Почвенные организмы в экосистемах

Бутовский Р.О.

Фонд «Устойчивое развитие», 117312, Москва, ул. Губкина, 14, 75-76

e-mail: rbutovsky@fund-sd.ru

Аннотация

В обзоре рассмотрены структура (разнообразие, численность, биомасса, размерная структура) и основные функции сообществ почвенных организмов. Выделены и описаны основные функциональные (ключевые) группы: химические инженеры, биологические регуляторы и инженеры экосистем.

Summary

The review describes the structure (diversity, abundance, mass and size-structure) and main functions of soil organism communities. The main functional (key) groups are stressed and described: chemical engineers, biological regulators and ecosystem engineers.

Содержание:

1. Введение

2. Почвенные организмы и функции экосистем

3. Биоразнообразие

4. Численность

5. Биомасса

6. Размерная структура комплексов

6. «Ключевые» группы

6.1. Химические инженеры/микробные сапрофаги

6.2. Биологические регуляторы

6.3. Инженеры экосистем

6.4. Сравнительные характеристики «ключевых» групп почвенных организмов

1. Введение

Почва - это среда и одновременно ресурс глобального биоразнообразия.

Более ¼ всех живых организмов являются почвенными или почвообитающими (Decaens et al., 2006).

Почвенными организмами, по определению H. Eijsackers (1994) называют "организмы, которые обитают в течение существенной части своего жизненного цикла в почве". На деле почти все группы беспозвоночных животных связаны с почвой и у многих

часть онтогенеза (иногда большая) проходит в почве (например, среди насекомых с полным превращением почвообитающими являются стадии личинки и куколки у многих мух, совок, жуков-щелкунов и т.д.).

2. Почвенные организмы и функции экосистем

Почвенные организмы выполняют прямо или опосредованно разнообразные функции, которые выполняют экосистемы и которые важны для человека (табл. 1).

Таблица 1

Функции экосистем, в выполнении которых участвуют почвенные организмы (Wardle et al., 2004; van der Putten, 2003, с изменениями)

Функции экосистем	
Поддерживающие функции	**Ресурсные функции**
Разложение	Пища для других организмов
Циклы питательных веществ	Пресная вода
Первичная продуктивность	Топливо
Формирование почвы	Древесина
Регулирующие функции	**Культурные функции**
Регуляция климата	Образовательные
Регуляция водного обмена	Рекреационные
Регуляция болезней	
Регуляция вредителей	
Регуляция эрозии	

3. Биоразнообразие

Сложность физико-химического строения почвы, пористая структура, огромная площадь внутренней поверхности, разнообразие органических веществ, воды, пищи и химических соединений означает, что представители животного, растительного мира и мира микробов могут сосуществовать одновременно и занимать подходящие для их существования разные экологические ниши. Количество видов, состав и разнообразие комплексов в определенной почве зависит от многих факторов, включая степень аэрации, температуру, влажность, состав питательных веществ и содержание органического вещества (Assessment…, 2010).

На одном квадратном метре поверхности почвы могут находиться десятки тысяч видов почвенных организмов, в то время как биоразнообразие некоторых наземных групп организмов на порядок ниже (Wardle, 1994).

Почва - одна из наиболее населенных и богатых видами экосистем на Земле, однако большинство видов неразличимы невооруженным глазом, а многие виды почвенных животных неизвестны науке. Считают, что не описано 99% почвенных бактерий и нематод (Wall et al., 2000) (табл. 2). Если почвенные организмы известны науке, то в большинстве случаев их биология, экология и распределение остаются неизвестными.

Таблица 2

Расчетное количество почвенных организмов (de Deyn, van der Putten, 2005; Wall et al., 2000)

Группа	Организмы	Известно	% известных от расчетного числа видов
Растения	Высшие растения	270 000	84%
Макрофауна	Насекомые и многоножки	963 000	1%
	Дождевые черви	3 500	50%
Мезофауна	Клещи	45 231	4%
	Коллемболы	7 617	15%
Микрофауна	Простейшие	1500	7,5%
	Нематоды	25 000	1,3%
	Бактерии	10 000	1%
	Грибы	72 000	1%

Видовое разнообразие в почве в целом выше, чем в наземных экосистемах и по другим причинам. В наземных экосистемах большинство видов размножаются и передают генетическую информацию половым путем. В почве доминируют почвенные микроорганизмы, которые размножаются бесполым путем намного быстрее, часто каждые 20 минут. Это способствует накоплению мутаций и более быстрой адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды по сравнению с видами, медленно размножающимися половым путем. Микроорганизмы также могут получать генетическую информацию бесполым путем при горизонтальном переносе генов. Этот потенциал усиливается в определенных типах почв, например, обогащенных глиной или гумусом, которые способны предохранять нуклеиновые кислоты от распада, и стимулировать их захват бактериальными клетками (Nannipieri, 2002).

Разнообразие различается в почвах различных экосистем: в целом оно выше в лесных почвах по сравнению с пастбищными и в ненарушенных природных почвах по сравнению с пахотными (Soil Biodiversity Portal, 2004).

4. Численность

До 100 тыс. экз. микроорганизмов, относящихся к 10 тыс. видов, находятся на 1 $м^2$ поверхности почвы. В одном грамме почвы можно насчитать один миллиард бактериальных клеток и 10 тыс. различных геномов (Torsvik et al., 2002).

Численность почвообитающих животных также чрезвычайно высока. Так, например, среди простейших амебы и жгутиконосцы достигают 10^3-10^6 особей в 1 г влажной почвы, инфузории - 10^3, а раковинные амебы - 104 в лесу и до 250 в 1 г полевой почвы (Криволуцкий, 1994).

Численность различных групп может варьироваться в зависимости от типа экосистемы, например численность жесткокрылых и костянок наибольшая на лугу, а изопод и коллембол - в лесу (рис. 1).

5. Биомасса

Наибольший вклад в биомассу (г сухой массы/ $м^2$) комплексов почвообитающих животных вносят микроорганизмы (85,4%), дождевые черви (7,7%) и членистоногие (6,2%) (Рис. 2). В верхнем слое плодородной почвы биомасса бактерий может составлять 400-5000 кг/га. По некоторым подсчетам, 1 т почвы содержит 10^{16} клеток прокариотических организмов (Curtis et al., 2005).

