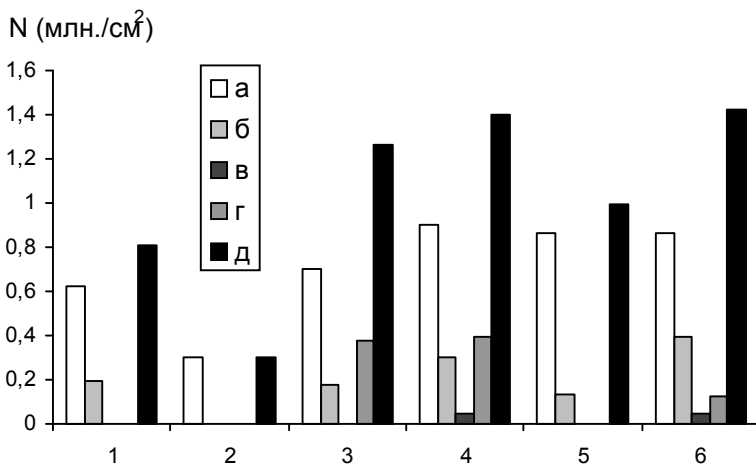


Рис. 35. Численность и групповой состав фототрофных микроорганизмов в почве при длительном (30 лет) внесении только минеральных удобрений. Варианты опыта: 1 – контроль (без внесения удобрений), 2 – N, 3 – Ca, 4 – CaN, 5 – NPK, 6 – CaNPK; а – одноклеточные зеленые водоросли, б – нитчатые зеленые водоросли, в – диатомовые водоросли, г – цианобактерии, д – общая численность клеток.

В стационарных условиях резко понижена реализуемость видового потенциала. По вариантам опыта она колеблется от 8 до 46% (табл. 81).

Особенно сильные деструктивные изменения в сообществе фототрофных организмов вызвало длительное дифференцированное

Таблица 81

Влияние длительного дифференцированного внесения минеральных удобрений на видовой состав фототрофной микрофлоры

Группы фототрофов	Число видов по вариантам					
	Контроль	N	Ca	CaN	NPK	CaNPK
Цианобактерии						
Безгетероцистные			3	2	1	3
Гетероцистные			3	2	1	2
Водоросли						
Зеленые	15	3	3	9	7	3
Желтозеленые	2		2	3	2	2
Диатомовые			1	1		2
Всего видов по вариантам	17	3	12	17	11	12
Реализуемость видового разнообразия, %	46	8	32	46	30	32

внесение азотных удобрений, приведшее к значительному обеднению видового состава, его унификации на уровне трех видов одноклеточных зеленых водорослей: *Chlamydomonas* sp., *Chlorococcum* sp., *Chlorella vulgaris*. Даже эти выжившие формы были не способны к массовому размножению. Наибольшая их плотность в оптимальных условиях среды достигала всего 300 тыс. клеток/см², тогда как в других вариантах на этой же почве наблюдалась в пять раз большая ЧК (рис. 35).

Внесение извести способствовало увеличению видового богатства (табл. 81) и возрастанию мощности пленок «цветения» (рис. 35). Только в вариантах с внесением извести развились цианобактерии.

Итак, длительное внесение минеральных удобрений, особенно азотных, привело к исчерпанию адаптационных возможностей ФМС и нарушению этой системы к восстановлению.

Синхронизация ухудшения агрохимических свойств почвы и уменьшение ее эффективного плодородия при длительном использовании удобрений с изменением в негативную сторону состояния фототрофной микробиопопуляции дают теоретическую основу для изучения «цветения» почвы с целью выработки стандарта на ее биологическое благополучие.

ФМС «цветения» почвы, развивающиеся при длительном монотонном воздействии на нее в условиях стационарных опытов, несут на себе явный отпечаток своеобразия почвенных условий, в которых они формируются. Многообразие видового состава почвенной фототрофной микрофлоры позволяет включать ее «дремлющий» потенциал при смене экологических условий, связанных с длительностью одностороннего применения минеральных удобрений. Постоянный приток биогенных элементов нарушает ход сезонных сукцессий, и сукцессии направляются по пути образования сообществ с максимальной биомассой, но с минимальным видовым разнообразием.

Однако ФМС, как любые экологические системы, имеют свой порог выносливости, за которым начинается явная деградация. Флористическая неполночленность сообществ сменяется монофикацией на уровне развития немногочисленных и экологически малозначимых видов одноклеточных зеленых водорослей. Деструкционные явления в ФМС синхронны с нарастанием фитотоксических свойств почвы.

Подобные изменения флористического и группового состава ФМС позволяют, с одной стороны, говорить об эволюции сообществ «цветения» почвы в агроэкосистемах в результате длительного применения удобрений, с другой – становится возможным использовать групповой анализ наземных ФМС «цветения» почвы для индикации ее состояния.

Глава 7

ИНДИКАЦИОННАЯ РОЛЬ «ЦВЕТЕНИЯ» ПОЧВЫ

Идея биоиндикации является чрезвычайно привлекательной в настоящее время, когда в окружающую среду попадает огромное количество загрязняющих веществ. При этом для многих из них не установлены ПДК (предельно допустимые концентрации) или не известен суммарный эффект воздействия. Среди организмов или сообществ организмов есть такие, жизненные функции которых так тесно коррелируют с определенными факторами среды, что могут применяться для их оценки (Шуберт и др., 1988; «Биоиндикация загрязнения...»). Поэтому группу особей одного вида или сообщество, по наличию или состоянию которых, а также поведению судят об изменениях в среде, в том числе о присутствии и концентрации загрязняющих веществ, называют биоиндикаторами (Реймерс, 1992).

При биоиндикации надо учитывать четыре основных требования:

- относительно быстрое проведение;
- получение достаточно точных и воспроизводимых результатов;
- присутствие объектов, применяемых в целях биоиндикации по возможности в большом количестве и с однородными свойствами;
- диапазон погрешности по сравнению с другими методами тестирования не более 20% (Шуберт и др., 1988).

Как следует из предыдущих глав, всем этим требованиям вполне соответствуют ФМС «цветения» почвы, которые, тем не менее, прежде не использовались для биоиндикации.

Цель данной главы – доказать возможность биотестирования при анализе структуры наземных фототрофных сообществ «цветения» почв; обосновать применимость группового анализа фототрофных микробиопопуляций в разработке экспресс-метода диагностики состояния почвы.

Для решения этой задачи сравнили характер развития ФМС в разных агросистемах, при разных режимах землепользования, а также провели сравнительный анализ достоинств и недостатков нашего метода по сравнению с другими методами биотестирования почвы с помощью микроорганизмов.

7.1. Эволюция ФМС в зависимости от интенсивности и длительности землепользования

Процесс «цветения» почвы – процесс дискретный, который прерывают или экзогенные, или эндогенные факторы. В то же время существование внутрипочвенного видового пула фототрофов персистентно (устойчиво, постоянно). Именно стабильность внутрипочвенных фототрофных комплексов детерминирует динамичность наземных ФМС. Направления альгоценозогенеза наземных ФМС могут быть прямыми в течение длительного времени, которые имеют характерные для данной почвы и зоны сезонные сукцессии и определенные закономерности хода аутогенных сукцессий, приводящие к повторяющимся циклоклимаксам (глава 4). Однако может происходить смещение прямых направлений альгоценозогенеза. Причиной служит длительное антропогенное воздействие, которое порождает нарушение закономерностей в развитии ФМС, вследствие чего какая-то фаза сезонной сукцессии может стать инерционной, или какие-то группировки фототрофов утрачивают способность к размножению на поверхности, или происходит почти полная элиминация сообщества в целом (глава 5).

Неоднократно отмечались факты значительного изменения состояний и структуры почвенных микробосообществ под влиянием антропогенных факторов. В частности, для гетеротрофной микробиоты установлено, что при использовании минеральной системы удобрений повышается диапазон колебаний микробной системы в целом, что свидетельствует о снижении устойчивости сообщества (Иутинская и др., 1993а и б). При интенсивных технологиях выявляется наибольшее количество взаимоотношений между различными эколого-трофическими группами.

Длительное применение минеральных удобрений на известкованной дерново-подзолистой почве приводит к изменению в структуре инициированного хитином комплекса почвенных актиномицетов (Зенова, Звягинцев, 1994).

Возрастающая агрогенная нагрузка приводит к значительно уменьшению суммарной биомассы микроорганизмов при переходе от залежи к обычному и интенсивному агроценозам. Интенсивная агрогенная нагрузка – к уменьшению критической дозы глюкозы, которая утилизируется без образования токсических метаболитов, т.е. увеличивается потенциальная фитотоксичность почвы (Просьянникова, 1995).

Внесение минеральных удобрений может незначительно или совсем не сказаться на количестве микроорганизмов различных эколого-трофических групп, но при этом существенно меняется их видовой состав (Гузев и др., 1987). Например, издавна извест-

но, что в почвах, длительное время получавших азотные удобрения в повышенных дозах (100-200 кг/га), практически исчезают активные азотфиксаторы (Умаров, 1986; Aspiros et al., 1978). При сельскохозяйственном использовании почв и интенсификации их обработки снижается участие грибов и возрастает роль бактерий в процессах азотного цикла, что обуславливает меньшую степень удержания азота в системе «почва–растение» (Жураков, 2003).

Минеральные удобрения могут принципиально изменить характер развивающихся микробсообществ из одного и того же первоначального пула микроорганизмов. Так, сравнение функционирования сообществ микроорганизмов в удобренных и неудобренных лабораторных микросистемах за четыре месяца экспозиции при одинаковом первоначальном составе микроценоза выявило различный ход сукцессий (Гроссман, 1988). В экосистемах, состоящих из бактерий, грибов, простейших и водорослей в удобренном варианте (внесение NH_4NO_3 и K_3PO_4 в нестерильную почву) наиболее активным было гетеротрофное звено – бактерии, грибы и простейшие, а в лимитированном – автотрофное – водоросли и цианобактерии. В лимитированной микроэкосистеме органическое вещество почвы не используется гетеротрофами, а в нелимитированной – основным поставщиком энергии и углерода для биосинтеза является органическое вещество почвы.

Формирование экологических свойств фототрофных микроорганизмов происходило при различной их обеспеченности элементами минерального питания. В результате возникли виды, отличающиеся потребностью в азоте и зольных элементах. По отдельным группам фототрофов установлено, что цианобактерии, например, способны улавливать даже следовые количества фосфора (Заварзин и др., 1993). Клетки *Microcoleus vaginatus* начинают накапливать гранулы волютина уже через 20 мин. после начала их экспонирования в среде с фосфатом, а через 3 ч клетки забиты гранулами. Такой «глоток» фосфата характерен для многих цианобактерий.

Азотфиксирующие цианобактерии, обладающие щелочной фосфатазой и выделяющие органические кислоты, способны фосфор из нерастворимых фосфатов переводить в доступную форму для растений (Канан, Latha, 1990).

Чем более организованнее формы цианобактерий (например, *Phormidium uncinatum*), тем требовательнее они относятся к наличию фосфора в среде (Сиренко и др., 1968). Полевые исследования по влиянию Р на рост автохтонных и инокулированных цианобактерий показали, что добавление всего 17 кг Р/га приводило к повышению биомассы цианобактерий (Bisoyi, 1988).

Дефицит минерального фосфора в среде увеличивает фосфотазную активность и способность у цианобактерий использовать в качестве источника Р фосфорорганические вещества, например, глюкозо-6 фосфат (Marco, Ogos, 1988).

В условиях дефицита фосфора просматривается связь с природой азотсодержащего субстрата. Кинетика поглощения Р цианобактериями при его достатке в среде не зависит от природы источника азота. Однако лимитированная фосфором максимальная скорость роста клеток обнаруживает зависимость от характера азотсодержащего субстрата. Клетки, находящиеся на средах, содержащих NO_3^- и N_2 , росли со скоростью 97 и 80%, соответственно, от максимума таковой клеток, выращиваемых на аммонии. Клетки, выращенные на нитратах, имели наименьший размер, средними были на средах с молекулярным азотом, наиболее крупные на средах с аммонием (Lagzell et al., 1985).

Совсем иной оказывается реакция цианобактерий на источник азота. Так, при росте на нитратном азоте цианобактерии проявляют в три-четыре раза более низкую нитратредуктазную активность по сравнению с зелеными водорослями. Поэтому в естественных условиях при наличии в среде нитратного азота цианобактерии не могут конкурировать с зелеными водорослями (Сиренко и др., 1968).

Даже среди отдельных видов и форм цианобактерий неоднозначна их реакция на различные источники азота, что проявляется в различной абсолютной скорости роста (Linkowski et al., 1991), в количестве общего протеина и хлорофилла в клетках цианобактерий (Baghi et al., 1985), в скорости восстановления нитратредуцирующей активности (Avissar, 1985), в частоте образования гетероцист, размере гормогониев, размере вегетативных клеток (Anand, Kaigerepusamy, 1987). При этом подавляющее действие на азотфиксацию и образование гетероцист более проявляется при выращивании цианобактерий на аммонийных, чем на нитратных формах азота (Singh, 1975; Jayasankari, Shanmuga-Sundaram, 1985).

Существенно влияние биогенных элементов на развитие эукариотного компонента ФМС. Например, у зеленых водорослей максимальный выход биомассы с высоким содержанием белка наблюдается лишь при определенных концентрациях биогенных элементов. Концентрация среды выше оптимальной увеличивает содержание общего азота в клетках, кроме урожая биомассы и содержания белка в ней (Георгиев и др., 1979).

В отличие от цианобактерий, зеленые одноклеточные водоросли явное предпочтение отдают аммонийному азоту по сравнению с нитратным (Martinez, 1977, 1991; Larrsson et al., 1985; Nakamura et al., 1989; Mohammd, 1991).

Концентрация, а также соотношение концентраций биогенных элементов сказываются также и на развитии диатомовых водорослей, что может стать причиной повышения или понижения их разнообразия в сообществе (Athey, Sommerfeld, 1987; Raimbault, Gentilhomme, 1990).

Виды водорослей с наименьшими потребностями вытесняют все другие виды (Tilman, 1981).

Возвращаясь к эволюции ФМС под влиянием внесения удобрений, необходимо отметить сильнейшую вариабельность их группового состава на одной и той же почве в зависимости от величины доз и длительности применения удобрений. Естественный ход сезонного развития наземных ФМС хорошо прослеживается в неудобренной почве или в агроценозах неинтенсивного земледользования (рис. 36). При весенней обеспеченности почвы минеральными элементами, которые содержатся в ней или в результате предпосевного внесения, или накапливаются в ходе минерализации пожнивных остатков, видовая структура ФМС складывается группировками зеленых, желтозеленых и диатомовых водорослей, при этом доля зеленых составляет около 90% от общей ЧК. Обычно в этот период совершенно не выражен прокариотный фототрофный компонент.

Постепенное истощение питательных веществ, и прежде всего минерального азота, вследствие поглощения его из почвы высшим растением и потерями при микробиологических процессах, приводит к стремительному возрастанию доли цианобактерий в структуре сообщества (до 95% от общей ЧК).

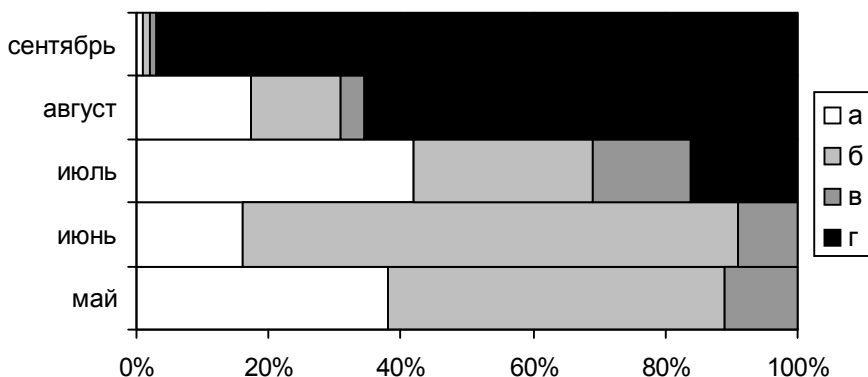


Рис. 36. Изменение структуры (% от численности клеток) наземных фототрофных микробных сообществ в ходе сезонной сукцессии. Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомовые водоросли, г – цианобактерии.

Причиной ускоренной потери азота из почвы могут быть и сами зеленые водоросли (Kimura, 1990). Нитчатые зеленые водоросли всегда имеют около клеток высокое содержание нитратов, которые денитрифицируются при анаэробных условиях. Высокая активность денитрифицирующих бактерий совпадает с низкой интенсивностью света, высокой концентрацией нитратов и молодыми стадиями развития водорослей.

В конце июня–начале июля в умеренной зоне для высших растений (яровых и озимых злаков) характерно достаточно мощное развитие побегов, затенение почвы листьями, отмирание части листьев, попадание на почву листового опада, что приводит к затенению наземных ФМС, состоящих, в основном, из зеленых водорослей, и в создании локальных анаэробных условий, которые и могут привести к усиленной денитрификации.

Сезонная смена доминантов при динамике биогенных элементов хорошо изучена на примере фитопланктонных сообществ. Например, популяции фитопланктона в олиготрофном озере различались по своему составу в течение сезона в зависимости от уровня аммония в среде. При его минимальных значениях в популяции доминировали цианобактерии. Когда же уровень неорганического азота возобновлялся, популяция нового состава из зеленых водорослей замещала цианобактерии (Parson a. Parker, 1988; Planes, 1991).

Сравнительно однородный поток биогенных элементов в целинных и залежных экосистемах умеренной зоны, связанный с ежегодным отмиранием и разложением однотипного растительного и животного опада, с определенным водно-воздушным режимом, кислотнo-солевым и гранулометрическим составом почвы, определяет верхние и нижние пределы плотности популяций в ФМС и их сезонную динамику. В то же время любое антропогенное воздействие, связанное с привнесением в экосистему дополнительных биогенных элементов, мгновенно сказывается на основных количественных и качественных характеристиках таких мобильных сообществ, как ФМС (раздел 6.1). На рис. 30 и 31 (раздел 6.1) приведены примеры изменения структуры наземных сообществ в первый год освоения залежной земли. На неудобренной почве в конце вегетационного сезона развиваются ФМС, в структуре которых основную роль играют цианобактерии – до 95.6% от общей ЧК (рис. 31).

Характер развивающихся на поверхности почвы сообществ резко меняется в зависимости от характера вносимых веществ.

По сравнению с контрольным вариантом все остальные являются флористически обедненными, хотя любые вносимые биогенные вещества приводили к возрастанию продуктивности ФМС (Домрачева и др., 1992; раздел 6.1).

Первичную реакцию ФМС на вносимые агрохимикаты можно рассматривать как мгновенный отклик, который прогнозирует во многих чертах дальнейший возможный ход эволюции сообщества.

Чем более длительными становятся антропогенные воздействия, тем глубже закрепляются и стабилизируются изменения в ценопопуляциях фототрофных микроорганизмов. Сравнение эффекта применения минеральных удобрений на автотрофную популяцию после 1, 3 и 11 лет их воздействия показывает, что меняются групповая структура и видовое разнообразие, в первую очередь, за счет репрессии цианобактерий (рис. 37).

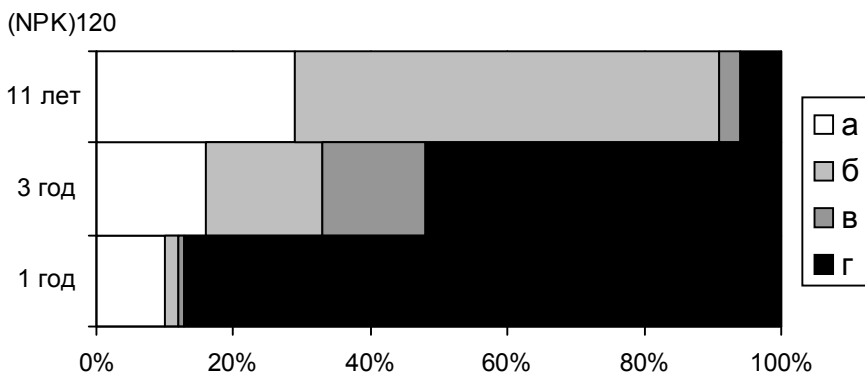


Рис. 37. Влияние длительности внесения минеральных удобрений на структуру фототрофных микробных сообществ «цветения» почвы. Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомеи, г – цианобактерии.

Групповая структура и видовое разнообразие ФМС меняются и при применении возрастающих доз азотных удобрений, что демонстрируют результаты опытов на дерново-подзолистой почве в Кировской области (рис. 38) и на темноцветных почвах в Польше (рис. 39).

При очень длительных воздействиях на почвенную микрофлору только минеральных удобрений (30-летний стационар) ФМС переживают дигрессию, переходящую в отдельные случаи в катагенез (рис. 40, вариант N). Ежегодное внесение азота в дозе 147 кг/га привело к монофикации ФМС на уровне трех видов одноклеточных зеленых водорослей. Истощение почвы в контрольном (неудобренном варианте), повышенная кислотность (раздел 7.4) блокируют размножение цианобактерий. Только известкование почвы способствует наиболее полной реализации видового и группового потенциала фототрофов.

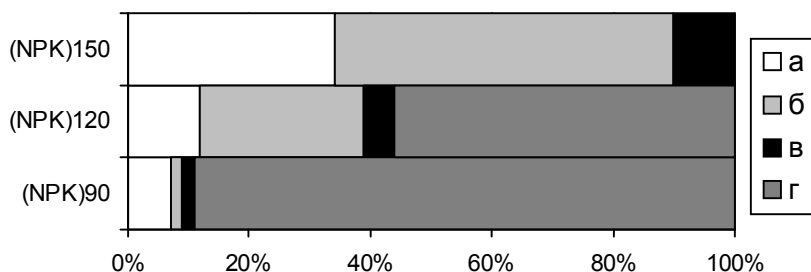


Рис. 38. Влияние возрастающих доз минеральных удобрений на структуру наземных фототрофных микробных сообществ дерново-подзолистой почвы. Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые, в – диатомеи, г – цианобактерии.

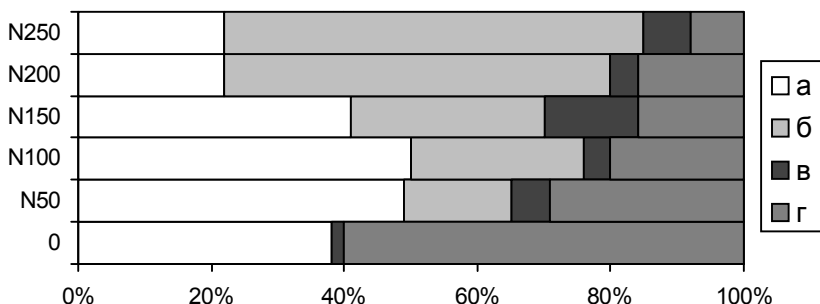


Рис. 39. Влияние возрастающих доз азота на структуру наземных фототрофных микробных сообществ темноцветных почв Польши. Условные обозначения – те же, что на рис. 38.

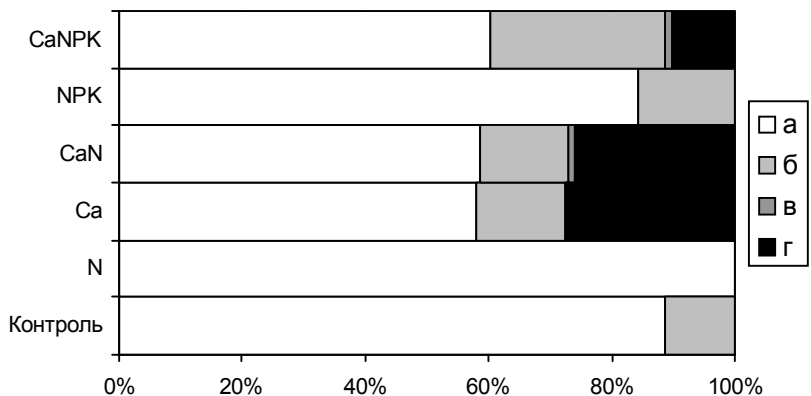


Рис. 40. Групповой состав фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы на 30-летнем стационаре (% от численности клеток). Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые водоросли, б – нитчатые зеленые, в – диатомеи, г – цианобактерии.

Унификация и монофикация сообществ могут быть следствием повышения концентрации биогенов, при которой резко возрастает численность доминантов. При этом распределение доминантов не зависит от распределения биогенов (Hulburt, 1985). Флористическое обеднение фототрофных ассоциаций (на примере водорослевых обрастаний на камнях) может быть таким значительным, что массовое развитие всего лишь двух видов без их сезонной смены составляет до 90% сырой биомассы (Klotz et al., 1976).

С другой стороны, повышенная концентрация биогенов становится причиной угнетения всех группировок фототрофов в почве (Третьякова, Балезина, 1979; Третьякова, 1987; Sauthoff, Oesterreicher, 1994). Или, наоборот, возникает «цветение» почвы, вызванное единичными (один-два вида) галотолерантными эвгленовыми водорослями (Антипина, 1979). При уменьшении концентрации нитратного и аммонийного азота через год возбудителями «цветения» становятся мезотениевые водоросли, которые полностью вытесняют эвгленовых.

Однако и для водных, и для почвенных экосистем показано, что одна и та же концентрация отдельно взятого биогенного элемента при варьировании концентрации других может выступать в качестве оптимальной, лимитирующей или избыточной, угнетающей (Мережко и др., 1991; Roger et al., 1987).

Соотношение в воде и во вносимых в почву удобрениях основных биогенных элементов – значимый фактор в доминировании в сообществах определенных видов или определенных группировок фототрофов (Гусева, 1965; Некрасова, 1989; Healey, Hedzel, 1979; Muralikrishna et al., 1985; Riddols, 1985; Sommer, 1993).

Поэтому естественно предположить, что групповой состав наземных ФМС, особенно при исследованиях, проведенных на стационарах, достаточно адекватно отражает агрохимический состав почвы и может быть использован для диагностики ее состояния.

7.2. Использование «цветения» почвы для диагностики ее состояния

Для биоиндикации окружающей среды используют организмы различных систематических принадлежностей, включающие про- и эукариоты, фото- и гетеротрофы.

При отборе организмов для мониторинга среди них выделяют три группы: организмы-индикаторы, тест-организмы и организмы-мониторы (Бурдин, 1985). Организмы-индикаторы используются для идентификации изменений в окружающей среде, обусловленной действием смеси загрязнителей. Присутствие толерант-

ных индикаторных организмов в виде высокой плотности популяций или отсутствие чувствительных популяций может служить показателями загрязнений. Использование организмов ограничено из-за недостатка знаний о флуктуации численности данного вида в естественных сообществах.

Организмы-мониторы могут использоваться для количественного определения относительных уровней загрязнения путем измерения загрязняющих веществ в их тканях.

Биотестирование, тест-организмы – по их реакции дают биологическую оценку качества среды, в которую они помещаются. Они должны удовлетворять следующим требованиям: быть легко доступными в течение года и иметь экологическое или промышленное значение.

В условиях хронических антропогенных нагрузок «живые индикаторы» могут реагировать даже на относительно слабые нагрузки вследствие эффекта кумуляции доз (Криволюцкий, 1994).

Разрабатывается система комплексного экологического мониторинга в особо опасных зонах, например, вблизи объектов хранения и уничтожения химического оружия, включающая методы оценки в почве состояния бактерий, водорослей, грибов, нематод (Ашихмина, 2002).

Биотическая концепция контроля среды опирается на оценку экологического состояния на шкале норма–патология, которая должна проводиться по комплексу биотических показателей, а не по уровню абиотических факторов (Левич, 1994). Биотическая концепция предполагает существование причинной связи между уровнями воздействия на биоту и откликом биоты. А именно, определенные уровни воздействия обеспечивают нормальное функционирование экосистемы, другие же уровни закономерно приводят к патологическому состоянию.

Существуют попытки создания теоретической и экспериментальной базы для обоснования критериев оценки степени нарушения нормального функционирования экосистем. В частности, в концептуальной модели влияния любого загрязнения на микробную систему почвы (Гузев и др., 1986) выдвигается положение об отсутствии специфичности в ответной реакции микробной системы почв на первых стадиях нарушения, что делает поиск индикаторных форм микроорганизмов для ранней диагностики загрязнения бесперспективным. Изменения микробиологических показателей, которые можно здесь зафиксировать, являются следствием общего ухудшения экологической обстановки, вызванного опосредованным действием загрязнителя.

Наиболее важными показателями биологической реакции почвы можно считать скорость проявления ее начальных стадий,

время достижения максимальной энергии процесса, уровень колебаний его интенсивности (Аристовская и др., 1988).

Выдвинута идея микробиологического мониторинга наземных экосистем, где в качестве индикаторной биосистемы предложено использовать микроорганизмы (Никитина, 1991). Реакция микроорганизмов на изменение факторов окружающей среды на ценотическом уровне выражается в изменении количественного, а чаще качественного состава сообщества. При изменении условий обитания одни виды исчезают, другие появляются. Эта ответная реакция микробного сообщества в некоторых случаях настолько тесно сопряжена с изменением экологической обстановки, что отдельные виды или природные закономерные сочетания их могут рассматриваться как индикаторные состояния окружающей среды. Одним из показателей состояния микроорганизмов в природной среде предложено определять показатели общей и относительной поверхности клеток. В неблагоприятных условиях относительная поверхность клеток увеличивается. В бактериальной биомассе доминируют мелкие клетки, происходит увеличение площади контакта клеток микроорганизмов со средой обитания. В оптимальных условиях этот показатель снижается. В бактериальной биомассе начинают доминировать крупные палочковидные клетки. Следовательно, относительную поверхность бактериальных клеток в естественных ненарушенных экосистемах можно использовать как экологический тест на обеспеченность среды обитания микроорганизмов элементами питания.

Предлагают параметры для почвенного мониторинга разделить на показатели ранней, средней и долгосрочной диагностики (Гришина и др., 1991). Показателями ранней диагностики служат параметры биологической активности почвы (ферментативная активность, скорость нитрификации, денитрификации, выделение CO_2 с поверхности почвы, состав, численность и биомасса микроорганизмов и беспозвоночных животных, скорость трансформации органических веществ).

Предложен метод иницированного сообщества для оценки микробиологического состояния почвы и прогнозирования его изменения под влиянием различных антропогенных воздействий (Гузев и др., 1980). Показателями состояния микробного сообщества являются определение истинного доминирования и соотношения отдельных групп микроорганизмов, взаимоотношения и взаимодействия между отдельными популяциями микроорганизмов в сообществе, биологические особенности доминирующих микроорганизмов, соотношение между активными и покоящимися формами, скорость и характер роста отдельных популяций и их сукцессии. Обеднение видового разнообразия микробного сообщества и

появление в качестве доминантов микроорганизмов-токсинообразователей свидетельствуют об ухудшении микробиологического состояния почвы и свойств ее в целом.

В результате изучения изменчивости микробной системы почвы при антропогенных воздействиях предложен подход к микробиологической индикации состояния почвы, основанный на сочетании градиентного анализа и метода иницированного микробного сообщества (Гузев и др., 1984; Гузев и др., 1985; Гузев, Левин, 1991). Показано, что независимо от природы поллютанта изменение микробиоты почвы в ответ на возрастающие антропогенные нагрузки выражается в последовательности четырех адаптивных зон, которые являются отражением различных уровней загрязнения почвы: гомеостаза, стресса, микробного токсикоза и репрессии.

Выделение подобных зон помогает установить предельно допустимую нагрузку на данную почву и объясняет, например, токсическое последствие высоких доз азотных удобрений, которое сводится к тому, что хотя условия окружающей среды и возвратились к исходному состоянию, все равно преимущественное развитие получают микробы-токсинообразователи за счет увеличившейся ранее их численности, так как в этих условиях имеет место конкуренция по типу неустойчивого равновесия.

В систему микробиологических и биохимических показателей для мониторинга почвенного покрова предлагается включить следующие элементы: структуру и видовое разнообразие микробного компонента, величину его пула, а также показатели биохимической активности некоторых процессов, осуществляемых микроорганизмами (Евдокимова, 1990; Ницэ, 1995). Измерение микробиологического многообразия включает анализ содержания НК и жирных кислот фосфолипидов (Turco et al., 1992). Один из вариантов микробиотестирования общей токсичности почвы основан на получении из нее водных вытяжек и количественной оценке в них токсикантов по степени ингибирования одной из ключевых ферментных систем – люциферазной. Это регистрируется билюминометром (Пшеничников и др., 1995).

Однако сложность заключается в том, что биосистемы обладают специфической реакцией. У организмов эти реакции носят индивидуально-групповой характер: биохимические и физиологические параметры регистрируют реакцию отдельных организмов. Как правило, реакции популяций на внешние воздействия на качественном уровне неспецифичны, они выражаются в изменении количественных соотношений между различными параметрами. Ценотические реакции специфичны, многообразны и носят качественно-количественный характер (Заугольнова и др., 1993; Заугольнова и

др., 2000). В почвенной экотоксикологии очевиден переход от тестирования токсичности тех или иных веществ в экспериментах с отдельными модельными видами к экспериментам с группами организмов (многовидовые тесты) или сообществам внутри интактных почвенных монолитов (модельных экосистем). Однако надо учитывать, что в экосистемах разного уровня сукцессионные процессы протекают с разной скоростью, а время генерации различных групп отличается иногда порядками (Pokarzhevskii et al., 2003). Представители различных размерных групп обитают в различных экосистемах почвы, которые создают своеобразную иерархическую систему. К экосистемам низшего уровня относятся экосистемы пленок почвенной влаги в почвенных порах и пустотах, в которых обитают бактерии, водоросли, простейшие, колемболы, нематоды; к экосистемам среднего уровня – экосистемы почвенных пор и пустот, их заселяют грибы, микроартроподы, энхитреиды, мелкие личинки насекомых. Для крупных почвенных обитателей (дождевые черви, многоножки) почва как целое является средой обитания, и она как экосистема включает экосистемы более низкого ранга. Следовательно, сравнивая одновременно различные размерные группы при биоиндикации тех или иных нарушений, мы сравниваем нарушения различных экосистем.

