

Трансформация зоомикробиологического комплекса в процессе естественной эволюции пойменных почв в таёжной зоне Западной Сибири

Transformation of the zoo-microbial complex during natural evolution of flood-plain soils in the taiga zone of West Siberia

В.С. Андриевский*, М.В. Якутин*, А.И. Шепелев**
V.S. Andrievskii*, M.V. Yakutin*, A.I. Shepelev**

* Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, просп. Академика Лаврентьева 8/2, Новосибирск 630090 Россия. E-mail: VS@issa.nsc.ru, t2006@ngs.ru.

* Institute of Soil Sciences and Agrochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch, Academician Lavrentjev Ave. 8/2, Novosibirsk 630090 Russia.

** Сургутский государственный университет ХМАО – Югры, ул. Энергетиков 14, Тюменская область, Сургут 628408 Россия. E-mail: landscape-ecology@yandex.ru.

** Surgut State University Hantu-Mansy Autonomy District – Yugra, Energetikov Str. 14, Tyumen region, Surgut 628408 Russia.

Ключевые слова: зоомикробиологический комплекс, трансформация, панцирные клещи, микроорганизмы, биомасса, таёжная зона, пойменные почвы, дерново-подзолистая почва.

Key words: zoomicrobial complex, transformation, oribatid mites, microorganisms, biomass, taiga zone, flood-plain soils, turf-podzolic soil.

Резюме. Изучена трансформация зоомикробиологического комплекса в процессе естественной эволюции пойменных почв в таёжной зоне Западной Сибири. Показано, что различные компоненты этого комплекса изменяются неодинаково. По мере эволюции прирусловых дерновых почв в луговые почвы происходит снижение численности и видового богатства панцирных клещей и резкое увеличение запасов С-биомассы микроорганизмов. При переходе от луговых почв к дерново-подзолистым возрастают значения количественных параметров сообществ орибатид (численность и видовое богатство) и отмечается рост С-биомассы в верхних горизонтах, но происходит резкое снижение этого показателя в нижних горизонтах почвы.

Abstract. The transformation of the zoo-microbial complex during natural evolution of flood-plain soils in the taiga zone of West Siberia is investigated. It is shown that various components of the complex changing unequally. It was noted that during the evolution process of turf alluvial soils into meadow alluvial soils the species number of oribatid mites (Oribatei) was reduced and C-microbiomass was increased. During the transition from meadow alluvial soils into turf-podzolic soils the values of quantitative parameters of oribatid mites communities (numbers and species abundance) and C-microbiomass are increased in the top soil horizons, and strongly decreased in the low soil horizons.

Введение

Деструкционное звено биологического круговорота является важнейшей частью любой экосис-

темы. Сбалансированность биологического круговорота предполагает, что всё синтезированное автотрофными организмами органическое вещество должно быть утилизировано в деструкционном блоке экосистемы. Поступающая в почву огромная масса органического опада трансформируется в детритном блоке. Основная масса опада минерализуется. Некоторая его часть в ряде экосистем подвергается консервации, а в среднем около 6 % — гумификации [Аристовская, 1980].

Основная роль в разложении органического вещества в почве принадлежит почвенным микроорганизмам. Ими трансформируется не менее 85 % всего органического вещества, поступающего в почву, причём от 0,1 до 7,2 % углерода растительных остатков включается в микробную биомассу. Около 15 % органического вещества разлагается почвенной фауной [Тейт, 1991].

Один из важнейших биогенных факторов, влияющих на разложение растительного вещества в почве — деятельность почвенных животных. Биомасса почвенных животных составляет менее 1 % от массы растительных остатков, поступающих на разложение [Бабьева, 1989], но без них разложение задерживается в 2–5 раз [Стриганова, 1980]. Показано, что в отсутствии почвенной фауны листовой опад сохраняет свою структуру в течение нескольких лет, а при внесении в разлагающийся субстрат, например, личинок мух, он превращается в тёмную массу в течение нескольких дней [Гиляров, 1988].

Многие исследователи отмечают значительное увеличение скорости минерализации органического вещества в присутствии различных почвенных животных. Так, присутствие микроартропод приводило к почти двукратному увеличению темпов потери органического вещества из лесной подстилки. Причём присутствие коллембол и орибатид сказалось и на увеличении степени зрелости гумусовых веществ [Симонов, 1989; Мордкович и др., 2006].