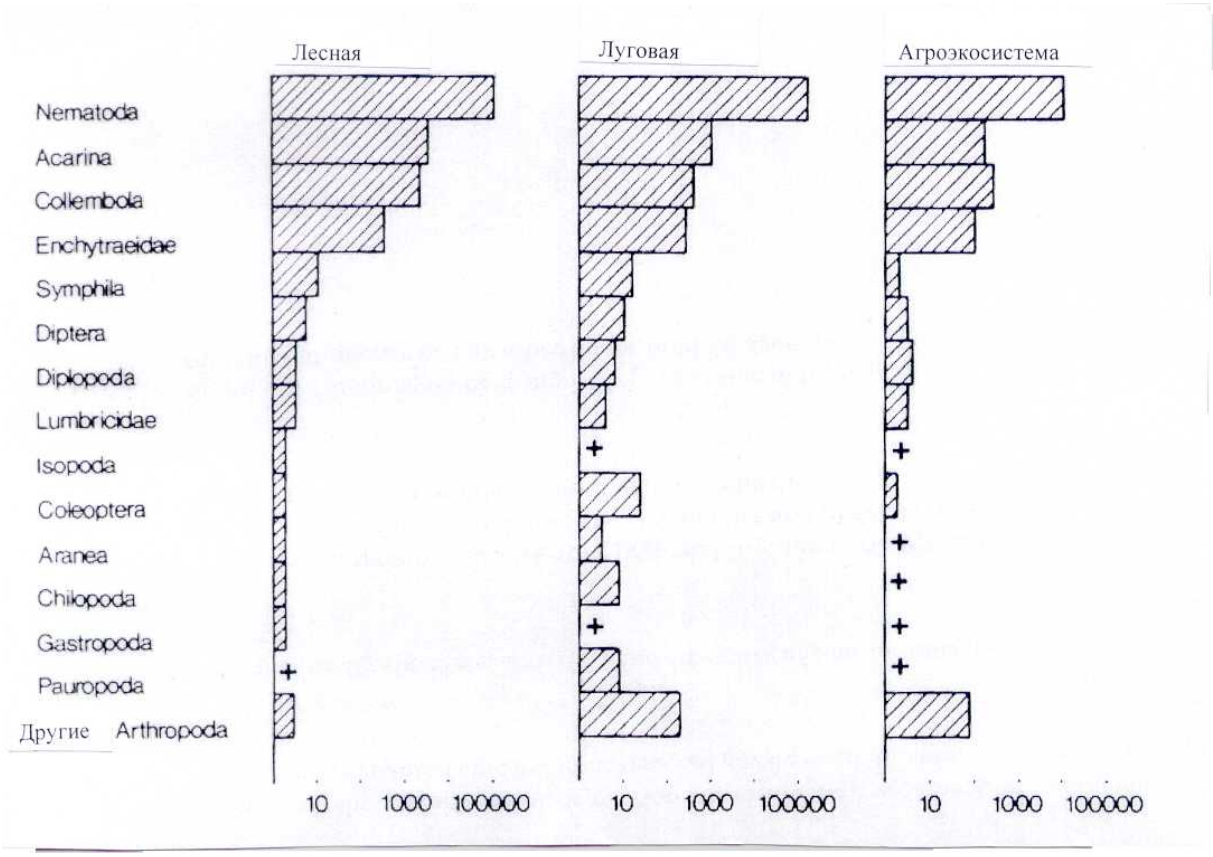

Рис. 1. Примерное соотношение групп почвообитающих беспозвоночных животных в лесной, луговой и агроэкосистеме (средняя численность на дм^2 верхнего слоя почвы (0-30 см), + - присутствует) (Eijsackers, 1994).

Биомасса дождевых червей оценивается в 110-1100 кг/га в зависимости от типа почвы, а микрофауны (нематод, простейших и коловраток) - 20-200 кг/га (Soil Biodiversity Portal, 2004).

6. Размерная структура комплексов

Известен огромный диапазон размеров почвенных организмов (от микрометров до дециметров (1:100000)).

Удобно подразделять почвенные организмы на три группы в зависимости от размеров тела: микро- (менее 0,1 мм), мезо- (0,1-2 мм) и макро- (более 2 мм) биоту (Soil biodiversity portal, 2004; Eijsackers, 1994) (Рис. 3).

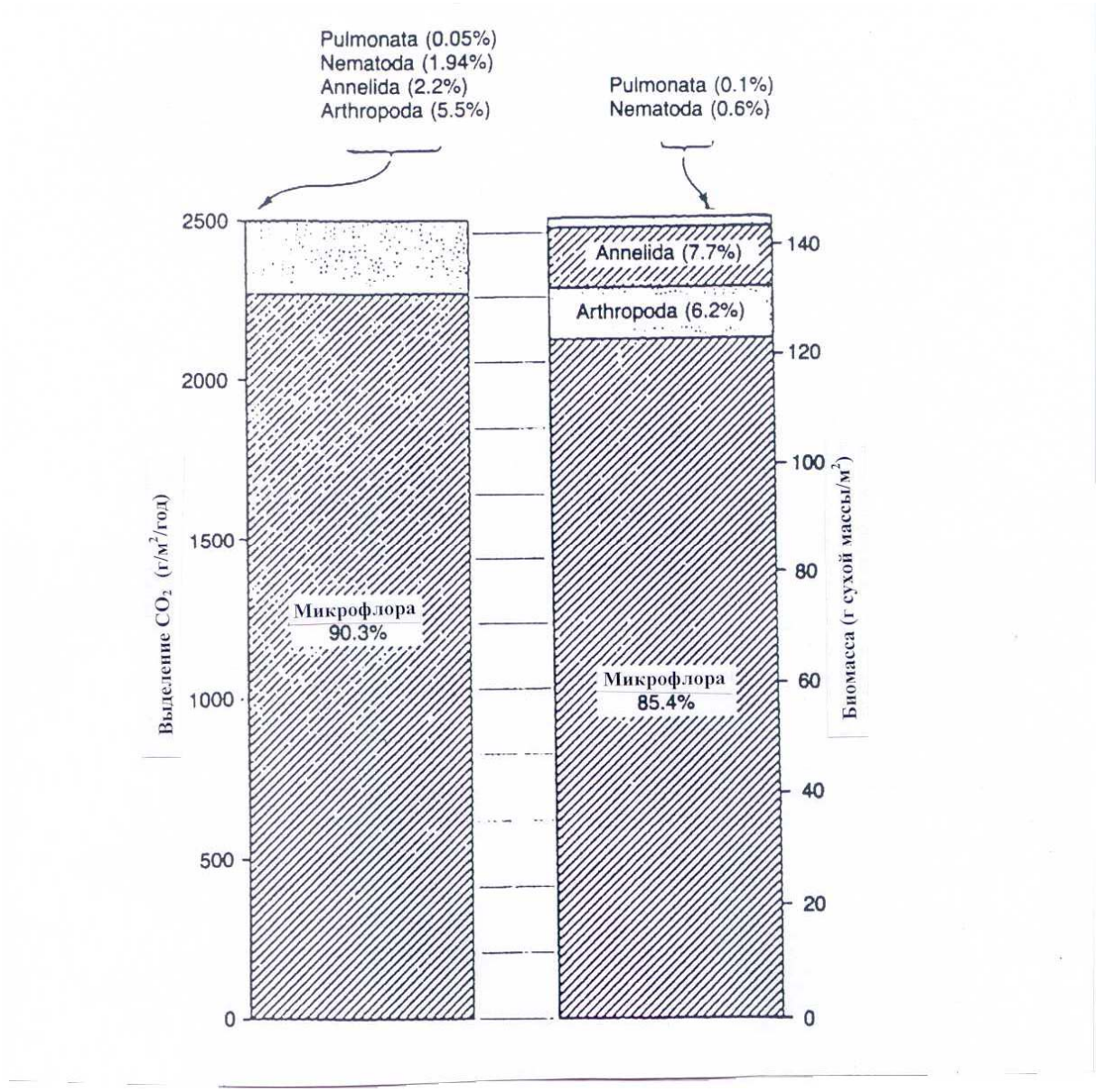

Рис. 2. Вклад различных групп почвообитающих животных в биомассу и биологическую активность почвенных экосистем (Eijsackers, 1994).