Разработан принципиально новый подход для характеристики условий по небольшому числу признаков на основе дискриминантного анализа и теории распознавания образов (Кожевина и др., 1995). В качестве признаков использованы данные об относительном числе колоний (%) x_1 , x_2 , x_3 через 20, 40, 60 ч соответственно. Финальное число колоний (100%) определяли через 110 ч после посева.

Если $x_1 < 15$, а $x_2 < 70$, то можно утверждать, что рассматриваемые природные местообитания не загрязнены легкодоступным органическим веществом. Для вывода о наличии загрязнения достаточным основанием является неравенство $x_3 > 0$.

Таким образом, с помощью обычного микробиологического приема (посев) без идентификации микроорганизмов и даже без расчета обилия в единице массы образца удастся по мере появления колоний охарактеризовать состояние микроорганизмов в природе и решать актуальную прикладную задачу по индикации состояния среды.

С целью комплексной биодиагностики биологических, химических, физических свойств почвы предложен оригинальный метод почвенных микрокосмов (Яковлев, 1997). В качестве количественного критерия степени загрязненности почвенного раствора использовали показатель интенсивности размножения почвенных гидробионтов (инфузорий, водорослей).

Использование различных групп организмов, помимо фототрофов, в качестве биоиндикаторов позволило диагностировать следующие изменения в природных экосистемах.

Механизмы формирования плодородия в целинных и окультуренных почвах различны. При окультуривании роль естественных источников плодородия снижается благодаря внесению удобрений. Поэтому при оценке плодородия удобренных почв по микробиологическим показателям мы выясняем, на каком уровне микрофлора в состоянии обеспечить снабжение компонентов биоты минеральной пищей и азотом. Имея дело с удобренными почвами, мы можем судить лишь о том, в какой мере почва обеспечена необходимыми элементами, поступающими одновременно из естественных и антропогенных источников, оценить непосредственно вклад микроорганизмов в формирование урожая в данном случае очень трудно (Аристовская, 1988). Тем более, что многочисленные исследования в различных климатических зонах показывают неоднозначную реакцию почвенной сапротрофной микрофлоры на вносимые удобрения и способы обработки почвы (Арлаускане, 1977; Тихомиров, Святская, 1978; Головков и др., 1980; Лыков, Сафонов, 1985; Благодатский, 1988; Меренюк и др., 1988; Семенов и др., 1988; Наумова, Барсуков, 1991).

Более четкую картину антропогенных изменений почвенной биоты дает мониторинг, опирающийся на микологические показатели (Марфенина, 1994; Хабибулина, Арчегова, 2001). В исследованиях, выполненных для различных типов химического загрязнения почв (тяжелые металлы, кислые осадки, минеральные удобрения), закономерности перестройки сообщества грибов во всех случаях сходны. В результате воздействия происходит обеднение сообщества, в первую очередь, за счет редких видов грибов. При увеличении воздействия может наблюдаться концентрация доминирования, когда в сообществе увеличивается доля доминантных форм.

Существенны успехи, достигнутые в зоодиагностике почвы. Установлено, что имеется три основных тренда в изменении сообществ беспозвоночных:

- обеднение фаунистического богатства и снижение разнообразия жизненных форм;

- снижение общей численности почвенных беспозвоночных, сопровождающееся иногда супердоминированием отдельных видов;

- сдвиги трофической структуры сообщества со снижением относительного обилия сапрофагов (Гиляров, 1965).

В частности, в конкретных случаях убедительно обоснована возможность биодиагностики по этим критериям для таких бес-

позвоночных, как протисты (Гельцер, 1989), раковинные амебы (Корганова, 2001), кольчатые черви (Козловская, 1976), панцирные клещи (Андриевский, 1992), коллемболы (Кузнецова, 1999). Выявлено, что в агроэкосистемах биомасса бактерий может быть на порядок выше, чем в природных, а почвенных животных – на порядок ниже. Это связано с тем, что сапротрофы используют как источник биогенов в основном целлюлозолитические микроорганизмы. Недостаток субстрата в почве агроэкосистемы отражается на развитии популяций сапротрофных животных. Но потенциальная активность целлюлозолитических микроорганизмов в почве велика. Поэтому внесение органических удобрений резко увеличивает численность популяций животных (Покаржевский и др., 1988).

Чрезвычайно привлекательной оказалась идея альгоиндикации как для водных, так и для почвенных экосистем. Особенно четко внешние воздействия проявляются в водных экосистемах (Кожова, 1986; Лаврентьева, 1987; Сафонова, 1987; Федоров, 1987; Абросов, Боголюбов, 1988; Алимов, 1990; Левич, Личман, 1992; Новиков, 1994; Трифонова, 1994; Охапкин, 1997; Healy, 1978; Trainor, 1979; Cairns, 1986; Rumrich a. Rumrich, 1986 и др.).

Для почвенной альгофлоры еще в 1969 г. было сформулировано положение о том, что при оценке плодородия почвы, определения потребности почв в удобрениях, водоросли как тест-объекты имеют несомненные преимущества перед другими микроорганизмами, так как они автотрофны и их реакции на условия среды наиболее сходны с реакцией высших растений (Голлербах, Штина, 1969). Позднее были более детально обоснованы те преимущества, которые имеют почвенные водоросли и цианобактерии перед другими почвенными организмами в качестве биоиндикаторов (Голлербах, 1976; Штина, Голлербах, 1976; Бусыгина, 1976; Кондакова, 1984; Панкратова, Домрачева и др., 1984; Домрачева, 1989; Некрасова, 1989; Штина, 1990; Штина, Голлербах, 1980; Костиков, 1990; Штина, 1990; Круглов, 1991; Домрачева и др., 1992; Кабиров, 1993; Кузяхметов, 1993; Панкратова, Домрачева и др., 1994; Панкратова, Домрачева, 1995а и б; Домрачева, 2000; Дорохова и др., 2001; Дубовик, 2001; Кузяхметов, Киреева, 2001; Слободина, 2001).

Принципиально новый подход к биоиндикации в нашей работе с помощью фототрофных микроорганизмов состоял в исследованиях, проводимых в условиях длительных стационарных опытов с одновременным привлечением к анализу полученных результатов комплексных агрохимических, микробиологических, зоологических, биохимических показателей, определяемых одновременно с анализом фототрофных группировок «цветения» почвы (гла-

ва 7). Полученные в результате комплексных исследований данные показывают, что анализ ФМС «цветения» почвы вполне адекватно отражает те изменения в почвенном статусе, которые происходят под влиянием агрохимикатов (Панкратова, Домрачева и др., 1984а и б; Домрачева и др., 1992; Панкратова, Домрачева и др., 1994).

В то же время анализ фототрофных микроорганизмов в разрастаниях на поверхности имеет преимущества перед другими методами биоиндикации, будь то сапротрофные микроорганизмы, или фототрофный внутрипочвенный комплекс. Эти преимущества заключаются в следующем.

При наблюдении за поверхностью почвы в агроэкосистемах легко определить сроки массового размножения фототрофных микроорганизмов («цветение» почвы), которые при этом, безусловно, находятся в деятельном, вегетирующем состоянии, учитывая активное протекание процесса фотосинтеза (раздел 6.2). Имея дело с внутрипочвенными комплексами фототрофов, мы всегда подсознательно сомневаемся в том, какое место в их метаболизме принадлежит гетеротрофному способу питания, а какое фототрофии.

Наземные ФМС, формирующие сомкнутое сообщество, более адекватно отражают почвенные условия, чем одиночные особи фототрофов, рассеянные в толще почвы и отделенные друг от друга значительными пространствами.

«Цветение» почвы – редкий, уникальный для почвы пример размножения микроорганизмов до макро разрастаний. В эти периоды плотность наземных фототрофных популяций достигает до нескольких десятков млн. клеток на 1 см² или на 1 г «цветущей» почвы.

Отношения, которые складываются между организмами разных эколого-трофических групп в процессе формирования наземных разрастаний фототрофов, приводят к образованию сообществ, пронизанных сетью аллелопатических и пищевых связей (глава 5). Поэтому в подобных сообществах легче проследить отклонения от естественного хода сукцессий под влиянием антропогенных факторов.

К преимуществам анализа «цветения» почвы для целей почвенного мониторинга относятся и чисто методические, такие, как использование меньшего разведения почвенной суспензии для количественного учета клеток фототрофов по сравнению с разведениями для учета бактерий или внутрипочвенных водорослей или цианобактерий. Это повышает точность полученных показателей даже в случае меньшего объема почвенных образцов, предназначенных для анализа.

Наблюдения над ФМС «цветения» почвы дают возможность наиболее оптимального сочетания количественного учета и видового состава возбудителей процесса.

К недостаткам и ограничениям метода можно отнести следующие.

Сроки использования «цветения» почвы в целях биодиагностики состояния почвы ограничены позднелетним и осенним периодами, когда вследствие нормального сезонного хода сукцессий максимально реализуется видовое богатство наземных альгоценозов (раздел 7.2, 7.4). Проведение анализов в более ранние сроки может только выявить отклонения от естественного хода сезонных сукцессий и констатировать эти отклонения для уточнения предполагаемого диагноза состояния почв в более поздний период.

Хотя «цветение» почвы – естественное явление для пахотных почв, иногда в особо засушливые годы или при постоянном рыхлении почвы (пропашные культуры) оно может и не развиваться.

Проведение экспресс-анализа состояния почвы по групповому анализу наземных ФМС включает этапы.

1. Взятие в поле репрезентативного среднего образца «цветущей» почвы в соответствующие периоды по стандартным микробиологическим методикам. В случае отсутствия «цветения» можно отбирать поверхностный слой почвы и иницировать ее «цветение» в лаборатории простым увлажнением почвы в чашках Петри или других прозрачных емкостях, проводя инкубирование в условиях, стандартизированных по освещению и температуре.

2. Проведение количественного учета фототрофных микроорганизмов «цветения» почвы прямым микроскопическим методом (глава 2) с выделением пяти основных эколого-морфологических групп водорослей и цианобактерий: одноклеточные зеленые и желтозеленые, нитчатые зеленые и желтозеленые, диатомовые водоросли, безгетероцистные и гетероцистные формы цианобактерий (раздел 3.2). Продолжительность количественного учета в 10-кратной повторности для одного варианта составляет около 1 часа.

3. Математическая обработка и составление шкал с учетом процентного участия в структуре сообщества различных групп фототрофов.

На основании полученных данных делается заключение о возможном агрохимическом статусе почвы и соответствии его норме для высшего растения даже раньше того, чем это отражается на качестве и количестве полученного урожая высших растений (Домрачева и др., 1992).

С нашей точки зрения, именно «цветение» почвы отвечает задачам быстрой индикации ее состояния.

В предыдущих главах доказано, что при «цветении» почвы размножение и сосуществование отдельных группировок фототрофов приводит к формированию сообщества, развитие которого подчиняется основным экологическим законам.

«Цветение» почвы обнаруживается визуально при осмотре интересующих участков почвы полей. Можно сравнительно легко провести рекогносцировочную оценку «цветения» почвы на глаз: мощность разрастаний, площадь покрытия почвы «цветением», сроки его появления на разных вариантах опыта, используя стандартные или модифицированные геоботанические приемы.

На поверхности почвы размножаются только те виды, которые входят в альго-цианобактериальный банк данной почвы, а не занесенные извне.

Концентрация клеток при «цветении» почвы на единице площади в объемной или весовой единице существенно выше, чем в глубинных слоях почвы, что повышает точность обработки образцов и достоверность выводов.

Только при «цветении» почвы водоросли и цианобактерии в полной мере проявляют себя как фототрофы, что делает более возможным сопоставление и прогнозирование их реакций по сравнению с реакцией высшего растения.

При «цветении» почвы в диагностических целях можно параллельно проводить исследования таких функциональных процессов, как фотосинтез и азотфиксация, что не достигаемо для внутрипочвенных комплексов.

Инициация «цветения» почвы легко воспроизводится в лабораторных условиях простым увлажнением почвы и может многократно воспроизводиться в зависимости от задач исследования. При этом, в отличие от инициированных сапротрофных сообществ, не требуется дополнительного источника энергии или пищи в виде крахмала, глюкозы, хитина и т.д.

Одна из особенностей развития наземных ФМС – наличие сезонных сукцессий, ярко выраженных в умеренной зоне и отражающих динамику биогенных элементов в почве (раздел 3.2, 6.3, 6.4). При этом полная реализация видового потенциала фототрофов в норме происходит только в конце вегетационного сезона. Вследствие этого в весенний и раннелетний периоды, когда доминирующими формами являются представители Chlorophyta, Xanthophyta, Bacillariophyta, возможны только сравнительные определения интенсивности развития данных таксономических групп по количественным показателям ЧК и их биомассы. Варьирование этих показателей может быть значительным и отражает разницу обеспеченности почвы биогенными элементами.

Начиная со второй половины июля, когда полноценно заявляют о себе позднесукцессионные виды – безгетероцистные и гетероцистные цианобактерии – вплоть до послеуборочной перепашки почвы или ухода земли под снег, возможно биоиндикационное обследование почвы по ее «цветению».

В биодиагностике в качестве критериев используются различные показатели, характеризующие состояние популяций: численность, биомасса клеток, видовой и таксономический состав, смену доминантов (Штина, 1990), вновь введенные понятия, например, коэффициент микробного резерва (Никитина, 1991), отношение минимальной биомассы организмов в год к максимальной (Алимов, 1990), статистический спектр жизненных форм (Костиков, 1990), регистрация разнообразия особей водорослей без определения их видового статуса, основанная на размерно-морфологических отличиях (Кузяхметов, 1993).

С этой целью мы предлагаем проводить групповой анализ, основанный на выделении среди почвенных фототрофов пяти эколого-морфологических групп.

Переход от традиционного метода количественного учета водорослей в объемном водном препарате (Штина, 1959) к учету на сухих мазках (Домрачева и др., 1985), при котором клетки находятся не в многомерном пространстве, а лежат на стекле практически в один слой, существенно облегчает задачи идентификации клеток среди почвенных частиц, а порой создает возможность родового или видового определения особей, что приводит к совмещению качественного и количественного учета микрфототрофов.

Последующее обобщение полученных результатов по групповому составу ФМС, вычисленное в процентах и отраженное в таблицах, графиках, диаграммах, позволяет проводить быстрое и наглядное сопоставление результатов в разных вариантах и прогнозировать состояние почвы. При этом групповой анализ наземных ФМС вполне удовлетворительно заменяет другие виды мониторингового контроля состояния почвы. Для иллюстрации приведем пример сопоставления различных интегрированных показателей состояния почвы и урожая при длительном монотонном внесении минеральных удобрений в условиях 11-летнего стационара (табл. 82). Судя по урожайным данным, при 11-летнем применении только минеральных удобрений почва не потеряла эффективного плодородия. Но с возрастанием доз азотных удобрений эффективность их падает и при внесении N180 урожай озимой ржи становится ниже, чем при N120 (на 3 ц с га). В то же время агрохимические показатели не обнажают этой тенденции: при N180 уровень фосфора, калия и общего азота выше, чем в других вариантах.

Минеральные удобрения, применяемые на дерново-подзолистых почвах, неодинаково действуют на представителей микробсообщества и его активность, что подчас затрудняет интерпретацию полученных результатов.

Традиционно исследователи стремятся прогнозировать состояние почвы по общему количеству обитающих в ней микроорганизмов. Но до сих пор не определена та планка (верхний предел) их численности, которая необходима для постоянного воспроизводства плодородия почвы. Высокая численность сапротрофных микроорганизмов может отражать повышенную биологическую активность почвы, но приводит к двум диаметрально противоположным результатам: растрате почвенного плодородия через повышенную скорость минерализации органического вещества почвы (Звягинцев, 1987) или, наоборот, высоким темпам его создания. Определить направленность процессов в какой-то мере помогает анализ группового состава организмов и интегрированных процессов их активности. Так, в иллюстрируемом опыте (табл. 82) при самой высокой дозе азота наблюдалась максимальная численность сапротрофных микроорганизмов. Но разверстка этого показателя по эколого-трофическим группам показывает, что увеличение дозы азота сопровождается ростом численности грибов (с 260 тыс./г в контроле до 440 тыс./г почвы при N180), среди которых могут активизироваться токсинообразователи (Гузев и др., 1984).

Другая группа организмов – аммонифицирующие бактерии – при возрастании доз азота (N0 → N180) также увеличивают свою численность (от 30 до 72 млн. клеток/почвы), что синхронизируется с возрастанием интенсивности дыхания почвы, скорости минерализации органического вещества и некоторым снижением гумуса в почве. Отсюда видно, что отдельные, даже интегрированные показатели, например, дыхание почвы, недостаточны для характеристики ее экологической обстановки при антропогенных воздействиях.

Беспорным является утверждение чрезвычайной важности при оценке состояния почвы ее азотфиксирующей способности, которая аккумулирует такие показатели, как видовое богатство азотфиксаторов, степень их обеспеченности органическим веществом (база энергетики для активности нитрогеназы) и физико-химический режим почвы. Поэтому прогрессирующее падение азотфиксирующей способности почвы (почти паралич) практически до нуля (N180) указывает, что активность и направленность биологических процессов таковы, что могут со временем привести к снижению потенциального плодородия почвы (Резник, 1991).

О том, что система вступает в зону кризиса свидетельствует катастрофическое уменьшение численности почвенной мезофауны

Таблица 82
Изменение состояния почвы под влиянием длительного (11-летнего) внесения минеральных удобрений
(культура – озимая рожь)

Варианты	Агрохимические показатели почвы				Урожай, ц/га	Общая численность		Дыхание почвы, мг СО ₂ л ⁻¹ мин ⁻¹	Азотфиксация, кг/га	Скорость минерализации органического вещества, % от внесенного		Фотосинтез фототрофных микроорганизмов, мкг СО ₂ см ⁻² мин ⁻¹	Численность мезофауны, экз., л ⁻¹ сух. почвы
	РН	гumus, %	P ₂ O ₅ , мг/100 г	K ₂ O, мг/100 г		N, %	капротрофов, млн./г			фототрофов, тыс./см ²	по С		
Контроль	4.8	1.60	6.6	4.0	0.125	14.0	180	305	0.01	8.0	18.9	48.0	18.1
N60P120K120	4.8	1.62	16.6	5.8	0.127	28.8	252	333	0.07	22.7	33.1	63.1	50.6
N120P120K120	4.7	1.60	16.8	16.0	0.129	29.6	286	809	0.04	1.5	-	-	-
N180P120K120	4.1	1.56	18.8	16.0	0.131	26.6	324	828	0.14	0.0	-	-	12.8

Примечание. Прочерки означают отсутствие данных.

(Панкратова, Мезенцева, 1985). Еще одним доказательством надвигающегося неблагополучия почвы является снижение фотосинтетической активности водорослей и цианобактерий (табл. 82) по мере увеличения доз азота. Водоросли и цианобактерии, в отличие от сапротрофов, достаточно автономны от органического углерода, довольствуясь, в основном, углекислым газом приземного слоя. При анализе группового состава ФМС «цветения» почвы ясно прослеживается тенденция их эволюции в зависимости от доз, сроков и форм применяемых агрохимикатов (раздел 6.4). Рассмотрим конкретный пример (табл. 83), расшифровывая данные по фототрофным организмам, приведенные в табл. 82.

Таблица 83

Структура альго-цианобактериального ценоза при «цветении» почвы на 11-летнем стационаре

Вариант	Группы фототрофов, % от численности клеток				
	Водоросли			Цианобактерии	
	одно-клеточные зеленые	нитчатые зеленые	диатомовые	безгетероцистные	гетероцистные
Контроль	18.8	14.8	3.7	56.5	6.2
N60(ПК)120	32.2	35.2	4.2	24.7	3.7
N120(ПК)120	28.9	62.4	2.0	6.7	0.0
N180(ПК)120	18.8	78.8	2.4	0.0	0.0

При длительном применении минеральных удобрений с невысокими дозами азота (N60) сохраняется групповое разнообразие фототрофов в пленках «цветения», но уже наблюдается тенденция возрастания роли зеленых водорослей с одновременным сокращением доли цианобактерий. Повышение дозы азота до 120 кг/га приводит систему к порогу кризиса, что выражается в исчезновении азотфиксирующих гетероцистных форм. Тенденция обеднения группового состава полностью реализуется при дозе азота 180 кг/га: абсолютными доминантами становятся зеленые водоросли (97% от наличных групп), особенно нитчатые формы (78.8%), полностью исчезают цианобактерии.

Работы, проведенные на других стационарах (раздел 6.4), также доказывают, что реакции наземных фототрофных отражают накопившиеся в почве изменения при длительном воздействии однотипных агрохимикатов.

Первичная реакция фототрофов при окультуривании почвы всегда активна, экспрессна, многозначна и вполне может рассматриваться как реакция «возмущения», при которой разнообразие вносимых в почву веществ приводит к многообразию ответных

реакций, так как разные виды фототрофов, иногда очень близкие по систематическому положению, обладают различной устойчивостью к токсическому фактору (ксенобиотику или природному веществу). Поэтому наличие в среде посторонних для нее веществ или веществ естественных, но в повышенной концентрации, приводит к преобладающему росту наиболее устойчивых к ним видов и подавлению наиболее чувствительных форм (Гапочка, 1981).

Чем более длительными становятся антропогенные воздействия, тем глубже закрепляются и стабилизируются изменения в ценопопуляциях фототрофных микроорганизмов. Например, длительное применение азотных удобрений в высоких дозах приводит к снижению видового разнообразия ФМС (раздел 7.4). Видовое разнообразие естественных сообществ – важнейший параметр для контроля за состоянием природы. Удобрения могут вытеснять из природных ФМС олиготрофные виды, такие как, например, цианобактерии, которые не в состоянии конкурировать с зелеными водорослями за азот. На богатом агрофоне они теряют свои экологические преимущества, связанные со способностью к азотфиксации. По этой причине резко обедняется их флористический состав. В то же время почвы, насыщенные азотом, обеспечивают фитоценотический оптимум для нитчатых зеленых водорослей, которые и захватывают лидерство в ФМС почв, насыщенных минеральным азотом.

Высокая обеспеченность почвы фосфором приводит к массовому размножению цианобактерий в пленках «цветения». Нейтрализация кислых почв известью обеспечивает как увеличение видового разнообразия, так и возрастание продуктивности сообщества. Способность безгетероцистных форм цианобактерий к миксотрофии отражена в их доминировании в наземных ФМС почв, удобренных навозом.

Используя групповой анализ наземных разрастаний, можно судить о биологическом благополучии почв по следующим показателям.

1. Полночленность фототрофной микробной ассоциации на поверхности почвы с наличием всех эколого-морфологических групп фототрофов: одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, диатомеи, безгетероцистные и гетероцистные цианобактерии.

2. Относительно равномерное процентное соотношение различных группировок.

3. Видовое разнообразие, которое легко установить по форме клеток любому специалисту – ботанику, микробиологу, почвоведу, агроному.

Почву, на поверхности которой в конце вегетационного сезона развиваются подобные ФМС, можно считать пребывающей в состоянии, которое в современной прикладной экологии оценивается как «норма» (рис. 41).

О надвигающемся биологическом неблагополучии почвы свидетельствует тот факт, что в составе ФМС начинает явно доминировать какая-то группировка, причем в любой срок наблюдения именно эта группировка остается преобладающей. Можно предполагать, что почва вступает в зону «риска».

Исчезновение из наземных ФМС азотфиксирующих цианобактерий, важнейшей группы для природного азотного баланса почвы, – признак надвигающегося «кризиса».

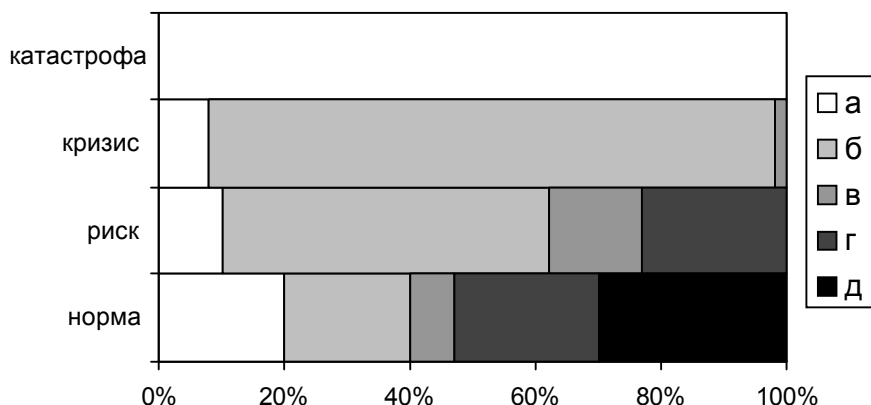


Рис. 41. Индикаторная шкала оценки биологического состояния почвы по ее «цветению». Условные обозначения: а – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли, б – нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли, в – диатомеи, г – безгетероцистные цианобактерии, д – гетероцистные цианобактерии.

Унификация видового состава сообщества на уровне немногих видов одноклеточных зеленых водорослей – показатель накопления почвой фитотоксических свойств, делающих ее непригодной для высшего растения, т.е. явное состояние «катастрофы» (Домрачева, 1998). В решении Регионального научно-методического семинара по критериям оценки изменения состояния почв, растительного и животного мира территорий с кризисной экологической обстановкой (г. Киров, 27-31 марта 1995 г), организованного департаментом научно-технического обеспечения экологической безопасности Минприроды России, на основе данных экспериментальных результатов по групповому анализу «цветения» почвы дана рекомендация – использовать водоросли и цианобактерии в качестве биологических индикаторов при оценке состояния пахотных почв.

В последние годы четко прослеживается еще один аспект использования цианобактерий, выделенных в чистые культуры из пленок «цветения». Оказалось, что эти фототрофы могут занять достойное место среди антагонистов микробов – фитопатогенов.

Глава 8 РОЛЬ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В СТАНОВЛЕНИИ СУПРЕССИВНОСТИ ПОЧВЫ

В жизни растений, в процессах плодородия почвы значительную роль играют не только микробы-минерализаторы и азотфиксаторы, но также особые группы про- и эукариот, получивших название ингибиторы и антагонисты. **Микроорганизмы-ингибиторы** в процессе своей жизнедеятельности подавляют рост и развитие высших растений. Вещества, образуемые ингибиторами, принято называть **токсинами** или фитотоксинами. Микроорганизмы, угнетающие других микробов, называют антагонистами. Вещества, продуцируемые антагонистами, называют антибиотиками. Между ингибиторами и антагонистами нет принципиальной разницы; как те, так и другие действуют посредством выделения метаболитов (Красильников, 1958).

Явление микробного антагонизма известно очень давно. Еще в XIX в. Л. Пастер и И.И. Мечников установили способность некоторых видов сапрофитных бактерий подавлять развитие патогенных микроорганизмов.

В XX в. появилась серия исследований, посвященных проблемам подавления почвенных фитопатогенов, которые подробно анализируются в классических отечественных монографиях 1950-х гг.: С.Н. Виноградский «Микробиология почвы» (1952), Е.Н. Мишустин, М.И. Перцовская «Микроорганизмы и самоочищение почвы» (1954), Н.А. Красильников «Микроорганизмы почвы и высшие растения» (1958). Уже тогда выдвигалась идея о том, что большое будущее в борьбе с инфекционными болезнями растений принадлежит микробиологическим методам с использованием препаратов микробов-антагонистов. Среди антагонистов были выявлены различные группы грамотрицательных и грамположительных бактерий, а также плесневые грибы.

Еще более обширен перечень фитопатогенных микроорганизмов. Согласно современной экологической концепции симбиоза, паразитизм является одним из способов метаболической интеграции растений с микробами – донорами новых функций.

Главной движущей силой развития системы является захват паразитом новой экологической ниши – внутренней среды хозяи-

на, в которой отсутствует конкуренция со свободноживущими организмами. При этом хозяин рассматривается как «первичная» экологическая среда, во взаимодействии с которой определяются физиологическое состояние и репродуктивная активность паразита. Среда обитания хозяина является для паразита уже «вторичной» экологической средой (Проворов, 2001).

Среди фитопатогенов безусловными лидерами являются микроскопические грибы, в том числе один из самых вредоносных – род *Fusarium*.

8.1. Фузарии: распространение, опасность, биологический контроль

Грибы р. *Fusarium* являются одними из наиболее агрессивных и опасных фитопатогенов. Они чрезвычайно широко распространены в природе, встречаются в различных географических зонах, экологических условиях, на разнообразных субстратах. Поражая широкий круг сельскохозяйственных, лесных, декоративных культур, они часто вызывают эпифитотии, порой переходящие в пандемии. Количество грибов р. *Fusarium*, выделенных из различных почв и почв ризосферы культурных и диких растений, по отношению к общему числу обнаруженных почвенных микромицетов, может достигать 10-20% (Литвинов, 1967). Впервые данный род был описан в 1809 г. Линком (Link, цит.: по Литвинов, 1967).

Род *Fusarium*, в целом, представляет обширную биологически неоднородную группу грибов. Среди них есть и паразиты, и полупаразиты, способные поражать только ослабленные растения, и сапрофиты. Известны фузарии, паразитирующие на насекомых, а также вызывающие микозы и токсикозы человека и теплокровных животных (Степанова, 1976).

Большинство грибов этого рода – фитопатогены (возбудители заболеваний растений). Фузарии одного вида могут поражать растения из самых разнообразных семейств, вызывая у них различные патологические явления – гниль корней, семян, плодов, а также общее угнетение и преждевременное увядание. Особенно обострилась проблема фузариозов в последние 20 лет. Так, в РФ с 1990 г. доля зерна, загрязненного фузариотоксинами, возросла более, чем в 20 раз (Монастырский, 1998а и б, 2001). Штаммы – суперпродуценты микотоксинов уже составляют около 80% всех изолятов, выделенных с пораженных растений.

Практически нет растений, не поражаемых данным грибом. Он опасен для злаков, овощных, плодовых, декоративных, хвойных культур. Например, такой вид, как *Fusarium culmorum*, чрез-

вычайно опасен для пшеницы (Miedaner et al., 1987; Diehl, Fehrmann, 1989; Lasicowa, 1989), ежи сборной (Kutrzeba, 1984), люцерны (Parry, Pegg, 1985), клевера (Полякова, 2002), сои, нута (Kramer et al., 1984), сахарной свеклы, огурцов (Полякова, Рудаков, 2002). Полную гибель сорго может вызвать *F. moniliforme* (Туорау, 1989). *F. oxysporum* уничтожает ячмень (Полякова, 2002), картофель (Dwivedi, 1984), сахарную свеклу (Бикетов, Сойтонг, 2002), томаты (Larkin, Fravel, 1999), сосну обыкновенную (Kwasna, 1988), землянику (Michail et al., 1982), гвоздику (Garibaldi, Gullino, 1990). Все возделываемые сеянцы хвойных поражаются *F. moniliforme* и *F. avenaceum*. Потери урожая от вредных организмов, среди которых фузариуму принадлежит одно из первых мест, оцениваются в мире в 300 млрд. дол. год – 40% от общего объема производства продуктов растениеводства (Oerke, 1998).

В отличие от большинства фитопатогенных бактерий, не способных к длительному существованию в природных почвах (Воронкевич, 1974), фузарии могут длительное время находиться в почве в отсутствие растения-хозяина. Высокая степень сохранности и агрессивности гриба объясняется во многом особенностями его жизненной стратегии: длительным существованием в почве и активной вегетацией за счет сапротитного питания, разнообразием клеточных структур, помимо мицелия, обеспечивающим размножение (макроконидии, микроконидии, хламидоспоры). При подходящих условиях это обеспечивает мгновенное освоение субстрата даже в отсутствие растения-хозяина. Так, например, уже спустя 6 ч после введения в почву проросло от 87 до 100% макроконидий (Шахназаров и др., 2000). В популяции гриба в течение вегетации в почве именно мицелий является доминирующей структурой. Поэтому именно его плотность может быть показателем условий, благоприятных или неблагоприятных для роста гриба (Струнникова и др., 2004).

Давно было отмечено, что массовые вспышки фузариоза у растений обусловлены накоплением гриба под монокультурой, которое чаще всего вызывается слабым развитием в их ризосфере антагонистов.

Возникновение инфекционного процесса зависит от ряда причин. В частности, необходима определенная плотность популяции возбудителя для заражения растений. Этот показатель варьируется, зависит от сорта, возраста и физиологического состояния растения, типа почвы, стадии развития гриба. Значения популяционной плотности фузариума, вызывающие полное поражение растений, приведены в табл. 84.

Усилению инфекционного процесса способствует образование патоккомплексов фузариума с другими фитопатогенами. В таких комплексах один паразит может индуцировать восприимчивость

Плотность популяций *Fusarium* spp., достаточная для заражения растений

Плотность популяции, КОЕ/г почвы	Растение	Автор
100	Пшеница и тритикале	Lacicowa, 1989
1700	Сорго	Tuoray, 1989
2000	Горох	Борзенкова, 2000
2350-4250	Злаки	McFadden et al., 1989
5000	Горох	Rush, Kraft, 1986
6600	Шпинат	Naiki, Morita, 1983
20000	Пшеница	Miedaner et al., 1987
10000-100000		Kempt, Wolf, 1989

растения к другому. Данное явление предлагается назвать «паразитическим эпистазисом» (Sidhu, 1984). Так, отмечено, что совместное действие *F. avenaceum* и *Pseudomonas viridiflava* приводило к более сильному поражению корней красного клевера, чем при отдельной инокуляции в экспериментальных условиях (Leath et al., 1989). Фузариозно-бактериальная гниль (*F. culmorum* + *Pectobacterium phytophthorum*) обусловила усиление патологического процесса в клубнях картофеля (Бельская, Новикова, 1984). Гибель мягкой пшеницы в 1982 г. в Болгарии на площади 300 га была вызвана фузариозно-бактериозным поражением – *F. culmorum* + *Pseudomonas syringae* (Василев, Караджева, 1988). Данные фитопатогены не ингибировали друг друга и в чистых культурах при выращивании на картофельно-декстрозном агаре.