Особая роль почвенных животных в процессе разложения состоит в стимуляции развития почвенной микрофлоры [Аристовская, 1980; Тейт, 1991]. В ряде работ показано, что присутствие различных почвенных животных увеличивает нормы дыхания микрофлоры. Чем больше компонентов в сообществе почвенных животных, чем сложнее этот комплекс, тем интенсивнее развитие микрофлоры, и тем активнее идёт процесс разложения органического вещества [Coleman et al., 1984; Setälä, Huhta, 1990].

И.В. Стебаевым был предложен термин зоомикробиологический комплекс для обозначения тесных ассоциаций сапротрофных микроорганизмов с беспозвоночными животными, существующими в почве и подстилках. Поскольку никакие почвенные животные не способны самостоятельно перерабатывать растительное вещество, на разных этапах в этом процессе участвуют микроорганизмы [Стебаев, 1968, 1984]. В настоящее время также употребляется термин «зоомикробный комплекс» [Бызов, 2005].

Одна из многочисленных и важнейших групп среди почвообитающих животных — микроартроподы, среди которых доминируют две таксономические группы: коллемболы и панцирные клещи (орибатиды). Их численность в некоторых типах почв достигает сотен и даже миллиона экземпляров на квадратный метр. Уровень потребления микробной биомассы у мелких беспозвоночных в сотни раз выше, чем у крупных. С учётом же большей численности, вклад этих животных в регуляцию микробного комплекса намного больше [Бызов, 2005].

Пойменные почвы имеют глубокие отличия от почв водораздельных территорий. Ежегодное затопление паводковыми водами придаёт им специфический «земноводный» характер и особые черты водно-воздушного режима [Добровольский, 2005]. Половодье приносит на поверхность затапливаемых почв речной аллювий, содержащий в себе минеральные и органические частицы и значительное количество микроорганизмов. Всё это определяет высокую биогенность экосистем поймы [Никитина, Барыкова, 1982; Добровольский, 2005].

Выделяются три типа пойменных почв: дерновые, луговые и болотные. Дерновые встречаются преимущественно на гривах прирусловой поймы и формируются в условиях отрыва от грунтовых вод, луговые — в центральной области поймы и развиваются в условиях не только атмосферного, но и грунтового увлажнения. Болотные занимают от-

рицательные формы рельефа преимущественно в притеррасной и центральной областях поймы. Они характеризуются избыточным грунтовым увлажнением [Шепелев, Шепелева, 1995; Добровольский, 2005].

Эволюция почв поймы чаще всего идёт по пути образования сначала слаборазвитых (слоистых), затем типичных дерновых прирусловых почв. По мере превращения прирусловой области поймы в центральную, дерновые почвы развиваются в дерново-луговые, а затем в луговые почвы. На заключительной стадии эволюции пойменных почв отдельные участки поймы или пойменные террасы выходят из режима пойменности, и пойменные почвы начинают развиваться по пути автоморфных зональных почв [Добровольский, 2005]. По одной из гипотез происхождение дерново-подзолистых почв южно-таёжной подзоны Западной Сибири связано с наложением подзолообразования на почвы гидроморфного ряда (болотные и луговые) при увеличении степени дренированности территории [Почвы Новосибирской области, 1966].

Изучение различных зоологических [Крамной, 1974; Андриевский, 2003] и микробиологических [Ross et al., 1980; Никитина, Барыкова, 1982; Якутин, 1994; Головченко, Добровольская, 2001; Сорокин и др., 2006; Harms, Grimm, 2008] параметров пойменных почв проводилось неоднократно. Исследования сравнительных характеристик трансформации сообщества панцирных клещей (Oribatei) и почвенной микрофлоры в этих почвах до сих пор не предпринимались. Целью данной работы стало установление степени и характера изменений сообщества панцирных клещей (орибатид) и биомассы микроорганизмов — важнейших составляющих зоомикробиологического комплекса — в процессе эволюции пойменных почв в таёжной зоне Западной Сибири.

Объекты и методы исследования

Исследование было проведено в Нефтеюганском и Сургутском районах Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО) в начале июня 2011 г. В качестве объектов исследования были выбраны две пойменные почвы и зональная дерново-глеято-среднеподзолистая почва. Основные характеристики исследованных экосистем приведены в таблице 1.