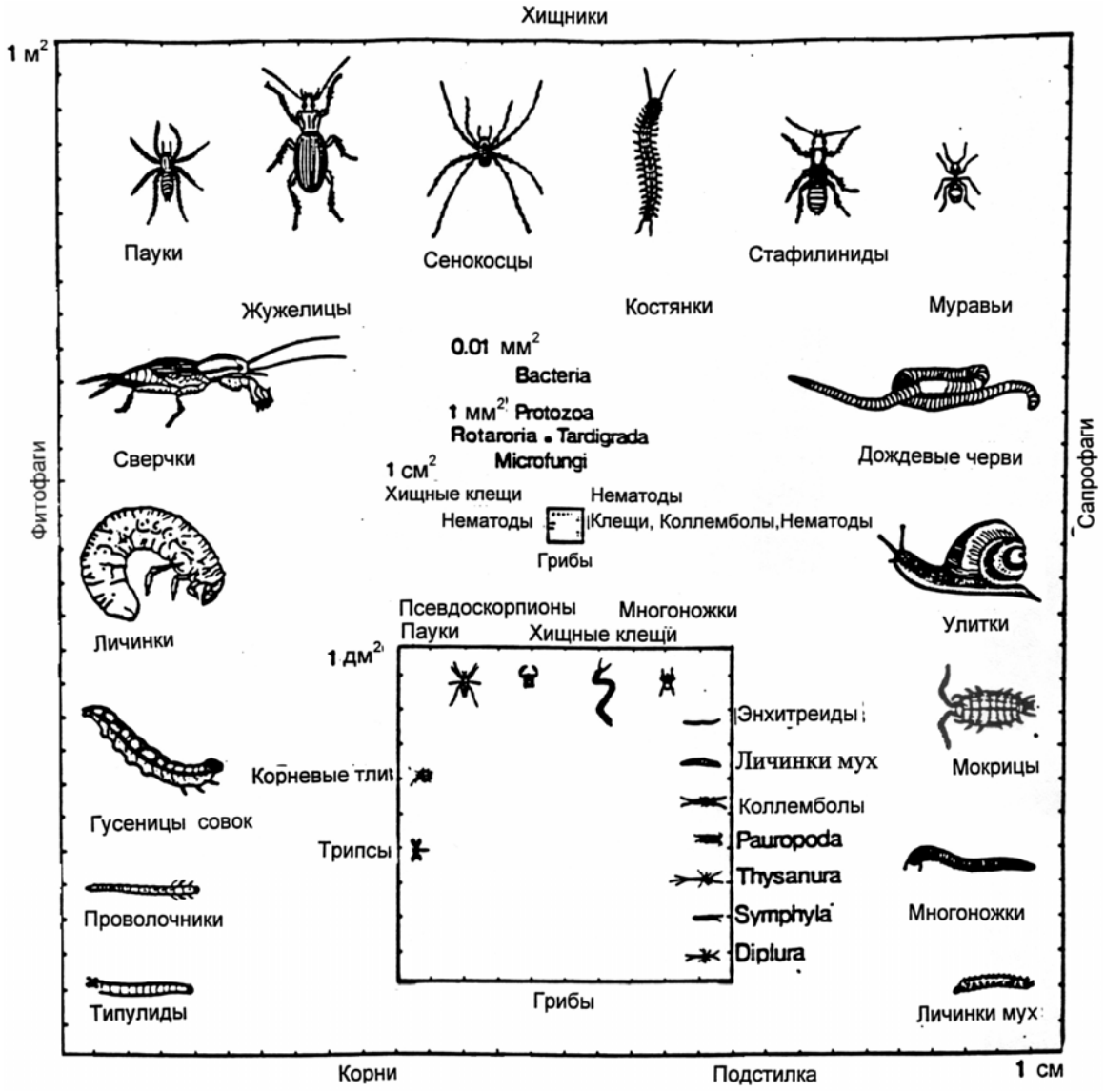

Рис. 3. Схематическое изображение комплекса почвообитающих животных (по Eijsackers, 1994)

К почвенной макробиоте (размер тела более 2 мм) относят позвоночных (змеи, ящерицы, мыши и т.д.) и крупных беспозвоночных животных (муравьи, термиты, многоножки, костянки, дождевые черви, мокрицы, гусеницы, цикады, личинки и имаго жуков, личинки мух и перепончатокрылых, улитки, пауки, скорпионы, сверчки и тараканы).

К мезобиоте (размер тела от 0,1 до 2 мм) относят псевдоскорпионов, коллембол, клещей, небольших многоножек и энхитреид. Мезобиота обычно живет в почвенных порах, питаясь органическим веществом, микрофлорой, микрофауной и другими беспозвоночными.

Микробиота (размер тела до 0,1 мм) исключительно многочисленна и разнообразна. К микрофлоре относятся водоросли, бактерии, цианобактерии, грибы, дрожжи, миксомицеты и актиномицеты, которые могут разлагать любые природные материалы. К микрофауне

относятся нематоды, простейшие, турбеллярии, которые обычно живут на водной пленке и питаются микрофлорой, корнями растений, другими представителями микрофауны и иногда более крупными организмами (например, энтомопатогенные нематоды питаются насекомыми и другими крупными беспозвоночными животными) (Soil biodiversity portal, 2004).

7. «Ключевые» группы

Почвенное разнообразие легче оценить, если сконцентрироваться на роли функциональных групп. Они играют важную роль в функционировании и поддержании услуг, предоставляемых экосистемами. Функциональные группы - набор организмов, которые оказывают сходное влияние на протекание специфического биогеохимического или биофизического процесса на экосистемном уровне(Assessment…, 2010).

Лавель (Lavelle, 1994) предложил иерархический подход, когда почвенные структуры, создаваемые некоторыми почвенными организмами, такими как дождевые черви, формируют приемлемые экологические условия для существования других почвенных организмов в определенной пространственно-временной шкале.

Очевидно, что функциональная роль различных групп почвенных организмов неравноценна. Например, микрофлора и членистоногие «отвечают» за 95,8% углекислого газа, выделяемого в процессе дыхания почвы (рис. 2).

В настоящее время принимается существование так называемых «ключевых» групп организмов, исчезновение или снижение активности которых может привести к необратимым для экосистемы последствиям, их деградации и разрушению.

По классификации Лавеля и Свифта (Lavelle, 1996; Swift et al., 1996) существует 6 «ключевых» групп почвенной биоты:

1. Инженеры экосистем (в т.ч. макрофауна, такая как термиты и дождевые черви): организмы, которые оказывают заметное физическое воздействие на почву путем ее перемещения, постройки агрегированных структур и прокладывания ходов , а также влияя на круговорот питательных веществ;
2. Сапрофаги (в т.ч. целлюлозо-разрушающие грибы или бактерии): микроорганизмы, обладающие ферментами, разлагающими полимеры, которые влияют на большую часть энергетических потоков в пищевых сетях ;

3. Микрорегуляторы (в т.ч. микрофауна, такие как нематоды): животные, которые регулируют потоки питательных веществ в результате питания растениями и других взаимодействий с организмами;
4. Микросимбионты (в т.ч. микоризные грибы, ризобии): микроорганизмы, связанные с корнями, деятельность которых усиливает прием питательных веществ растениями;
5. Вредители и возбудители болезней (в т.ч. патогенные грибы, беспозвоночные животные - вредители растений), виды, используемые в биологическом контроле (в т.ч хищники, паразиты и сверхпаразиты вредителей и возбудителей болезней);
6. Бактериальные трансформеры: бактерии, преобразующие углерод (в т.ч. метанотрофы) или питательные элементы, такие как азот, сера или фосфор (в т.ч. нитрифицирующие бактерии).

Их функции приведены в табл. 3.

По другой классификации (Assessment…, 2010) выделяют 3 основных функциональных группы: химические инженеры, биологические регуляторы и инженеры экосистем.