Усилению фузариозной инфекции может способствовать предварительное поражение другими грибами или загрязнение воздуха, например, O_3 (Diel, Fehrmann, 1989). Коадаптация грибных возбудителей: бурая ржавчина + мучнистая роса, способствующая синтезу растением легкоусвояемых углеводов и белков, улучшает проницаемость клеточных мембран для фузариев (Монастырский, 19986).

Совместное действие патогенов *F. solani* и вируса желтой мозаики (ВЖТМ) при их взаимодействии с грибом *Rhizoctonia solani* вызывали самое сильное поражение фасоли и гистологические изменения в тканях корневой шейки (закупорку сосудов ксилемы полисахаридами и гифами, отмирание и дезинтеграцию перидермы, паренхимы флоэмы и вакуолизацию клеток паренхимы, флоэмы и волокон) (Alvarez et al., 1990).

Показана стимуляция развития *F. oxysporum* при заражении растений томатов, инфицированных нематодами (Noguera, 1980; Sidhu, 1984). Возможно формирование комплексов «нематоды-гри-

бы» в почве и филлоплане. В частности, постоянно встречаются ассоциации *Fusarium* spp. + определенный вид нематод из р.р. *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Tylenchorhynchus* и др. Совместное действие ассоциаций в 1.3-2 раза сильнее снижает вегетационную и репродуктивную способность растений, чем каждый патоген отдельно (Романенко и др., 2000).

В возникновении инфекционного процесса важную роль играют как механизмы проникновения грибных пропагул внутрь, так и физиологическое воздействие патогена на метаболизм растения-хозяина. Так, для *F. oxysporum* показано, что на начальных стадиях гифы гриба плотно примыкают к клеткам стенок корней восприимчивых сортов гороха и томатов, образуя слизистые чехлы. Затем следует проникновение гифов внутрь через межклетники. На клеточных стенках образуются отложения и выросты внутри клеток эпидермиса и коры (Bishop, Coohar, 1983). Гифы постоянно нарастают, идет образование апрессориев, разрушение растительных тканей (Parry, Pegg, 1985). Предполагается, что фузарии вызывают определенного рода вмешательство в нормальное течение физиологических процессов прорастания семян и развитие сеянцев, в том числе абсорбцию и/или перемещение питательных веществ, результатом чего является истощение некоторых ионов или накапливание других. Эти физиологические нарушения могут существенно влиять на рост сеянцев в высоту, на накопление биомассы (Singh, Mitta, 1989).

В патогенезе также важную роль играют микотоксины, так как влияют на обмен веществ хозяина на молекулярном и клеточном уровнях, проявляя, в том числе, и мутагенную активность (Монастырский, 2000). Грибы рода *Fusarium* продуцируют 148 токсических соединений, среди них такие опасные для человека и животных токсины, как дезоксиниваленол (ДОН), ниваленол, Т-2 токсин, зеараленон, монилиформин, фумонизины и др. (Левитин, 2002). В сопряженной эволюции культурных злаков и токсиногенных видов *Fusarium* наиболее быстрому прогрессивному отбору у грибов подвергаются признаки протеолитической и амилолитической активности и связанное с ними токсинообразование (Монастырский, 2000).

Опасность этих микотоксинов заключается в том, что они обладают нефротоксичным, гепатотоксичным, иммунодепрессивным, канцерогенным действиями на человека. Вызывают тяжелые заболевания лошадей, свиней (Львова и др., 2003). В то же время в мире нет способа биологически приемлемого и экономически эффективного для детоксикации зерна (Монастырский, Ярошенко, 2000).

Химические препараты, угнетая развитие гриба в тканях растения-хозяина, часто стимулируют образование хламидоспор. В свою очередь, хламидоспоры сохраняют жизнеспособность в почве на глубине до 90 см, куда не проникают фунгициды, накапливаясь, увеличивают шансы заражения растений (Lutz, 1986). Весь опыт применения пестицидов показал бесперспективность надежд победы в ходе химической войны с фитопатогенами. Поэтому столь привлекательной оказалась идея использования методов биологической борьбы с паразитическими микроорганизмами. Среди антагонистов фузариума известны грибы (Красильников, 1958; Мэриутин, Билык, 1990; Александра и др., 2000; Kempf, Wolf, 1988), более 150 видов почвенных бактерий (Поздняков, 1998; Сорокина и др., 1998; Lambert et al., 1986; Gaikward et al., 1987), в том числе актиномицеты (Широких, Шешегова, 2001), простейшие (Pussard, 1988).

Однако до последнего времени практически отсутствовали сведения о фунгицидной активности фототрофных микроорганизмов, хотя по масштабам размножения и распространения в почвах только цианобактерии сопоставимы с фузариумом. Исследования, проведенные на кафедре ботаники, физиологии растений и микробиологии Вятской госсельхозакадемии, показали, что среди естественных антагонистов данного гриба именно почвенные цианобактерии могут занять лидирующее положение.

8.2. Цианобактериальное ингибирование развития фитопатогенных грибов

Среди микроорганизмов, выделяющих в окружающую среду широчайший спектр биологически активных веществ, цианобактериям принадлежит особое место. В состав цианобактериальных экзометаболитов входят органические кислоты, эфирные масла, терпены, альдегиды, фенолы, витамины, антибиотики, ауксины. По характеру биологического влияния на другие организмы данные соединения могут обладать стимулирующим, рост активирующим, ингибирующим действием (Андреюк и др., 1990). Так, недавно из цианобактерии *Nostoc commune* изолирован липопептид, обладающий ярко выраженным фунгицидным действием (Kajiya et al., 1998).

Скрининг почвенных цианобактерий из коллекции фототрофных микроорганизмов кафедры показал, что ярко выраженным фунгицидным действием по отношению к фузариум обладают три штамма: *Nostoc paludosum* № 18, *Nostoc linckia* № 271 и *Microchaeta tenera* № 265. Гриб *Fusarium culmorum* получен из Всероссийско-

го научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии. Гриб *F. nivale* выделен в чистую культуру с погибших растений озимой ржи в мае 2002 г. и размножен. Гриб *Fusarium sp.* выделен с погибших семян ели.

При проверке на антифузариозную активность оказалось, что все испытанные виды цианобактерий (*Nostoc paludosum*, *Nostoc linckia*, *Microchaeta tenera*) вызывают замедление роста, усыхание и лизис мицелия грибов *Fusarium sp.*, выращенного на агаризованной питательной среде Чапека в чашках Петри (табл. 85). В опытных вариантах пленки цианобактерий были нанесены на газоны грибов.

Таблица 85

Влияние почвенных цианобактерий на рост и развитие *Fusarium sp.*

Вариант	Характеристика развития <i>Fusarium sp.</i> на плотной питательной среде в чашках Петри
1. Контроль <i>Fusarium sp.</i>	Белый пушистый мицелий, агаровая среда, окрашенная в красно-вишневый цвет.
2. <i>Fusarium sp.</i> + <i>Nostoc paludosum</i>	Лизис мицелия, появление прозрачных колоний, содержащих хламидоспоры.
3. <i>Fusarium sp.</i> + <i>Microchaeta tenera</i>	Усыхание мицелия с отдельными зонами лизиса, появление блестящих зернистых колоний с хламидоспорами.
4. <i>Fusarium sp.</i> + <i>Nostoc linckia</i>	Слабое усыхания мицелия, отсутствие лизиса.
5. <i>Fusarium sp.</i> + смесь трех видов	Лизис мицелия примерно на 50%.
6. Культуральная жидкость из-под смеси цианобактерий	Слияние зон лизиса и усыхание мицелия до 90%.

Таким образом, взаимодействие цианобактерий и фузариума на уровне чистых культур показало, что цианобактерии способны в течение нескольких дней вызывать лизис мицелия, переход развития гриба от активной стадии к пассивному спороношению хламидоспор. При этом опыт проводился на питательной среде, благоприятной для развития гриба и не лучшей для цианобактерий.

В опытах с *F. culmorum* и *F. nivale* на недельные культуры грибов, которые развивались в чашках Петри в виде мощных пышных бело-розовых газонов, было нанесено по 1 мл культур цианобактерий, выращенных на безазотистой агаризованной (1%) среде Громова № 6 с титром 500 тыс. кл./мл среды. Цианобактериальная паста на газоне гриба образовывала диск диаметром 1.5 см. Подавление грибов в форме подсыхания мицелия около пленок цианобактерий началось на четвертые сутки. На седьмые сутки

появились зоны лизиса и внутриагарное исчезновение пигмента (в контрольном варианте по-прежнему агар от диффундирующего грибного пигмента был окрашен в темно-рубиновый цвет). Микроскопирование показало полное разрушение мицелия, наличие незначительного количества хламидоспор. Величина зон лизиса колебалась от 15 до 40 мм и была максимальной при воздействии цианобактериальной смеси. При этом наиболее сильный антигрибной эффект смеси проявился при воздействии на *F. culmorum* (табл. 86).

Таблица 86

Антифузариозная активность почвенных цианобактерий

Вид гриба	Диаметр зон лизиса, мм		
	<i>Nostoc paludosum</i>	<i>Nostoc linkia</i>	Смесь
<i>Fusarium culmorum</i>	15	20	40
<i>Fusarium nivale</i>	15	25	20

В другой серии опытов разрастания *Fusarium culmorum* на стеклах обрастания, сплошным войлоком затянувшие их с обеих сторон, вносили на газоны цианобактерий, выращенные на агаризованной среде (Третьякова, Домрачева, 2000). За две недели опыта три из четырех испытанных штаммом вызвали полное разрушение мицелия гриба (рис. 42). При этом максимальная миколитическая активность характерна для *N. paludosum*, который уже на вторые сутки опыта вызвал самые значительные разрушения мицелия фузариума.

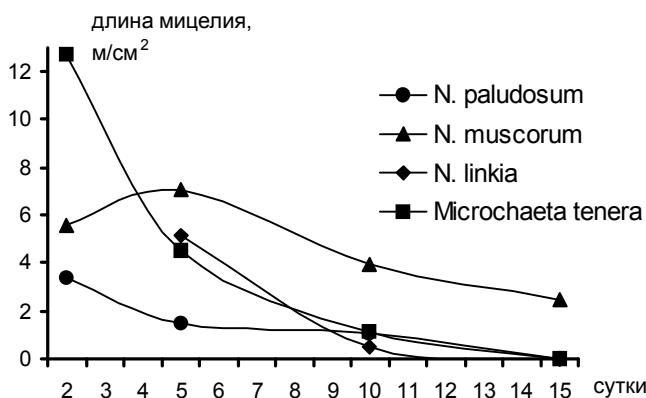


Рис. 42. Динамика развития мицелия фузариума на цианобактериальных разрастаниях.

Таблица 87
Влияние различных видов
цианобактерий на величину удельной
продукции макроконидий
Fusarium culmorum, млн./м мицелия

Сутки	<i>Nostoc paludosum</i>	<i>Nostoc linckia</i>	<i>Microchaeta tenera</i>
2	23	0	0.4
5	5	6	17
10	134	219	76
15	835	0	1196

Противоположным образом отразился эффект присутствия цианобактерий на макроконидиогенезе. Величина удельной продукции макроконидий (т.е. число конидий на 1 м мицелия) значительно возрастала со временем (табл. 87).

Увеличение репродуктивного потенциала *Fusarium culmorum*, связанное с возрастанием удельной продукции макроконидии, указывает на то, что под воздействием цианобактерий стратегия гриба направлена уже только на выживание популяции, а не на активное освоение среды. Следовательно, потенциал фитопатогенности при этом значительно снижается.

Антифузариозную активность цианобактерии проявляют и при совместном развитии популяций в стерильной почве, лишенной высших растений, т.е. в период, когда фузариум проходит сапрофитную стадию развития (табл. 88). При этом особенно сильный эффект подавления развития фузариума отмечен для *Microchaeta tenera*, в присутствии которой гриб не прорастал совсем. В то же время в контрольном варианте, в почву которого интродуцировали только фузариум, суммарная длина мицелия составляла более 5 м/см² поверхности почвы.

Таблица 88
Влияние цианобактерий на мицелиальный рост *Fusarium culmorum*
(мм/см²) в почве

Сутки с начала опыта	Контроль (<i>Fusarium culmorum</i>)	<i>Nostoc paludosum</i>	<i>Nostoc linckia</i>	<i>Microchaeta tenera</i>
1	0.65 ± 0.075	0.48 ± 0.023	0.62 ± 0.689	0
3	20.2 ± 4.100	0.14 ± 0.031	0.14 ± 0.027	0
7	>5000	0	0	0

Таким образом, межпопуляционные отношения чистых культур цианобактерий и фузариумов в сапрофитной фазе развития гриба носят ярко выраженный фунгицидный эффект. Следовательно, для применения антифузариозных цианобактериальных препаратов необходимо провести их испытания против грибов в паразитической фазе развития.

8.3. Цианобактерии как биоиндукторы иммунитета растений

При инфицировании патогенами в клетках растений происходит репрограммирование экспрессии генов, проявляющееся в замедлении синтеза одних белков и усилении образования или появления других, отсутствующих у неинфицированного растения (Гарчевский, 2001). Было обнаружено, что это происходит с помощью сигнальных соединений – элиситоров, стимулирующих образование фитоалексинов. Некоторые из элиситоров продуцируются микроорганизмами-фитопатогенами, другие образуются в клетках растений. Вторичные элиситоры образуются в растении при действии биогенных и абиогенных стрессоров. Функции, выполняемые элиситорами, сводятся к ограничению питания патогена; стимуляции самоубийства инфицированных и соседних клеток; разрушению структуры патогена и др. В конечном итоге, под действием элиситоров происходит существенное ограничение распространения инфекции по растению.

Однако иммунные силы культурных растений в последние годы значительно ослаблены, что приводит к возрастанию активности фитопатогенов. Поэтому все большее значение приобретает индуцированная устойчивость растений, которую определяют как динамическую резистентность, базирующуюся на физических и химических барьерах, которые возникают под влиянием инокуляции несовместимой расой патогена, антагонистом или продуктами их жизнедеятельности (Onchi, 1983).

Биологический метод контроля патогенов основан на интродукции в ризосферу растения микробов-антагонистов путем обработки семян или иного посадочного материала. Как правило, наиболее успешно заселяют ризоплану растений те микроорганизмы, для которых данная экониша является типичной. Однако для успешного подавления патогена микробу-антагонисту необходимо быть среди первых колонизаторов тех зон корня, которые являются «воротами» инфекции. В то же время обнаружено, что фузарии часто являются более ранними поселенцами на поверхности корней овощных и злаковых растений, чем виды микроорганизмов, штаммы которых используются в биопрепаратах для подавления патогенов (Кураков, Костина, 1998). Поэтому по-прежнему остро стоят вопросы поиска среди антагонистических штаммов наиболее ранних колонизаторов ризопланы и разработки приемов их доставки в зону возможного поражения корня (Кураков, 2003).

В этом плане цианобактерии практически не привлекали внимание разработчиков биопрепаратов. Одна из причин состоит в том, что в ризосфере культурных растений, как правило, фототрофные микроорганизмы встречаются в ничтожно малых коли-

чествах. Пик их развития и физиологическая активность приурочены к массовому размножению на поверхности почвы в периоды «цветения» и обычно территориально удалены и от корней, и от стеблей растений. В то же время ярко выраженная антифунгальная активность некоторых видов цианобактерий делает их заманчивым и перспективным объектом в разработке методов биологической защиты растений. Тем более, что и при воздействии на здоровое растение цианобактерии как продуценты биологически активных веществ и азотфиксаторы оказывают стимулирующее влияние (Панкратова, 1982, 2002). 38% свободноживущих и 83% симбиотических цианобактерий способны синтезировать фитогормоны типа ИУК (Sergeeva et al., 2002).

Нами показано, что цианобактериальная предпосевная обработка семян злаков, бобовых, хвойных культур, а также сеянцев сосны и ели приводит к образованию своеобразного цианобактериального чехла на поверхности корней (Домрачева и др., 2001, 2002, 2003, 2004). Специфика морфологии и физиологии цианобактерий состоит в том, что, размножаясь, они образуют пленки определенной текстуры, напоминающие растительную ткань. Подобная «псевдоткань» состоит из множества переплетенных нитей, которые с большим трудом отделяются друг от друга. Выделяемая слизь обладает склеивающим действием по отношению к любому субстрату: будь то почва, скалы, стекло или, как в данном случае, поверхность корня. Более того, существует информация, что при инокулировании проростков пшеницы в гидропонной системе цианобактерии *Nostoc* sp. проникали в корни. Они были обнаружены в межклеточных пространствах и внутри эпидермальных и кортексных клетках растения (Ganter, 2000). Подобно микоризе, цианориза затрудняла попадание патогенов внутрь корня.

Цианобактерии способны подавлять агрессивность фузариума даже в условиях мощного провокационного заражения семян. Так, в опытах с озимой рожью инфицирование зерновок проводили выдерживанием их в течение часа на газонах *F. nivale* в чашках Петри с периодическим встряхиванием. Инфицированные семена раскладывали на фильтры в стерильных чашках Петри. Повторность каждого варианта трехкратная. В опытных вариантах на инфицированные семена наносили культуры цианобактерий. Опыт проводили при 60% -ной влажности семян. Наблюдения, проведенные на четвертые сутки, показали снижение зараженности растений при цианобактериальной обработке по сравнению с контролем от двух (*Microchaeta tenera*) до 6.3 раз (*Nostoc linckia*). Цианобактерии оказывают также на озимую рожь сильный ростактивирующий эффект. Длина корней в опытных вариантах увеличивается до 7.6 раз, а высота проростков до шести раз (табл. 89).

Таблица 89

**Снижение фитопатогенных свойств *Fusarium nivale*
по отношению к озимой ржи под влиянием цианобактерий
(4-суточные проростки, лабораторный опыт)**

Вариант	Количество пораженных растений, %	Длина корней, см	Высота проростков, см
Контроль (<i>Fusarium nivale</i>)	95	0.88	0.21
<i>Nostoc paludosum</i>	37	5.74	1.24
<i>Nostoc linckia</i>	15	6.67	0.98
<i>Microchaeta tenera</i>	45	5.71	0.82

При количественном учете морфологически дифференцированных структур гриба оказалось, что под влиянием цианобактериальной обработки произошло значительное изменение структуры популяции фитопатогенного гриба *Fusarium nivale*. Это проявляется в резком снижении длины мицелия на один проросток. Наиболее сильный фунгицидный эффект оказали *Nostoc linckia* и *Microchaeta tenera* (табл. 90).

Таблица 90

**Изменение структуры популяции гриба *Fusarium nivale*,
развивающегося на проростках озимой ржи,
под влиянием цианобактериальной обработки**

Вариант	Длина мицелия, м/растение	Микроконидии, млн./растение	Макроконидии, млн./растение	Цианобактерии, млн./растение
1. Контроль (обработка <i>F. nivale</i>)	1200.0 ± 36.3	36.2 ± 3.6	2.5	–
2. <i>F. nivale</i> + <i>N. paludosum</i>	66.3 ± 3.3	13.4 ± 1.0	2.8	2.4
3. <i>F. nivale</i> + <i>N. linckia</i>	40.1 ± 10.6	18.7 ± 1.2	0.3	6.2
4. <i>F. nivale</i> + <i>M. tenera</i>	40.6 ± 2.1	12.7 ± 4.6	4.1	15.6
5. <i>F. nivale</i> + смесь трех видов цианобактерий	78.71 ± 0.2	15.0 ± 2.6	3.1	12.7

Определение удельной продукции показало, что во всех вариантах, кроме варианта *N. linckia*, где произошло наиболее резкое изменение длины мицелия, возрастает величина удельной продукции макроконидий. Последние менее агрессивны для заражения, чем гифы и микроконидии. Следовательно, увеличение этого по-

Таблица 91

**Изменение величины удельной продукции микро- и макроконидий
Fusarium nivale при развитии на озимой ржи под влиянием цианобактерий**

Вариант	Микроконидии, млн./м мицелия	Макроконидии, млн./м мицелия
1. Контроль	0.3	0.02
2. <i>N. paludosum</i>	0.2	0.04
3. <i>N. linckia</i>	0.5	0.007
4. <i>M. tenera</i>	0.3	0.1
5. Смесь трех видов цианобактерий	0.2	0.04

казателя указывает на ослабление фитопатогенных свойств под влиянием цианобактерий, что ранее было отмечено и для гриба *F. culmorum* (табл. 91).

Цианобактерии значительно снижают продукцию микроконидий (от двух до трех раз). Подсчет клеток цианобактерий показал, что они не только выживают, но и размножаются на корнях проростков, так как их численность в несколько раз выше первоначального титра. При внесении численность клеток цианобактерий была в пределах от 200 тыс. до 1 млн. на 1 мл (*N. paludosum* – 1 млн., *N. linckia* – 450 тыс., *M. tenera* – 214 тыс., смесь трех культур – 485 тыс.). Полученные результаты свидетельствуют о лучшей приживаемости *M. tenera*.

Исследования, проведенные с семенами ячменя и гороха, показали, что антагонизм цианобактерий проявляется и по отношению к *Fusarium culmorum* в паразитической стадии существования гриба. Когда инфицированные семена ячменя сорта Дина инокулировали чистыми культурами цианобактерий и их смесью, то через восемь суток произошла смена активного нарастания мицелия (контрольный вариант – фузариозная обработка семян) резким уменьшением его длины, снижением плотности конидий в вариантах с цианобактериальным инокулюмом (табл. 92).

Появление отчетливых симптомов поражения ячменя фузариозом отмечено уже на вторые сутки. На четвертые сутки количество пораженных растений в контрольном варианте достигло 40%, а на восьмые – 70% (рис. 43). Интродукция цианобактерий на инфицированные семена привела к ингибированию патогена. При этом антагонистический эффект наблюдался как от внесения чистых культур цианобактерий, так и их смеси.

В другой серии опытов семена пяти сортов гороха без предварительного намачивания подвергали фузариозному заражению с последующей обработкой *N. paludosum*. На восьмые сутки опыта провели определение степени поражения растений фузариумом.

**Изменение структуры популяции *Fusarium culmorum*,
развивающейся на проростках ячменя, под влиянием цианобактерий**

Вариант	Длина мицелия, м/растение	Численность, тыс./растение		
		макро-конидий	микро-конидий	хламидоспор
1. Обработка семян <i>F. culmorum</i>	4.09 ± 0.43	142 ± 27.20	438 ± 89.20	19 ± 5.35
2. <i>F. culmorum</i> + <i>N. paludosum</i>	1.20 ± 0.01	49 ± 16.90	239 ± 83.20	12 ± 0.46
3. <i>F. culmorum</i> + <i>N. linckia</i>	0.96 ± 0.14	24 ± 1.20	69 ± 4.35	20 ± 0.88
4. <i>F. culmorum</i> + <i>M. tenera</i>	0.35 ± 0.02	52 ± 2.03	79 ± 6.55	15 ± 3.96
5. <i>F. culmorum</i> + смесь трех цианобактерий	2.46 ± 0.16	42 ± 6.28	17 ± 2.38	13 ± 1.16

Выявлена различная сортовая устойчивость гороха к грибной инфекции (табл. 93). Однако *N. paludosum* во всех случаях вызывал ослабление агрессивности патогена, что вело к снижению общего количества пораженных растений от 4 до 23% по отношению к контролю.

Сравнение фунгицидной активности почвенных цианобактерий против *F. culmorum* (заражение семян ячменя) и *F. nivale* (заражение семян озимой ржи) показывает, что происходит деградация обоих патогенов.

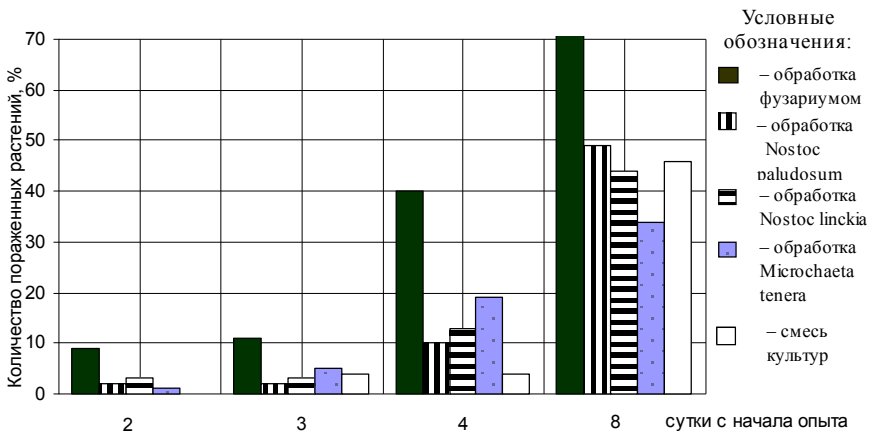


Рис. 43. Влияние цианобактериальной обработки на степень поражения ячменя фузариумом.

Таблица 93

**Влияние *Nostoc paludosum* на степень заражения семян гороха
Fusarium culmorum, %**

Варианты	Сорта				
	Надежда	Орловчанин	Труженик	Г-22519	Г-26931
Обработка семян фузариумом	24.0	91.7	100.0	40.0	53.7
Обработка семян фузариумом + ностоком	18.0	78.3	81.5	31.0	51.1

Таблица 94

**Антифузариозная активность почвенных цианобактерий
при обработке искусственно зараженных семян ячменя и озимой ржи
(по сравнению с контролем в число раз)**

Вариант	Уменьшение длины мицелия		Уменьшение численности спор	
	Ячмень	Рожь	Ячмень	Рожь
1. <i>N. paludosum</i>	3.4	1.8	2	2.7
2. <i>N. linckia</i>	4.2	1.0	5.3	2.0
3. <i>M. tenera</i>	11.6	2.9	4.1	2.8

Цианобактерии проявили себя как биофунгициды в условиях микровегетационного опыта, в ходе которого семена озимой ржи были заражены обоими видами фузариума (Домрачева и др., 2003). Перед посевом грибная обсемененность озимой ржи составляла 6.2 млн. КОЕ/на зерновку для *F. culmorum* и 2.2 млн. КОЕ – для *F. nivale*. В стерильные вегетационные сосуды помещали по 450 г стерильного песка, посадку семян проводили на глубине 1.5 см по пять растений на сосуд, повторность опыта – трехкратная. Смесь трех видов цианобактерий (*N. paludosum* + *N. linckia* + *M. tenera*) вносили поверхностно после посадки семян. Опыт проводили при 60% -ной влажности песка. В данном опыте также ярко проявился ростактивирующий и фунгицидный эффект цианобактерий (табл. 95, 96).

Таким образом, несомненна эффективность цианобактерий в подавлении развития фитопатогенных грибов *F. culmorum* и *F. nivale*. Достоинства цианобактерий как биофунгицида обусловлены их экологической ролью в биоценозах: способностью размножаться в почве, со скоростью, сопоставимой с интенсивностью размножения фитопатогенных грибов; способностью стимулировать рост высшего растения; абсолютной безвредностью для полезных обитателей почвы.

Таблица 95

**Цианобактерии как биофунгициды фузариозов озимой ржи
(вегетационный опыт)**

Вариант	Всхожесть, %	Средняя высота растения, см	Площадь листьев, см ²	Объем корней, см ³	Длина корней одного растения, см
Контроль (без обработки)	100	18.1±3.3	114.7	1.8	54.6
Смесь цианобактерий	100	24.9±3.6	159.0	3.6	79.1
<i>Fusarium culmorum</i>	20	16.7±2.7	16.6	0.6	20.1
<i>Fusarium culmorum</i> + смесь цианобактерий	40	16.9±3.9	33.9	2.1	21.1
<i>Fusarium nivale</i>	46.6	17.3±5.0	47.6	1.3	17.5
<i>Fusarium nivale</i> + смесь цианобактерий	66.6	17.9±3.6	66.6	1.7	29.9

Антибиотики и антигрибные вещества, продуцируемые цианобактериями, не мигрируют в высшие растения, как химические пестициды и, следовательно, при обработке растений цианобактериями мы получаем экологически безопасные продукты питания и корма.

Однако результаты лабораторных и вегетационных опытов невозможно экстраполировать в природные условия. Использование микробов-антагонистов всегда связано с неадекватностью их поведения *in vitro* и *in vivo*, слабой приживаемостью в ризосфере, неконкурентоспособностью по сравнению с почвенными фитопатогенами. Тем не менее, цианобактериальный инокулюм оказался результативным при обработке семян хвойных в условиях лесопитомников.

Таблица 96

**Морфологическая дифференциация фузариозных структур
на корнях озимой ржи (инфицированных грибами
и с дополнительной обработкой цианобактериальной смесью)**

Вариант	Количество конидий, млн./г корней	Длина мицелия, м/г корней	Удельная продукция конидий, млн./м мицелия
<i>F. culmorum</i>	240 ± 43	469 ± 95	1.9
<i>F. culmorum</i> + смесь	144 ± 45	122 ± 18,8	0.8
<i>F. nivale</i>	100 ± 14,5	300 ± 31,6	3
<i>F. nivale</i> + смесь	50 ± 5,6	94 ± 22,3	1.9

Инфекционные грибные болезни – настоящее бедствие для сеянцев в лесопитомниках во всем мире. В последние годы среди возбудителей заболевания сеянцев ели отмечены грибы рода *Fusarium*, которые вызывают полегание всходов до 75% случаев. Болезнь проявляется в довсходовых и послевсходовых фазах развития болезни. Потери сеянцев от болезней могут достигать до 90-100% (Ведерников, 1986). Среди грибов рода *Fusarium*, поражающих хвойные породы, известны следующие: *F. oxysporum*, *F. umago*, *F. chlamydosporum*, *F. moniliforme* и другие. Популяции этих видов устойчивы к низким температурам, длительное время сохраняются в почве в виде хламидоспор, имеют высокую плотность популяций в почве, создают потенциальный резервуар инфекции и угрозу возникновения эпифитотий в лесном питомнике. Вредоносные виды фузариумов имеют широкую специализацию и поражают сеянцы всех возделываемых хвойных пород (Литовка и др., 2002).

Искусственные древостои, к которым относятся и лесные питомники, изначально являются неустойчивыми экосистемами и вследствие этого разрушаются грибами биотрофного комплекса сильнее, чем естественные лесные сообщества. Фитопатогенные грибы в лесопитомниках, поражающие живые сеянцы, способны к быстрому накоплению биомассы, формированию высокой патогенности и агрессивности и, как следствие, к масштабному поражению сеянцев с формированием очагов распространения, усыхания и накопления патогенов (Стороженко, 2000).

В течение нескольких лет массовая гибель сеянцев ели была отмечена в лесопитомнике Слободского лесхоза Кировской области.

С больных и погибших сеянцев ели выделили 82 грибных изолята, среди которых более 70% составляли грибы рода *Fusarium*. Наши данные по доминирующей роли грибов рода фузариум в грибном патоккомплексе сеянцев ели согласуются с литературными данными (Кивиниэли, 1990; Ноздренко, 1990; Литовка и др., 2002).

Микробиологический анализ ризосферной почвы показал, что ризосфера пораженных сеянцев ели содержит более плотные популяции грибов и больше потенциальных возбудителей, чем ризосфера здоровых сеянцев (Третьякова и др., 2002), при этом эпифитная микрофлора семян ели фузариума не содержала. Для спасения растений в мае 2001 г. однолетние пораженные сеянцы ели были обработаны полужидкой (0.5% агаризованная среда) культурой *Nostoc paludosum* с титром 800 тыс. кл./мл. Через год определяли высоту сеянцев и годовой прирост, количество здоровых и больных сеянцев (табл. 97). Оказалось, что годовой прирост у сеянцев, обработанных цианобактериями, увеличился на 44%, а количество здоровых сеянцев возросло на 17.1 % (Домрачева, Третьякова, 2004).

Таблица 97

**Влияние *Nostoc paludosum* на развитие сеянцев ели
и уровень фузариозной инфекции растений**

Вариант	Высота сеянцев ели, см	Годовой прирост, см	Количество растений, %	
			здоровых	больных
Контрольный (без обработки)	15.9	9.1	72.6	27.4
Обработанные <i>Nostoc paludosum</i>	22.0	13.1	89.7	10.3

В мае 2002 г. сеянцы, обработанные в питомнике *Nostoc paludosum*, были выкопаны и высажены в лесу на делянке под лесные культуры. Кроме того, в лесу был заложен опыт с данными сеянцами ели с дополнительной обработкой корневой системы цианобактериями в течение 2-х ч перед посадкой (табл. 98). Наблюдения и измерения проведены.

Таким образом, цианобактериальная обработка повысила выживаемость сеянцев ели от 1 до 10%. Значительно возросли высота сеянцев и величина годового прироста. Особенно эффективными оказались варианты с двойной обработкой сеянцев: при выращивании в питомнике с дополнительным выдерживанием корней в цианобактериальной суспензии и при пересадке в лес.

Фузариоз представляет очень большую опасность и для сеянцев сосны. Так, в Юмском лесопитомнике Свечинского лесхоза Кировской области гибель всходов часто достигает 50% и более, иногда гибнут все всходы.