Для анализа населения панцирных клещей отбирались почвенные пробы стандартным цилиндрическим пробоотборником на глубину 5 см в 10-кратной повторности в каждом биотопе. Выгонка клещей из почвы осуществлялась общепринятым методом термозклекции Тулльгрена-Берлезе. Извлечённые из почвы клещи помещались в постоянные препараты, в которых под микроскопом определялась их видовая принадлежность. Численности (обилие) клещей рассчитывались по стандартной методике на 1 м², исходя из площади пробоотборника [Методы..., 1975].

Таблица 1. Основные характеристики исследованных экосистем
Table 1. The main characteristics of investigated ecosystems

№ п/п	Геоморфологическое положение	Экосистема	Почва
Точка 1	Правый берег Юганской Оби в 2,5 км от переправы на Южно-Сургутское месторождение. Высокое приустье, 2-10 м от берега	Разнотравно-злаковый луг в разреженном ивняке. Высота травостоя 10-30 см, проективное покрытие 60 %	Дерновая слоистая аллювиальная
Точка 2	Правый берег Юганской Оби. 1,5 км от переправы на Южно-Сургутское месторождение. Нижняя часть склона от приустья Юганской Оби к озеру центральной поймы	Разнотравно-злаковый мезофитный луг. Трава сожжена палом	Луговая аллювиальная
Точка 3	Южно-Сургутское месторождение. Вблизи федеральной трассы. Вторая терраса р. Оби	Берёзово-кедрово-сосновый чернично-зеленомошный лес	Дерново-глеято-средне-подзолистая

Для сравнения сообществ панцирных клещей разных экосистем между собой был применён коэффициент общности удельного обилия (K_{ns}) [Вайштейн, 1967; Чернов, 1975]. Этот коэффициент учитывает не только наличие видов в сравниваемых сообществах, но и обилие в них, то есть, даёт сравнительные характеристики группировок, отражая их специфику на видовом уровне.

Образцы для оценки биомассы почвенных микроорганизмов отбирались по общепринятой методике [Методы..., 1991]. В каждой точке из верхних горизонтов почв отбирались четыре индивидуальных образца. Все аналитические измерения выполнялись в трёхкратной повторности.

Углерод в биомассе почвенных микроорганизмов (С-биомасса) определялся методом SIR [Schinner et al., 1996].

Статистическая обработка результатов проводилась методами вариационного и дисперсионного анализов [Плохинский, 1970; Сорокин, 2004].

Результаты и обсуждение

Исследованные почвы можно представить в виде эволюционно-генетического ряда: от дерновой слоистой почвы к луговой и далее к дерново-подзолистой почве. При переходе от дерновых почв к луговым усиливается влияние пойменности и уменьшается глубина залегания грунтовых вод, т.е. происходит увеличение степени гидроморфности.

В процессе исследования всего было обнаружено 34 вида оribатид. Луговая почва (точка 2) характеризовалась минимальными показателями численности и видового богатства. В дерново-глеято-среднеподзолистой почве (точка 3) отмечены максимальные значения изученных показателей. Дерновая слоистая почва (точка 1) по численности оribатид занимает среднее положение.

Сообщество панцирных клещей в зональной почве (дерново-глеято-среднеподзолистая) явно выделяется среди трёх изученных почв: по обилию оно богаче сообщества в дерновой слоистой почве примерно в 4 раза, а в луговой — почти в 8,5 раз. По видовому богатству оно не превосходит сообщество дерновой слоистой почвы, а сообщество луговой почвы превосходит почти вдвое.

Данные по видовому составу и количественным параметрам сообществ панцирных клещей исследованных экосистем представлены в таблице 2.

Оribатиды — относительно влаголюбивые животные: умеренно влажные лесные почвы оптимальны по показателям увлажнения для многих видов. Экстремально гумидные, так же как и экстремально аридные условия являются стрессорирующими.

В заливаемых луговых почвах пойм паводки оказывают заметное негативное влияние на население панцирных клещей. Так, в пойменном лугу на дерново-глеевой почве в южной тайге Западной Сибири численность доминирующих видов оribатид сократилась после паводка с 1500 экз./м² до 600 экз./м², т.е. уменьшилась на 60 % [Крамной, 1974]. По-видимому, обеднение населения оribатид здесь связано как с чрезмерным переувлажнением почвы, так и с механическим смывом во время паводка подстилки — местообитания заметной части сообщества панцирных клещей.