6.1. Химические инженеры/микробные сапрофаги (chemical engineers/microbial saprophagans)

Химические инженеры отвечают за протекание химических процессов и способны разлагать органическое вещество в ходе реакций анаболизма и катаболизма(Assessment, 2010). Эти процессы регулируют в основном микроорганизмы (микробы), представленные бактериями и грибами, поскольку более 90% потока энергии в почвенной экосистеме опосредуется микробами (Coleman, Crossley, 1996; Nannipieri, Badalucco, 2003).

Бактерии

Одноклеточные организмы разного размеры и формы, обычно меньше 2 мкм, встречаются поодиночке или формируют скопления. Бактерии, возможно, представляют самую богатую видами и многочисленную группу организмов на Земле (4-6 х 10^{30}), причем большинство бактерий (92%) живут в почве (Whitman et al., 1998).

Бактериальная биомасса может достигать 1-2 т/га пастбища в умеренной зоне (Killham, 1994) или 3-5% от общего содержания органического вещества.

Таблица 3

Влияние различных функциональных групп на функционирование почвы, биоразнообразие и продуктивность растений (Lavelle, 1996).

Функциональная группа	Влияние на функции почвы	Влияние на биоразнообразие	Влияние на продуктивность растений
Корни	Аггрегация, пористость, круговорот воды и питательных веществ, продуктивность растений, доступность органического вещества, биологическая активность почвы	Селективное влияние на микроорганизмы ризосферы, ассоциированные пищевые сети и организмы, питающиеся корнями	Абсорбция питательных веществ и воды, продукция сигналов и гормонов, которые регулируют рост растений
Инженеры экосистем	Био-перемешивание (регулирование почвенных физических свойств и процессов), динамика органического вещества, циклы питательных веществ, биологическая активность почвы	Селективное влияние на преобразователей подстилки и микробиоту, симбиоз с микрофлорой, распространение организмов	Положительное или отрицательное прямое и непрямое влияние на биомассу корней и побегов и семена
Преобразователи подстилки	Минерализация азота, создание органического вещества и разложение (некоторое перемешивание)	Селективное влияние на микрофлору	В основном непрямое влияние
Фитофаги и паразиты растений	Некоторое перемешивание	Селективное влияние на растения	В основном непрямое влияние
Пищевые сети микрохищников	Минерализация питательных веществ	Селективное влияние на микрофлору	В основном непрямое влияние
Микрофлора: симбионты, регуляторы роста растений, патогены, биологические агенты, организмы, включенные в циклы питательных веществ	Аггрегация, интенсивность разложения, биоразложение токсических веществ, циклы питательных веществ и биодоступ-ность, биологическая борьба	Селективное влияние на растения и других представителей почвенной биоты (осуществляемое патогенами и мутуалистами)	Положительное или отрицательное прямое и непрямое влияние на биомассу растений

Бактерии – водные организмы, которые живут в почвенных порах, заполненных водой. Большинство бактерий имеют ограниченные способности к передвижению и налипают на поверхность минеральных и органических частиц, образуя плотные скопления (маты) из клеток, которые называют биопленками. Их расселение зависит от движения воды, роста корней или активности почвенных организмов (Lavelle, Spain, 2001).

Движения бактерий весьма ограничены и более 90% бактерий в почве неактивны, поскольку они не способны перемещаться в поисках органического субстрата. В природе большую часть времени бактерии неактивны, вероятно, из-за голодания. При помещении в лабораторные условия и при предоставлении им пищи, они начинают быстро размножаться и рост биомассы может быть в 1 -10 тыс. раз выше, чем в природе. Это явление называется «парадоксом спящей красавицы» (Lavelle et al., 1995b).

В зависимости от особенностей питания различают автотрофные и гетеротрофные бактерии. Автотрофные бактерии синтезируют углеводы, фиксируя двуокись углерода, используя свет или химические соединения. Бактерии-гетеротрофы являются сапрофагами и разлагают органические вещества, например корни или опад для получения органического вещества.

Бактерии могут выполнять огромное количество метаболических функций, в т.ч. ускорять значительное количество химических превращений, включая распад органического вещества, а также подавлять развитие болезней и стимулировать перемещение питательных веществ по корням.

Некоторые бактерии образуют симбиотические связи: растения обеспечивают бактерии простыми органическими соединениями из корней, а бактерии фиксируют азот из воздуха в формы, которые могут быть усвоены растениями.

При определенных условиях бактерии растут и размножаются очень быстро, увеличивая размер популяции вдвое в течение нескольких минут. Некоторые бактерии могут выживать в экстремальных условиях, например, при высоком уровне УФ облучения, температуре, давлении или высыхании. Они формируют эндоспоры, в которых практически отсутствует метаболизм. В таком виде бактерии могут выживать миллионы лет и пассивно перемещаться на большие расстояния.

Необходимо тщательное изучение сообществ бактерий, поскольку они вовлечены во множество почвенных процессов, таких как минерализация углерода при распаде и превращениях азота (Bloem et al., 2003).

Бактерии и бобовые растения (ризобий)

Выделения корней стимулируют размножение свободноживущих бактерий ризобия. Колония бактерий обычно развивается на корневых волосках, которые затем начинают скручиваться и бактерии проникают в клетки растения. Растение вокруг этих клеток образует клеточную стенку, способствуя формированию утолщения - клубенька. Ризобий выделяет аммоний, позволяя растениям фиксировать азот самым простым способом (по сравнению с нитратами), поскольку аммоний может напрямую включаться в протеины, без дополнительных химических реакций. Растения могут абсорбировать ионы аммония или нитратов из почвы с помощью корневых волосков или благодаря ризобию.

Бактерии и грибы превращают органический азот из гниющего органического вещества в аммоний в процессе аммонификации. Этот этап может выполнять значительное количество микроорганизмов. Но на следующем этапе химические процессы осуществляются лишь специализированной группой бактерий. Процесс нитрификации осуществляется небольшой группой хемотрофных бактерий (бактерии-окислители азота), которые превращают аммоний в нитриты (NO^{2-}), токсичные для растений. Другие группы бактерий окисляют нитриты до безопасных нитратов (NO^{3-}).Тем самым микроорганизмы повышают плодородие почв.

Грибы

Грибы - группа организмов, с огромным разнообразием форм от микросокопических одноклеточных дрожжевых грибов до больших макро-грибов (шляпочных). Большинство грибов невидимы, живут большей частью в почве, мертвом органическом веществе, и являются симбионтами растений, животных или других грибов. В большиcтве случаев грибы состоят из многоклеточных микроскопических филаментов (нитей), которые называются гифами. Эти гифы могут образовывать многоклеточный мицелий (грибницу).

Известно около 80 тыс. видов грибов, причем общее количество существующих видов может превышать 1,5 млн. (Hawksworth, 1991). В 1 г почвы может находиться до 1 млн грибов, в то время как биомасса грибов в почвах умеренных широт может достигать 2-5 т/га (Kilham, 1994).

Грибы – гетеротрофы, им нужны органические субстраты для роста и развития. Некоторые грибы живут на мертвом или гниющем органическом веществе, разлагая его и превращая в формы, доступные для высших растений. Развитие и рост других грибов

зависит от наличия комплексных органических соединений, поскольку они расщепляют сахара, лигнин или древесную целлюлозу.

Одни специализированные грибы могут быть патогенными для растений и животных, в то время как другие формируют взаимовыгодные связи с растениями или микоризные комплексы, доставляя напрямую питательные вещества растениям. Микоризные комплексы встречаются почти у всех наземных растений.