При благоприятных условиях роста растений в теплицах даже при тщательной обработке субстрата и семян фунгицидами перед

Таблица 98

**Изменения роста и приживаемости сеянцев ели
после обработки корневой системы цианобактериями, апрель 2003 г.**

Варианты	Приживаемость, %	Высота сеянцев, см	Размер годового прироста, см
1. Контроль	90.2	8.2	1.0
2. Обработанные в питомнике	91.1	14.4	2.7
3. Корневая система обработана <i>Nostoc linckia</i>	100	18.4	2.9
4. Корневая система обработана <i>Nostoc paludosum</i>	100	19.2	3.1
5. Корневая система обработана <i>Microchaeta tenera</i>	96.7	17.9	2.7

посевом полегание всходов наблюдалось очагами до пяти экземпляров.

В посевах без протравления субстрата и семян в очагах насчитывалось до 15 больных всходов. Полегание всходов в теплице особенно сильно распространяется в жаркую погоду (июнь и июль) при температуре субстрата выше 18 °С на глубине 5 см.

Убедившись в эффективности цианобактериальной борьбы с фузариозом ели, испытывали данную методику для сохранения семян сосны.

Для проведения полевого опыта предварительно выращивались чистые культуры двух видов цианобактерий (*Nostoc paludosum* и *Nostoc linckia*), а также брали смесь трех культур (*Nostoc paludosum* + *Nostoc linckia* + *Microchaeta tenera*). Семена сосны за трое суток до посева обрабатывали полужидкой (1% агар-агар) суспензией цианобактерий. При инокуляции титр цианобактерий составили 800 тыс. клеток на 1 семя. Данный титр был определен как оптимальный при инокуляции семян ели (Панкратова и др., 2002).

Кроме замачивания семян, проводили полив инокулятом *Nostoc paludosum* и *Nostoc linckia* после посева. В опытах использовали 1.5-месячные культуры цианобактерий. Размер делянок 1 м², на делянке 10 рядков, в рядке 120 шт. В контрольном варианте семена сосны были обработаны 0.5%-ным раствором КМnO₄. Опыт был заложен в мае 2002 г. Измерения, проведенные через четыре месяца, показали, что цианобактериальная обработка повысила всхожесть, а впоследствии выживаемость семян в среднем на 14.8% и стимулировала их рост в высоту (табл. 99).

При высаживании двухлетних саженцев на лесокультурные площади те, которые подвергались цианобактериальной обработке, по-прежнему обгоняли в морфометрических показателях растения, протравленные марганцевокислым калием (табл. 100, рис. 44).

Таблица 99

**Влияние цианобактерий
на рост и развитие четырехмесячных семян сосны**

Вариант	Вид цианобактерий	Высота проростков, см	Прирост по отношению к контролю, %
Контроль (КМnO ₄)		56.42	–
Обработка семян	<i>Nostoc paludosum</i>	66.70	18.2
Обработка семян	<i>Nostoc linckia</i>	72.97	29.3
Обработка семян	<i>Nostoc paludosum</i> + <i>Nostoc linckia</i> + <i>Microchaeta tenera</i>	80.88	45.1
Полив посевов	<i>Nostoc paludosum</i>	71.59	21.1
Полив посевов	<i>Nostoc linckia</i>	60.66	6.9

**Влияние цианобактериальной обработки на состояние саженцев сосны
после высадки на лесокультурную площадь**

Вариант	Высота, см	Прирост по отношению к контролю, %	Длина корней, см	Прирост по отношению к контролю, %
1. Контроль (KMnO ₄)	13.5		25	
2. <i>Nostoc paludosum</i>	19.0	141	40	160
3. <i>Nostoc linckia</i>	16.5	122	30	120
4. <i>N. paludosum</i> + <i>N. linckia</i> + <i>Microchaeta tenera</i>	27.0	200	50	200
5. Полив посевов <i>N. paludosum</i>	20.0	148	40	160
6. Полив посевов <i>N. linckia</i>	17.0	126	35	140

Таким образом, включение цианобактериального компонента в ризосферный комплекс стимулирует индуцированный (физиологический) иммунитет растений. Поэтому в системе мероприятий по предотвращению инфекционных болезней растений биопрепараты на основе цианобактерий могут и должны занять достойное место как экологически надежные, безопасные и безотказные биофунгициды.

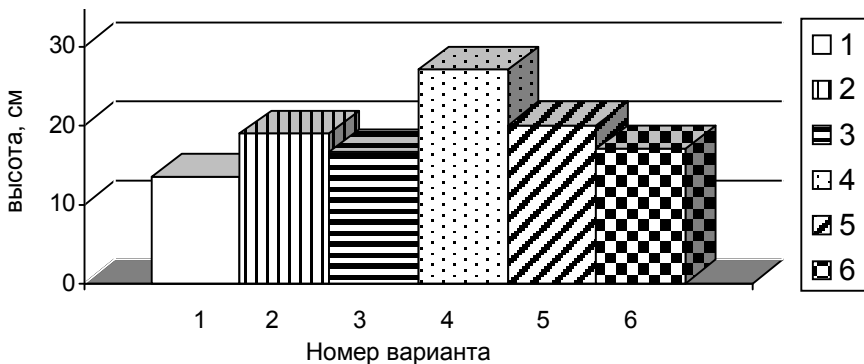


Рис. 44. Стимуляция роста саженцев сосны под влиянием цианобактериальной обработки. 1 – контроль (обработка семян раствором KMnO₄); 2 – обработка семян *N. paludosum*; 3 – обработка семян *N. linckia*; 4 – обработка семян смесью культур *N. paludosum* + *N. linckia* + *Microchaeta tenera*; 5 – полив посевов *N. paludosum*; 6 – полив посевов *N. linckia*.

8.4. Роль цианобактерий в оздоровлении фитопатогенных почв

При длительном выращивании монокультур концентрация фитопатогенных грибов в почвах агроэкосистем может быть настолько велика, что приводит к фитотоксичности самой почвы. Фитотоксичность является комплексным показателем загрязненности почвы, признаком ее биологической деградации. При этом подавляется прорастание семян, рост и развитие высших растений. Поэтому определение фитотоксичности почвы служит одним из тестовых показателей при агроэкологическом мониторинге, задачей которого является не только оценка состояния почвы, уровня ее загрязнения, но конечная цель – создание высокоэффективных, экологически сбалансированных агроценозов.

Концепция самоочищения почвы от фитопаразитов, издавна развиваемая отечественными учеными (Мишустин, Перцовская, 1954; Красильников, 1955), базируется на ведущей роли антагонистических воздействий микрофлоры почвы и ризосферы в ослаблении жизнеспособности и гибели фитопатогенов. Возделываемые или целинные почвы, в которых наблюдается подавление развития фитопатогенных микроорганизмов, получили название супрессивные почвы (Hornby, 1983). Различают **индуцированную** супрессивность, обусловленную стимуляцией активности аборигенных антагонистов. При **интродуцированной** супрессивности антагонисты в почву вносятся дополнительно. **Долгосрочная** супрессивность обусловлена естественными свойствами почвы. Среди механизмов супрессивности называют межмикробный антагонизм (антибиоз, конкуренцию, паразитизм, хищничество), неблагоприятные для фитопатогена физико-химические свойства (природу глинистых минералов, кислотность, влажность), наличие летучих ингибиторов (Сокирко, 2002; Hornby, 1983; Lemanceau, 1989; Wong, 1985). Однако процесс становления супрессивности очень сложен и до сих пор не ясен (Alabouvette, 1989).

Было показано, что интродуцированная супрессивность почвы обусловлена внесением в нее таких микроорганизмов, как *Trichoderma* sp. (Горьковенко и др., 1999), *Pseudomonas putida* (Sher, Baker, 1982), *Streptomyces* sp. (Brown, Brown-Skrobot, 1983).

Основной проблемой при практическом применении биопрепарата с культурой микроба-антагониста в природных средах является невозможность в полной мере контролировать природу местообитания и поведение внесенных микроорганизмов в почве. В общей экологии отсутствует теория интродукции популяции растений и животных. Еще больше актуальна эта проблема в случае с микроорганизмами. Для выяснения возможности выживания, ре-

ализации биотехнологического потенциала и оценки риска необходимо проведение экспериментальных исследований как в лаборатории при составлении комбинации микробов-антагонистов, так и в природе, поскольку микроб-интродуцент в природных условиях может утратить полезные для человека функции (Кожевин, 2002).

В отличие от других микроорганизмов цианобактерии обладают уникальной способностью мгновенно адаптироваться, активно размножаться и вегетировать при реинтродукции в почву. Обладая способностью к фотосинтезу и азотфиксации, они минимально зависимы от уровня сапробности почвы. Их введение в почвенные микробоценозы ведет к ослаблению фузариозных патосистем. Так, оказалось эффективным действие *Nostoc paludosum* на *Fusarium* sp., который обитает в почве лесопитомника Слободского и Свечинского лесхозов Кировской области, где в течение 15 лет на одном и том же месте выращивались сеянцы ели. Почва питомника постепенно становилась фитотоксичной, о чем свидетельствует поражение сеянцев в 2000 г. на 50%, в 2001 г. в этой почве семена ели практически не взошли.

Инкубирование данной почвы в течение 20 суток в лабораторных условиях в режиме постоянной температуры и влажности с интродукцией *Nostoc paludosum* в опытном варианте привело к значительному снижению фитотоксичности почвы (табл. 101). Это проявляется как в замедлении мицелиального роста более, чем в 100 раз, так и в значительном ослаблении функции спорогенеза (в 500 раз).

Таблица 101

**Снижение фитотоксичности почвы,
вызванной *Fusarium* sp., под влиянием *Nostoc paludosum***

Варианты	Длина мицелия, м/см ²	Численность грибных пропагул, кол-во/см ²
Фитотоксичная почва	23.3	5 333 447
Фитотоксичная почва + <i>Nostoc paludosum</i>	0.2	10 714

Одновременно с угнетением гриба происходило размножение в почве цианобактерий, и за 20 суток их численность увеличилась более, чем в 10 раз (с 680 до 8 200 кл./см² поверхности почвы).

При наличии в субстрате дополнительного источника питания для фитопатогенных грибов в виде семян и корней высших растений цианобактерии, как правило, не вызывают полной гибели фузариев, но в значительной степени подавляют их развитие. Так, в опыте с озимой рожью грибы *F. culmorum* и *F. nivale* были внесены в стерильный песок вместе с инфицированными семенами.

Численность спор грибов на одну зерновку составляла 6.2 млн. для *F. culmorum* и 2.2 млн. – для *F. nivale*. Цианобактериальная смесь (жидкая культура *N. paludosum* + *N. linckia* + *M. tenera*) наносилась поверхностно. Микробиологический анализ, проведенный через две недели, показал, что происходит миграция грибов в песок с поверхности зерновок и миграция цианобактерий вглубь с поверхности песка. При этом численность спор *F. culmorum* под влиянием цианобактерий снизилась в 2.5 раза, а *F. nivale* – в 3.8 раза (табл. 102).

Таблица 102

Снижение фитопатогенных свойств почвы под влиянием цианобактерий

Показатель	<i>Fusarium culmorum</i>	<i>Fusarium culmorum</i> + смесь	<i>Fusarium nivale</i>	<i>Fusarium nivale</i> + смесь
Численность спор, млн./г	73.7 ± 79	29.4 ± 3.5	162.5 ± 10.2	42.5 ± 4.9
Численность клеток цианобактерий, млн./г	–	150.8 ± 19.8	–	218.7 ± 25.8

In vivo внесенные в почву цианобактерии не только сохраняются длительное время, но и размножаются в зоне корней. Так, через полгода после посева семян сосны, обработанных цианобактериями (полужидкая 1% агаризованная культура) или политых ими, численность цианобактерий в слое почвы 0-2 см в радиусе 5 см от стебля колебалась от 1.4 до 3.1 млн. клеток/г (табл. 103).

Полевой опыт показал, что максимальное размножение цианобактерий наблюдается при обработке семян полужидкой культурой цианобактерий. Технологически этот метод также является наиболее удобным, так как, во-первых, инокулированные семена в подсушенном состоянии могут храниться длительное время и можно инокуляцию семян проводить задолго до посева в наиболее свободный период. Кроме того, инокуляция семян обеспечивает

Таблица 103

Выживаемость цианобактерий при их интродукции в торфяную почву (через 6 месяцев после внесения)

Варианты	Вид цианобактерий	Численность клеток, тыс./г
Обработка семян	<i>Nostoc paludosum</i>	2800 ± 280
Обработка семян	<i>Nostoc linckia</i>	1680 ± 70
Обработка семян	<i>Nostoc linckia</i> + <i>Nostoc paludosum</i> + <i>Microchaeta tenera</i>	3060 ± 70
Полив	<i>Nostoc paludosum</i>	1370 ± 300
Полив	<i>Nostoc linckia</i>	1430 ± 97

более тесный контакт цианобактерий с растениями по сравнению с поливом, что и проявилось в максимальных высотах сеянцев и саженцев, обработанных смесью культур (табл. 99, 100).

Следовательно, цианобактериальную обработку семян сосны можно считать удачной альтернативой обработке KMnO_4 . Введение цианобактерий в почву лесного питомника повышает ее устойчивость к фитопатогенным микроорганизмам, ускоряет пророст семян, способствует более быстрому нарастанию биомассы сеянцев, и в перспективе цианобактерии могут рассматриваться как биологически надежный и экологически безопасный метод защиты сеянцев сосны и других хвойных в лесных питомниках от грибных инфекций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

«Цветение» – не случайное явление в жизни почвы. Феномен массового размножения водорослей и цианобактерий характерен для поверхности почв различного уровня плодородия и разной степени использования. В своем становлении фототрофные микробные сообщества (ФМС) проходят путь от диффузного комплекса клеток, пространственно отдаленных друг от друга в начале «цветения», до сомкнутых сообществ, имеющих определенную текстуру и значительную силу сцепления с почвой.

Видовой состав внутрпочвенных фототрофов выступает как фонд, из которого создается наземное сообщество. Количество видов в наземных ФМС намного меньше видового пула в почве. Пресс экологических и антропогенных факторов позволяет выживать и вегетировать на поверхности от 10 до 50% видов, выявляемых в почве, т.е. экологическая емкость биотопа ФМС намного меньше его флористической емкости. Контагиозный характер распределения фототрофов в фотическом слое почвы приводит к образованию локальных очагов «цветения», мозаичность которых отражает мозаичность материнской диаспоры. Для возникновения «цветения» необходимо достижение критической массы клеток в подповерхностных слоях.

Плотность клеток в ФМС колеблется в пределах от 40 тыс. до 40 млн./см², биомассы – от 0.001 до 2.0-2.5 мг/см². В этом диапазоне величины минимумов и максимумов зависят от конкретных условий. Одна и та же численность и биомасса клеток в разные периоды создаются различными систематическими группами, обладающими разной экологической валентностью.

Степень участия различных групп фототрофов в сложении ФМС различна. Верхние границы плотности популяций присущи нит-

чатым формам, способным к популяционным взрывам и мгновенной колонизации территории. Разнокачественность видового и группового состава ФМС обеспечивает их выживаемость, а также сохранение определенного количественного статуса как в сезонном аспекте, так и на фоне меняющейся агротехники.

В этих сообществах цианобактериям принадлежит особая роль как организмам, имеющим наивысший биотический потенциал среди почвенных фототрофов, связанный с минимальными объемами клеток, максимальной удельной поверхностью и временем генерации в пределах нескольких часов.

Для ФМС характерно наличие колебательных ритмов численности клеток и биомассы в многолетнем, сезонном и суточном режимах. Причина погодичной динамики численности клеток в ФМС «цветения» зависит от суммы осадков за вегетационный период. Сезонные флуктуации не так значительны, как погодичные. Наличие достоверных ежесуточных колебаний численности и биомассы клеток при стабильных абиотических условиях доказывает сложность жизненных циклов отдельных популяций *in situ*, а также подтверждает регуляцию плотности популяций за счет пресса хищников.

В доминанты «цветения» в разное время выходят разные виды. В последние годы чаще всего на позднесукцессионном этапе ведущим доминантом становится *Cylindrospermum licheniforme* (Bory) Kutz. с минорными видами этого же рода. Длительность доминирования цилиндроспермума в пленках «цветения» определяется его эколого-физиологическими особенностями: способностью осуществлять процессы азотфиксации и фотосинтеза при самых низких положительных температурах; размножаться длинными нитями, созревающими внутри плотных оболочек спор; способностью поддерживать равновесную структуру, для которой присуще постоянное перераспределение доли морфологически разнокачественных клеток: вегетативных, спор и гетероцист.

Между водорослями и цианобактериями в ФМС существует подвижный тип интеграции с реализацией как высокосопреженных положительных отношений, так и антагонистических. Вследствие этого текстура ФМС – величина не постоянная. Характер отношений между фототрофами меняется в связи с изменением их плотности, возраста, физиологического состояния и экологической обстановки. При обогащении среды биогенными элементами происходит усиление численного преобладания немногих видов за счет конкурентного исключения других. В результате возникает континуум ФМС, на одном конце которого располагаются сообщества с максимальной реализацией видового пула для данной почвы в сезонном аспекте, на другом – сообщества, крайне флорис-

тически неполноценные. Между этими полюсами располагаются ФМС, постепенно утрачивающие флористическую наполненность.

В ходе аутогенной сукцессии ФМС проходят несколько этапов. Первоначально виды и группировки развиваются автономно. На втором этапе в результате размножения происходит физическое сближение особей, приводящее к сопряженному развитию популяций. Чем больше запас клеток в почве, тем быстрее темпы сукцессии. По мере нарастания физических и метаболических контактов нарастает уровень конкурентных отношений, при котором происходит дифференциация экологических ниш с распределением группировок фототрофов по модели геометрического ряда.

Конечный этап сукцессии связан с резким усилением доли ведущей группировки, что ведет к снижению видового разнообразия и уменьшению устойчивости сообщества.

Сезонные сукцессии ФМС в умеренной зоне отражают динамику биогенных элементов в почве, в первую очередь, азота. Их пионерные стадии открывают эукариоты – одноклеточные зеленые и желтозеленые водоросли. Переходные сообщества проходят через стадии доминирования популяций нитчатых водорослей и безгетероцистных цианобактерий. Терминальное климаксовое сообщество формируется прокариотами – азотфиксирующими цианобактериями.

На любой стадии сукцессии «цветение» почвы – мощный средообразующий фактор, создающий надежные экологические ниши для гетеротрофного комплекса: бактерий, грибов и многочисленных беспозвоночных животных. Отмечена количественная стратификация сапротрофных бактерий с минимализацией их титра при удалении от эпицентра «цветения».

Существует избирательность потребления и переваривания отдельных фототрофных популяций разными беспозвоночными животными, в результате которой одни виды фототрофов лизируются, а другие – накапливаются в пищеварительном тракте с концентрацией клеток в заднем отделе кишечника. Выжившие и размножившиеся в кишечнике клетки остаются живыми в экскрементах и дают новые очаги «цветения» почвы.

Массированное применение удобрений приводит к нарушению естественного хода сезонной сукцессии в ФМС и возникновению новых трансформированных сообществ. Видовой потенциал почвенных фототрофов обеспечивает флуктуации и вариации видовой структуры наземных ФМС при аллогенных сукцессиях, многоканальность и поливариантность их протекания.

Структурные характеристики ФМС сопряжены с параметрами фотосинтеза. Интенсивность фотосинтеза зависит от величины метаболической поверхности ФМС, впервые определенной для «цве-

тения» почвы. На основе этого показателя вычислили индекс покрытия, аналогичный индексу покрытия листовой поверхности. Оптимальный для фотосинтеза наземных ФМС индекс покрытия лежит в области $200 \text{ мм}^2/\text{см}^2$, т.е. ниже 2 см^2 . Выше или ниже этого показателя наблюдается снижение удельного фотосинтеза. Доказана совместимость методов определения продукции по интенсивности включения меченого углерода в клетки фототрофов с определением ее по сумме достоверных приростов биомассы при ежесуточном учете. Максимальная месячная продукция ФМС – 830 кг/га.

При анализе агрогенных воздействий отмечено, что азотные удобрения корректируют продукцию фототрофов, и наибольшие ее показатели выявлены при дозах азота 60-120 кг/га с варьированием месячной продукции от 53 до 219 кг/га.

Своеобразие развивающихся сообществ, доминирование различных группировок фототрофов при разном пуле биогенных элементов обеспечивают теоретическую базу в использовании «цветения» почвы для ее экологической экспертизы. Именно «цветение» почвы, а не внутрипочвенные диффузные фототрофные комплексы отражают состояние почвенного плодородия.

По характеру доминирующих наземных группировок можно судить о содержании в почве биогенных элементов. Отсутствие азотфиксирующих цианобактерий с одновременным массовым развитием нитчатых зеленых водорослей в конце вегетационного сезона указывает на перегрузку почвы минеральным азотом.

Массовое развитие гетероцистных цианобактерий – показатель недостатка азота в почве, при одновременно высоком уровне обеспечения ее фосфором. Господство при «цветении» почвы безгетероцистных цианобактерий – свидетельство внесения в почву высоких доз органических удобрений.

Развитие в конце сезона полночленного фототрофного сообщества – доказательство сбалансированности в почве биогенных элементов. Чем выше общая численность клеток, чем ближе она к емкости среды, тем больше в почве содержание питательных веществ и тем она плодороднее.

Групповой анализ ФМС, проведенный на агрономических стационарах (от 3- до 30-летней эксплуатации), выявил критерии, по которым можно оценивать биологическое благополучие почвы:

– полночленность фототрофной ассоциации на поверхности почвы. В конце вегетационного сезона в умеренной зоне она включает пять эколого-морфологических группировок фототрофов (одноклеточные зеленые и желтозеленые, нитчатые зеленые и желтозеленые, диатомовые водоросли, а также безгетероцистные и гетероцистные цианобактерии);

- относительно равномерное процентное соотношение группировок;
- видовое разнообразие, которое достаточно легко установить по форме клеток.

Почву, на которой развиваются флористически полночленные ФМС, можно охарактеризовать в терминах современной прикладной экологии – «норма».

О надвигающемся биологическом неблагополучии почвы свидетельствуют следующие признаки:

1. Явное доминирование какой-то одной группировки – почва вступает в зону «риска».
2. Исчезновение из структуры сообщества азотфиксирующих цианобактерий – почва в преддверии надвигающегося «кризиса».
3. Унификация видового состава ФМС на уровне немногих видов одноклеточных зеленых водорослей – показатель накопления почвой фитотоксических свойств, т.е. «катастрофа».

Таким образом, при определении уровня допустимого антропогенного воздействия на почву в роли индикаторов могут выступать группировки почвенных водорослей и цианобактерий, способных в своем совместном развитии формировать целостные сообщества, получившие название «цветение» почвы.

Способность цианобактерий, изолированных из пленок «цветения» почвы, к подавлению фитопатогенных грибов рода *Fusarium* может стать основой массового изготовления биофунгицидов, экологически надежных и безопасных. Реинтродукция цианобактерий в почву с семенами или иным посадочным материалом повышает супрессивность почвы, способствует ее оздоровлению. Повышая иммунные свойства растений, цианобактерии служат реальной альтернативой химическим пестицидам и, следовательно, снижают уровень химической нагрузки на окружающую среду.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Методологические аспекты изучения «цветения» почвы

К изучению фототрофных популяций микроорганизмов почвы подходят с трех сторон: используя натурные наблюдения в полевых условиях, иницируя «цветение» естественных образцов почвы с опытных участков в лабораторных условиях; ставя модельные опыты. Принципиально новым подходом к изучению «цветения» почвы явилась работа на полевых стационарах разного срока пользования (от вновь осваиваемого до 30-летнего), с одновременным определением разнообразных показателей биологической активности почвы. Многолетние исследования убедили нас в том, что для выявления направленности микробиологических процессов и количественных изменений в комплексе микроорганизмов под влиянием агротехнических приемов необходимо строго соблюдать требования проведения наблюдений в стационарных опытах. Только эти опыты обеспечивают уверенность в устойчивости сложившихся биологических характеристик и адекватном отражении последними используемых технологий.

Общепринятые методы исследования

Отбор проб. Отбор почвенных образцов для последующего анализа проводился по стандартным микробиологическим и альгологическим методикам; рендомизировано в количестве, достаточном для получения репрезентативной выборки, что особо оговаривалось для каждого раз.

Отбор проб почвы с «цветением» проводили с помощью почвенного бурика площадью 1 см^2 и толщиной 2-3 мм. В зависимости от целей исследования дальнейшая работа проводилась или с индивидуальными пробами, или готовился смешанный образец. Подготовка пленок к последующему анализу включала их предварительное протирание с помощью резинового пестика через чайное сито для разрушения агрегатов и комплексов, а также крупных колоний.

Площадь покрытия почвы «цветением» вычисляли с помощью рамки Раменского площадью четверть квадратного метра, но разбитой на отсеки по 10 см^2 (по методике Е.М. Панкратовой, 1982).

Начало «цветения» почвы, периодичность и длительность этого явления определяли визуально.

Общую численность сапротрофных микроорганизмов определяли с помощью метода люминесцентной микроскопии на мазках, окрашенных флюорохромами (Кожевин, 1989). Учет отдельных эколого-физиологических групп проведен методом посева на се-

лективные питательные среды (Большой практикум по микробиологии, 1962; Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1980).

Численность водорослей и цианобактерий определяли методом прямого счета под микроскопом (Штина, 1959) и его модификацией с использованием люминесцентной микроскопии (Помелова, 1971). Впоследствии из-за чрезвычайно большого объема анализируемого материала возникла необходимость разработки более легкого, точного и экспрессного метода, что и было нами осуществлено (раздел 2.3).

Определение биомассы фототрофов в природных популяциях проводили одновременно с количественным учетом их клеток без использования усредненных показателей. С помощью окуляр-микрометра измеряли линейные размеры каждой встреченной клетки и рассчитывали ее объем, уподобляя форму клетки геометрическим телам. Удельная биомасса водорослей принималась равной единице. Биомассу на гектар вычисляли, исходя из веса пахотного горизонта в случае глубинных образцов, или рассчитывая площадь покрытия почвы «цветением» для пленок.

Определение продукции проводили суммированием достоверных приростов биомассы (Домрачева, 1974), и по методике, предложенной Е.М. Панкратовой для определения продукции азотфиксирующих цианобактерий (1980), а также на основании определения интенсивности фотосинтеза (Панкратова, 1996; глава 5).

Видовой состав фототрофов выявлен традиционными методами: прямым микроскопированием «цветущей» почвы, постановкой чашечных культур со стеклами обрастания и водных культур, посевом почвенного мелкозема на агаризованные среды.

Выгонку животных из почвы и пленок «цветения» проводили по методу М.С. Гилярова (1965).

Новые разработки

Большинство методов микроскопического подсчета микроорганизмов в той или иной степени являются модификацией метода С.Н. Виноградского (1952) с использованием новой микроскопической техники, новых способов предварительной обработки почвы, включая ультразвук, применения новых фиксаторов и красителей, а также совершенствования методов статистической обработки с использованием программируемой техники. Мы (Домрачева, Лебедева, Кожевин, 1986) при создании нового метода учета водорослей и цианобактерий использовали методику, разработанную П.А. Кожевиним (1976) для учета сапротрофных почвенных бактерий. Согласно прописи этого метода, отбор образцов «цветущей» почвы проводится по стандартным микробиологическим методикам. В дальнейшем делаются навески по 10 г или площадью

10 см² (из смешанной средней пробы). Отобранный массив растирается или непосредственно в ступке или протирается через чайное сито. Оказалось, что для водорослей и цианобактерий данный способ диспергирования с почвенных частиц столь же эффективен, как для бактерий обработка почвенных образцов на ультразвуковом диспергаторе.

Накопленный опыт показал, что разведение 1:10 (п. = 10) приемлемо для учета фототрофных микроорганизмов, если их численность не меньше 30-40 тыс. в 1 г почвы или на 1 см².

Почвенную суспензию с водорослями после растирания без потерь переносят в мерный цилиндр на 100 мл и доливают дистиллированной водой до метки. Мерный цилиндр закрывают резиновой пробкой, суспензию встряхивают 1-2 мин., производят отбор суспензии микропипеткой объемом 0.1 мл приблизительно на уровне 50 мл (на середине водного столба). Почвенную суспензию наносят на тщательно обезжиренное предметное стекло (0.01 мл на препарат) и равномерно микробиологической петлей распределяют на площади 4 см² (квадрат 2×2 см) по трафарету из бумаги, подложенному под стекло. Из одной пробы, т.е. варианта опыта, готовят девять мазков на трех предметных стеклах. Степень разведения может изменяться в зависимости от обилия водорослей в исходном образце. Чем меньше разведение, тем выше точность полученных результатов. Используемое разведение 1:10 – минимальное для всех известных случаев количественного учета водорослей. При традиционном способе практикуется разведение в 30-40 раз.

Количество клеток фототрофов определяется по формуле:

$$N = \frac{4an}{S} \cdot 10^{10},$$

где а – среднее число клеток в одном поле зрения; n – разведение; S – площадь поля зрения, мкм²; 4 – площадь мазка, см². Это количество клеток содержится в 0.01 мл суспензии, которую наносили на препарат, и, значит, в 1 мл данной суспензии концентрация клеток в 100 раз больше.

Преимущество этого метода перед существующими (метод С.Н. Виноградского, метод Э.А. Штиной) заключается в следующих его особенностях:

- требуется меньшее разведение почвенных проб и, следовательно, меньше ошибок в измерениях;
- экспрессность: на просмотр только одного водного препарата в условиях сплошного учета (не менее одной пятой объема капли) требуется от одного до нескольких часов в зависимости от обилия водорослей. На просмотр одного мазка (от нескольких десятков до нескольких сотен полей зрения) необходимо 20-30 мин.;

– возможность предварительного приготовления большого количества препаратов и с длительным сроком их хранения, что обеспечивает временной разрыв между их приготовлением и анализом. Нами установлено, что свечение хлорофилла на сухих мазках сохраняется длительное время (не менее месяца), что позволяет готовить препараты не сразу после снятия опыта, а учитывать объекты в удобное для исследователя время;

– возможность использования этого метода для обработки консервированных формалином проб с последующим количественным учетом не под люминесцентным, а под обычным световым микроскопом;

– при подобной подготовке препарата увеличивается разрешающая способность микроскопа, так как в водной суспензии нити и клетки могут лежать не в одной плоскости, что затрудняет подсчет. Немаловажно, что на мазках исследователь сразу получает большее представление о разнообразии микроорганизмов в пробе (по типу пейзажного сюжета).

Все эти выводы получены на основании экспериментального сравнения учета водорослей на мазках с данными учета клеток водорослей традиционным методом (табл. 104).

Таблица 104

Численность водорослей и цианобактерий в 1 г «цветущей» почвы при разных способах количественного учета

Глубина почвы, мм	Учет в водном препарате (метод Штиной, 1959)	Учет на мазках (метод Домрачевой и др., 1986)
0-2	2.41×10^6	6.59×10^7
2-5	2.10×10^5	3.54×10^6
5-10	1.03×10^5	1.85×10^6
10-20	фототрофы не обнаружены	1.39×10^5

Анализ таблицы показывает, что подсчет водорослей на мазках значительно повышает полноту учета, а показатели численности примерно на порядок превышают те, что выявлены в водном препарате. Оба метода, хотя и дают различные показатели общей численности клеток, между собой имеют высокую степень корреляции ($r = 0.999$), отражая одну и ту же тенденцию – резкое падение численности фототрофов с глубиной, – и оба могут использоваться в альгологических работах. Для перехода от показателей одного метода к другому может оказаться полезным уравнение регрессии, которое в данном случае имеет вид: $Y = 3.57 \cdot 10^{-2} X + 6.01 \cdot 10^4$, где Y – количество водорослей в водном препарате, X – их количество на мазках.

ЛИТЕРАТУРА

Абросов Н.С., Петухова М.Ю., Черепанов О.А. Влияние трофических взаимоотношений и пространственной неоднородности на видовое разнообразие экосистем // Исследование и рациональное использование дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользованных ресурсов открытого океана. Владивосток, 1985. С. 105-106.

Абросов Н.С., Боголюбов А.Г. Экологические и генетические закономерности сосуществования и коэволюции видов. Новосибирск: Наука, 1988. 333 с.

Азизбекян Р.Р., Кузин А.И., Кузнецова Н.И. и др. Антагонистическое действие спорообразующих бактерий на фитопатогенные грибы // Биотехнология – состояние и перспективы развития. М.:МНТЦ, 2002. С. 136-137.

Алейникова М.М., Самосова С.М., Артемьева Т.И., Мусина Т.Х. Влияние органических удобрений на динамику почвенного микронаселения и микробиологические процессы // Динамика микробиологических процессов в почве и обуславливающие ее факторы. Таллин, 1974. Ч. 2. С. 65-68.

Александрова А.В., Великанов Л.Л., Сидорова И.И., Сизова Т.П. Влияние грибов-интродуцентов на сапрофитные почвенные микромицеты // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. С.-Петербург, 2000. С. 49-51.

Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 148 с.

Алимов А.Ф. Основные положения теории функционирования водных экосистем // Гидробиол. журн., 1990. Т. 26. № 6. С. 3-12.

Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общей биологии, 1994. Т. 55. № 3. С. 285-302.

Андреюк Е.И., Валагурова Е.В., Мятликова Е.А. и др. Микробные сообщества песков на различных стадиях естественного зарастания // Микробиол. журн., 1989. Т. 51. № 2. С. 8-12.

Андреюк Е.И., Коптева Ж.П., Занина В.В. Цианобактерии. Киев: Наукова думка, 1990. 200 с.

Андриевский В.С. Сукцессии сообщества панцирных клещей в степи центрального Казахстана под антропогенным влиянием: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1992. 18 с.