Фактор влажности, в первую очередь, определяет численность и видовое богатство сообществ панцирных клещей в ряду исследуемых пойменных почв. Биотоп с дерновой слоистой почвой затопливается в отдельные годы на непродолжительное время, а биотоп с луговой почвой регулярно затопливается паводковыми водами. Сообщества панцирных клещей реагируют на этот неблагоприятный фактор снижением общей численности и выпадением ряда видов, свойственных зональному сообществу. Среди последних выделяется группа стенотопных видов — доминантов зональной экосистемы: *Conchogneta traegardhi*, *Ceratozetes* sp., *Ceratozetes thinemanni*, *Chamobates interpositus*, *Heminothrus longisetosus*. Переувлажнение в результате паводков в луговой и дерновой слоистой почве не позволяет этим видам выживать.

В противоположность зональной экосистеме основу сообществ пойменных почв составляют виды широкого распространения: эвритопные виды-убиквисты *Tectocephus velatus*, *Oppiella nova*, широко распространённый в пределах таёжной зоны вид *Moritzoppia microdentata*, космополит *Oribatula tibialis*. Причём, если первые три из упомянутых видов в силу своей широкой экологической пластичности составляют также внушительную долю сообщества и зональной экосистемы (точка 3), то вид *Oribatula tibialis* доминирует только в пой-

Таблица 2. Распределение панцирных клещей в исследованных почвах (экз./м²)
Table 2. The distribution of oribatid mites species in the investigated soils (specimen / m²)

Вид	Точка 1	Точка 2	Точка 3
1. <i>Tectocepheus velatus</i> (Michael, 1880)	2720	1280	17289
2. <i>Oppiella nova</i> (Oudemans, 1902)	1880	1480	9378
3. <i>Moritzoppia microdentata</i> (Gordeeva et Grishina, 1991)	1560	960	3822
4. <i>Oribatula tibialis</i> (Nicolet, 1885)	2920	1840	89
5. <i>Oribatula pallida</i> Banks, 1906	1840	120	-
6. <i>Eupelops</i> sp.	760	120	489
7. <i>Scheloribates</i> sp.	680	-	933
8. <i>Pergalumna nervosa</i> (Berlese, 1915)	640	40	-
9. <i>Heminothrus peltifer</i> (C.L. Koch, 1839)	440	40	-
10. <i>Pergalumna intermedia</i> Aoki, 1963	440	-	-
11. <i>Liebstadia pannonica</i> (Willmann, 1951)	400	40	44
12. <i>Suctobelbella</i> sp.	280	-	311
13. <i>Diapterobates humeralis</i> (Hermann, 1804)	160	-	44
14. <i>Carabodes subarcticus</i> Tragardh, 1902	160	-	89
15. <i>Belba</i> sp.1	120	-	-
16. <i>Microtritia fissurata</i> Markel, 1968	80	-	-
17. <i>Liochthonius lapponicus</i> (Tragardh, 1910)	80	40	-
18. <i>Phthiracarus</i> sp.	40	-	-
19. <i>Camisia</i> sp.	40	-	-
20. <i>Pantelozetes paoli</i> (Oudemans, 1913)	-	560	-
21. <i>Parachipteria punctata</i> (Nicolet, 1855)	240	440	133
22. <i>Belba</i> sp.2	-	40	-
23. <i>Damaeus paraspinosus</i> (Bulanova-Zachvatkina, 1975)	80	-	89
24. <i>Conchogneta traegardhi</i> (Forsslund, 1947)	-	-	12222
25. <i>Ceratozetes</i> sp.	40	-	5378
26. <i>Ceratozetes thinemanni</i> Willmann, 1943	-	-	3556
27. <i>Chamobates interpositus</i> Pschom-Walcher, 1953	120	40	1733
28. <i>Heminothrus longisetosus</i> Willmann, 1925	-	-	1333
29. <i>Nanhermannia sellnicki</i> Forsslund, 1958	-	-	667
30. <i>Birsteinus perlongus</i> Krivolutsky, 1965	-	-	622
31. <i>Acrotritia ardua ardua</i> (C.L. Koch, 1841)	-	-	356
32. <i>Adoristes ovatus</i> (C.L. Koch, 1840)	-	-	222
33. <i>Carabodes labyrinthicus</i> (Michael, 1879)	-	-	178
34. <i>Gymnodamaeus bicostatus</i> (C.L. Koch, 1935)	-	-	44
Число видов	23	14	23
Общая численность	15720	7040	59021