Грибы и высшие растения (микориза)

У высших растений (мхи, папоротники, покрытосеменные, голосеменные) обычно недостаточно собственных корней, что восполняется наличием микоризы. Микоризные грибы получают прямой и постоянный доступ к углеводам, которые вырабатываются растениями в ходе фотосинтеза. В свою очередь, грибы образуют сеть филаментов, которые растут в и вокруг корней растений, тем самым увеличивая всасывающую поверхность растений. В итоге растения получают дополнительный доступ к питательным веществам и воде.

Грибы размножаются половым и бесполым путем, рассеивая споры, которые формируются в специализированных структурах. Некоторые виды вторично утратили способность к половому размножению и размножаются вегетативно.

Актиномицеты

Актиномицеты исключительно многочисленны и могут достигать сотен миллионов особей/ г почвы и достигать по массе 5 тыс. кг/га. Актиномицеты являются одноклеточными организмами и играют важную роль в разложении органического вещества, а некоторые могут участвовать в азотфиксации. Актиномицеты могут разлагать наиболее устойчивые соединения, такие как целлюлоза, хитин и фосфолипиды.

Почвенные водоросли

Из почв выделено несколько сотен видов водорослей, относящихся к зеленым, желто-зеленым и диатомовым. Численность одноклеточных водорослей составляет 10-100 тыс. клеток/ г почвы. Зеленые водоросли предпочитают влажные и кислые почвы, в то время как диатомовые водоросли населяют хорошо дренируемые почвы, богатые органическим веществом. Водоросли содержат хлорофилл и способны к фотосинтезу. Они продуцируют

органическое вещество в плодородных почвах и могут синтезировать углеводы, которые способствуют склеиваемости почвы.

Функциональная значимость и пространственно-временное распределение

Химические инженеры могут осуществлять почти все известные биологические реакции и вовлечены в почвенные процессы, включая в значительной степени почвенную биологическую активность. Они осуществляют реакции распада, трансформации и минерализации углерода и азота в почвах. Обычно разложение наблюдается в верхних слоях почвы в присутствии кислорода. Микроорганизмы окисляют органические соединения для получения энергии и углерода для их роста. Первыми распадаются простые молекулы, такие как аминокислоты и сахара. Распад целлюлозы, фенолов занимает дольше времени, а самым длительным процессом является распад лигнина (Assessment…, 2010).

Минерализация двуокиси углерода и питательных веществ, доступных для растений, обычно занимает более длительное время. Органические молекулы вступают в несколько окислительных реакций прежде чем азот, фосфор и сера превратятся в аммоний, фосфат или сульфат, которые усваиваются растениями.

Основная функция сапрофагов - экстрагировать питательные вещества из гниющего органического вещества в форме ионов, которые могут быть абсорбированы растениями. Азот - важный и лимитирующий фактор роста растений, поскольку он присутствует в аминокислотах, нуклеиновых кислотах и хлорофилле.

В анаэробных условиях микроорганизмы редуцируют азот до органических кислот и аммония, причем неиспользуемый углерод редуцируется до метана.

6.2. Биологические регуляторы (biological regulators)

Группа биологических регуляторов представлена простейшими, нематодами и микро-артроподами. Биологические регуляторы воздействуют на микробиальную активность в основном через хищничество, но также через паразитические или мутуалистические взаимодействия с другими микробами или беспозвоночными животными(Assessment…, 2010). Эти регуляторные взаимодействия контролируют плотность популяций в пищевых сетях, а также доступность ресурсов, которая контролируется химическими инженерами.

Простейшие

Простейшие – разнообразная группа одноклеточных эукариот, размером 10-50 мкм, но иногда достигающих длины в 1 мм. Их плотность может достигать 10^5 клеток/ г почвы. Из почвы было выделено более 250 видов простейших.

Обычно они обитают во влажных, хорошо дренируемых почвах и наиболее многочисленны в поверхностных горизонтах, причем их биомасса оценивается в 20-200 кг/га.

Некоторые простейшие хищничают на почвенных бактериях и другой микрофлоре, особенно в зоне корней (ризосфере). Хотя они и не являются основной причиной разложения органического вещества или получения питательных веществ, многие заболевания животных и растений связано вызваны протозойными инфекциями.

Нематоды

Нематоды – круглые черви длиной 0,5-1 мм, распространенные в почве. Их плотность может достигать 10-50 экз. /г почвы и они адаптированы ко всем типам экосистем, даже наиболее экстремальным, таким как Антарктика и океанические хребты. Класс нематод представлено множеством многочисленных видов, в 1 кг пастбищной почвы может встречаться 30 тыс. экз. нематод, относящихся к 30-60 видам (Bongers, 1990).

Описано около 80 тыс. нематод из примерно 500 тыс. существующих расчетных видов (Bongers, Bongers, 1988).

Нематоды - наиболее многочисленные почвенные беспозвоночные, которые обитают в почвенных порах. Они живут в почве любого типа, но предпочитают пористую почву. Нематоды передвигаются в водных пленках внутри пор и имеют ограниченную расселительную способность, преодолевая расстояние в несколько см, редко 1 м/год.

Нематоды – важный компонент пищевых сетей. Они питаются водорослями, бактериями, грибами или на корнях растений. Некоторые виды хищничают, питаясь другими нематодами или простейшими. Они концентрируются там, где есть пищевые ресурсы: например, нематоды, питающиеся корнями, сконцентрированы в зоне корней и т.д. Кроме того нематоды могут ускорять протекание почвенных процессов, например, распад органических остатков (Yates, 2003) и даже усиливать вторичную сукцессию и стимулировать разнообразие местных видов растений (De Deyn et al., 2003).

Большинство нематод размножается половым путем. Нематоды могут впадать в неактивное состояние при неблагоприятных условиях, причем некоторые виды могут выживать в течение 40 лет в коллекциях (Assessment…, 2010).

Членистоногие

Микро-артроподы (микро-членистоногие) - небольшие беспозвоночные с наружным экзоскелетом размером до нескольких мм, включают небольших насекомых, таких как коллемболы, некоторых пауков и клещей.

Клещи – наиболее многочисленная группа членистоногих. Их плотность в лесных почвах может достигать нескольких сотен особей на 1 $м^2$. Известно 50 тыс. видов клещей, но расчетное количество может достигать 1 млн. видов.

Клещи имеют ограниченную способность к проделыванию ходов и обычно живут на поверхности подстилки или в верхних слоях почвы.

Коллемболы обычно встречаются в аггрегациях, образуют скопления в результате выделения аггрегационного феромона.

У микроартропод различаются пищевые предпочтения. Большинство являются растительноядными, питаются грибами или хищничают. По питанию различают виды-генералисты и специалисты. Коллемболы и клещи в основном поедают гниющую растительность и таким образом ассоциированных с ней бактерии и грибы. Время от времени они поедают нематод или других микроартропод.

Обычно микроартроподы размножаются половым путем. Некоторые микроартроподы имеют сложные жизненные циклы с обилием различных жизненных стадий, таких как личинки и нимфы. Многие микроартроподы способны к криптобиозу, что позволяет им пережить экстремальные температуры.

Биологические регуляторы являются интеграторами пищевой сети, связывая нижний функциональный уровень микробиальных сапрофагов в пространстве и времени и стабилизируя их динамику в основном через хищничество (Swift et al., 1979).

Микроартроподы и более крупные членистоногие, питающиеся подстилкой потребляют подстилку и микроорганизмы, которые активируются в процессе пищеварения. Развитие микроорганизмов продолжается в фекалиях, которые повторно случайно могут заглатываться беспозвоночными, что увеличивает микробиальную биомассу.