Аникст Д.М. Об оптимальных дозах основного азотного удобрения под яровой ячмень и овес // Агрехимия, 1980. № 7. С. 9-16.

Антипина Г.С. Альгофлора болот Карелии и ее изменение под влиянием мелиорации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с.

Антипина Г.С., Тищенко М.А. Продукция водорослей в почвах суходольных лугов Карелии // Бот. журн., 1991. Т. 76. № 9. С. 1303-1308.

Артамонова В.С. Структурно-функциональная организация сообщества фототрофных микроорганизмов в целинных почвах Сибири // Почвоведение, 1994. № 12. С. 57-64.

Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 254 с.

Аристовская Т.В. Биологические механизмы формирования эффективного и потенциального плодородия и биодиагностика почв // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Кишинев, 1988. С. 9-10.

Аристовская Т.В., Чугунова М.В., Зыкина Л.В. Скорость биохимической реакции почвы на внесение органических веществ как показатель способности микрофлоры к регуляции условий почвенной среды // Микробиология, 1988. Т. 57. № 5-6. С. 860-867.

Арлаускене Е. Влияние минеральных удобрений на микрофлору почв разной кислотности // Достижения и задачи в области микробиологии в Советской Литве. Вильнюс, 1977. С. 88-90.

Арутюнян А.А., Шендерова Л.В., Чемерис Ю.К., Венедиктов П.С. Изменение состава и активности фотосинтетического аппарата хлореллы при дефиците азота или фосфора // Лимнология горных водоемов. Ереван, 1984. С. 8.

Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров-Вятка, 2002. 544 с.

Бабкина Н.И. Судьба актиномицетов в кишечном тракте почвенных беспозвоночных животных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Бажина Е.В. Взаимосвязь некоторых почвенных водорослей и грибов // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров, 1966. С. 4-5.

Балезина Л.С. Влияние удобрений и гербицидов на развитие почвенных водорослей: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1969. 180 с.

Балезина Л.С. Влияние удобрений и гербицидов на развитие почвенных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1970. 22 с.

Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М.: Пищевая промышленность, 1972. 336 с.

Баулина О.И., Лобакова Е.С. Необычные клеточные формы с гиперпродукцией экстрацеллюлярных веществ в популяциях цианобактерий // Микробиология, 2003. Т. 72. № 6. С. 792-805.

Бельская С.И., Новикова Л.И. Фитотоксическая активность возбудителей фузариозно-бактериальной гнили картофеля // Ботаника: Исследования. Минск, 1984. № 26. С. 76-77.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества: М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.

Бикетов Д.С., Сойтонг К. Поиск, идентификация и скрининг грибов-антагонистов для борьбы с болезнями сахарной свеклы // Современная микология в России. М., 2002. С. 174.

Биоиндикация почв: Тезисы III Всесоюзного симпозиума. Таллин, 1988. 180 с.

Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1989. 864 с.

Благодатский С.А. Микробиологическая иммобилизация азота в серой лесной почве в зависимости от агротехнических приемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 25 с.

Благодатский С.А. Применение регидратационного метода при изучении динамики микробной биомассы в полевых условиях // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 55.

Благодатский С.А., Благодатская Е.В., Розанова Л.Н. Кинетика и стратегии роста микроорганизмов в черноземной почве после длительного применения различных систем удобрений // Микробиология, 1994. Т. 63. Вып. 2. С. 298-307.

Богоров В.Г. Океаническая часть биосферы // Очередные задачи биогеоценологии. Л., 1971. С. 35-38.

Большев Н.Н. Водоросли и их роль в образовании почв. М.: Изд-во МГУ, 1968. 83 с.

Большой практикум по микробиологии. М.: Высшая школа, 1962. 491 с.

Борзенкова Г.А. Вредоносность фузариоза корней гороха в условиях средней полосы России // Современная микология в России. М., 2002. С. 176.

Брагинский Л.П., Береза В.Д., Величко И.М. и др. «Пятна цветения», нагонные массы, выбросы синезеленых водорослей и происходящие в них биологические процессы // «Цветение» воды. Киев: Наукова думка, 1968. С. 92-149.

Булгаков Н.Г., Левич А.П. Биогенные элементы в среде и фитопланктон: соотношение азота и фосфора как самостоятельный фактор регулирования структуры альгоценоза // Успехи современной биологии, 1995. Т. 115. Вып. 1. С. 13-23.

Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во МГУ, 1985. 158 с.

Бусыгина Е.А. Развитие почвенных водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима: Дис. ... канд биол. наук. Киров, 1975. 169 с.

Бусыгина Е.А. Развитие почвенных водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с.

Бусыгина Е.А. Специфика формирования водорослевых группировок агрофитоценозов выработанных торфяников // Биология почв антропогенных ландшафтов. Днепропетровск: ДГУ, 1995. С. 8-9.

Бызов Б.А. Трофические взаимодействия микроорганизмов и беспозвоночных в почве // Проблемы почв. зоологии: Матер. II Всерос. совещания по почв. зоол. М., 1999. С. 183-184.

Вайда Й. Влияние органических удобрений на микробное сообщество почвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Василев В.И., Караджова И. Съвместна проява на *Fusarium culmorum* и *Pseudomonas syringae* при зимната мека пшеница // Растение – въд науки, 1988. В. 25. № 5. С. 91-94.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.

Василевич В.И. Количественные методы изучения структуры растительности // Ботаника. Итоги науки и техники. М., 1972. С. 7-83.

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

Вахрушев А.С. Полевой метод определения азотфиксации синезеленых водорослей с помощью ¹⁵N: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 20 с.

Вахрушев А.С., Резник Е.Н. Определение фотосинтеза водорослей методом газовой хроматографии // Биол. науки, 1980. № 11. С. 101-104.

Величко И.М. Биохимический состав некоторых зеленых нитчатых водорослей // Гидробиол. журн., 1979. Т. 15. № 4. С. 79-81.

Величко И.М. Экологическая физиология нитчатых водорослей. Киев: Наукова думка, 1982. 198 с.

Веприцкий А.А., Громов Б.В., Титова Н.Н., Мамкаева К.А. Образование антибиотика-альгицида цианобактерина Лу-2 нитчатой цианобактерией *Nostoc* sp. // Микробиология, 1991. Т. 60. № 6. С. 21-25.

Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М.: Наука, 1965. 523 с.

Веселаго И.А., Гапочка Л.Д., Левина М.З. Системно-функциональный анализ адаптивных возможностей популяции водорослей в условиях токсического воздействия // Вестн. МГУ. Сер. Биология, 1987. № 1. С. 61-65.

Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 752 с.

Возняковская Ю.М., Попова Ж.П., Воробьев Н.И. Характеристика микробиологических показателей, используемых при определении уровня эффективного плодородия почвы // Сельскохозяйственная биология, 1994. № 5. С. 84-90.

Войтка Д.В. Перспективы использования антагонистических свойств микромицетов *Trichoderma* spp. для повышения супрессивности почвосубстратов // Совр. микология в России. М., 2002. С. 215.

Вольберг М.М. Взаимодействие популяций микроводорослей и бактерий в модельной системе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.

Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. 315 с.

Воробьева И.А., Горюнова С.В., Максимов В.Н. Интенсивность фотосинтеза культуры микроводорослей в норме и при воздействии кадмия и цинка (по данным рН-метрии) // Гидробиол. журн., 1979. Т. 15. № 5. С. 64-71.

Воронкевич И.В. Выживаемость фитопатогенных бактерий в природе. М.: Наука, 1974. 270 с.

Гаель А.Г., Штина Э.А. Водоросли на песках аридных областей и их роль в формировании почв // Почвоведение, 1974. № 6. С. 67-75.

Галковская Г.А., Горельшева З.И., Митянина И.Ф. Влияние органических веществ, выделяемых планктонным рачком *Daphnia magna* на скорость роста и объем особи водоросли *Scenedesmus acutus* meyen. (Chlorophyta) //Альгология, 1999. Т. 9. № 2. С. 30.

Гапочка Л.Д. Об адаптации водорослей. М.: Изд-во МГУ, 1981. 79 с.

Гапочка Л.Д. Популяционные аспекты устойчивости цианобактерий и микроводорослей к токсическому фактору: Автореф. дис. ... докт. биол. наук в форме научного доклада. М., 1999. 64 с.

Гельцер Ю.Г. Почвенные простейшие (Protozoa) как компонент почвенной биоты: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1989. 47 с.

Георгиев Д., Аврамова С., Русева Е. Влияние на концентрация на хранителната среда и на азота в нея върху поглъщанята *Scenedesmus acutus* образуването на биомаса и нейното съдържание на белтъчен азот // Растениевъдни науки, 1979. Т. 16. № 2. С. 51-57.

Герасименко Л.М. Актуалистическая палеонтология цианобактериальных сообществ: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2002. 70 с.

Гецен М.В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 12. С. 1641-1647.

Гиляров М.С. Зоологический метод диагностики почв. М.: Наука, 1965. 276 с.

Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ, 1990. 191 с.

Гиляров А.М., Чекрыжева Т.А., Садчиков А.П. Структура горизонтального распределения планктона в эпилимнионе мезотрофного озера // Гидробиол. журн., 1979. Т. 15. № 4. С. 10-18.

Гиляров А.М., Чекрыжева Т.А. Пространственные взаимоотношения пресноводных планктонных водорослей и проблема «планктонного парадокса» // ДАН СССР, 1984. Т. 277. № 5. С. 1277-1280.

Глаголева О.Б. Взаимодействие автотрофного и гетеротрофного компонентов почвенных альго-бактериальных ассоциаций // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Пущино, 1992. С. 38-39.

Глаголева О.Б., Зенова Г.М. Экологическая характеристика бактериального звена альго-бактериальных ассоциаций // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1992. № 3. С. 19-25.

Глаголева О.Б., Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. Взаимная регуляция компонентов в природных и ресинтезированных альго-бактериальных ассоциациях // Микробиология, 1992. Т. 61. Вып. 3. С. 520-524.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.

Голимбет В.Е., Звягинцев Д.Г. Методы изучения пространственных и временных колебаний численности микроорганизмов в почве // Микроорганизмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 120-127.

Головков А.М., Раськова Н.В., Черкашина Н.Ф., Краснова М.Г. Изменение биологической активности дерново-подзолистых почв с разным уровнем плодородия под влиянием возрастающих доз минерального азота // Агрохимия, 1980. № 7. С. 85-92.

Гончарук Е.И., Циприян В.И., Дуган А.М., Третьяк Н.П. Влияние минеральных удобрений на почвенный микробиоценоз // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Кишинев, 1988. С. 17-19.

Горбенко А.Ю. Материальный баланс и динамика роста почвенных микроорганизмов в агробиоценозе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986. 25 с.

Горбенко А.Ю., Паников Н.С., Звягинцев Д.Г. Влияние беспозвоночных животных на рост почвенных микроорганизмов // Микробиология, 1986. Т. 55. Вып. 3. С. 515-521.

Горбенко А.Ю., Паников Н.С., Звягинцев Д.Г. Периодичность роста микроорганизмов в почве и ее причины // ДАН СССР, 1986. Т. 289. № 4. С. 984-987.

Горбенко А.Ю., Паников Н.С. Количественное описание динамики роста гетеротрофных микроорганизмов в почве в связи с первичным продукционным процессом в биогеоценозе // Журн. общей биологии, 1989. Т. 50. № 1. С. 38-59.

Горьковенко В.С., Приходько И.Е., Шадрина Л.А., Бондаренко И.И. Влияние плодородия почвы и минеральных удобрений на фитосанитарное состояние ризосферы озимой пшеницы / Плотность популяций фитопатогенных и антагонистических видов грибов // Тр. Кубанского гос. аграрного ун-та. Кубань, 1999. Вып. 377. С. 46-53.

Гришина Л.А., Копчик Г.Н., Первова Н.Е. О подходах к изучению свойств почв основных биогеоценозов в целях мониторинга (на примере Звенигородской биостанции) // Экология, 1991. № 5. С. 14-20.

Гродзинский А.М. Аллелопатия растений и почвоутомление. Киев: Наукова думка, 1991. 432 с.

Громов Б.В. Биологически активные вещества (БАВ) цианобактерий // Автотрофные микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 8.

Гроссман Г.Н. Сукцессия сообщества почвенных микроорганизмов в удобренной и неудобренной лабораторной микроэкосистеме // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Кишинев, 1988. С. 30-31.

Гузев В.С., Бондаренко Н.Г., Бызов Б.А. и др. Структура иницированного микробного сообщества как интегральный метод оценки микробиологического состояния почвы // Микробиология, 1980. Т. 69. Вып. 1. С. 134-139.

Гузев В.С., Кураков Н.Г., Бондаренко Н.Г., Мирчинк Т.Г. Иницированное микробное сообщество почвы при действии минерального азота // Микология и фитопатология, 1984. Т. 18. № 1. С. 3-8.

Гузев В.С., Намир Х.Ш., Селецкий Г.И., Звягинцев Д.Г. Влияние минерального азота на конкурентные отношения микроорганизмов в почве // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение, 1985. № 1. С. 40-48.

Гузев В.С., Левин С.В. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях // Почвоведение, 1991. № 9. С. 50-62.

Гузев В.С., Звягинцев Д.Г. Биометрический анализ клеток бактерий в почве // Микробиология, 2003. Т. 72. № 2. С. 221-227.

Гумилев Л.Н. Древняя Русь и Великая степь. М.: Мысль, 1989. 764 с.

Гусев М.В., Никитина К.А. Цианобактерии. М.: Наука, 1979. 227 с.

Гусева К.А. Роль синезеленых водорослей в водоеме и факторы их массового развития // Экология и физиология синезеленых водорослей. М.-Л.: Наука, 1965. С. 12-33.

Гурфель Д.Б. О микробиологических процессах в луговых почвах при длительном применении высоких доз азотных удобрений // Динамика микробиологических процессов в почве. Ч. 2. Таллин, 1974. С. 151-154.

Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболитные взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука, 1986. 154 с.

Дауда Т.А. Экспериментальное изучение конкуренции за пищу между фитопланктонными организмами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 27 с.

Давидович Н.А. О скорости размножения клеток в зависимости от их объема в культурах пеннатных диатомовых водорослей // Физиол. раст., 1991. Т. 38. № 3. С. 567-573.

Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги. Рыбинск, 1979. Вып. 42 (45). С. 78-108.

Дегерменджи А.Г. Проблема сосуществования взаимодействующих популяций // Смешанные проточные культуры микроорганизмов. Новосибирск, 1981. С. 26-106.

Дедыш С.Н. Специфика микробного комплекса напочвенных разрастаний водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.

Дедыш С.Н., Красовская О.Б., Зенова Г.М. Особенности структуры и функционирования комплекса бактерий в напочвенных разрастаниях зеленых водорослей // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1989. № 1. С. 67-71.

Дедыш С.Н., Палеева М.В., Паников Н.С. Кинетический метод определения биомассы водорослей в почве // Микробиология, 1991. Т. 60. Вып. 2. С. 387-397.

Дедыш С.Н., Зенова Г.М., Добровольская Т.Г., Грачева Т.А. Структура альгоценозов, формирующихся в период «цветения» почвы // Альгология, 1992. Т. 2. № 2. С. 63-69.

Дедыш С.Н., Зенова Г.М. Специфическая зона вокруг клеток водорослей в почве // Альгология, 1992. Т. 2. № 4. С. 32-38.

Джиллер П. Структура сообщества и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.

Динамика микробиологических процессов в почве и обуславливающие ее факторы. Таллин, 1974. 183 с.

Добровольская Т.Г. Структура бактериальных сообществ почв. М.: ИКЦ «Академкнига», 2002. 282 с.

Добровольский Г.В., Гришина Л.А. Охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1985. 224 с.

Добровольский Г.В., Никитин Е.Д. Экологические функции почвы. М.: Изд-во МГУ, 1986. 136 с.

Докучаев В.В. Избранные труды. М.: Изд-во АН СССР, 1949.

Домрачева Л.И. О взаимосвязях почвенных беспозвоночных с почвенными водорослями // Проблемы почвенной зоологии. М.: Наука, 1972. С. 33-34.

Домрачева Л.И. Опыт изучения биомассы и сезонной продукции почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 46-53.

Домрачева Л.И. Водоросли как начало пищевых цепей в почвенных биоценозах // Материалы научной конференции НИИ сельского хозяйства северо-востока и Кировск. сельскохоз. ин-та. Киров, 1973. С. 59-63.

Домрачева Л.И. Продукция водорослей в дерново-подзолистой почве, определенная при ежесуточном счете // Динамика микробиологических процессов в почве и обуславливающие ее факторы. Таллин, 1974. Ч. 1. С. 161-163.

Домрачева Л.И. Почвенные водоросли как продуценты органического вещества и их значение в трофических связях почвенных организмов: Автореф. дис. ... канд биол. наук. М., 1974. 30 с.

Домрачева Л.И. Динамика развития водорослей в дерново-подзолистой почве при ежесуточном определении // Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л., 1975. С. 38-51.

Домрачева Л.И. Пространственное распределение почвенных водорослей // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны. Пермь, 1977а. С. 13-16.

Домрачева Л.И. Изучение пространственного распределения водорослей в почве // Ботан. журн., 1977б. Т. 62. № 12. С. 1748-1752.

Домрачева Л.И. Структурные и количественные изменения в альгоценозах при «цветении» почвы под влиянием климатических и антропогенных факторов // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 71.

Домрачева Л.И. Особенности развития фототрофных микроорганизмов при «цветении» почвы // Автотрофные микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 33.

Домрачева Л.И. «Цветение» почвы в агроэкосистемах и закономерности его развития: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1998а. 46 с.

Домрачева Л.И. Индикационная роль «цветения» почвы при оценке ее состояния // Экология и почвы. Пушино, 1998б. Т. 2. С. 104-119.

Домрачева Л.И. «Цветение» пахотных почв // Аграрная наука Северо-Востока европейской части России на рубеже тысячелетий: состояние и перспективы. Киров, 2000. Т. 2. С. 28-39.

Домрачева Л.И., Штина Э.А. Структура группировок водорослей при «цветении» почвы // Бот. журн., 1985. Т. 70. № 2. С. 180-187.

Домрачева Л.И., Лебедева О.Н., Кожевин П.А. Особенности альго-бактериального комплекса при «цветении» почвы // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение, 1986. № 3. С. 38-45.

Домрачева Л.И., Кожевин П.А., Лебедева О.Н. Этапы формирования «цветения» почвы // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 161-162.

Домрачева Л.И., Маркова Г.И. Влияние различных доз азотных удобрений на альгофлору дерново-подзолистой почвы // Тезисы VII съезда ВМО, 1987. Т. 7. С. 21.

Домрачева Л.И., Ельшина Т.А. Реакция фототрофных почвенных микроорганизмов на длительное воздействие азотных удобрений // Проблема азота в интенсивном земледелии. Новосибирск, 1990. С. 209-210.

Домрачева Л.И., Ельшина Т.А. Особенности развития альгофлоры в полевых стационарных опытах // Плодородие и рациональное использование пахотных почв. Киров, 1990. С. 29-35.

Домрачева Л.И., Панкратова Е.М., Перминова Г.Н. Оценка биологического состояния почвы по ее «цветению» // Почвоведение, 1992. № 11. С. 71-80.

Домрачева Л.И., Третьякова А.Н., Трефилова Л.В. Эволюция фототрофных микробных сообществ при антропогенных воздействиях на почву // Экология и почвы. Пущино, 2001. Т. 4. С. 184-191.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В., Ветлужских И.Л. Циано-бактериальное ингибирование фузариозных инфекций // Вопросы экологии и природопользования в аграрном секторе. М.: АНК, 2003. С. 236-240.

Домрачева Л.И., Трефилова Л.В. Использование почвенных цианобактерий при выращивании посадочного материала ели и сосны // Почвы – национальное достояние России: Матер. IV съезда Докучаевского общества почвоведов. Новосибирск, 2004. Кн. 2. С. 330.

Дорофеев Д.А., Артеменко Е.М., Девяткина Г.А. Действие метаболитов непатогенного фузария на пораженность пшеницы фузариозной корневой гнилью // Агро XXI, 2001. № 10. С. 12-13.

Дорохова М.Ф. Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.

Дорохова М.Ф., Патова Е.Н., Кемаева Н.В. Почвенные водоросли – индикаторы трансформированных почв в сфере влияния шахты «Юнь-Яга» (Воркутинский промышленный район) // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 75-76.

Дубовик И.Е. Особенности развития водорослей в эродированных почвах // Бот. журн., 1982. Т. 67. № 11. С. 1479-1485.

Дубовик И. Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий. Уфа.: Изд-во Башк. унта, 1995. 156 с.

Дубовик И.Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 1998. 45 с.

Дубовик И.Е. Альгоиндикация почв, загрязненных нефтью и продуктами ее переработки // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: XI Междунар. симпозиум по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 54.

Дубинин А.В., Герасименко Л.М., Гусев М.В. Отсутствие роста цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* в чистой культуре // Микробиология, 1992. Т. 61. № 1. С. 57-63.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв в условиях промышленного воздействия на Крайнем Севере: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1990. 36 с.

Евдокимова Г.А. Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера // Апатиты, 1994. 272 с.

Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. М.-Л., 1936. 684 с.

Заварзин Г.А. Бактерии и состав атмосферы. М.: Наука, 1984. 199 с.

Заварзин Г.А. Микробное сообщество в прошлом и настоящем // Микробиол. журн., 1989. Т. 51. № 6. С. 3-14.

Заварзин Г.А. Биоразнообразие и устойчивость микробного сообщества // Журн. общей биол., 1992. Т. 53. № 3. С. 394-406.

Заварзин Г.А. Микробная биогеография // Журн. общей биол., 1994. Т. 55. № 1. С. 5-12.

Заварзин Г.А. Анти-рынок в природе // Природа, 1995. № 3. С. 46-60.

Заварзин Г.А. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука, 2003. 348 с.

Заварзин Г.А., Крылов Н.Н. Цианобактериальные сообщества – колодец в прошлое // Природа, 1983. № 3. С. 59-68.

Заварзин Г.А., Герасименко Л.М., Жилина Т.Н. Цианобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша // Микробиология, 1993. Т. 62. Вып. 6. С. 1113-1126.

Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.

Закономерности развития почвенных микроорганизмов. Л., 1975. 279 с.

Занина В.В. Цианобактерии и их токсинообразующая способность: Автореф. дис. ... канд биол. наук. Киев, 1986. 23 с.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В., Комаров А.С., Ханина П.Г. Мониторинг фитопопуляций // Успехи совр. биол., 1993. Т. 113. Вып. 4. С. 402-414.

Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В. Современные представления о структуре и динамике растительного покрова как основа для разработки методов сохранения биоразнообразия // Оценка и сохранение биоразнообразия лесного покрова в заповедниках Европейской России. М.: Научный мир, 2000. С. 9-14.

Звягинцев Д.Г. Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1987. 256 с.

Звягинцев Д.Г., Голимбет В.Е. Динамика микробной численности, биомассы и продуктивности микробных сообществ в почвах // Успехи современной микробиологии. М.: Наука, 1983. Т. 18. С. 215-231.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Лысак Л.В. Растения как центры формирования бактериальных сообществ // Журн. общей биологии, 1993. Т. 54. № 2. С. 183-200.

Звягинцев Д.Г., Добровольская Т.Г., Полянская Л.М., Чернов И.Ю. Теоретические основы экологической оценки микробных ресурсов почв // Почвоведение, 1994. № 4. С. 65-73.

Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: Геос, 2001. 256 с.

Зенова Г.М. Роль метаболитов во взаимодействии микроорганизмов в ассоциациях природных экосистем // Экологическая роль микробных метаболитов. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 166-177.

Зенова Г.М., Биль Н.Я., Захарчук Н.Е. Особенности функционирования водорослей в ассоциациях с бактериями // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1990. № 2. С. 53-59

Зенова Г.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. М.: Изд-во МГУ, 1990. 79 с.

Зенова Г.М., Звягинцев Д.Г. Актиномицеты в наземных экосистемах // Журн. общей биол., 1994. Т. 55. № 2. С. 198-209.

Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н. и др. Экологические связи водорослей в биоценозах // Микробиология, 1995. Т. 64. № 2. С. 149-164.

Зимица Л.М., Сазыкина Т.Г. Выделение экзометаболических микроводорослями как механизм регуляции плотности популяции // Гидробиол. журн., 1987. Т. 23. № 4. С. 50-55.

Зинин Н.В., Рабинович Я.М., Демин В.В., Бызов Б.А. Особенности процесса переваривания микроорганизмов почвенными беспозвоночными // Проблемы почв. зоологии: Матер. II Всерос. совещания по почв. зоол. М., 1999. С. 191-192.

Злобин Ю.А. Об уровнях жизнеспособности растений // Журн. общей биол., 1981. Т. 42. № 4. С. 492-505.

Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн., 1989. Т. 74. № 6. С. 769-781.

Злобин Ю.А. Механизмы, лежащие в основе динамики популяций растений // Журн. общей биол., 1993. Т. 54. № 2. С. 210-222.

Злотин Р.И., Ходашева К.С. Влияние животных на автотрофный цикл биологического круговорота // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 105-117.

Ильяш И.В., Калантаров М.Г., Смирнов Н.А., Федоров В.Д. Гетеротрофная активность четырех видов морских микроводорослей в условиях культуры // Биол. науки, 1991. № 6. С. 99-105.

Иутинская Г.А., Остапенко А.Д., Андреюк Е.И. Устойчивость микробных сообществ почвы под озимой пшеницей при разных агротехниках ее выращивания // Микробиол. журн., 1993а. Т. 55. № 2. С. 3-7.

Иутинская Г.А., Остапенко А.Д., Андреюк Е.И. Структура корреляционных плеяд как показатель особенностей микробных сообществ темно-серой лесной почвы // Микробиол. журн., 1993б. Т. 55. № 2. С. 7-12.

Кабилов Р.Р. Популяционный подход при изучении почвенных водорослей агрофитоценозов // Агрофитоценозы и экологические пути повышения их стабильности и продуктивности. Ижевск, 1988. С. 60.

Кабилов Р.Р. Почвенные водоросли техногенных ландшафтов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1991. 36 с.

Кабилов Р.Р. Альгоиндикация с использованием почвенных водорослей (методологические аспекты) // Альгология, 1993. № 3. С. 73-82.

Калакуцкая А.Н., Зенова Г.М., Добровольская Т.Г. Влияние актиномицета на состав бактериального компонента в ассоциации типа актинолишайника // Микробиология, 1993. Т. 63. № 2. С. 300-305.

Калинин А.А. Цианобактерии как возможные компоненты diaзотрофных микробных ассоциаций и их влияние на растения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 23 с.

Калько Г.В., Лагутина Т.М., Новикова И.И., Воробьев Н.И. Кластерный анализ влияния микробов-антагонистов на динамику

популяционной плотности фитопатогенного гриба *Fusarium oxysporum* на мембранных фильтрах в торфогрунте // Микология и фитопатология, 2000. Т. 34. № 6. С. 71-77.

Каменир Ю.Г. Биомасса и поверхность как критерий роли одноклеточных водорослей в природных фитоценозах // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 110-111.

Карпачевский Л.О. Зеркало ландшафта. М.: Мысль, 1983. 156 с.

Карпачевский Л.О. Почва, мелиорация и охрана природы. М.: Знание, 1987. 64 с.

Карпачевский Л.О. Жизнь почвы. М.: Знание, 1989. 64 с.

Келлер Б.А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1926.

Кивиниелли С.Н. Фузариоз в лесных питомниках Карелии // Защита питомников и молодняков от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. науч. совещ. (Челябинск, 10-14 сентября 1990). М., 1990. С. 33-35.

Кiryushin В.И. Классическое наследие и современные проблемы агропочвоведения // Почвоведение, 1996. № 3. С. 269-276.

Клайн Н.П., Уморин П.П. О механизме выделения водорослями органических экзометаболитов // Биол. науки, 1990. № 7. С. 52-58.

Кожевин П.А. Люминесцентно-микроскопическое изучение комплекса микроорганизмов и отдельных микробных популяций в почве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 23 с.

Кожевин П.А. Микробные популяции в природе. М.: Изд-во МГУ, 1989. 175 с.

Кожевин П.А. Интродукция микроорганизмов: от биотехнологии к экологии и обратно // Биотехнология – состояние и перспективы развития: Матер. конгресса. М.: МНТЦ, 2002. С. 263.

Кожевина Л.С., Кожевин П.А., Корф Г.Л. Расписание появления колоний бактерий на питательной среде характеризует условия в природных местообитаниях // ДАН, 1995. Т. 341. № 4. С. 569-570.

Кожова О.М. Подходы к экологической оценке водоемов // Прогнозирование экологических процессов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 26-34.

Кожова О.М. Изменчивость структуры фитопланктона Байкала // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 113-114.

Козицкая В.Н. Влияние экологических факторов (освещения, температуры) на рост водорослей (обзор) // Гидробиол. журн., 1989. Т. 25. № 6. С. 55-70.

Козицкая В.Н. Влияние температурного фактора на рост и размножение водорослей с различными типами пигментных систем // Гидробиол. журн., 1991. Т. 27. № 5. С. 62-70.

Козицкая В.Н. Влияние рН на ростовые характеристики фитопланктона // Альгология, 1992. Т. 2. № 1. С. 23-31.

Козловская Л.С. Роль беспозвоночных в трансформации органического вещества болотных почв. Л., 1976. 211 с.

Козловская Л.С., Домрачева Л.И., Штина Э.А. Взаимосвязи почвенных беспозвоночных и почвенных водорослей // Проблемы почвенной зоологии. Вильнюс, 1975. С. 180-181.

Козловская Л.С., Штина Э.А. Взаимоотношения диплопод и почвенных водорослей // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука, 1987. С. 68-71.

Кондакова Л.В. Изменение сообществ почвенных водорослей при мелиорации дерново-подзолистых почв: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1983. 302 с.

Кондакова Л.В. Изменение сообществ почвенных водорослей при мелиорации дерново-подзолистых почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Ленинград, 1984. 16 с.

Кондратьева Н.В. Морфогенез и основные пути эволюции гормогониевых водорослей. Киев: Наукова думка, 1987. 302 с.

Кондратьева Н.В. Первоочередные задачи альгосозологических исследований // Альгология, 1994. Т. 4. № 3. С. 3-15.

Кондратьева Е.Н. Автотрофные прокариоты. М.: Изд-во МГУ, 1996. 312 с.

Кондратьева Е.Н., Максимова И.В., Самуилов В.Д. Фототрофные микроорганизмы. М.: Изд-во МГУ, 1989. 376 с.

Корганова Г.А. К вопросу о биоиндикационном потенциале почвенных раковинных амёб (Protozoa, Testacea) // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 85.

Кореньков Д.А. Минеральные удобрения при интенсивных технологиях. М.: Росагропромиздат, 1990. 192 с.

Коробицын С.Л. Агроэкономическая эффективность приемов основной обработки почвы в звене севооборота на дерново-подзолистой супесчаной почве в условиях Кировской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Пермь, 1993. 14 с.

Костиков И.Ю. Почвенные водоросли правобережной лесостепи УССР: Дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1989а. 430 с.

Костиков И.Ю. Почвенные водоросли правобережной лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград, 1989б. 22 с.

Костиков И.Ю. Структура почвенных альго группировок зональных типов растительности Каневского заповедника // Запо-

ведники СССР – их настоящее и будущее. Новгород, 1990. С. 102-104.

Кошкин П.Ф. Агроэкономическая эффективность минимализации обработки почвы под зерновые культуры в Кировской области: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1980. 26 с.

Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 463 с.

Кривальска М., Вильчок Т., Скишпчик Й. Влияние недостатка минеральных солей на содержание пигментов у зеленой водоросли *Chlorella* 366 // Изучение физиологии культивирования водорослей с высоким коэффициентом использования света. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. С. 89-97.

Кривоуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука, 1994. 272 с.

Кроссли Д.А., Хауз Г.Д., Снайдер Р.М. и др. Положительные взаимодействия в агроэкосистемах // Сельскохозяйственные экосистемы. М.: Агропромиздат, 1987. С. 75-85.

Круглов Ю.В. Микрофлора почвы и пестициды. М.: Агропромиздат, 1991. 128 с.

Кудеяров В.Н. Превращение в почве азота удобрений и пути повышения его эффективности: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1985. 35 с.

Кудеяров В.Н. Цикл азота в почве и эффективность удобрений. М.: Наука, 1989. 216 с.

Кудеяров В.Н., Башкин В.Н. Диагностика азотного режима почв // Агрохимия, 1981. № 3. С. 133-144.

Кудеяров В.Н., Биелек П., Соколов О.А. и др. Баланс азота и трансформация азотных удобрений в почвах. Пущино, 1986. 160 с.

Кузнецова Н.А. Инварианты организации сообществ у коллембол // Проблемы почвенной зоологии: Матер. II Всерос. совещ. по почв. зоол. М., 1999. С. 193-194.

Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Киев, 1981. 51 с.

Кузьменко М.И., Рябов А.К. Влияние водорослей на бактериальную деструкцию белков в природных водах // Гидробиол. журн., 1980. Т. 16. № 2. С. 72-77.

Кузяхметов Г.Г. Анализ горизонтальной неоднородности альгосинузий, связанной с нанорельефом // Ботан. журн., 1981. Т. 66. № 6. С. 815-825.

Кузяхметов Г.Г. Анализ пространственного распределения водорослей в карбонатном черноземе под степной растительностью // Почвоведение, 1986. № 10. С. 69-75.

Кузьяхметов Г.Г. Продукция ностока обыкновенного (*Nostoc commune*) в степных сообществах и ее связь с условиями местобитания // Биол. науки, 1989. № 12. С. 45-49.