менных почвах. Это, по-видимому, объясняется его общей относительной гидрофильностью, т.к. это же качество он демонстрирует и в засушливой степи Центрального Казахстана, населяя там нижнюю часть естественной катены — болото на торфянисто-глеевой почве [Андриевский, 1988], нижнюю часть

Таблица 3. Коэффициент общности удельного обилия ($K_{ис}$) сообществ панцирных клещей в ряду исследованных экосистем, %

Table 3. The coefficients of specific abundance ($K_{ис}$) of oribatid mites communities in the series of investigated ecosystems, %

Экосистема, почва	Точка 1	Точка 2	Точка 3
Точка 1 (дерновая слоистая)	-	65,7	40,4
Точка 2 (луговая)	-	-	42,5
Точка 3 (дерново-глеевато-среднеподзолистая)	-	-	-

искусственной катены на отвалах горной породы в лесостепной зоне Красноярского края [Фаткулин и др., 1991], и пойменный лес в северной тайге Тюменской области [Андриевский, 2003].

Степень сходства и различия сообществ орибатид пойменных экосистем между собой и с зональным биогеоценозом по специфике видового состава отражены в таблице 3.

Зональное сообщество имеет почти одинаковое сходство с сообществами обеих пойменных экосистем (чуть более 40 %). Значительную его долю составляют специфические виды, характерные только для него, что заметно отличает его от пойменных сообществ. Тогда как показатель общности удельного обилия сообществ пойменных биотопов между собой намного выше (более чем на 20 %). Это свидетельствует о значительной степени выраженности интразонального характера сообществ орибатид пойменных экосистем, что вписывается в характеристику пойменных почв в целом, как «молодых», в которых черты зональности выражены слабо [Шраг, 1964].

В ряду почв дерновая слоистая → луговая → дерново-глеевато-среднеподзолистая отмечается увеличение содержания С-биомассы микроорганизмов в верхних горизонтах почв (рис. 1). Показатель С-биомассы в лугово-болотной почве оказался выше в 1,3 раза, чем в луговой, и в 3,2 раза выше, чем в дерновой слоистой почве в слое 0–5 см. В слое 5–10 см различия оказались ещё больше (в 1,7 и 5,8 раза соответственно). В верхнем 0–10 см слое дерновой слоистой почвы отмечены минимальные значения биомассы микроорганизмов (34 мг С / 100 г почвы).

В верхнем 0–5 см слое дерново-глеевато-среднеподзолистой почвы содержание С-биомассы было в 5,5 раз выше, чем в лугово-болотной и луговой почвах. В нижележащих горизонтах резких различий между данными почвами по содержанию С-биомассы не отмечено.

Некоторые авторы отмечают высокие значения биомассы микроорганизмов в пойменных почвах, находящихся в самых низких элементах рельефа поймы. Так, в исследовании, проведённом в пойме реки Сан Педро в Аризоне, было показано, что биомасса микроорганизмов тесно связана с ва-

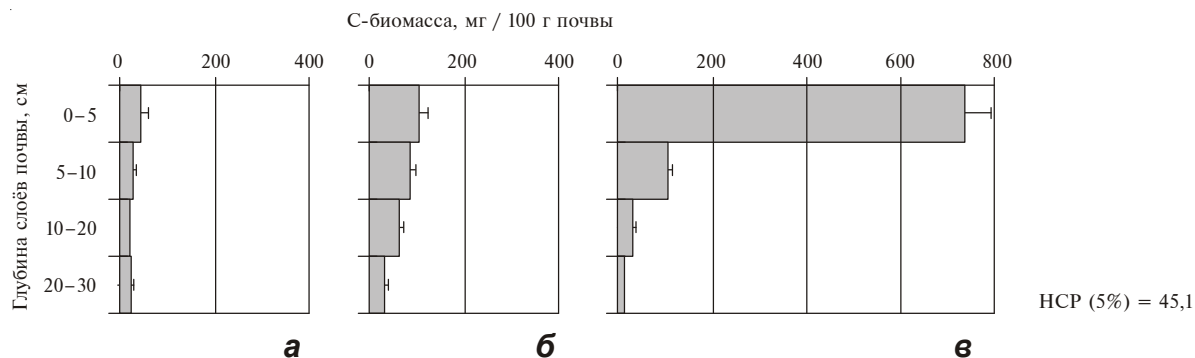


Рис. 1. Распределение С-биомассы в верхних горизонтах исследованных почв: дерновой слоистой аллювиальной (а), луговой аллювиальной (б), дерново-глеевато-среднеподзолистой (в).