Во-первых, хищные, а также паразитические и мутуалистические действия биологических регуляторов напрямую регулируют численность микробиальных сапрофагов и других биологических регуляторов, и тем более их активность. При низкой плотности

хищники стимулируют скорость роста популяции их жертв (в т.ч. организмы, питающиеся бактериями, стимулируют рост бактерий), но при высокой плотности они снижают плотность популяции жертвы.

Хищничество часто подавляет развитие микробиальной популяции в большей степени чем ресурсы. Это регулирование может оказать эффект на численность, биомассу или продуктивность на более низких трофических уровнях. Однако, регуляция хищничества высоко чувствительна. Эти эффекты могут существенно изменяться под воздействием нарушений, поскольку пищевые сети высоко динамичны и могут изменить взаимоотношения видов, состав и динамику (de Ruiter et al., 2005). Паразиты и патогены влияют не только на регулирование численности видов, но и на регулирование биоразнообразия.

Во-вторых, биологические регуляторы косвенно влияют на химические процессы, которые осуществляются микробиальными сапрофагами (Assessment…, 2010). Например, простейшие и нематоды благодаря хищничеству на микробиальных сапрофагах, помогают распределять в почве органическое вещество и сапрофагов. Таким образом, они косвенно влияют на доступность питательных веществ, которые иначе будут отлагаться в микробиальной биомассе (Setala et al., 1991). Сложность трофических сетей может стимулировать минерализацию, которая в свою очередь, может стимулировать продуктивность.

Энхитреиды

Энхитреиды – небольшие (1-50 мм), в основном бесцветные, кольчатые черви. Они доминируют в кислых почвах в лесах и на заброшенных пастбищах, где могут достигать высокой плотности (Didden et al., 2001). Поскольку они в основном питаются детритом, бактериями и грибами, они стимулируют круговорот азота и углерода (Cole et al., 2002).

Энхитреиды обитают в верхнем 5-см слое большинства почв и играют важную роль в процессах разложения и гумификации. Они являются микрофагами и повторно используют экскременты других животных (дождевых червей или микроартропод) (Bacheiler, 1978).

Функциональная значимость и пространственно-временное распределение

Активность биологических регуляторов может влиять на биоразнообразие, в том числе на взаимодействия между растениями и вредителями и болезнями (van der Putten et al., 2001). Эта функциональная группа является важной для развития экосистем, устойчивости сельского и лесного хозяйства, косвенно влияя на распределение растений и вспышки численности их вредителей.

Разнообразие биологических регуляторов важно для длительной стабильности функционирования почвы, равно как для регулирования количества видов и сохранения биоразнообразия (Ettema, 1998).

Распределение биологических регуляторов в экосистемах и ландшафтах зависит от типа почвы, доступности воды и практики земледелия. Распределение нематод часто можно объяснить системой управления и степенью нарушенности почвы. Аггрегированные популяции нематод (на площади 6-80 $м^2$) наблюдали в почве, несмотря на гомогенизирующий эффект монокультуры (Robertson and Freckman, 1995).

В каждый промежуток времени, только небольшой набор видов является биологически активным, или активны только те виды, которые могут использовать доступные в настоящее время ресурсы (Assessment…, 2010). Таким образом активность биологических регуляторов следует определенной динамике: их рост и размножение обычно следует за доступностью ресурсов, которая носит сезонный характер. Например, питающиеся бактериями простейшие и нематоды растут с максимальной скоростью в течение нескольких недель после добавления органического материала (Christensen et al., 1992). Затем большинство простейших вступает в фазу отдыха, образуя цисты, в то время как другие группы организмов, могут иметь периоды с пониженной активностью, в виде яиц или нимф.

6.3. Инженеры экосистем (ecosystem engineers)

Инженеры экосистем – организмы, которые изменяют условия окружающей среды для других организмов механическим путем (Jones, 1997). Инженеры экосистем могут строить устойчивые органо-минеральные структуры и проделывать ходы в почве, перемешивая почву в ходе процесса, который называется биоперемешивание (биотурбация) (Assessment…, 2010). Наиболее важными инженерами экосистем являются дождевые черви, термиты, муравьи и корни растений (Lavelle et al., 1997a).

Дождевые черви

Размеры дождевых червей варьируются от нескольких мм до нескольких десятков сантиметров.

Они формируют значительную часть биомассы почвенной фауны (до 50% на некоторых пастбищах умеренных широт и до 60% в некоторых лесах умеренных широт).

Мировая фауна насчитывает по крайней мере 6 тыс. видов червей объединенных в 5 семейств. В Европе большинство червей относится к семейству Lumbricidae (220 видов).

Их численность широко варьируется, причем на пахотных почвах их численность может составлять 30-300 особей/ $м^2$, а биомасса - 110-1100 кг/га. Черви доминируют в почвенной фауне в регионах с выпадением не менее 800 мм осадков/год, причем предпочитают хорошо аэрируемые почвы с высокой влажностью.

Дождевые черви – растительноядные животные, которые питаются органическими растительными остатками и почвенными минералами, переваривают и усваивают определенные микроэлементы, и выделяют копролиты, которые обогащены бактериями, органическими веществами и питательными веществами, доступными для растений. Обширная система ходов глубиной до 1-2 м, позволяет улучшить аэрирование почвы и дренаж, что исключительно важно для повышения почвенного плодородия и продуктивности сельскохозяйственных культур. В течение одного года черви могут переработать 55-1125 т опада /га.

Черви могут быть подразделены на 3 основных группы: 1) эпигейные - живут в подстилке и питаются листовым опадом и компостом; 2) эндогейные – живут в в верхних слоях почвы и также питаются в почве в основном геофитами и 3) анейные – которые проводят большую часть своего времени в почве, в глубоких ходах, которые они проделывают, причем питаются подстилкой, которую они перемешивают с почвой. Эпигейные формы мало влияют на структуру почвы, в то время как анейные и эндогейные группы выполняют основные инженерные работы путем прокладывания ходов и перемешивания почвы.

Более того, в кишечнике червей живут многие активные почвенные микроорганизмы. В результате микробиальной активности выделения червей содержат высокие концентрации таких питательных веществ как NH^{+4} и P. Обычно жизненный цикл червя составляет один год, хотя только 20-30% популяции доживает до этого возраста.

Термиты

Небольшие насекомые размером 0,5-2 см, в зависимости от принадлежности к виду и касте. Все термиты социальны и живут в колониях, насчитывающих миллионы особей.

Известно 3 тыс. видов термитов, обитающих в основном в степях, саваннах и лесах тропического и субтропического регионов, причем 10 встречается в Европе. Они доминируют в почвенной фауне в сухих тропиках (с менее чем 800 мм осадков в год).

Термиты – социальные насекомые, обитающие в гнездах- термитниках, каждый из которых может населять до 1 млн. особей. При постройке гнезд, включающей создание разветвленной сети ходов на расстояние 20-30 м от купола, термиты перемещают частицы почвы из нижних слоев в верхние слои, таким образом перемешивая почву с растительными остатками, которые они используют в пищу.

Гнезда многих видов термитов представляют сложные структуры, которые построены из почвы, пережеванной целлюлозы, слюны и экскрементов. В них создается жилое пространство и поддерживается оптимальная влажность. В гнезде сеть туннелей и галерей позволяет особям перемещаться, кондиционировать воздух и контролировать кислородно-углеродный баланс (Abe, 2000).

Термиты растительноядны и играют ключевую роль в пищевых сетях. Термиты заметно влияют на процессы почвообразования в связи со значительными объемами перемещаемой почвы, а также путем выделения из кишечника копролитов, обогащенных населяющими их кишечник микроорганизмами. Они обычно питаются гниющими растительными остатками (включая древесину и навоз). Метаболизм бактерий в кишечнике термитов рассматривается как существенный фактор, способствующий выделению такого парникового газа как метан.