Кузьяхметов Г.Г. Способ оценки загрязнения почв по морфологическим показателям популяций водорослей // Почвоведение, 1993. № 8. С. 114-117.

Кузьяхметов Г.Г. Пространственная организация почвенных альгоценозов степи и лесостепи: Автореф. дис. ... докт биол. наук. Сыктывкар, 2000. 37 с.

Кузьяхметов Г.Г., Киреева Н.А. Восстановительные сукцессии фотоавтотрофных и гетеротрофных микроорганизмов в нефтезагрязненных почвах // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V Междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 48-149.

Куликова Р.М. Сообщества водорослей мелиорированных торфяных низинных почв и их изменение при окультуривании: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1965. 272 с.

Кульский Л.А., Сиренко Л.А., Шкавро З.Н. Фитопланктон и вода. Киев: Наукова думка, 1986. 134 с.

Кулюгина Е., Патова Е. Видовой состав растительных сообществ и альгогруппировок на разных стадиях зарастания песков в условиях припечорских тундр // Вестник Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН, 2003. № 3. С. 8-12.

Кураков А.В. Минеральные удобрения как фактор воздействия на микробную систему почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 25 с.

Кураков А.В. Грибы в круговороте азота в почвах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 50 с.

Кураков А.В., Гузев В.С., Степанов А.Л. и др. Минеральные удобрения как фактор антропогенного воздействия на почвенную микрофлору // Микроорганизмы и охрана почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 47-85.

Кураков А.В., Костина Н.В. Сапротрофные микромицеты ризопланы томатов, огурцов и дерново-подзолистой почвы и их способность подавлять фузариозную инфекцию корней // Почвоведение, 1998. № 2. С. 193-199.

Лазеева Г.С., Петров А.А., Хомяков Р.В. Спектрально-изотопный метод определения углерода в биологических объектах // Журн. прикладной спектроскопии, 1976. Т. 25. Вып. 4. С. 571-579.

Ларионова Н.В. Эффективность использования азотных удобрений под зерновые культуры на дерново-подзолистых почвах Северо-Востока Нечерноземной зоны РСФСР: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Омск, 1990. 16 с.

Лебедева Л.А. Минеральные удобрения на дерново-подзолистых почвах. М.: Изд-во МГУ, 1984. 104 с.

Левитин М.М. Фузариоз колоса зерновых культур // Защита и карантин растений, 2002. № 1. С. 16-17.

Левич А.П. Потребности фитопланктона в ресурсах среды и пути управления структурой альгоценозов // Журн. общей биол., 1989. Т. 50. № 3. С. 316-328.

Левич А.П. Экологические подходы к регулированию типов «цветения» эвтрофных водоемов // ДАН, 1995. Т. 341. № 1. С. 130-133.

Левич А.П., Личман Е.Г. Модельное изучение возможностей направленного изменения структуры фитопланктонных сообществ // Журн. общей биол., 1992. Т. 53. № 5. С. 689-703.

Левич А.П., Худоян А.А., Булгаков Н.Г., Артюхова В.И. О возможности управления видовой и размерной структурами сообщества в экспериментах с природным фитопланктоном *in vitro* // Биол. науки, 1992. № 7. С. 17-29.

Левич А.П., Замолодчиков Д.Г., Алексеев В.Л. Правило лимитирующего звена для многовидовых сообществ, потребляющих взаимозаменяемые ресурсы // Журн. общей биол., 1993. Т. 54. № 3. С. 271-286.

Левич А.П., Булгаков Н.Г. О возможности регулирования видовой структуры лабораторного альгоценоза // Известия АН. Серия Биология, 1993. № 4. С. 569-578.

Литвинов М.А. Определитель микроскопических грибов. Л.: Наука, 1967. 303 с.

Литовка Ю.А., Громовых Т.И., Козловская В.А. Фитопатогенные микромицеты семян хвойных в лесопитомниках Средней Сибири // Совр. микология в России. М., 2002. С. 67.

Лыков А.М., Емцев В.Т., Сафонов А.В., Аль-Шурай А.Л. Действие длительного применения удобрений и севооборота на биологическую активность почвы при возделывании зерновых культур // Известия ТСХА, 1984. Вып. 1. С. 75-83.

Лыков А.М., Сафонов А.Ф. Биологические показатели плодородия дерново-подзолистой почвы и урожайности зерновых культур при длительном применении удобрений и севооборота // Известия ТСХА, 1985. Вып. 5. С. 3-11.

Львова Л.С., Седова И.Б., Кизленко О.И., Тутельян В.А. Образование фузариозов штаммами *Fusarium moniliforme*, выделенными из зерна кукурузы // Прикл. биохим. и микр., 2003. Т. 39. № 2. С. 222-227.

Лящев А.А. Почвенная биота и плодородие почвы в условиях юга Западной Сибири. Тюмень, 2004. 252 с.

Максимов А.А. Природные циклы: причины повторяемости экологических процессов. Л.: Наука, 1989. 236 с.

Максимов В.Н., Кроленко М.Н. Изучение характера зависимости между первичной продукцией и биомассой двух видов водорослей // Вестн. МГУ. Сер. Биология, 1987. № 1. С. 65-69.

Максимова И.В. Интенсивность выделения водорастворимых органических веществ суспензиями клеток зеленых водорослей в условиях, обеспечивающих высокую скорость фотосинтеза // Роль низших организмов в круговороте веществ в замкнутых экологических системах. Киев: Наукова думка, 1979. С. 140-144.

Максимова И.В., Сидорова О.А. Светозависимый антибактериальный эффект водорослей и его экологическое значение // Гидробиол. журн., 1986. Т. 22. № 6. С. 3-11.

Малышева О.А. Развитие водорослей в почвах, подверженных действию животноводческих стоков: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1992. 260 с.

Мамилев А.М., Бызов Б.А., Звягинцев Д.Г. Влияние микрофауны на продукцию и групповой состав комплекса почвенных микроорганизмов // Проблемы почв. зоологии: Матер. II Всерос. совещ. по почв. зоол. М., 1999. С. 195-196.

Мамкаева М.А., Плющ А.В. Обнаружение паразитического хитридиевого гриба *Polyphagus parasiticus* в водоемах Кингисеппского района Ленинградской области // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов европейского Севера: III Междунар. конф. Сыктывкар, 2003. С. 55.

Маринеску К.М., Демченко И.А., Танас Т.М., Маринеску С.И. Микробиологические аспекты агроэкологического мониторинга почв // Микробиология в сельском хозяйстве. Пущино, 1992. С. 129-130.

Маркова Г.И. Биомасса почвенных водорослей в некоторых типах растительности ущелья реки Варзоб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1976а. 25 с.

Маркова Г.И. Динамика развития синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Com. в группировке шибляка (миндальника эфемерно-ячменного) // Бот. журн., 1976б. № 3. С. 369-373.

Маругин В.А., Резник Е.Н. Высококчувствительный газохроматографический способ определения CO_2 -газообмена почвенных микроорганизмов. Киров, 1983. 8 с. (Деп. в ВИНТИ 20.05.83. № 2701).

Марфенина О.Е. Микологический мониторинг почв: возможности и перспективы // Почвоведение, 1994. № 1. С. 75-80.

Марютин Ф.Н., Билык Н.А. Эффективность применения триходермина в борьбе с фузариозным увяданием и корневыми гни-

лями огурцов в защищенном грунте // Тр. Латв. с.-х. академии, 1990. С. 52-58.

Мезенцева Г.В. Возможные пути трансформации органического вещества азотфиксирующих цианобактерий в почве: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1986. 190 с.

Мезенцева Г.В. Возможные пути трансформации органического вещества азотфиксирующих цианобактерий в почве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1987. 17 с.

Мелентьев А.И., Галимзянова Н.Ф. Влияние метаболитов бактерий-антагонистов на прорастание спор и развитие грибов – возбудителей обыкновенной корневой гнили // Прикладная биохимия и микробиология, 1999. Т. 35. № 3. С. 353-357.

Мережко А.И., Харченко Т.А., Пасичный А.П. и др. Устранение помех, вызываемых водорослями в оросительных системах // Гидробиол. журн., 1991. Т. 27. № 5. С. 50-55.

Меренюк Г.В., Загорча К.Л., Фрунзе Н.И. Комплексная оценка почвенного микробоценоза при длительном (38-летнем) применении удобрений // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 109.

Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ. 1988. 224 с.

Миркин Б.М. Теория и практика фитоценологии. М.: Знание. Сер. Биология, 1981. Вып. 7. 64 с.

Миркин Б.М. Что такое растительные сообщества. М.: Наука, 1986. 164 с.

Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Современное состояние, тенденции развития и новое понимание природы растительного сообщества // Успехи совр. биологии, 1994. Т. 114. Вып. 1. С. 5-21.

Минеев В.Г. Химизация земледелия и природная среда. М.: Агропромиздат, 1990. 287 с.

Минеев В.Г., Ремпе Е.Х. Экологические последствия длительного применения повышенных и высоких доз минеральных удобрений // Агрохимия, 1991. № 3. С. 35-49.

Минеев В.Г., Ремпе Е.Х., Кузнецова Л.Б. Изменение биологической активности дерново-подзолистой легкосуглинистой почвы под влиянием систематического внесения возрастающих доз удобрений // Доклады ВАСХНИЛ, 1985. № 12. С. 4-61.

Минеев В.Г., Ремпе Е.Х. Агрохимия, биология и экология почвы. М.: Росагропромиздат, 1990. 206 с.

Михайловский Г.Е. Описание и оценка состояний планктонных сообществ. М.: Наука, 1988. 214 с.

Мишустин Е.Н. Микроорганизмы и продуктивность земледелия. М.: Наука, 1972. 342 с.

Мишустин Е.Н., Перцовская М.И. Микроорганизмы и самоочищение почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 651 с.

Мишустин Е.Н., Емцев В.Т. Микробиология. М.: Агропромиздат, 1987. 368 с.

Монастырский О.А. Факторы эволюции высокотоксикогенных штаммов рода *Fusarium* в агроценозе // С.-х. биология. Сер Биология растений, 1998а. № 1. С. 28-34.

Монастырский О.А. Опасные грибы // Агро XXI, 1998б. № 10. С. 18-19.

Монастырский О.А. Токсинообразующие грибы, паразитирующие на зерне // Агро XXI, 2001. № 11. С. 5-7.

Монастырский О.А., Ярошенко В.А. Биопрепараты против развития токсиногенных грибов на зерне // Защита и карантин растений, 2000. № 3. С. 32-33.

Морарь С.Н. Особенности развития водорослей на рисовых полях Кубани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 1973. 24 с.

Насырова З.А. Влияние микроводорослей на развитие почвенных простейших // IX Междунар. коллоквиум по почвенной зоологии. Вильнюс, 1985. С. 194.

Наумова Н.Б., Барсуков П.А. Влияние длительного применения удобрений на запас и динамику биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистой почве // Сибирский биологический журнал, 1991. № 3. С. 59-67.

Неганова Л.Б. Развитие водорослей на промышленных отвалах как первый этап их зарастания: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1975. 163 с.

Неганова Л.Б. Круглогодичная динамика численности водорослей в дерново-подзолистой почве // Биодинамика почв. Таллин, 1979. С. 92-94.

Неганова Л.Б., Шилова И.И., Штина Э.А. Альгофлора техногенных песков нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья и влияние на нее нефтяного загрязнения // Экология, 1978. № 3. С. 29-35.

Недосекин А.Г., Даллакян Г.А., Максимов В.Н., Мятлев В.Д. Комбинированное действие N и P на содержание липидов в популяциях водорослей // Гидробиол. журн., 1991. Т. 27. № 4. С. 39-41.

Некрасова К.А. Опыт изучения почвенных водорослей как индикаторов обеспеченности почвы элементами минерального питания растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 26 с.

Некрасова К.А. Трофические связи почвенных животных и водорослей (на примере коллембол) // Почвенная фауна и биологическая активность осушенных и рекультивированных торфяников. М.: Наука, 1980. С. 160-166.

Некрасова К.А. Эксперимент в изучении связи почвенных водорослей и микрофитофагов // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука, 1987. С. 408-410.

Некрасова К.А. Изменение видового состава и численности водорослей в системе удобрение-почва-растение // Почвоведение, 1989а. № 5. С. 52-58.

Некрасова К.А. Участие водорослей в формировании плодородия почвы // Деструкция органического вещества в почве. Вильнюс, 1989б. С. 123-127.

Некрасова К.А., Домрачева Л.И. Значение изучения почвенных животных при количественном учете почвенных водорослей // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 175-181.

(Некрасова К.А., Козловская Л.С., Домрачева Л.И., Штина Э.А.) Nekrasova K.A., Kozlowskaja L.S., Domraceva L.I., Shtina E.A. The influence of invertebrates on the development of algae // Pedobiologia, 1976. Bd. 16. S. 286-297.

(Никитин Д.И.) Nikitin D.I. Microstruture of elementary microbiol ecosystems // Modern methods in the study of Microbiol. Ecology. Uppsala, Swedeus, 1972. P. 3-5.

Никитина З.И. Микробиологический мониторинг наземных экосистем // Новосибирск: Наука, 1991. 220 с.

Никитишен В.И. Агрохимические основы эффективного применения удобрений в интенсивном земледелии. М.: Наука, 1984. 135 с.

Ницэ Л. Микробиологическая активность почвы в условиях адаптивного земледелия: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1995. 38 с.

Новиков М.А. О механизме реагирования водных экосистем на стрессовые воздействия // Успехи современной биологии, 1994. Т. 114. Вып. 4. С. 389-394.

Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с.

Новоградский Д.М. Почвенная микробиология. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. 402 с.

Ноздренко Я.В. Важнейшие грибные болезни сеянцев хвойных пород в лесных питомниках Новосибирской области // Защита питомников и молодняков от вредителей и болезней: Тез. докл. Всесоюз. науч.техн. совещ. (Челябинск, 10-14 сентября 1990 г.). М., 1990. С. 68-69.

Носкова Т.С. Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1968. 286 с.

Одум Ю. Экология. Т. 1. М.: Мир, 1986. 328 с.

Одум Ю. Экология. Т. 2. М.: Мир, 1986. 376 с.

Оксиюк О.П. О ценологическом изучении водорослей в пресных водоемах // Гидробиол. журн., 1976. Т. XII. С. 5-11.

Онипченко В.Г. Структурно-функциональная организация альпийских фитоценозов северо-западного Кавказа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1995. 32 с.

Османова Р.А. Синезеленые водоросли почв южной Туркмении и их участие в накоплении азота: Дис. ... канд. биол. наук. Ашхабад, 1968. 149 с.

Охалкин А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при регулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Павлова Е.А., Романова А.К., Демидов Э.Д. Ассимиляция неорганического азота клетками хлореллы при фотосинтезе // Физиология растений, 1994. Т. 41. № 2. С. 227-236.

Паников Н.С. Кинетика роста микроорганизмов: общие закономерности и экологические положения. М.: Наука, 1992. 311 с.

Паников Н.С., Горбенко А.Ю., Звягинцев Д.Г. Пульсационный характер динамики роста микроорганизмов в почве и его природа // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение, 1988. № 1. С. 34-39.

Паников Н.С., Дедыш С.Н., Зенова Г.М. Применение подходов нестационарной кинетики для количественной оценки биопродуктивности водорослей в почве // Микробиология, 1989. Т. 58. Вып. 1. С. 109-117.

Паников Н.С., Емцев В.Т. Почва как биологический реактор: кинетика и регуляция процессов трансформации вещества и энергии // Почвоведение, 1989. № 10. С. 67-79.

Панкратова Е.М. Влияние соединений азота на рост синезеленых водорослей и фиксацию ими молекулярного азота // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР. Киров, 1966. С. 32-33.

Панкратова Е.М. Роль водорослей в обогащении почв азотом // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 98-106.

Панкратова Е.М. Распространение азотфиксации среди синезеленых водорослей // Ботан. журн., 1975. Т. 60. № 4. С. 583-598.

Панкратова Е.М. Мобилизация в почве азота, накопленного азотфиксирующими водорослями // Круговорот и баланс азота в системе почва – удобрение – растение – вода. М., 1979. С. 22-29.

Панкратова Е.М. Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Дис. ... докт. биол. наук. Киров, 1980. 495 с.

Панкратова Е.М. Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1981. 39 с.

Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в круговороте азота в почве и создании ее плодородия // Успехи микробиологии. М.: Наука, 1987. Т. 21. С. 212-242.

Панкратова Е.М. Участие цианобактерий в воспроизводстве плодородия почв при использовании возрастающих доз азотных минеральных удобрений // Почвенно-агрохимические и экологические проблемы формирования высокопродуктивных агроценозов. Пущино, 1988. С. 111-113.

Панкратова Е.М. Азотфиксирующие цианобактерии и их экология в пахотных почвах умеренной зоны // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР. М.: Наука, 1989. С. 147-156.

Панкратова Е.М. Экологическое влияние цианобактерий на почву и растение при различном сочетании естественных и антропогенных факторов // Экология и почвы. Пущино, 1998. С. 84-104.

Панкратова Е.М. Почвенные цианобактерии в прошлом Земли, их экологическая роль в настоящем и возможная в будущем // Экология и почвы. Пущино, 2001. С. 39-48.

Панкратова Е.М., Вахрушев А.С. А.с.296522 (СССР). Установка для определения биологической фиксации атмосферного азота. Заяв. 27.01.70. № 13966337/30-15. Оpubл. в Б.И., 2.03.71, № 9, с. 14.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Маркова Г.И. и др. Влияние доз азотных удобрений на биологическую активность почвы // Задачи агрохимической науки по повышению окупаемости удобрений по зонам страны. М., 1984. Ч. 1. С. 40-41.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Маркова Г.И. и др. Биологическая оценка состояния почвы при разных дозах азотных удобрений // Эффективность удобрений и окультуривание почв Северо-Востока Нечерноземной зоны РСФСР. Киров, 1984. С. 111-114.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Резник Е.Н. Сочетание методов газовой хроматографии и прямого счета для диагностики состояния почвенных водорослей в агрофитоценозах // Современные методы физико-химических исследований и химико-аналитического контроля в сельском хозяйстве. Тюмень, 1984. С. 17-18.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Резник Е.Н. Функционирование цианобактерий на пахотных почвах Нечерноземной зоны // Почвоведение, 1989. № 4. С. 75-81.

Панкратова Е.М., Резник Е.Н., Бородина Н.В. Цианобактерии в качестве азотонакопителей в пахотных почвах // Тр. Всесоюзного научно-исследовательского института с.-х. микробиологии. СПб., 1991. Т. 1. С. 74-81.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Перминова Г.Н., Мезенцева Г.В. Обсервация биологического состояния почвы при длитель-

ном внесении минеральных удобрений // Микроорганизмы в сельском хозяйстве. Пущино, 1992. С. 159-160.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Перминова Г.Н. и др. Использование фототрофных микроорганизмов в качестве биоиндикаторов на обеспеченность почвы элементами минерального питания // Сельскохозяйственная биология. Сер. Биология растений, 1994. № 5. С. 96-102.

(Панкратова Е.М., Калинин А.А., Ковина А.Л.) Pankratova E.M., Kalinin A.A., Kovina A.L. Growth interaction between Nostoc and Rhizobium // 10-th International Congress on Nitrogen Fixation: Fundamentals and Applications. Kluwer Acad. Publ., 1995. P. 720.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И. Методы и подходы к стандартизации биологического благополучия почвы в агрогенных системах умеренной зоны // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира, Киров, 1995а. С. 78-86.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И. Экологическое прогнозирование состояния почвы по фототрофным микробным комплексам // Проблемы оценки состояния почв, растительного и животного мира. Киров, 1995б. С. 87-89.

Панкратова Е.М., Домрачева Л.И., Резник Е.Н. Изменение параметров альго-цианобактериальных сообществ «цветения» почвы при внесении удобрений // Почвоведение, 1996. № 9. С. 1112-1118.

Паринкина О.М. Микрофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 160 с.

Патова Е.Н., Гецен М.В. Nostoc commune (Cyanophyta) в тундрах Российского сектора Арктики // Бот. журн., 2000. Т. 85. № 1. С. 71-80.

Перминова Г.Н. Численность и биомасса почвенных водорослей Воркутинской тундры // Биологическая продуктивность почв и ее увеличение в интересах народного хозяйства. М.: Изд-во МГУ, 1979. С. 117-118.

Перминова Г.Н. Биомасса и продукция водорослей в тундровых почвах // Ботан. журн., 1980. Т. 65. С. 859-863.

Перминова Г.Н. Почвенные водоросли восстановительной сукцессии тундровой растительности // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 172.

Перминова Г.Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока // Деп. в ВИНТИ № 4471 В90. Киров, 1990. 41 с.

Перминова Г.Н., Гецен М.В. Состав альгофлоры целинных и подвергшихся освоению почв // Биоценотические исследования на сеяных лугах в восточно-европейской тундре. Л.: Наука, 1979. С. 54-78.

Перминова Г.Н., Киприянов В.М. Продуктивность альгосинузидных лисохвостно-мятликовых лугов в Воркутинской тундре // Биологические проблемы Севера. Ч. 1. Сыктывкар, 1981. С. 70.

Перминова Г.Н., Кабиров Р.Р., Киприянов В.М. Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. С. 81-94.

Петербургский А.В., Аникст Д.М. Изменения в выносе питательных веществ с урожаем в зависимости от почвенно-климатических условий и удобрений // Тр. X Междунар. конгресса почвоведов. М., 1974. Т. 4. С. 50-57.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Пивоварова Ж.Ф. Водоросли засоленных почв лесостепной Барабы: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1968. 130 с.

Поздняков В.Н. Почвенные бактерии – антагонисты фитопатогенной микрофлоры // Биотехнология, 1998. № 1. С. 29-32.

Покаржевский А.Д., Забоев Д.П., Гордиенко С.А., Богач Я.Я. Механизмы взаимоотношений почвенных микроорганизмов и почвенных сапротрофных животных // Биодинамика почв. Таллин, 1988. С. 36.

Полякова Н.Ю. Возбудители корневых гнилей клевера и их антагонисты // Защита и карантин растений, 2002. № 8. С. 34-35.

Полякова Н.Ю., Рудаков О.Л. Экологические связи формирования грибных популяций в агроценозах // Совр. микология в России. М., 2002. С. 202-203.

Полянская Л.М. Микробная сукцессия в почве: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 96 с.

Полянская Л.М., Гейдебрехт В.В., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г. Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилям зональных типов почвы // Почвоведение, 1995. № 3. С. 322-328.

(Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г.) Polyanskaya L.M. a. Zvyagin-tsev D.G. Microbial Succession in Soil // Sov. Rev. F. Physiol Gen. Biol. Harwood Academic Pubshers GmbH., 1995. V. 9. Part 1. P. 1-67.

Помелова Г.И. Динамика почвенных водорослей в севообороте: Дис. ... канд. биол. наук. Киров, 1971. 196 с.

Почвоведение. Почва и почвообразование. 1 ч. / Под ред. В.А. Ковды и Б.Г. Розанова. М.: Высшая школа, 1988. 400 с.

Приходькова Л.Н. Виды рода *Nostoc* Adanson в почвах степной зоны Украины // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 173-174.

Проворов Н.А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе // Журн. общ. биол., 2001. Т. 62. № 6. С. 472-495.

Просьянникова С.П. Влияние агрогенной нагрузки на микробиоту почв, загрязненных радионуклидами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 26 с.

Пфайффер Э. Плодородие почвы. Калуга: Духовное познание, 1994. 304 с.

Пшеничников Р.А., Закиров Ф.Н., Никитина Н.М. Микробиотест для оценки мониторинга загрязненных почв // Экология, 1995. № 4. С. 332-333.

Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.

Работнов Т.А. Луговоеведение. М.: Изд-во МГУ, 1984. 320 с.

Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1987. 160 с.

Раилкин А.И. Самосборка сообществ морского микрообрастания // ДАН, 1994. Т. 337. № 1. С. 140-149.

Райс Э. Аллелопатия. М.: Мир, 1978. 392 с.

Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. М.: Изд-во иностранной литературы, 1955. 624 с.

Реймерс Н.Ф. Охрана природы и окружающей человека среды: Словарь-справочник. М.: Просвещение, 1992. 320 с.

Резник Е.Н. Участие цианобактерий в накоплении азота в пахотных почвах Нечерноземной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 24 с.

Резник Е.Н., Домрачева Л.И. Изучение закономерностей развития наземных альгоценозов для характеристики состояния почвы // Биодинамика почв. Таллинн, 1988. С. 139.

Риклеф Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Рихтер А., Орлова Н. Опыт учета флоры водорослей в почвах г. Саратова // Научно-агрономический журнал, 1928. № 5-6.

Романенко В.И. Время удвоения численности клеток и фотосинтетической ассимиляции CO_2 в культуре водорослей *Ankistrodesmus falcatus* // Биол. внутр. водоемов, 1988. № 77. С. 7-9.

Романенко Н.Д., Буров Б.В., Козырева Н.И., Стародубцев В.В. Фитопатоконплексы в ценозах // Защита и карантин растений, 2000. № 9. С. 27.

Садчиков А.П. Продуцирование и трансформация органического вещества размерными группами фито- и бактериопланктона (на примере водоемов Подмосковья): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 53 с.

Садчиков А.П., Френкель О.А., Скобеева Т.Н. Ферментативная и гетеротрофная активность водорослей и бактерий // Гидробиол. журн., 1992. Т. 28. № 6. С. 51-55.

Садчиков А.П., Куликов А.С. Утилизация прижизненных и посмертных выделений *Chlorella vulgaris* бактериальным сообществом // Биол. науки, 1992. № 7. С. 29-36.

Садчиков А.П., Френкель О.А., Дмитриевский Л.Г., Еремин С.А. Ферментативная и гетеротрофная активность водорослей и бактерий при потреблении меченых аминокислот, дипептидов и белков // Гидробиол. журн., 1993. Т. 29. № 3. С. 71-75.

Садчиков А.П., Френкель О.А. Влияние концентрации белка на протеолитическую активность бактерий (на примере *Bacillus subtilis*) // Гидробиол. журн., 1993. Т. 29. № 4. С. 81-85.

Сайфуллина З.Н., Киреева Н.А. Некоторые аспекты взаимоотношений водорослей и бактерий, выделенных из почвы // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 175.

Сакевич А.И. Экзометаболиты пресноводных водорослей. Киев: Наукова думка, 1985. 199 с.

Сакевич А.И., Беспалько С.М. Гликолевая кислота в экологическом метаболизме водорослей // Альгология, 1994. Т. 4. № 4. С. 24-30.

Саут Р., Уиттик А. Основы альгологии. М.: Мир, 1990. 597 с.

Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли (Euglenophyta) Западной Сибири (состав и особенности зонального распределения): Автореф. дис. ... биол. наук. Новосибирск, 1987. 32 с.

Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли такыров северной части Туркестанской низменности: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1956. 226 с.

Сельскохозяйственные экосистемы. М.: Агропромиздат, 1987. 223 с.

Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова думка, 1972. 203 с.

Сиренко Л.А., Кузьменко М.И., Помилуйко В.П., Володин В.Б. Особенности метаболизма массовых видов синезеленых водорослей: Матер. V рабоч. совещ. по вопросу круговорота веществ в замкнутой системе на основе жизнедеятельности низших организмов. Киев: Наукова думка, 1968. С. 77-83.

Сиренко Л.А., Козицкая В.Н. Биологически активные вещества водорослей и качество воды. Киев: Наукова думка, 1988. 256 с.

Слободина Н.П. Биоиндикационные возможности почвенной альгофлоры на урбанизированных территориях // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 174-175.

Смелянский И.Э. Механизмы сукцессии // Успехи совр. биол. 1993. Т.113. Вып. 1. С. 36-45.

Сметанин О.С. Использование ^{13}C для определения первичной продуктивности синезеленых водорослей // Состав и свойства почв Северо-Востока европейской части СССР и воспроизводство их пло-

дородия в связи с обработкой и применением удобрений. Пермь, 1985. С. 67-73.

Сметанин О.С., Резник Е.Н. Сравнительная оценка изотопного и газохроматографического методов измерения фотосинтетической активности почвенных водорослей. Киров, 1987. ВИНТИ № 3843. 9 с.

Соловьева А.А., Чурбанова И.В. Суточная динамика фитопланктонного сообщества в прибрежье Баренцова моря // Гидробиол. журн., 1980. Т. XVI. № 2. С. 15-20.

Сомова Н.Г., Колотилова Н.Н., Домрачева Л.И., Кожевин П.А. Популяционный подход в анализе механизмов «цветения» почвы // Интродукция микроорганизмов в окружающую среду. М., 1994. С. 98-99.

Сорокин Ю.И., Сорокин П.Ю., Гнес А. Экологическая катастрофа в лагунах Комаккио (Италия), вызванная продолжительным «цветением» пикоцианобактерий // ДАН, 1996. Т. 347. № 4. С. 570-573.

Сорокина Т.А., Леманова Н.Б., Линосова В.А., Хмель И.А. Антагонистическое действие двух штаммов *Pseudomonas* на фитопатогенные грибы и бактерии и перспективы их использования для биологической борьбы с заболеваниями растений // Биотехнология, 1998. № 2. С. 37-44.

Степаненко А.А. Гипотеза о существовании периодических биологических зависимостей (на примере зообентоса нижнего Дона) // Гидробиол. журн., 1991. Т. 27. № 6. С. 75-87.

Степанова М.Ю. Род *Фузариум* (*Fusarium*) // Жизнь растений, 1976. Т. 2. М.: Просвещение. С. 402-443.

Стороженко В.Г. Стратегии и функции грибных сообществ лесных экосистем // Грибные сообщества лесных экосистем. М.-Петрозаводск, 2000. С. 37-41.

Стриганова Б.Р. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука, 1980. 243 с.

Стриганова Б.Р. Функциональная характеристика сапрофильного комплекса почвенных беспозвоночных // Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. С. 24-37.

Стриганова Б.Р. Почвенные животные в детритных пищевых цепях // Почвенная фауна и почвенное плодородие. М.: Наука, 1987. С. 18-24.

Струнникова О.К., Шахназарова В.Ю., Вишневская Н.А. Роль почвенных условий в выживании и развитии фитопатогенного гриба *Fusarium culmorum* // Почвы – национальное достояние России: Матер. IV съезда Докучаевского об-ва почвоведов. Новосибирск, 2004. Кн. 1. С. 54.

Судакова Е.А. Почвенные водоросли основных фитоценозов и пахотных угодий южной части Предбайкалья: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1975. 145 с.

Сытник К.М., Вассер С.П. Современные представления о биологическом разнообразии // Альгология, 1992. Т. 2. № 3. С. 3-17.

Тамбиев А.Х. Динамика экскреции органических соединений микроводорослями и цианобактериями: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1991. 69 с.

Тарчевский И.А. Патоген-индуцируемые белки растений (обзор) // Прикл. биохимия и микробиол., 2001. Т. 37. № 5. С. 517-532.

Телитченко М.М., Остроумов С.А. Введение в проблемы биохимической экологии. М.: Наука, 1990. 288 с.

Тен Хак Мун. Микробиологические процессы в почвах островов Притихоокеанской зоны. М.: Наука, 1977. 180 с.

Тен Хак Мун, Крысанова В.П. О стохастической модели роста численности микроорганизмов в почве // Журн. общей биол., 1979. Т. XL. № 3. С. 448-452.

Тимирязев К.А. Избранные сочинения. М., 1948. Т.1. С. 214.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.

Титлянова А.А. Закономерности сукцессий и биологический круговорот // Сукцессии и биологический круговорот. Новосибирск: Наука, 1993. С. 136-146.

Тихомирова Л.Д., Святская Л.Н. Микрофлора почвы при разных способах ее обработки // Бюл. НТИ Сиб. НИИ с.-х., 1978. № 38. С.3-6.

Третьякова А.Н. О характере взаимоотношений почвенных водорослей с плесневыми грибами // Вопросы повышения плодородия почв и урожайность сельскохозяйственных культур Кировской области. Пермь, 1981. С. 149-155.

Третьякова А.Н. Альгологическая оценка использования минеральных удобрений // Актуальные проблемы современной альгологии. Киев: Наукова думка, 1987. С. 176-177.

Третьякова А.Н., Балезина Л.С. О действии минеральных удобрений и извести на микробное состояние дерново-подзолистой почвы // Повышение эффективности применения удобрений в хозяйствах Уральской зоны. Пермь, 1983. С. 43-49.

Третьякова А.Н., Ельшина Т.А., Маркова Г.И., Мезенцева Г.В. Влияние некоторых агротехнических приемов на группировки почвенных водорослей // Свойства и рациональное использование пахотных почв Предуралья. Пермь, 1989. С. 111-114.

Третьякова Е.Б., Добровольская Т.Г., Бызов Б.А., Звягинцев Д.Г. Сообщества бактерий, ассоциированные с почвенными беспозвоночными // Микробиология, 1996. Т. 65. № 1. С. 102-110.

Трифорова И.С. Закономерности изменения фитопланктона при эвтрофировании озер: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1994. 77 с.

Турчин Ф.В. Азотное питание растений и применение азотных удобрений. М.: Колос, 1972. 336 с.

Тюлин В.В. Почвы Кировской области. Киров: Волго-Вятское изд-во, 1976. 288 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Умаров М.М. Ассоциативная азотфиксация. М.: Изд-во МГУ, 1986. 153 с.

Успенский Е.Е. Физиолого-химические условия среды как основа микробиологических процессов. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 259 с.

Федоров В.Д. Связь видового разнообразия фитопланктона с изменением условий минерального питания // Гидробиол. журн., 1973. Т. 18. № 3. С. 21-24.

Федоров В.Д. Актуальное и неактуальное в гидробиологии // Биол. науки, 1987. № 8. С. 6-26.

Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.