Fig. 1. C-biomass of microorganisms in the top layer of different investigated soils: turf alluvial (a), meadow alluvial (б), turf-podzolic (в).

риациями микротопографии: более низко расположенные элементы рельефа получают больше питательных веществ и отличаются большей микробиологической активностью. И величина биомассы микроорганизмов в верхнем слое почвы теснее связана с уровнем паводка, чем биомасса в нижележащих горизонтах почвы [Harms, Grimm, 2008]. Таким образом, увеличение степени гидроморфности пойменной почвы ведёт к увеличению содержания микробной биомассы.

Результаты дисперсионного анализа позволили установить, что наибольшее влияние на содержание С-биомассы микроорганизмов в пойменных почвах оказывает группа факторов, связанных с типом почвы ($F_c=16$, $F_{CO_2}=11$ при $p<0,05$). Достоверного влияния глубины по профилю на С-биомассу в этих почвах установлено не было.

Аллювиальные почвы характеризуются плавным снижением С-биомассы вниз по профилю. Для дерново-глеевато-среднеподзолистой почвы характерна значительная прижатость С-биомассы к верхним горизонтам и резкое уменьшение вниз по профилю. Это объясняется тем, что практически всё микробное население подзолистых почв сосредоточено в верхнем слое. Подавляющее большинство микроорганизмов обитает в лесной подстилке (A_0) и в горизонте A_1 , а в подзолистом горизонте численность микроорганизмов резко снижена [Fritze et al., 2000].

Таким образом, по мере превращения прирусловой области поймы в центральную и эволюции прирусловых дерновых почв в луговые, происходит снижение численности и видового богатства панцирных клещей, и резкое увеличение запасов С-биомассы микроорганизмов. При переходе от луговых почв к дерново-подзолистым возрастают значения количественных параметров сообществ орибатид: численности и видового богатства и отмечается рост С-биомассы в верхних горизонтах, но происходит резкое снижение этого показателя в нижних горизонтах почвы.

Все эти выявленные перестройки в сообществах панцирных клещей и в биомассе микроорганизмов

являются ответом на изменение гидротермического режима, окислительно-восстановительных условий и качественного состава органического вещества, поступающего в почву на разложение.

Таким образом, в процессе естественной эволюции почв поймы происходит трансформация зоомикробиологического комплекса. При этом различные компоненты этого комплекса изменяются неодинаково. В процессе увеличения гидроморфности пойменных почв (переход от дерновых к луговым) происходит возрастание роли микробного компонента в изученном зоомикробиологическом комплексе. В процессе эволюции луговых пойменных почв в дерново-подзолистые происходит резкое изменение режима увлажнения и характера растительного опада, поступающего на разложение. И в этих условиях наблюдается усиление роли панцирных клещей в зоомикробиологическом комплексе.

Литература

- Андреевский В.С. 1988. Панцирные клещи степной катены в Казахстане // Экология. No.3. С.85–86.
- Андреевский В.С. 2003. Динамика сообществ панцирных клещей (орибатид) в естественных и нарушенных экосистемах северной тайги Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Прил.7. Материалы научных конференций, симпозиумов, школ, проводимых в ТГУ. С.7–15.
- Аристовская Т.В. 1980. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука. Ленинградское отделение. 187 с.
- Бабьева И.П. 1989. Биология почв. М.: МГУ. 333 с.
- Бьзов Б.А. 2005. Зоомикробные взаимодействия в почве. М.: ГЕОС. 213 с.
- Вайнштейн Б.А. 1967. О некоторых методах оценки сходства биогеоценозов // Зоологический журнал. Т.4. No.7. С.981–986.
- Гиляров М.С. 1988. Животные и почвообразование // Биология почв Северной Европы. М.: Наука. С.7–16.
- Головченко А.В., Добровольская Н.Г. 2001. Численность и запасы микроорганизмов в пойменных почвах реки Протва // Почвоведение. No.12. С.1460–1464.
- Добровольский Г.В. 2005. Почвы речных пойм центра Русской равнины. 2-е издание, переработанное и дополненное. М.: МГУ. 293 с.
- Крамной В.Я. 1974. Влияние длительного наводнения на численность панцирных клещей // Экология. No.1. С.103–104.