Муравьи

Как и термиты, муравьи – социальные насекомые размером 0,75-52 мм, которые живут семьями. Они могут представлять 15-25% биомассы наземных экосистем. Это может быть связано с исключительно разнообразными жизненными стратегиями и их способностью изменять местообитания и доступность ресурсов.

Описано более 12 тыс. видов муравьев, причем в Европе живет 200 видов.

Большинство муравьев является неспециализированными хищниками и некрофагами, но у некоторых выработались специализированные пути получения пищи (например, путем выращивания других насекомых или грибов в гнездах (Wilson, Holldobler, 2005).

Некоторые виды муравьев в умеренных и бореальных лесах Евразии строят значительную часть своих гнезд над поверхностью земли используя органические материалы, собранные из окружающей почвы, тем самым увеличивая пространственную гетерогенность почвы для воды и доступных питательных веществ, равно как и для роста деревьев (Jurgensen et al., 2008)

Продолжительность жизни муравьев очень вариабельна в зависимости от конкретного вида, она может варьироваться от нескольких месяцев до нескольких лет.

Изоподы

Они являются сапрофагами и инженерами экосистем, особенно в пустынных регионах. Средняя продолжительность жизни 2 года, но некоторые виды могут жить до 5 лет.

Корни растений

Корни – один из основных инженеров экосистем. Количество корней в почве может быть таким же, или даже превышать количество наземных частей растений. На поле занятом под усредненную злаковую культуру после сбора урожая в почве остается 2500-4500 кг корней/га (примерно 15-40% от наземной массы растений)(Assessment...,2010).

Корни выполняют две основные функции: поглощение воды и неорганических питательных веществ и заякоривание растений в земле. Корни разрыхляют почву, приводят к образованию почвенных комков и способствуют круговороту органических веществ.

Часть почвы, непосредственно примыкающая к корням (около 2 мм) называется ризосферой, является очень динамичной и богатой видами. Эта зона сильно отличается от других слоев почвы, поскольку корни поглощают питательные минеральные вещества и воду, и выделяют органические вещества в почву.

Почвенные организмы питаются выделениями (эксудатами) корней, и ими в свою очередь питаются другие организмы. Концентрация почвенных организмов в зоне ризосферы может быть в 500 раз выше по сравнению с другими зонами.

Продолжительность жизни корней различна, корневые волоски живут 1-2 дня, другие части корня могут жить несколько дней или недель.

Функциональная значимость и пространственно-временное распределение

В противоположность биологическим регуляторам, влияние экосистемных инженеров в основном осуществляется через не трофические отношения. Они способны перемещать почву и строить органо-минеральные структуры со специфическими физико-химическими свойствами (Lavelle 1997b, Mora et al., 2005). Экосистемные инженеры влияют на динамику экосистем через эти структуры непосредственно, изменяя или создавая местообитания, или косвенно - регулируя доступность ресурсов для других видов.

В Европейских почвах обычно встречается три вида структур.

1) Копролиты дождевых червей. Черви поглощают почву и ткани листьев

чтобы экстрагировать питательные вещества и затем выделяют экскременты (копролиты) в виде гранул. Обычно эти гранулы очень малы и формируются эпигейными червями, в то время как глобулярные гранулы крупные и формируются эндогейными червями.

2) Ходы, прокладываемые дождевыми червями. Черви проделывают в почве галереи или ходы, причем при движении они покрывают стенки ходов мучнистыми выделениями (мукусом). Ходы могут быть полностью или частично заполнены копролитами.

3) Термитники/гнезда муравьев. Термиты и муравьи могут вносить большое количество органического вещества и питательных веществ в почву.

Экосистемные инженеры в основном изменяют физические свойства почвы, поскольку они создают устойчивые почвенные структуры и ходы, которые могут служить местообитанием для почвенных организмов меньшего размера. Инженеры поддерживают высокий уровень аэрации и пористости почвы, увеличивая долю стабильных агрегаций в почве. Например, большие вертикальные галереи анейных червей усиливают сток воды по почвенному профилю, усиливая перенос воды и питательных веществ, которые выщелачиваются в более глубокие почвенные горизонты (Neirynck et al., 2000). Сходным образом, муравьиные гнезда оказывают влияние на фильтрацию воды и содержание органического вещества.

Структуры, созданные экосистемными инженерами, могут служить местом протекания целого комплекса почвенных процессов (минерализации, де-нитрификации, азотфиксации, инфильтрации воды и воздуха), становясь центрами видового разнообразия и трансформации подстилки в местах, где возрастает доступность питательных веществ (Lavelle et al., 1997).

Преобразователи подстилки, такие как изоподы или многоножки, поедают мертвые растения и выделяют органические гранулы размером 0,1 мм. Эти гранулы являются более влажными и более богатыми питательными веществами, чем окружающая почва, что способствует их колонизации микробиальными сапрофагами. На поверхности этих галерей находится 3-25% всей почвенной микрофлоры, причем галереи по объему составляют только 3% (Lavelle, Spain, 2001). Эти структуры являются инкубаторами микробиального пищеварения и существуют сравнительно короткое время. В результате экосистемные инженеры могут существенно увеличить минерализацию азота и стимулировать другие пути превращения азота, например, денитрификацию.

Активность экосистемных инженеров в целом повышает плодородие почвы и продуктивность растений, косвенно воздействуя на активность микробиальных сапрофагов и циклы питательных веществ, а также непосредственно влияя на физиологию растений.

Таблица 4

Основные характеристики функциональных групп почвенных организмов (по Assessment…, 2010)

Показатели	Химические инженеры	Биологические регуляторы	Инженеры экосистем
Основные организмы	Бактерии, грибы	Простейшие, нематоды, клещи, коллемболы	Муравьи, термиты, дождевые черви, корни растений
Функции	Разложение органического вещества, минерализация и выпуск питательных веществ, контроль вредителей, разложение токсических веществ	Разложение органического вещества, регулирование динамики микробиального сообщества, структуры в виде пеллет, минерализация, регулирование доступности питательных веществ, преобразование подстилки	Создание и поддержание почвенных местообитаний, трансформация физического состояния как биотического так и абиотического материала, аккумуляция органического вещества, компактизация и де-компактизация почвы
Размеры тела	0,5-5 мкм (бактерии) 2-10 мкм (диаметр гифов грибов)	2-200 мкм (протисты) 500 мкм (нематоды) 0,5-2 мм (клещи) 0,2-6 мм (коллемболы)	0,1-5 см (муравьи) 0,3-7 см (термиты) 0,5-20 см (дождевые черви)
Плотность в почве	10^9 клеток/г почвы (бактерии) 10 м/ г почвы (гифы грибов)	10^6 г/почвы (протисты) 10-50 г/почвы (нематоды) 10^3-10^5/м^2 почвы (клещи) 10^2-10^4 м^2/почвы (коллемболы)	10^2-10^3 м^2/почвы (муравьи) 10-10^2 м^2/почвы (дождевые черви)
Масштаб пространственной агрегированности	1-10^2 мкм	См (простейшие) Десятки метров (нематоды) Сотни метров (коллемболы, термиты)	См-м (муравьи, термиты, дождевые черви)
Диапазон активного и пассивного расселения	Мкм (активные)	От мм до сотен метров (протисты) От мм до м (протисты) От мм до м (коллемболы и клещи)	1-100 м (дождевые черви) до 1 км (социальные насекомые)
Диапазон использования ресурсов	1-102 мкм (бактерии) мкм-м (гифы грибов)	100 мкм до нескольких мм (нематоды) мм до см (клещи, коллемболы)	Такой же диапазон
Способность изменять физические условия окружающей среды	Сильно приурочены к микро- местообитаниям	Промежуточные (через образование небольших и хрупких органических биогенных структур) + фрагментация подстилки	Высокая
Устойчивость к стрессам	Высокая (цисты, споры)	Высокая (простейшие, нематоды) Промежуточная (мезофауна)	Низкая

Инженеры экосистем создают структуры, которые могут существовать намного дольше, чем сами организмы, которые их создали, что означает, что данная функциональная группа влияет на почвенные процессы в длительном временном диапазоне (табл. 4).