Федоров В.Д., Смирнов Н.А., Федоров В.В. Некоторые закономерности продуцирования органического вещества фитопланктоном // Докл. АН СССР, 1988. Т. 299. № 2. С. 506-508.

Федоров В.Д., Ильяш Л.В. Роль адаптационных механизмов микроводорослей в осуществлении различных типов жизненных стратегий // Гидробиол. журн., 1991. Т. 27. № 5. С. 3-10.

Френкель О.А., Садчиков А.П. Прижизненные выделения органического вещества фитопланктоном – один из показателей состояния экосистемы // Методы экологического нормирования. Харьков, 1990. С. 70.

Хабибулина, Ф.М., Арчегова И.Б. Микобиота как биоиндикатор при восстановлении нефтезагрязненных почв // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 198.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм // Экология, 1970. № 2. С. 22-32.

Хазиев Ф.Х., Кабилов Р.Р. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: БФАН СССР, 1986. 172 с.

Химическое загрязнение почв и их охрана: Словарь-справочник. М.: Агропромиздат, 1991. 303 с.

Царенко В.М. Роль некоторых синезеленых водорослей в условиях смешанного культивирования // Гидробиол. журн., 1980. Т. 16. № 4. С. 68-72.

- «Цветение» воды. Вып. 1. Киев: Наукова думка, 1968. 387 с.
«Цветение» воды. Вып. 2. Киев: Наукова думка, 1969. 267 с.
- Цивкелова Е.А., Лобакова Е.С., Коломейцева Г.А. и др. Ассоциативные цианобактерии, выделенные с корней эпифитных орхидей // Микробиология, 2003. Т. 72. № 1. С. 105-110.
- Чан Ван Ни. Физиолого-биохимические основы использования свободноживущих азотфиксирующих цианобактерий в рисоводстве Северного Вьетнама: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пушино, 1990. 36 с.
- Шахназарова В.Ю., Струнникова О.К., Вишневская Н.А. и др. Структура и динамика популяции гриба *Fusarium culmorum* в почвах разного гранулометрического состава // Почвоведение, 2000. № 1. С. 86-91.
- Широких А.А. Комплекс эпифитно-сапрофитных бактерий выработанных торфяников в условиях естественного зарастания // Луга на болотах / Тр. Кировск. Лугоболотной опытной станции. Киров, 1993а. С. 53-60.
- Широких А.А. Бактерии – спутники почвенных водорослей на торфяных почвах // Науч. тр. Кировск. Лугоболотной опытной станции. Киров, 1993б. С. 84-88.
- Широких И.Г., Широких А.А. Микробно-растительные взаимодействия в фитоценозах // Матер. научной сессии Кировск. филиала РАН и Кировск. обл. отд. РАН. Киров, 2004. С. 215-217.
- Шлегель Г. Общая микробиология. М.: Мир, 1987. 567 с.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.
- Штина Э.А. Водоросли дерново-подзолистых почв и их роль в почвенных процессах: Дис. ... докт. биол. наук. М., 1955. 525 с.
- Штина Э.А. О методе количественного учета почвенных водорослей // Ботан. журн., 1956. Т. 41. № 9. С. 1314-1316.
- Штина Э.А. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1959. Сер. 2. Вып. 2. С. 36-141.
- Штина Э.А. «Цветение» почвы и его влияние на плодородие // Първи национален. Конгресс по почвознание. София, 1972. С. 247-252.
- Штина Э.А. Биомасса водорослей в почвах и методы ее определения // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 48-61.
- Штина Э.А. Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве // Разложение растительных остатков в почве. М.: Наука, 1985. С. 90-104.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 4. С. 441-453.

Штина Э.А. Флора водорослей Кировской области // Проблемы изучения, использования и охраны природы Кировской области. Киров, 1992. С. 33-35.

Штина Э.А. Состав водорослей в почвах России // Тезисы докладов XI съезда почвоведов. Кн. 1. СПб., 1996. С. 303-304.

Штина Э.А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 91 с.

Штина Э.А., Некрасова К.А., Домрачева Л.И. Роль водорослей в формировании микробных ценозов почвы // Труды X Международного конгресса почвоведов. Т. III. М., 1974.

Штина Э.А., Панкратова Е.М. Взаимодействия азотфиксирующих синезеленых водорослей с микроорганизмами // Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. М.: Наука, 1974. С. 61-78.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика. Л.: Наука, 1981. 269 с.

Шуберт Р. (ред.) Биоиндикация загрязнений наземных экосистем. М.: Мир, 1988. 350 с.

Шушуева М.Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 24 с.

Шушуева М.Г. Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах // Почвоведение, 1984. № 8. С. 111-116.

Щербак В.И. Продукция фитопланктона и его трофическая роль в экосистеме Киевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987. 18 с.

Щербаков А.П. О диагностике азотного режима почв // Проблемы и методы биологической диагностики и индикации почв. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 27-34.

Эрхард Ж.П., Сежен Ж. Планктон. Л.: Гидрометеиздат, 1984. 256 с.

Яковлев А.С. Биологическая диагностика целинных и антропогенно измененных почв: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 56 с.

Abrams P. A. Some comments on measuring niche overlap // Ecology, 1980. Vol. 61. № 61. P. 44-49.

Acea M.J., Diz N., Prieto-Fernandez A. Microbial populations in heated soils inoculated with cyanobacteria // Biol. Fertil. soils, 2001. Vol. 33. P. 118-125.

Admiraal W., Peletier H., Brouwer T. The seasonal succession pattern of diatom species on a intertidal mudflat: an experimental analysis // *Oikos*, 1984. Vol. 42. № 1. P.30-40.

Agusti S., Duarte C.M., Kalff J. Algal cell size and the maximum density and biomass of phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.*, 1987. № 32. P. 983-986.

Agusti S., Duarte C.M., Canfield D.E. Biomass partitioning in Florida phytoplankton communities // *J. Plankton. Res.*, 1991. Vol. 13. № 13. P. 239-245.

Agusti S., Duarte C.M., Canfield D.E. Selfregulation, bottom-up, and top-down control of phytoplankton communities. A reply to the comment by Kamenir // *Limnol. Oceanogr.*, 1992. Vol. 37. № 3. P. 683-687.

Akijama M., Ohtani S., Kanda N. Vertical distribution of Antarctic soil algae by direct observation with the contact slide method (extended abstract) // *Proc NIPR Symp. Polar. Biol.*, 1991. Vol. 4. P. 183-185.

Al-Maadhidi J., Henriksson E. Effects of the fungi *Trichoderma harzianum* and *Aspergillus flavus* on the nitrogen fixation and growth of the alga // *Oikos*, 1980. № 35. P. 115-119.

Alabouvette C. Manipulation of soil environments to create suppressiveness in soil // *Vasc. Wilt Diseases Plants: Basic Stud. And Contr.* Berlin, 1989. P. 457-478.

Albright L.J., McCrae S.K. Annual cycle of bacterial specific biovolumes in Howe Sound, a Canadian West coast fiord sound // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1987. Vol. 53. № 12. P. 2739-2744.

Aldredge A.L. The potential role of particulate diatom exudates in forming nuisance mucilaginous scums // *Ann. Ist. Super. Sanita.* 1999. Vol. 35. № 3. P. 397-400.

Allen J.L., Van Anken O.W. Surface area-weight relation skips of dehydrating *Nostoc commune* (Cyanophyceae) // *Text. J. Sci.*, 1986. Vol. 38. № 1. P. 17-24.

Alexander M. Introduction to soil microbiology // *John Wiley&Sons. Inc.*, 1977. P. 73-88.

Alvarez O.R., Mendosa Z.C., Obregon D.E. Interacion y alteraciones histologicas por el virus masaica amarillo del frijol, *Fusarium solani* y *Rhizoctonia solani* // *Rev. Chapingo*, 1990. Vol. 15. № 67-68. P. 83-86.

Anand N., Karuppusamy A. Growth of nitrogen fixing and non-nitrogen fixing blue-green algae in presence of some common fertilizers // *Phykos.*, 1987. Vol. 26. № 1-2. P. 22-26.

Antarikanonda P., Lorenzen H. N₂-fixing blue-green algae (Cyanobacteria) of high efficiency from paddy soils of Bangkok, Thailand: Characterization of species and N₂-fixing capacity in the laboratory // *Arch. Hydrobiol.*, 1982. Vol. 63. № 1. P. 53-70.

Ashly I., Rushforth S.K., Johansen I. Soil algae of cryptogamic crusts from the Aintah Basin, Utah, USA // Great Basin Natur., 1985. Vol. 45. № 3. P. 432-442.

Aspiras R.B., Begonia F.T., Tulao M.T. Effect of nitrogen on asymbiotic nitrogen fixation // Kalikasan Philipp. J. Biol., 1978. Vol. 7. № 3. P. 329.

Athey P.V., Sommerfield M.R. Effect of an effluent source on nutrients and diatom colonization in the East Verde river // J. Ariz. Acad. Sci., 1987. Vol. 21. № 2. P. 61-66.

Avissar Y.J. Induction of nitrate assimilation in the cyanobacterium *Anabaena variabilis* // Physiol. Plant, 1985. Vol. 63. № 1. P. 105-108.

Azam F., Fonda U.S., Funari E. Significance of bacteria in the mucilage phenomenon in the northern Adriatic sea // Ann. Ist. Super. Sanita, 1999. Vol. 35. № 3. P. 411-419.

Bagchi S.N., Sharma R., Singh H.N. Inorganic nitrogen control of growth, chlorophyll, and protein level in cyanobacterium *Nostoc muscorum* // J. Plant Physiol., 1985. Vol. 121. № 1. P. 73-81.

Baghi S.N., Palod A., Chauhan V.S. Algicidal properties of a bloom-forming blue-green alga, *Oscillatoria* sp. // J. Basic Microbiol., 1990. Vol. 30. № 1. P. 21-29.

Baird T.M. Edaphic algae in salt marshes // Underwater Natur., 1987. Vol. 16. № 2. P. 16-18.

Balley D., Mazurak A.B., Rosowski J.R. Aggregation of soil particles by algae // J. Phycol., 1973. № 9. P. 99-101.

Bans K. Rates of growth respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size // J. Phycol., 1976. Vol. 12. № 2. P. 135-140.

Banse K., Sumitra-Vijayragkava M.M. On the possible causes of the seasonal phytoplankton blooms along the southwest coast of India // Indian. J. Mar. Sci., 1996. Vol. 25. № 4. P. 283-289.

Bassett M., Lund W.E. Species and individual productivity in phytoplankton communities // Ecology, 1971. Vol. 52. № 5.

Baumann W. Das Jahr der Diatomeen // Microcosmos, 1985. Vol. 74. № 8. P. 239-243.

Baumann W. Diatomeen in Boden Vorkommen und Verhalten // Microcosmos, 1986. Vol. 75. № 8. P. 240-243.

Bautista M.F., Paerl H.W. Diel N_2 fixation in an intertidal marine cyanobacterial mat community // Mar. Chem., 1985. Vol. 16. № 4. P. 369-377.

Bell W.H. The Phycosphere revisited: laboratory studies of the relationship between heterotrophic bacteria and microalgae // 11 International phycological congress. Copenhagen, 1985. P. 10.

Bell R.A., Sommerfield M.K. Algal biomass and primary production within a temperate zone sandstone // Amer. J. Bot., 1987. Vol. 74(2). P. 294-297.

Bellinger E.G. Seasonal size changes in certain diatoms and their possible significance // Brit. Phycol. J., 1977. Vol. 12. № 3. P. 233-239.

Belnap J. Nitrogen fixation in biological soil crusts from southeast Utah, USA // Biol. Fertil. Soils, 2002. Vol. 35(2). P. 128-135.

Belnap J., Gardner J. Soil microstructure in soils of the Colorado plateau: the role of the cyanobacterium *Microcoleus vaginatus* // Great Basil Natur, 1993. Vol. 53. № 1. P. 40-47.

Biddanda B.A. Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. Microbial metabolism // Mar. Ecol. Prog. Ser., 1987. Vol. 42. № 1. P. 89-92.

Biddanda B.A., Pomeroy L.R. Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. Microbial succession // Mar. Ecol. Procr. Ser., 1988. Vol. 42. № 1. P. 79-88.

Billen G., Becquevort S. Phytoplankton-bacteria relationship in the Antarctic marine ecosystem // Symp. Polar. Mar. Ecol. Trondheim, 1991. Vol. 10. № 1. P. 245-253.

Bishop C.D., Cooper R.M. An ultrastructural study of root invasion in the three vascular wilt diseases // Physiol. Plant Pathol., 1983. Vol. 22. № 1. P. 15-27.

Bisoy I., Singh P.H. Effect of seasonal changes on cyanobacterial production and nitrogen-yield // Microbiol. Ecol., 1988. № 16(2). P. 149-154.

Bjorksen P. K. Phytoplankton exudation of organic matter: Why do healthy cells do it? // Limnol. Oceanogr., 1988. Vol. 33. № 1. P. 151-154.

Bodeanu N., Roban A., Usurelu M. Particularites de la structure et de la dynamique du phytoplankton du secteur de Constantza (mer Noire) pendant ea period 1972-1984 // Rapp. Tt proc.-verb. Reun. Commis. int. Explor. Sci. mer Mediterr. Monaco, 1985. Vol. 29. № 9. P. 121-122.

Boero T. Fluctuations and variations in coastal marine environment // Mar. Ecol., 1994. Vol. 15. № 1. P. 3-25.

Booth W.E. Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control // Ecology, 1941. № 22. P. 38-46.

Bowen J.D. Stolzenbach K.D., Chisholm S.W. Simulating bacterial clustering around phytoplankton cells in a turbulent ocean // Limnol. Oceanogr., 1993. Vol. 38. № 1. P. 115-118.

Bratbak G., Thingstad T.F. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1985. Vol. 25. № 1. P. 23-30.

Briand F., Cohen J.E. Environmental correlates of food chain length // Science, 1987. Vol. 238. № 4829. P. 956-960.

Bristol-Roach B.M. On the algae some normal English soils // J. Agric Sci., 1927. Vol. 17. № 4.

Broady P.A. Quantitative studies on the terrestrial algae of Signy Island, South Orkney Islands // Brit. Antarct. Surv. Bull., 1979. № 47. P. 31-41.

Broady P.A. Wind dispersal of terrestrial algae at Signy Island, South Orkney islands // Brit. Antarct. Surv. Bull., 1979. № 48. P. 99-102.

Brown M.E., Berlinger J.E. The potential of antagonists for fungal control // Agr. Ecosyst. Environ, 1983. Vol. 10. № 2. P. 127-141.

Burns R. Relationship between microorganisms and substrates in the soil microenvironment // Trans. 13 Cong. Int. Soc. Soil Sci. Hamburg, 1987. Vol. 5. P. 175-183.

Cairns J.J. The myth of the most sensitive species // Bioscience, 1986. Vol. 36. № 10. P. 670-672.

Cano M.S., Mule M.C.Z., Caire G.Z., Palma R.M., Colombo K. Aggregation of soil particles by *Nostoc muscorum* Ag. (cyanobacteria) // Phytol., 1997. Vol. 60 (1/2). P. 33-38.

Canter H.M., Lund J.W.G. The importance of Protozoa in controlling the abundance of planctonic algae in lakes // Proc. Limnol. Soc., 1968. Vol. 179. № 2. P. 203-219.

Canter H.M., Lund J.W.G. The parasitism of planktonic desmids by fungi // Oster. Bot. Z., 1969. Vol. 116. P. 351-377.

Carrich H.J., Rex L.L. Response of Lake Michigan bentic algae to in situ enrichment with silicon, nitrogen, and phosphorus // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1988. № 45 (2). P. 271-279.

Chen Yin, Fang Da-Wei. Nitrogen fixation activity of *Anabaena* 7120 and its relation to photosynthesis // Acta Phytophysiol., 1986. № 12 (4). P. 355-361.

Chisholm S.W. Temporal patterns of cell division in unicellular algae // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci., 1981. № 210. P. 150-181.

Cmiech H.A., Reynolds C.S., Ledabe G.F. Seasonal periodicity, Heterocyst differentiation and sporulation of planktonic cyanophyceae in a shallow lake, with special reference to *Anabaena solitaria* // Brit. Physiol. J., 1984. Vol. 19. № 3. P. 245-257.

Collins C.D., Boylen C.W. Ecological coequences of long-term exposure of *Anabaena variabilis* (Cyanophyceae) to shifts in environmental factors // Appl. Environ. Microbiol., 1982. Vol. 44. № 1. P. 141-148.

Covency M.F., Wetzel R.G. Bacterial metabolism of algal extracellular carbon // Hydrobiol., 1989. Vol. 173. № 2. P. 141-149.

Croome R.L. Nitrogen fixation in the algal mats on Marion Island // S. Afr. Tydskrif vir Antarktiese Navorsing., 1973. № 3. P. 64-67.

Cubit J.D. Herbivory and the seasonal abundance of alga on a high intertidal Rocky shore // Ecology, 1984. № 65(6). P. 1904-1917.

Danin A., Bar-Or Y., Dor I., Yisraeli I. The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in Southern Israel // Ecol. Mediter., 1989. Vol. 15. № 1-2. P. 55-64.

Davey M.C., Davidson H.P.B., Richard K.J., Wynn-Williams D.D. Attachment and growth of Antarctic Soil cyanobacteria and algae on natural and artificial substrata // Soil. Biol. Biochem., 1991. Vol. 23. № 2. P. 185-191.

Davey M. C., Rothery P. Factors causing the limitation of growth of terrestrial algae in maritime Antarctica during late summer // Polar. Biol., 1992. Vol. 12. № 6-7. P. 595-601.

Diehl T., Fehrmann H. Weizenfusariosen-Einfluss von Infektions-termin, Gewebeschädigung und Blattläusen auf Blatt und Ahrenbefall // Z. Pflanzenkrkh, 1989. Vol. 96. № 4. P. 393-407.

Dittman E., Glaub Y., Hisbergues M., Marsac N., Börner T. Microcystin – a cyanobacterial toxin with intercellular signaling function? // Bacterial neural networks, Euresco conf. Abstr. Overnai., 2002. P. 30.

Dixit A., Amla D.V., Saxena P.N. On the structure, cell differentiation and life cycle of blue-green alga *Nodularia harveyana* (Thwaites) Thuret. // Arch. Hydrobiol., 1985. Vol. 104. № 2. P. 235-245.

Dodds W.K. Microscale vertical profiles of N₂ fixation, photosynthesis, O₂, chlorophyll a, and light in a cyanobacterial assemblage // Appl. Environ. Microbiol., 1989. № 55. P. 882-886.

Dryden R.C., Wright S.L. Predation of cyanobacteria by protozoa // Can. J. Microbiol., 1987. Vol. 33. № 6. 471-482.

Dwivedi R. Biocontrol of fusarial wilt by *Trichoderma harzianum* Rifai // Indian J. Agr. Sci., 1984. Vol. 54. № 6. P. 513-514.

Eilertsen H.C., Sandberg S., Tollefsen H. Photoperiodic control of diatom spore growth: a theory to explain the onset of phytoplankton blooms // Mar. Ecol. Progr. Ser., 1995. Vol. 116. № 1-3. P. 303-307.

Elbrachter M. On population dynamics multi-species cultures of diatoms and dinoflagellates// Helgoland Wiss. Meeresuntersuch., 1977. Vol. 30. № 1-4. P. 192-200.

Eloranta P. Paper chromatography in phytoplankton analysis // 11 Int. Phycol. Congress. Copenhagen, 1985. P. 42.

Erdmann N., Schiewer U. ¹⁴CO₂ Fixation Pattern of cyanobacteria // Biochem. Physiol. Pflanzen., 1985. Vol. 180. P. 515-532.

Ernst A., Chen T.W., Boger P. Carbohydrate formation in rewetted terrestrial cyanobacteria // Oecologia, 1987. Vol. 72. № 4. P. 574-576.

Espinosa-Abarca S.A., Palacios-Mayorga S., Ortega M.M. Fijacion de nitrogeno por cepas de *Nostoc commune* Vaucher, aisladas de suelos del Edo de Morelos, Mexico // Rev. Latinoamer. Microbiol., 1984. Vol. 26. № 4. P. 323-330.

Falcini L., Sparvoli E., Tomaselli L. Effect of *Nostoc* (cyanobacteria) on the structure and stability of clay soil // Biol. fertil. soils, 1996. Vol. 23(3). P. 346-352.

Ferrier C., Rassonlzdegan F. Density-dependent effects of protozoans on specific growth rates in pico- and nanoplanktonic emblings // Limnol. Oceanogr., 1991. Vol. 36. № 4. P. 657-669.

Fischer N. Bodenalgeln- ein Leben auf dem Trockenen // Mikrokosmos, 1993. Vol. 82. № 3. P. 173-180.

Flores E., Woik C.P. Production by filamentous, nitrogen-fixing cyanobacteri, of a bacteriocin and of other antibiotics that kill related strains // Arch. Microbiol., 1986. Vol. 145. № 3. P. 215-219.

Fontes A.G., Losada M. Production of high-quality biomass by nitrogen-fixing blue-green Algae // Energy biomass. London-New York, 1983. P. 265-269.

Forest R.S., Miller C.S., Raizen C.E. Interrelation of three algae in Prairie soil cultures // Ecology, 1963. Vol. 44. № 1.

Fritsch F.E. The Role of algae growth in the colonization of new ground and in the determination of scenery // Geographic. J., 1907. Vol. 30. № 5.

Gaikward S.J., Meshram S.U. Effect of bottlegourd seed coating with antagonists on seedlings, quantum of the pathogen inside the seedings and population of the against *Fusarium oxysporum* // Plant and soil, 1987. № 2. P. 205-210.

Gallager J.L., Daiber F.C. Primary production of edaphic algal communities in a Delawere salt marsh // Limnol. Oceanograph., 1974. № 9. P. 390-395.

Gantar M. Mechanical damage of roots provides enanced colonization of the wheat endorhizosphere by the dinitrogen-fixing cyanobacterium *Nostoc* sp. Strain 2S9B // Biol. Fertil. Soils., 2000. Vol. 32(3). P. 250-255.

Garibaldi A., Gullino M.L., Aloï C. Biological control of fusarium wilt of carnation // Brighton crop. Prot. Conf. Pests and Diseases, 1990. Vol. 1. P. 89-95.

Gause G.F. The struggle for existence. Baltimore, 1934. 163 p.

Gerard V.A., Dunham S.E., Rosenberg G. Nitrogen-fixation by cyanobacteria associated with *Codium fragile* (Chlorophyta): environmental effects and transfer of fixed nitrogen // Marine Biol., 1990. Vol. 105. P. 1-8.

Ghabbour S.I., El-Ayouty E.Y., Khadr M.S., El-Tonsi A.M.S. Grazing by microfauna and productivity of heterocystous nitrogen-

fixing blue-green algae in desert soils // *Oikos*, 1980. Vol. 34. № 2. P. 209-218.

Glibert P.M., Dennett M.R., Goldman J.C. Inorganic carbon uptake by phytoplankton in Vineyard Sound, Massachusetts // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1985. Vol. 86. № 2. P. 101-118.

Gilbert D., Amblard C., Francez A.J. The microbial loop at the surface of a peatland: structure, function, and impact of nutrient input // *Microb. Ecol.*, 1998. Vol. 35(1). P. 83-93.

Goldsmith E. Ecological Succession rehabilitated // *Ecologist.*, 1985. Vol. 15. № 3. P. 104-112.

Gorzo L. Fizikai es kemiai faktorok hatasa a Balatonban elofordulo heterocisztas cianobakteriumok sporainak csizasara // *Hydrol. Kozl.*, 1987. Vol. 67. № 2-3. P. 127-133.

Goulder R. Grazing by the ciliated protozoon *Loxodes magnus* on the alga *Scenedesmus* in a eutrophic pond // *Oikos*, 1972. Vol. 23. № 1. P. 109-115.

Green D.G. Landscapes, cataclysms and population explosions // *Math. Comput. Model.*, 1990. Vol. 13. № 6. P. 75-81.

Griffiths M.S.H., Gallon J.R., Chaplin A.E. The diurnal pattern of dinitrogen fixation by Cyanobacteria in situ // *New Phytol.*, 1987. Vol. 107. № 4. P. 649-659.

Grimm N.B. Role of macroinvertebrates in nitrogen dynamics of desert stream // *Ecology*, 1988. Vol. 69. № 6. P. 1884-1893.

Hallegraeff G. M., Reid D.D. Phytoplankton species successions and their hydrological environment at a coastal station off Sydney // *Austral. J. Mar. Freshwater Res.*, 1986. Vol. 37. № 3. P. 361-377.

Hansson L. A. Effect of competitive interactions on the biomass development of planktonic and periphytic algae in lakes // *Limnol. Oceanograph.*, 1988. Vol. 33 (1). P. 121-128.

Hattori T. Distribution and movement of Protozoa within and among soil aggregates // *Bull. Jap. Soc. Microbial. Ecol.*, 1992. Vol. 7. № 2. P. 69-74.

Hawes I., Howard W.C., Vincent W.F. Desiccation and recovery of antarctic cyanobacterial mats // *Polar. Biol.*, 1992. Vol. 12. № 6-7. P. 587-594.

Heal O.W., Felton M.J. Soil amoebae: Their food and their reaction to microflora exudates // *Animal populations in relations to their food resources*. Oxford-Edinburgh, 1970. ?? p. – (Blackwell Sci. Publ.)

Healey F.P. Physiological indicates of nutrient deficiency in algae // *Experimental use algal cultures*. Stuttgart, 1978. P. 34-41.

Healey F.P. Interacting effects of light and nutrient limitation on the growth rate of *Synechococcus linearis* (Cyanophyceae) // *J. Phycol.*, 1985. Vol. 21. № 1. P. 134-146.

Healey F.P., Hedzel L.L. Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algae in culture // *J. Fish. Res. Board. Can.*, 1979. Vol. 36. № 11. P. 1364-1369.

Henriksson E. Parasitic Relationship between Two Culturally isolated and unrelated lichen components // *Science*, 1959. Vol. 130. P. 33-84.

Henriksson E. Physiological Aspects on Blue-green Algae in Association with other Plants in Soil // *Advances in Cyanophyta Research*, 1978. P. 7-13.

Henriksson E., Henriksson L.E., Skujins J. Succession of dinitrogen-fixing terrestrial cyanobacteria on the volcanic island Surtsey Iceland // *Phykos*, 1989. № 28 (182). P. 9-17.

Hirosava T., Wolk C.P. Factors controlling the formation of akinetes adjacent to heterocysts in the cyanobacterium *Cylindrospermum licheniforme* Kutz // *J. Gen. Microbiol.*, 1979. Vol. 114. № 2. P. 423-432.

Hoare D.S., Ingram L.O., Thurston E.L., Walkup R. Dark heterotrophic growth of an endophytic blue-green alga // *Arch. Microbiol.*, 1977. Vol. 78. P. 310-321.

Hoffmann L. Algae of Terrestrial Habitats // *Bot. Rev.*, 1989. Vol. 55. № 2. P. 77-105.

Holm-Hansen O. Ecology, physiology, and biochemistry of blue-green algae // *Annual Rev. Microbiol.*, 1968. Vol. 22. P. 47-70.

Hornby D. Suppressive soils // *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1983. Vol. 21. P. 65-85.

Huang Tan-hi, Wu Hai-Young. Predation of amoebae on the filamentous blue-green algae // *Bot. Bull. Acad. Sin.*, 1982. Vol. 23. № 1. P. 63-70.

Hulburt M. Adaptation and equivalence in open-ocean phytoplankton // *Marine Biol.*, 1985. Vol. 89. № 3. P. 303-309.

Hutchinson G. E. The concept of pattern in ecology // *Proc. Acad. Natur. Sci.*, 1953. Vol. 105. P. 1-12.

Hutchinson G.. The paradox of the plankton // *Amer. Natur.*, 1961. Vol. 95. P. 137-145.

Ignatiades L. Species dominance and niche breadth in bloom and non-bloom phytoplankton populations // *Oce nol. Acta*, 1994. Vol. 17. № 1. P. 89-96.

Iwano M., Wakiya S., Tsuchitani N., Negita G., Yokomuro E. Quantitative estimation of cytochrome oxidase activity as determined by stereological morphometry // *Acta Histochem. Cytochem.*, 1994. Vol. 27. № 2. P. 153-157.

Jahnke E. Die wolle stichstoffbinden der Blaualgen in machlenburgischen Boden // *Zbl. Bakteriol Parasitenkunde Infektionsk. u. Hyg.*, 1967. Abt. 2. Bd 121. № 6. S. 636-643.

Jayasankari N., Shanmugasundaram S. Nitrogen fixation by Nostoc strains // Proc. Indian. Acad. Sci. Plant. Sci., 1985. Vol. 94. № 1. P. 59-64.

Johansen J.R., Clair L.L.S. Webb B.L., Nebeker G.T. Recovery patterns of cryptogamic soil crusts un desert rangeland following fire disturbance // Bryologist., 1984. Vol. 87. № 3. P. 238-243.

Johnstone I.M. Plant invasion windows a timebased classification of invasion potential // Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc., 1986. Vol. 61. № 4. P. 369-394.

Jolley E.T., Jons A.k. The interaction between Navicula muralis Grunow and associated species of Flavobacterium // Brit. Phycol. J., 1977. Vol. 12. № 4. P. 315-328.

Jones A.K. Interaction of algae and bacteria // Microbial interactions and communities. Vol. 1. London, 1982. P. 189-247.

Jorgensen B.B., Cohen Y., Reosbech N.P. Photosynthetic Potential and Light-Dependent Oxygen Consumption in a Bentic Cyanobacterial Mat // Appl. Environ. Microbiol., 1988. Vol. 54. № 1. P. 176-182.

Kajiyma S., Kanzaki H., Kawazu K., Kobayashi A. Nostofungicide, an antifungal lipopeptide from the fieldgrown terrestrial blue-green alga Nostoc commune // Tetrahedron Lett., 1998. Vol. 39(22). P. 3737-3740.

Kanan N., Latha A. Rock phosphate solubilization by nitrogen fixing blue-green algae // 5-th Int. Symp. Microb. Ecol. Kyoto, 1989. S. 1. P. 168.

Kearns K.D., Hunter M.D. Toxin-producing Anabaena flos-aquae induces settling of Chlamydomonas reinhardii, a competig motile alga // Microb. Ecol., 2001. Vol. 42(1). P. 80-86.

Keating K.I. Allelopathic influence on blue-green bloom sequence in a eutrophic lake // Science, 1977. Vol. 196. P. 885-887.

Kempf H.J., Wolf G. Erwinia herbicola as a biological agent of Fusarium culmorum and Puccinia recondite on wheat // Phytopatology, 1989. 79. № 9. P. 990-994.

Kiefer D. A., Berwald J. A random encounter model for the microbial planktonic community // Limnol. Oceanograph., 1992. Vol. 37. № 3. P. 457-467.

Kiefer D.A., Cullen J.J. Phytoplankton growth and light absorption as regulated by light, temperature, and nutrients // Polar. Res., 1991. V. 10. № 1. P. 163-172.

Kimura M. Phycosphere as the site of denitrification // 5-th Int. Symp. Microbiol. Ecol. Kyoto, 1990. S. 1. P. 86.

King J.M., Ward C.H. Distribution of edaphic algae as related to land usage // Phycologia, 1977. Vol. 16. № 1. P. 23-30.

Kiss I. A fulophaza kornyeki szikes tavak Mikroflora janak s mikrovegetaciojanak osszehasonlito vizsgalata // Kulonlenjomat a Juhasz Gyula Tanarkepzo. 1975. S. 3-35.

Kiss I. Mass-production occurrence of the *Botridium* species in the inundation areas of the Tisza and Maros in the environs of Szeged // *Tiscia* (Szeged), 1975. Vol. X. P. 39-44.

Kiss I. Synoptische meteorobiologische Analyse der Massenproduktion einiger pflanzlichen Mikroorganismen // *Acta Biol. Acad. Sci. Hungarica.*, 1959. № 9. P. 4.

Kiss I. The role of seasonal, edaphic and biotic factors in the development of phytoplankton communities in the Cibakhazaback water of the Tisza // *Tiscia* (Szeged), 1983. Vol. XVIII. P. 33-46.

Kiss I. The development of striking algal mass productions of the Alpar-basin region of the Tisza valley // *Tiscia* (Szeged), 1985. Vol. XX. P. 13-28.

Klotz R.L., Cain J. R., Trainor F.R. Algal competition in an epilithic river flora // *J. Phycol.*, 1976. Vol. 12. № 4. P. 363-368.

Komaromy Zs.P. Soil algal growth types as edaphic adaptation in Hungarian forest and grass steppe ecosystems // *Acta bot. Acad. Sci. Hung.*, 1976. Vol. 22. № 3-4. P. 373-379.

Komaromy Zs.P. The algal synusia of solonchak, solonchak and solonchak-solonchak soils in Hungary // *Ann. hist.-nat. Mus. natn. hung. Budapest*, 1984. P. 73-81.

Komaromy Zs.P. The role of algal synusia of grass lands in successional processes in Hungary // *Ann. Hist.-natur. Mus. nat. hung.*, 1985. P. 97-102.

Kononen K., Nommann S., Hansen G., Hanse R., Breuel G., Gupalo E. Spatial heterogeneity and dynamics of vernal phytoplankton species in the Baltic Sea in April-May 1986 // *J. Plankton Res.*, 1992. Vol. 14. № 1. P. 107-125.

Kruger G.H.J., Eloff J.M. The effect of physico-chemical factors on growth relevant to the mass culture of axenic *Mycrocystis* // *Water environ, algal toxins and health. New-York-London*, 1981. P. 193-229.

Krämer R.P., Hindorf H., Jha H.C., Kallage J., Zilliken F. Antifungal activity of soybean and chickpea isoflavones and their reduced derivatives // *Phytochem.*, 1984. Vol. 23. № 10. P. 2203-2205.