- Методы почвенно-зоологических исследований. 1975. М.: Наука. 275 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии. 1991. М.: МГУ. 303 с.
- Мордкович В.Г., Березина О.Г., Любечанский И.И., Андриевский В.С., Марченко И.И. 2006. Трансформация органического вещества почвы сообществом микроартропод в Западно-Сибирской северной тайге // Известия РАН. Серия биологическая. No.1. С.95–101.
- Никитина З.П., Барыкова Ю.Н. 1982. Численность и биомасса микроорганизмов в почвах поймы Нижнего Иртыша // Почвоведение. No.9. С.109–115.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: МГУ. 367 с.
- Почвы Новосибирской области. 1966. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 422 с.
- Симонов Ю.В. 1989. Сравнительная характеристика деятельности микроартропод и микроорганизмов в процессе гумификации лесной подстилки // Экология. No.4. С.28–33.
- Сорокин Н.Д., Макушкин Э.О., Корсунов В.М., Афанасова Е.Н., Шахматова Е.Ю. 2006. Микробные комплексы гидроморфных почв дельты Селенги (Байкальский регион) // Почвоведение. No.7. С.855–860.
- Сорокин О.Д. 2004. Прикладная статистика на компьютере. Краснообск: ГУП РПО СО РАСХН. 162 с.
- Стебаев И.В. 1968. Характеристика надпочвенного и почвенного зоомикробиотических комплексов степных ландшафтов Западной и Средней Сибири // Зоологический журнал. Т.47. No.5. С.661–675.
- Стебаев И.В. 1984. Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М.: Наука. С.3–15.
- Стриганова Б.Р. 1980. Питание почвенных сапрофагов. М.: Наука. 243 с.
- Тейт Р.Ш. 1991. Органическое вещество почвы: Биологические и экологические аспекты. М.: Мир. 400 с.
- Фаткулин Ф.А., Чичулин А.В., Сеньков А.А., Наумова А.Б., Воронин В.А., Капинос В.А., Герай-заде А.П., Слесарев И.В., Кудряшова С.Я., Шоба В.Н., Якутин М.В., Афанасьев Н.А., Андриевский В.С., Росновский И.Н., Трубачёва Л.В., Барсуков П.А. 1991. Почвообразование и антропогенез. Структурно-функциональные аспекты. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. 188 с.
- Чернов Ю.И. 1975. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука. С.160–216.
- Шепелев А.И., Шепелева Л.Ф. 1995. Принципы эколого-хозяйственной оценки пойменных земель: почвенно-генетические аспекты // Проблемы региональной экологии. Вып.5. Томск: Красное знамя. 152 с.
- Шраг В.И. 1964. Классификация пойменных почв и их краткая агрометеорологическая характеристика. М.: Росгипроводхоз. 105 с.
- Якутин М.В. 1994. Биомасса и активность микроорганизмов пойменных почв Средней Оби // Почвоведение. No.12. С.70–76.
- Coleman D.C., Ingham R.E., Trofimow J.A. 1984. Soil nutrient transformations in the rhizosphere via animal-microbial interactions // Invertebrate-microbial interactions. Cambridge: Cambridge University Press. P.35–58.
- Fritze H., Pietikainen J., Pennanen T. 2000. Distribution of microbial biomass and phospholipid fatty acids in Podzol profiles under coniferous forest // European Journal of Soil Science. Vol.51. P.565–573.
- Harms T.K., Grimm N.B. 2008. Hot spots and hot moments of carbon and nitrogen dynamics in a semiarid riparian zone // Journal of Geophysical Research. Vol.113. G01020.
- Ross D.J., Tate K.R., Cairns A., Pansier E.A. 1980. Microbial biomass estimations in soils from tussock grasslands by three biochemical procedures // Soil Biology and Biochemistry. Vol.12. No.4. P.375–383.
- Schinner F., Ohlinger R.E., Kandeler R. 1996. Methods in soil biology. Berlin: Springer-Verlag. 420 p.
- Setälä H., Huhta V. 1990. Evaluation of the soil impact on decomposition in a simulated coniferous forest soil // Biology and Fertility of Soil. Vol.10. P.163–169.

Поступила в редакцию 28.06.2013