6.4. Сравнительные характеристики ключевых групп почвенных организмов

Ключевые группы различаются по ряду структурных и функциональных характеристик (табл. 4)

ЛИТЕРАТУРА

Криволуцкий Д.А. Почвенная фауна в экологическом контроле. М.: Наука. 1994. 272 с.

Abe T., Bignell D.E., Higashi M. 2000. Termites: evolution, sociality, symbiosis, ecology. Kluwer Academic. Publ.

Assessment of soil biodiversity policy instruments in EU-27. Final report. February 2010. European Commission DG ENV. Bio Intelligence Service. 232 pp.

Bloem J., Schouten T., Didden W., Jagers op Akkerhuis G., Keidel H., Rutgers M., Breure T. 2003. Measuring soil biodiversity: experiences, impediments and research needs. In: OECD expert meeting on soil erosion and soil biodiversity indicators. Rome. Italy.

Bongers T. 1990. The maturnity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. Oecologia. 83. 14-19.

Bongers T., Bongers M. 1998. Functional diversity of nematodes. Applied Soil Ecology. 10. P. 239-251

Christensen S., Griffiths B.S., Ekelund F, Ronn R. 1992. Huge increase in bacterivores on freshly killed barley roots. FEMS Microbiology Ecology. 86. P. 303-309.

Cole L. 2002. Soil animals, microbial activity and nutrient cycling. In:// Encyclopedia of soil science. Marcel Dekker Inc. New York. P. 72-75.

Coleman D.C., Crossley D.A. 1996. Fundamentals of soil ecology.

Decaens T., Jimenez J.J., Gioia C. et al. 2006. The values of soil animals for conservation biology. European Journal of soil biology. V 42. P. 523-538.

De Deyn G.B., Raaijmakers C.E., Zoomer H.R., Berg M.P., de Ruiter P.C., Verhoef H.A., Bezemer T.M., van der Putten W.H. 2003. Soil invertebrate fauna enhances grassland succession and diversity. Nature. 422. P. 711-713.

De Deyn G.B., van der Putten W.H. 2005. Linking aboveground and belowground diversity. Trends in Ecology and Evolution. V. 20. P. 625-633.

De Ruiter P.C., Wolters V., Moore J.C., Winemiller K.O. 2005. Food web ecology: playing Jenga and beyond. Science. 309. P. 68.

Didden W.A.M. 2001. Earthworm communities in grasslands and horticultural soils. Biology and fertility of soils. V 33. P. 111-117.

Eijsackers H. Ecotoxicology of soil organisms: seeking the way in a pitch dark labyrinth / Ecotoxicology of soil organisms (M.H. Donker, H. Eijsackers, F. Heimbach eds.). Lewis Publ. 1994. P. 3-32.

Ettema C. 1998. Soil nematode diversity: species coexistence and ecosystem function. Journal of nematology. V 30. P. 159-169.

Jones C.V.m Lawton J.H., Shachak M. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology. V 78. P. 1946-1957.

Jurgensen M.F., Finer L., Domisch T., et al. 2008. Organic mount-building ants: their impact on soil properties in temperate and boreal forests. J. Appl. Entomol. V. 132. P. 266-275.

Hawksworth, D.L. (1991) The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance, and conservation. *Mycol. Res*. **95**, 641-655.

Kilham K. 1994. Soil Ecology. Cambridge University Press. Cambridge. UK.

Lavelle, P. (1996) Diversity of soil fauna and ecosystem function. *Biol. Intern.* **33**, 3-16.

Lavelle P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. Advances in ecological research. V 27. P. 93-132.

Lavelle, P. (2000) Ecological challenges for soil science. *Soil Sci*. **165**, 73-86.

Lavelle P.C., Lattaud C., Trigo D. et al. 1995. Mutualism and biodiversity in soils. In:// H.P.Collins, G.P.Robertson and M.J.Klug, editors. The significance and regulation of soil biodiversity. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. P. 22-23.

Lavelle P., Bignell D., Lepage M. et al. 1997a. Soil function in a changing world: the role of invertebrate ecosystem engineers. European Journal of soil biology. V. 33. P. 159-193.

Lavelle P., Spain A.V. 2001. Soil ecology. Kluwer Sceintific Publications, Amsterdam, NL.

Mora P., Miambi E., Jimenez J.J. et al. 2005. Functional complement of biogenic structures produced by earthworms, termites and ants in the neotropical savannas. Soil Biology and Biochemistry. V 37. P. 1043-1048.

Nannipieri P., Landeler E., Ruggiero P. 2002. Biological processes. In: Processes in the soil and plant system: modeling concepts and applications.

Robertson G.P., Freckman D.W. 1995. The spatial distribution of nematode trophic groups across a cultivated ecosystem. Ecology. V 76. P. 1425-1432.

Setala H., Tyynismaa M., Martikainen E. et al. 1991. Minaralization of C, N and P in relation to decomposer community structure in coniferous forest soil. Pedobiologia. V 35. P. 285-296.

Soil Biodiversity Portal.www.fao.org/waicent/faoinfo/agricult/afl/.

Swift, M.J., O.W. Heal and J.M. Anderson (1979) *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific, Oxford, U.K.

Swift, M.J., J. Vandermeer, P.S. Ramakrishnan, J.M. Anderson, C.K. Ong and B.A. Hawkins (1996) Biodiversity and agroecosystem function. In: H.A. Mooney, J.H. Cushman, E. Medina, O.E.

Sala and E.-D. Schulze (eds.), *Functional roles of biodiversity: A global perspective*. John Wiley and Sons, New York, USA. pp. 261-298.

Torsvik V., Ovreas L., Thingstad T.F. 2002. Prokaryotic diversity – magnitude, dynamics and controlling factors. Science. V 296. P. 1064-1066.

Van der Putten W.H., Vet L.E.M., Harvey J.A. et al. 2001. Linking above- and belowground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens and their antagonists. Trends in ecology and evolution. V 16. P. 547-554.

Wall D.H., Virginia R.A., Raven P.H. et al. 2000. The world beneath our feet: soil biodiversity and ecosystem functioning. Nature and human society: the quest for a sustainable world. Proceedings of the 1997 Forum on Biodiversity. P. 225-241.

Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N. et al. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. Science. V 304. P. 1629-1633.

Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. 1998. Prokaryotes: the unseen majority. Proc. National Academy of Science of USA. V 95. P. 6578-6583.

Wilson E.O., Holldobler B. 2005. The rise of ants: a phylogenetic and ecological explanation. Proc.Nat.Acad.Sci.USA. V 102. P.7411-7414.

Yeates G.W. 2003. Nematodes as soil indicators: functional and biodiversity aspects. Biol. Fertil. Soils. V 37. P. 199-210.