Kruger B. Die spezifische Wachstumsstrategie als Indikator für biotische Wechselwirkungen zwischen Cyanobakterien und Chlorophyten // *Wiss. Hefte Päd. Hochsch.*, 1985. Vol. 12. № 1. P. 147-148.

Kudoh S., Takashi M. Fungal control of population changes of the planktonic diatom *Asterionella formosa* in a shallow eutrophic lake // *J. Phycol.*, 1990. Vol. 26. № 2. P. 239-240.

Kumar A., Verma B.N. Cellular and extracellular nitrogen content of two nitrogen fixing cyanobacteria // *Phykos.*, 1990. Vol. 29. № 1-2. P. 57-62.

Kuszelewski L. Wpływ zrozniczowanego nawożenia (N, P, K Ca) i obonika na plnyjeczmienia jarego i ziemmakow w swietle trwatego doswiadczenia nawozowego na glebach lekkich // Crynniki zwiaksza jace dziatania nawozow. Warszawa, 1989. P. 30-39.

Kuszelewski L., Labtowicz J. Wpyw zrozniczowanego nawożenia (N, P, K, Ca) i obonika na sklad chemiczny roslin i weasnoci nawozowego na glebie lekkiej // Seminarium naukowe Warszawa, 1989. S. 40-50. – Szkoła Gtowna wiejskiego Akademia Polnicza w Warszawie.

Kutrzeba M. Mikoflora gleby jako czynnik ogranicza jacy wystepowania grzybow patogenicznych dla trzech odmian *Dactylis glomerata* // Acta mycol., 1984. Vol. 20. № 1. P. 33-44.

Kwasna H. Mozli wosciuzycia saprofitycznych grzybow glebowych do ochrony siewek sosny zwyczajnej przed zgorzela powodowana przez *Fusarium oxysporum* I *Rhizoctonia solani* // Roczn. Nauk. Rol. E., 1988. Vol. 17. № 2. P. 115-131.

Lacicowa B. *Fusarium* diseases of wheat and triticale in some region of Eastern Europe // *Fusarium, mycotoxins, taxon and pathogenicity*. Amstersam, 1989. P. 283-297.

Lambert B., Leyns F., Gossell F., Swings J. Antifungal activities from maize rhizobacteria // *Med. Fac. Landbou Rijksuniv. Gent*, 1986. Vol. 51. № 38. P. 1371-1372.

Lamont H.C. Sacrificial cell death and trichome breakage in an Oscillatoriacean blue-green algae: the role of murein // *Arch. Microbiol.*, 1969. Vol. 69. P. 237-259.

Lange O.L., Kidron J., Budel B., Meyr A., Kilian E., Aleliovich A. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the biological soil crusts covering sand dunes in the western Negev Desert // *Functional Ecol.*, 1992. № 6. P. 519-527.

Larkin R.P., Fravel D.R. Mechanisms of action and dose response relationships governing biological control of fusarium wilt of tomato by nonpathogenic *Fusarium* spp. // *Phytopathol.*, 1999. Vol. 89. № 12. P. 1152-1161.

Larsson C.M., Larsson M., Guerro M. G. Photosynthetic nitrogen metabolism in high and low CO₂-adapted *Scenedesmus*. Effect of ammonium and methionine sulphoximine on nitrate utilization // *J. Exp. Bot.*, 1985. Vol. 36. № 170. P. 1387-1395.

Layzell D.B., Turpin D.H., Elrifi I.R. Effect of N source on the steady state growth and N assimilation of P-limited *Anabaena flos-aquae* // *Plant Physiol.*, 1985. Vol. 78. № 4. P. 739-745.

Leak P.A., Jensen H.J. Survival of Chlorophyceae Ingested by Saprozoic Nematodes // *J. Nematol.*, 1970. Vol. 2. № 4. P. 351-354.

Leath K.T., Lukezic F.L., Pennypacker B.W., Kendall W.A., Levine R.G., Hill R.R. Interaction of *Fusarium avenaceum* and

Pseudomonas viridiflava in root rot of red clover // *Phytopathol.*, 1989. Vol. 79. № 4. P. 436-440.

Lemanceau P. Role of competition for carbon and iron in mechanism of soil suppressiveness to fusarium wilts // *Vasc. Wilt Diseases Plants: Basic Stud. and Contr.*, 1989. P. 385-396.

Lennihan R., Dickson L.G. Distribution, abundance and physiological aspects of *N. commune* in a high Arctic ecosystem // *J. Phycol.*, 1989. Vol. 25. № 2. P. 16.

Lennichan R., Chapin D.M., Dickson L.G. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* // *Can. J. Bot.*, 1994. Vol. 72. № 7. P. 940-945.

Linkowski F.B., Sato S., Agnarone E. Efeitos dos meios de cultura sobre as velocidades de crescimento das cianobacterias // *Arg. Biol. technol.*, 1991. Vol. 34. № 1. P. 13-30.

Liu Yongding, Li Shanghai. Species composition and vertical distribution of blue-green algae in rice field soils, Hubei, China // *Nova Hedwigia*, 1989. Vol. 48. № 1-2. P. 55-67.

Livingstone D., Pentecost A., Whitton B.A. Diel variations in nitrogen and carbon dioxide fixation by the blue-green alga *Rivularia* in an upland stream // *Phycologia*, 1984. Vol. 23 (2). P. 125-133.

Lotfi A. Relazioni tra lo spettro abiotico e il fitoplancton frazionato in classidi taglia in ambiente lacustre eutrofo // *Acqua aria*, 1990. № 2. P. 137-144.

Lovell C. Konorka A. Primary and Bacterial Production in Two Dimictic Indiana Lakes // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1985. № 49 (3). P. 485-491.

Lund B.J.W.G. Observations on soil algae // *New Phytologist.*, 1947. Vol. 46. № 1. P. 35-60.

Lutz V. Warum sind so schwer zu Fusarium und Verticillium bekämpfen? // *TASPO-Mag*, 1986. № 1-2. P. 8-9.

MacLulich J.H. Colonization of bare rock surfaces by microflora in a rocky intertidal habitat // *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 1986. Vol. 36. № 1. P. 91-96.

Makulla A., Sommer U. Relationships between resource ratios and phytoplankton species composition during spring in five German lakes // *Limnol. Oceanograph.*, 1993. Vol. 38. № 4. P. 846-856.

Malam I.O., Stal L.J., Defarge C., Conte A., Trichet J. Nitrogen fixation by microbial crusts from desiccated Sahelian soils (Niger) // *Soil. Boil. Biochem.*, 2001. Vol. 33 (10). P. 1425-1428.

Mallin M.A. Phytoplankton ecology of north Carolina estuaries // *Estuaries*, 1994. Vol. 17. № 3. P. 561-574.

Mandal B., Vlek P.L.G., Mandal L.N. Beneficial effects of blue-green algae and *Azolla*, excluding supplying nitrogen on wetland rice fields: a review // *Biol. Fertile. Soils*, 1999. Vol. 28 (40). P. 329-342.

Marathe K. Role of some blue-green algae in soil aggregation // Taxonomy and biology of blue-green algae. Bangalore, 1972. P. 328-331.

Marco, Orus M.I. Variation in growth and metabolism with phosphorus nutrition in two cyanobacteria // J. Plant Physiol., 1988. № 132 (3). P. 339-344.

Margalef R. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environments // Oceanol. Acta, 1978. № 1. P. 493-509.

Marsalek B., Zahradnicova H., Hronkova M. Extracellular abscisic acid produced by cyanobacteria under Salt Stress // J. Plant Physiol., 1992. Vol. 139. № 4. P. 506-508.

Martinez M.R. Some growth characteristics of *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kuetz. // Kalikasan, 1977. Vol. 6. № 1. P. 21-32.

Martinez R. Transient nitrate uptake and assimilation in *Skeletonema costatum* cultures subject to nitrate starvation under low irradiance // J. Plankton Res., 1991. Vol. 13. № 3. P. 499-512.

McFadden W., Hall R., Phillips L.G. Relation of initial inoculum density to severity of fusarium root rot of white bean in commercial field // Canad. J. Plant Pathol., 1989. Vol. 11. № 2. P. 122-126.

Metting B. The systematic and ecology of soil algae // Bot. Rev., 1981. Vol. 47. № 2. P. 195-312.

Metting B. Population dynamics of *Chlamydomonas sajabo* and its influence on soil aggregate stabilization in the field // Appl. Environ. Microbiol., 1986. Vol. 51. № 6. P. 1161-1164.

Metting B., Rayburn W. Algal communities and soil microenvironments in an Eastern Washington silt loam // Soil Sci., 1979. Vol. 127. № 2. P. 74-78.

Michail S.H., Tarabein A.M., Madkour M.A., Aly M.N. Fungi associated with strawberry root-rot and the role of certain amino acids in their pathogenicity // Egypt. J. Phytopathol., 1982. Vol. 12. № 1-2. P. 107-112.

Miedaner T., Grossmann F., Wenzel G. Bedingungen für künstliche Infektionen von Weizenkeimlingen mit *Fusarium culmorum* // Nachrichtenbl. Dtsch. pflanzenschutzdienst, 1987. Vol. 39. № 4. P. 49-53.

Miralto A., Barone G., Romano G., Poulet S.A., Ianora A., Russo G.L., Buttino I., Mazzarella G., Cabrini M., Giacobbe M.G. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction // Nature (GB), 1999. Vol. 402. № 6758. P. 173-176.

Mishra D.K., Kumar H.D. Effects of vanadium and tungsten on the nitrogen-fixing cyanobacterium *Nostoc linckia* // Biol. Plant, 1984. Vol. 26. № 6. P. 448-454.

Mitchell J.G., Okubo A., Fuhrman J. A. Microzones surrounding phytoplankton from the basis for a stratified marine microbial ecosystem // *Nature*, 1985. Vol. 316. № 6023. P. 58-59.

Mohammed A.A., Ahmed A.M., Shafik H.M. Effect of nitrogen limitation on growth of *Ankistrodesmus falcatus* and *Scenedesmus obliquus* // *Arh. Protistenk.*, 1991. Vol. 139. № 1-4. P. 261-273.

Mollenhauer D. 1 Blaualgen der Gattung *Nostoc* in hre Rolle in Forschung und Wissenschaftsgeschichte // *Natur und Mus.*, 1985 a. Vol. 115. № 10. P. 305-319.

Mollenhauer D. 11 Blaualgen der Gattung *Nostoc* in hre Rolle in Forschung und Wissenschaftsgeschichte // *Natur und Mus.*, 1985 b. Vol. 115. № 12. P. 369-379.

Moore B.G., Dowding P., Healy B. Structure and function of tundra ecosystems // *Ecol. Bull.*, 1975. № 20. P. 321-343.

Morisita M. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns // *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ.*, 1959. Vol. 2. № 4.

Mule M.C., Caire G.Z., Cano M.S., Halperin D.R. Capacidad de fijar nitrogeno atmosferico de algunas cianoficeas aisladas de biotomas algales provenientes de las provincias de Chaco y Formosa (Argentina) // *Lilloa*, 1980. Vol. 35. № 2. P. 31-34.

Muralikrishna M., Meghara J., Venkateswarlu K. Occurrence of soil algae as influenced by profile depth and amendments // *Phykos*, 1985. № 24. P. 42-45.

Naiki T., Morita Y. The population of spinach wilt fungus, *Fusarium oxysporum* and wilt incidence in soil // *Ann. Phytopathol. Soc. Jap.*, 1983. Vol. 49. № 4. P. 539-544.

Nakamura Y., Ogawa H., Ouchik K., Fujita N. Nitrogen preferences and morphological variation of *Chlamydomonas* sp. // *Proc. 1st Int. Symp. Red Tides*. New York, 1989. P. 241-244.

Natesan R., Shanmugasundaram S. Extracellular phosphate solubilization on by cyanobacterium *Anabaena* ARM 310 // *J. Biosci.*, 1989. Vol. 14. № 3. P. 203-208.

Noguera G.R. Crecimiento y germinacion de chlamidosporas de *Fusarium oxysporum lycopersici* en extractos radicularis de plantas de tomate infectadas com *Meloidogyne incognita* // *Agron. Trop*, 1980. Vol. 30. № 1-6. P. 305-313.

Nygaard K., Tobiesen A. Bacterivory in algae // *Limnol. Oceanograph.*, 1993. Vol. 38. № 2. P. 273-279.

Oerke E.C. Crop production and crop protection. Elsevier, 1998. 256 p.

O'Neil J.M. Grazer interaction with nitrogen-fixing marine Cyanobacteria: Adaptation for N-acquisition // *Bull. Inst. Oceanograph. Monaco*, 1999. P. 293-317.

Onchi S. Induction of resistance of susceptibility // *Annu Rev. Phytopatholog.*, 1983. Vol. 21. P. 289-315.

Paerl H.W. Transfer of N_2 and CO_2 fixation products from *Anabaena oscillarioides* to associated bacteria during inorganic carbon sufficiency and deficiency // *J. Phycol.*, 1984. Vol. 20. № 4. P. 600-608.

Palmer B.L., Sideman E.J. A field investigation into the effects of interspecific competition on the distribution and cover of *Ulothrix flacca* // *Hydrobiologia*, 1988. Vol. 157. № 2. P. 97-104.

Pankov H. Über endophytische und epiphytische Algen in bzw. Auf der Gallerthülle von Microcystis-kolonien // *Arch. Protistenk.*, 1986. Vol. 132. № 4. P. 377-380.

Parker B.C. Facultative heterotrophy in certain soil algae the ecological viewpoint // *Ecology*, 1961. Vol. 42. № 2.

Parker B.C., Bold H.C. Biotic relationships between soil algae and other microorganisms // *Amer. J. Bot.*, 1961. № 48 (2). P. 185-197.

Parks J.M., Rice E.L. Effects of certain plants of old-field succession on the growth of blue-green algae // *Bull. Torrey Bot. Club*, 1969. Vol. 96. № 3. P. 345-360.

Parry D.W., Pegg G.F. Surface colonization, penetration and growth of three *Fusarium* species in Lucerne // *Trans. Brit. Mycol. Soc.*, 1985. Vol. 85. № 3. P. 495-500.

Parson M.J., Parker B.C. Ammonia uptake by phytoplankton and seasonal succession in an oligotrophic lake during thermal stratification // *J. Phycol.*, 1988. Vol. 24. № 2. P. 25-28.

Pereira B.F. Seasonal succession of the phytoplankton in the Bay of Paranagua // *Rev. Bras. Biol.*, 1985. Vol. 45. № 4. P. 687-694.

Pieterse A.J.H., Rohrbeck M.A. Dominant phytoplankters and environmental variables in Roodeplaat, Dam < Pretoria, South Africa // *Water S. Afr.*, 1990. Vol. 16. № 4. P. 211-218.

Pentecost A. Investigation of variation in Heterocyst numbers, sheath development and false-branching in natural population of Scytonemataceae (Cyanobacteria) // *Arch. Hydrobiol.*, 1985. Vol. 102. № 3. P. 343-353.

Pipe A.E., Shubert L. The use of algae as indicators of soil fertility // *Algae as Ecological Indicators*. London, 1984. P. 213-233.

Planes D. Factors controlling phytoplankton community structure in an alkaline versus a softwater lake // *Oecol. Aquatica*, 1991. № 10. P. 95-111.

Platt T., Denham K. Patchiness in phytoplankton distribution // *The physiological ecology of phytoplankton*. Oxford, 1980. P. 413-431.

Pokarzhevskii A. D., Van Straalen N.M., Butovsky R.O., Filimonova Zh.V., Zaitsev A.S., Gongalsky K.B. Ecosystems as units

of study in soil bioindication and ecotoxicology // Modern problems of bioindication and biomonitoring: Proc. of the XI Intern. Symp. on bioindicators. Syktyvkar, 2003. P. 29-46.

Pool R. Ecologists flirt with chaos // Science, 1989. Vol. 243. № 4889. P. 310-313.

Post A., Loogman J.G., Mur L.R. Photosynthesis, carbon Flows and Growth of *Oscillatoria agardhii* Gomont in Environments with a Periodic Supply of Light // J. General Microbiol., 1986. Vol. 132. P. 2129-2136.

Proctor V.W. Studies of algae antibiosis using *Hamatococcus* and *Chlamydomonas* // Limnol. Oceanograph., 1957. № 2. P. 125-139.

Psenner R, Sommaruga R. Are rapid changes in bacterial biomass canned by shifts from topdown to bottom-up control? // Limnol. Oceanograph., 1992. Vol. 37. № 5. P. 1092-1100.

Puin V., Ratajac R., Djic N., Svircez Z., Kilibarda P. Seasonal variations in the composition of the plankton and soil population in the Carska Bara (Yugoslavia) // Tiscia (Szeged), 1987. Vol. 22 (0). P. 83-92.

Pussard M. Predation et lutte microbiologique Potentialitÿs de l'association protozoairesmicroflore // Bull. OEPP, 1988. Vol. 18. № 1. P. 119-129.

Raimbault P., Gentilhomme M. Short- and long-term responses of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* to spike additions of nitrate at nanomolar levels // J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1990. Vol. 135. № 2. P. 161-176.

Rain R.C.T. The effect of nitrogen supply on the photosynthetic quotient of natural phytoplankton assemblages // Bot. Mar., 1983. Vol. 26. № 9. P. 417-423.

Rao D.L.N., Burns R.G. The effect of surface growth of blue-green algae and bryophytes on some microbiological, biochemical, and physical soil properties // Biol. Fertil. Soils, 1990. Vol. 9. № 3. P. 239-244.

Rayburn W.R., Astley J., Johansen J.R. Algal Growth on soil surfaces // 11 Int. Phycol congress. Copenhagen, 1985. P. 131.

Reddy P.M., Roger P.A. Dynamics of algal populations and acetylene-reducing activity in five rice soils inoculated with blue-green algae // Biol. Fertil. Soils, 1988. Vpl. 6. № 1. P. 14-21.

Reisigl H. Über die Verteilung der Bodenalgae in der Gipflstufe der Ortstaler Alpen // Ber. Naturwiss med. Vereins Innsbruck, 1963. P. 163-172.

Renaut J., Sasson A., Parson H.W., Stewart W.D. P. Nitrogen-fixing alga in Morocco // Nitrogen fixation by free-living microorganisms. Cambridge, 1975. P. 229-246.

Renk H., Borysiak M., Nakonieczny J., Ochocki S. Dobowa fluktuacje biomasy fitoplanktonu // Stud. I. Mater. Oceanol. PAN Biol. morza, 1985. № 46. P. 151-180.

Revill D. L., Stewart K.W., Schlichting H.E. Dispersal of viable Algae and Protozoa by Horse Flies and Mosquitoes (Diptera: Tabanidae, Culicidae) // Ann. Entomol. soci. Amer., 1967. Vol. 60. № 5. P. 1077-1081.

Rey F. Photosynthesis-irradiance relationships in natural phytoplankton populations of the Barents Sea // Polar Res., 1991. Vol. 10. № 1. P. 105-116.

Reynaud P.A. Ecology of nitrogen-fixing cyanobacteria in dry tropical habitats of West Africa: a multivariate analyses // Plant and Soil, 1987. Vol. 98 (2). P. 203-220.

Reynaud P.A., Roger P.A. Distribution vertical des algues et de l'activite fixatrice d'azote dans un tapis algal // Cah. ORSTOM. Biol., 1981. № 43. P. 67-73.

Reynaud P.A., Metting B. Colonization potential of cyanobacteria on temperate irrigated soils in Washington State // Biological Agriculture and Horticulture, 1988. № 15 (3). P. 197-208.

Rhee G.Y., Gotham I.J. Optimum N:P ratio and coexistence of planktonic algae // J. Phycol., 1980. Vol. 16. P. 486.

Rice T.R. Biotic influence affecting population growth of planktonic algae // Fish. Bull., 1954. P. 227-245.

Richardson L.L., Castenholz R.W. Enhanced survival of the cyanobacterium *Oscillatoria terebriformis* in darkness under anaerobic conditions // Appl. Environ. Microbiol., 1987. Vol. 53. № 9. P. 2151-2158.

Riddols A. Aspects of nitrogen fixation in laugh Neagh. 1 Acetylene reduction and frequency of *Aphanizomenon flos-aquae* heterocysts // Freshwater Biol., 1985. Vol. 15. № 3. P. 289-297.

Rippka B. R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdmann M., Stanier R. Y. Generic assignments, strain histories and properties of pure culture of Cyanobacteria // J. Gen. Microbiol., 1979. Vol. 11. P. 1-61.

Roberts R.D., Zohary T. Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria // J. Mar. Freshwater Res., 1987. Vol. 21. № 3. P. 391-399.

Roberts R.D., Arts M.T., Evans M.S., Waiser M.J. The coupling of heterotrophic bacterial and phytoplankton production in a hyperotrophic, shallow prairie lake // Can. J. Fics. Aquat. Sci., 1994. Vol. 51. № 10. P. 2219-2226.

Rodgers G.A., Bergman B., Henriksson E., Udriş M. Utilization of blue-green algae as biofertilisers // Plant and Soil, 1979. Vol. 52. P. 99-107.

Roger P., Reynaud P. La biomasse algale dans les rizières du Sénégal: impotence relative des Cyanophytes fixatrices de N_2 // Rev. ecol. Biol. sol., 1977. Vol. 14. № 4. P. 519-530.

Roger P.A., Santiago-Ardales S., Reddy P.M., Watanabe I. The abundance of heterocystous blue-green algae in rice soils and inocula used for application in rice fields // Biol. Fertil. Soils, 1987. Vol. 5. № 2. P. 98-105.

Rosewell J., Shorrocks B., Edwards K. Competition on a divided and ephemeral resource: Testing the assumptions // J. Anim. Ecol., 1990. Vol. 59. № 3. P. 977-1001.

Rothhaupt K.O. Stimulation of phosphorus-limited phytoplankton by bacterivorous flagellates in laboratory experiment // Limnol. Oceanograph., 1992. Vol. 37. № 4. P. 750-759.

Rumrich U., Rumrich M. Algen beobachten: Diatomeen // Kosmos, 1986. № 2. P. 34-41.

Rush C.M., Kraft J.M. Effects of inoculum density and placement of fusarium root rot of peas // Phytopathol., 1986. Vol. 76. № 12. P. 1325-1329.

Rzeczycka M., Przytoska-Jusiak M. Growth interaction between *Pseudoanabaena catenata* and *Stichococcus bacillaris* in batch cultures // Acta Hydrobiol., 1993. Vol. 35. № 2. P. 121-131.

Sauthoff W., Oesterreicher W. Untersuchungen über den Einfluss einer intensiven Pflanzenproduktion auf die Zusammensetzung der Bodenalgengemeinschaft // Mitt. Biol. Bundesanst. Land., 1994. № 295. P. 167-191.

Sawruckova H., Vrány J. Microbial biomass in various agroecosystems // Agrokom. Es talajt., 1990. Vol. 39. № 3-4. P. 476-480.

Saxena S. Cellular ontogeny in *Tolypothrix distorta*. A Bluegreen alga // J. Indian Bot. Soc., 1981. Vol. 60. № 3-4. P. 300-306.

Scher F.M., Baker R. Effect of *Pseudomonas putida* and a synthetic iron chelator on induction of soil suppressiveness to *Fusarium* wilt pathogens // Phytopathol., 1982. Vol. 72. № 2. P. 1566-1573.

Schwabe G.H. Zur autotrophen Vegetation in ariden Böden // Blaualgen und Lebensraum., 1960. Bd 107. № 3/4. S. 281-309.

Scujins J., Nikhanen T., Henriksson E. Responses of cyanobacterial growth and N_2 -fixation to textural components of soils // Arid. Soil Res. Rehabilitation., 1987. Vol. 1(3). P. 195-198.

Sergeeva E., Liaimer A., Beryman B. Evidence for production of the phytohormone indole-3-acetic acid by cyanobacteria // Planta, 2002. Vol. 215(2). P. 229-238.

Sidhu G.S. Parasitic epistasis // Phytopathol., 1984. Vol. 74. № 4. P. 382-384.

Singh P., Mitta R.K. Influence of seed-born fungi on the nutrient composition and growth of conifer seedlings // *Eur. J. Forest Pathol.*, 1989. Vol. 19. № 2. P. 65-77.

Shelat I.A. Screening of Chlorophyceae for antifungal activity // *Geobios.*, 1980. Vol. 7. № 4. P. 153-155.

Shimmel S.M. Biomass and productivity of soil algae // 1-st Int. Phycol. Congress. Athens (USA), 1982. P. 45.

Shimmel S.M., Darley W.M. Productivity and density of soil algae in an agricultural system // *Ecology*, 1985. Vol. 66 (50). P. 1439-1447.

Shubert L.E. Algal indicators: nutrient factors and salinity // *J. Phycol.*, 1979. № 15. P. 30.

Shubert L.E., Pederson C.L. Interaction of metals with ecophysiological processes of soil algae: a conceptual view // *Proc. 1V ISME*, 1986. P. 332-336.

Shulten J.A. Soil aggregation by cryptogams of a sand prairie // *Amer. J. Bot.*, 1985. Vol. 72 (11). P. 1657-1661.

Silvertown J. Ecological stability: a test case // *Amer. Natur.*, 1987. Vol. 130. № 5. P. 807-810.

Singh P.K. Fertilizers Tolerance of Blue-Green Algae and their effect on Heterocyst Differentiation // *Phykos.*, 1975. № 14. P. 81-88.

Sigh V.P., Lakshmi D.S. Nitrogen fixation by some blue green algae // *Phykos.*, 1974. Vol. 13. № 2. P. 1-6.

Skalna E. Glony ziemne wystepujace w uprawachniektorych warzyw w Prusach kolo Krakowa // *Fragm. Florst. Geobot.*, 1979 (1980). Vol. 25. № 4. P. 607-648.

Solari L.C. Cyanophyta from four small pond of the La Plato area [Argentina]: seasonal variation and waterblooms // *Rev. Mus La Plata Sec. Bot.*, 1987. № 14 (95). P.149-162.

Somashekar R.K. Algal of textile mill wasters // *Com. Physiol. Col.*, 1984. Vol. 9. № 4. P. 267-271.

Sommer U. Seasonal succession of phytoplankton in lake Constance // *BioScience*, 1985. Vol. 35. № 6. P. 351-357.

Sommer U. Phytoplankton competition in Plubsee: A filed test of the resource-ratio hypothesis // *Limnol. Oceanograph.*, 1993. Vol. 38. № 4. P. 838-845.

Stal L.J., Krumbein W. E. Isolation and characterization of cyanobacteria from a marine microbial mat // *Bot. Mar.*, 1985. Vol. 28. P. 351-365.

Starks T.L., Shubert L.E., Trainor F.R. Ecology of soil algae: a review // *Phycologia*, 1981. Vol. 20. № 1. P. 65-80.

Starks T. L., Shubert L.E. Colonization and succession of algae and soil algal interactions associated with disturbed areas // *J. Phycol.*, 1982. № 18. P. 99-107.

Steneck R., Dethier M.N. A functional group approach to the structure of algal-dominated communities // *Oikos*, 1994. Vol. 39. № 3. P. 476-498.

Sterner R.W. Resource competition during seasonal succession toward dominance by cyanobacteria // *Ecology*, 1989. Vol. 70. № 1. P. 229-245.

Sterner R.W. The ratio of nitrogen to phosphorus resupplied by herbivores: Zooplankton and the algae competitive arena // *Amer. Natur.*, 1990. Vol. 136. № 2. P. 209-229.

Stevenson R.J., Peterson C.G. Emigration and immigration can be important determinants of benthic diatom assemblages in streams // *Freshwater Biol.*, 1991. Vol. 26. № 2. P. 279-294.

Stewart W.D., Brown R.M. Cytophaga that kills or lyses algae // *Science*, 1969. Vol. 164. P. 1523-1524.

Straskrabova V. Coupling of bacteria with phytoplankton during spring in dimictic reservoirs // 5-th Int. Symp. Microb. Ecol. Kyoto, 1990. P. 76.

Subhashni D., Kaushik B.D. Uptake of Sodium and potassium by blue-green algae (cyanobacteria) // *Zbl. Mikrobiol.*, 1986. Vol. 141. № 3. P. 177-180.

Subramanian G., Shanmugasundaram S. The influence on nitrate, pH and light duration on the growth of *Anabaena* // *Phykos.*, 1987. Vol. 26. № 1-2. P. 159-164.

Surette M.G. Interaction and communication in mixed microbial communities // *Bacterial neural net works* // *Euresco conf.*, 2002. P. 14.

Sutherland I.W. A natural terrestrial biofilms // *J. Ind. Microbial. Biotechnol.*, 1996. Vol. 17 (3/4). P. 281-283.

Sutherland I.W. Biofilms-formation, structure and interactions // *Bacterial neural networks. Euresco conf.*, 2002. P. 4.

Taguchi S. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms // *J. Phycol.*, 1976. Vol. 12. № 2. P. 185-189.

Tilman D. Experimental tests of resource competition theory using four species of lake Michigan algae // *Ecology*, 1981. Vol. 62. № 3. P. 802-815.

Tilman D. Resource competition and community structure. Princeton: Princeton Univ. Press, 1982. 296 p.

Tilman D. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton Univ. Press, 1988. 360 p.

Tilman D., Kiesling R., Sterner R., Kilham S.S. Johnson T.A. Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon and nitrogen // *Arch. Hydrobiol.*, 1986. Vol. 106. № 4. P. 473-485.

Tont S.A. Variability of diatom species populations: From days to years // *J. Mar. Res.*, 1987. Vol. 45. P. 985-1006.

Townsend D.W., Cammen L.M., Holligan P.M., Campbell D.E., Pettigrew N.R. Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms // *Deep-sea Res.*, 1994. Vol. 41. № 5-6. P. 747-765.

Trainor F.R. Indicator algae: Laboratory vs. Field data // *J. Phycol.*, 1979. Vol. 15. № 6. P. 30.

Tuopay D.K. Effect of soil inoculum densities of *Fusarium moniliforme* on grain sorghum growth and root development // *Phytopathol.*, 1989. Vol. 79. № 10. P. 1193.

Turco R.F., Kennedy A.C., Jawson M. Microbiol indicators of soil quality // *Amer. Soc. Agron. Annu. Meet.*, 1992. P. 269.

Turpin D.H., Miller A.G., Canvin D.T. Carboxysome content of *Synechococcus leopoliensis* (Cyanophyta) in response to inorganic carbon // *J. Phycol.*, 1984. Vol. 20. № 2. P. 249-253.

Van De Water S.D., Simon R.D. Induction and Differentiation of Heterocysts in the Filamentous Cyanobacterium *Cylindrospermum licheniforme* // *J. General Microbiol.*, 1982. Vol. 128. № 5. P. 917-925.

Varis O. Associations between lake phytoplankton community and growth factors – a canonical correlation analyses // *Hydrobiol.*, 1991. Vol. 210. № 3. P. 209-216.

Vilicic D. On heterotrophic nutrition of some species of green algae // *Acta. bot. Croat.*, 1979. P. 45-54.

Villbraudt M., Stal L.J., Krumbein W. Interactions between nitrogen fixation and oxygenic photosynthesis in marine cyanobacterial mat // *FEMS Microbiol Ecol.*, 1990. Vol. 74. № 1. P. 59-72.

Ward A.K., Dam C.N., Cummins K.W. *Nostoc* (Cyanophyta) productivity in Oregon stream ecosystems: invertebrate influences and differences between morphological types // *J. Physiol.*, 1985. Vol. 21. № 2. P. 223-227.

Whitten B.A., Sinclair C. Ecology of blue-green algae // *Sci. progress. Ox.*, 1975. Vol. 62. № 247. P. 429-446.

Wilson J.T., Green S., Alexander M. Effect of interactions among algae on nitrogen fixation by blue-green algae (cyanobacteria) in flooded soils // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1979. Vol. 38. № 5. P. 916-21.

Witty J.F. Algal nitrogen fixation on temperate arable fields. Algal inoculation experiments // *Plant and Soil*, 1979. Vol. 52. P. 165-183.

Wolfe J.M., Rice E. L. Allelopathic interaction among algae // *J. Chem. Ecol.*, 1979. Vol. 5. № 4. P. 533-542.

Wolk C.P., Shaffer P.W. Heterotrophic micro- and macroculture of a nitrogen-fixing cyanobacterium // Arch. Microbiol., 1976. Vol. 110. № 2-3. P. 145-147.

Wong P.T.W. Interaction between microbial residents of cereal roots // Ecol. and Manag. Soilborne Plant Pathog. Proc. Sec., 1985. P. 144-147.

Zaccaro M., Zulpa G., Storni N., Palma R.M., Colombo K. Effect of cyanobacterial inoculation and fertilizers in rice seedlings and postharvest soil structure // Communications in soil. Sci. plant anal. 1999. Vol. 30 (1/2). P. 97-107.

Zaiss U. Physiologische und Okologische Untersuchungen Zur Regulation der Phosphatspeicherung bei *Oscillatoria redekei* // Arch. Hydrobiol Suppl., 1985. Vol. 72. № 1. S. 49-80.

Научное издание

Домрачева Людмила Ивановна

«ЦВЕТЕНИЕ» ПОЧВЫ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕГО РАЗВИТИЯ

*Рекомендовано к печати
Институтом биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук*

Редакторы *О.П. Сыромолотова, Т.В. Цветкова*
Художник *О.П. Вележанинов*
Оригинал-макет *Е.А. Волкова*

Лицензия № 0047 от 10.01.1999.

Подписано в печать 10.06.2005. Формат 60×90^{1/16}. Бумага офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 21.0. Уч.-изд. л. 21.0. Тираж 300. Заказ 23.

Издательство Коми научного центра УрО РАН
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.