

УДК 579.6:579.26:579.87

## ПОЧВЕННЫЙ МИКРОБИОЦЕНОЗ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ СТАБИЛЬНОСТИ ЛУГОВЫХ СООБЩЕСТВ ПРИ ХИМИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ ТЯЖЕЛЫМИ МЕТАЛЛАМИ

© 2014 г. И. Б. Ившина\*, \*\*, Л. В. Костина\*, Т. Н. Каменских\*, В. А. Жуйкова\*\*\*, Т. В. Жуйкова\*\*\*, В. С. Безель\*\*\*\*

\*Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН  
614081 Пермь, ул. Голева, 13  
e-mail: ivshina@iegt.ru

\*\*Пермский государственный национальный исследовательский университет  
614990 Пермь, ул. Букирева, 15

\*\*\*ГОБУ ВПО Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия  
622031 Нижний Тагил, ул. Красногвардейская, 57  
e-mail: hbfnt@rambler.ru

\*\*\*\*Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202  
e-mail: bezel@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 24.04.2013 г.

Почвенный микробный комплекс – важнейшее звено природных экосистем – рассмотрен в качестве одного из факторов, определяющих стабильность луговых сообществ. В условиях Среднего Урала в градиенте многолетнего загрязнения луговых почв тяжелыми металлами изучены разнообразие и обилие основных экологически значимых групп микроорганизмов. Получены данные, свидетельствующие о стабильности сформированного микробного сообщества. Выявлено инициирование функциональной активности отдельных физиологических групп (азотфиксаторов, денитрификаторов, целлюлозоразрушающих бактерий) и дыхательной активности микробных сообществ в условиях загрязнения почвы тяжелыми металлами. Обсуждается возможное влияние этих изменений на процессы минерализации растительных остатков в луговых сообществах.

*Ключевые слова:* почва, микробные сообщества, коэффициент сукцессии, коэффициент олиготрофности, дыхательная активность, минерализация растительных остатков, тяжелые металлы, промышленное загрязнение.

DOI: 10.7868/S0367059714020036

Известно, что устойчивое функционирование природных биоценозов в значительной мере определяется стабильностью биогенного обмена химических элементов, важная часть которого – минерализация органического вещества в почвах. Ключевая роль в этих процессах принадлежит микробиоценозам. Комбинированное воздействие физических, химических и биологических факторов окружающей среды может привести к дестабилизации и потере исходных микробиологических свойств почвы, из-за чего возможны изменение стратегии выживания микроорганизмов, патогенизация свободноживущих форм, усиление роста паразитарной и патогенной микрофлоры (Артамонова, 2002).

В последние годы в России повысился интерес к проблеме эколого-микробиологического мониторинга природной среды в различных аспектах, в том числе при химическом загрязнении среды. Необходимо отметить, что происходящие под влиянием антропогенных факторов изменения трудно отличить от естественной динамики микробиологических

процессов в почве, поскольку они в любом случае непосредственно связаны с заменой одних активно функционирующих микроорганизмов другими (Хазиев, 2011). Кроме того, на функциональную активность почвенной микробиоты могут оказывать влияние и другие факторы, в том числе погодно-климатические условия, соотношение основных биогенных элементов (С, N, P), уровень химического загрязнения среды и т.д. (Паршина, 2007; Помазкина, 2011).

Высокая концентрация промышленных предприятий на территории индустриально развитых районов Среднего Урала – основной источник загрязнения атмосферного воздуха, а также почвенного и растительного покрова тяжелыми металлами, полициклическими ароматическими углеводородами и другими высокотоксичными экополлютантами. Химическое загрязнение оказывает значительное влияние на микробиологический компонент почв, что определяет в конечном итоге состав, структуру и устойчивое функционирование природных биогеоценозов.

**Таблица 1.** Некоторые физико-химические характеристики исследованной почвы

Показатели	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
	1	3	6	23	30
pH <sub>водн</sub>	6.3	6.8	6.5	7.6	8.6
Гумус, %	3.6	3.9	3.7	4.1	4.0
C <sub>орг</sub> , %	1.7	6.7	2.3	3.6	1.6
N <sub>легкогидролизуемых соединений</sub> , мг/100 г почвы	4.6	4.8	4.5	4.1	4.5
Гигроскопическая влага, %	6.6	3.2	2.7	2.7	2.3
Подвижные формы калия (K <sub>2</sub> O), мг/100 г почвы	23.2	39.0	12.0	57.8	26.5
Подвижные формы фосфора (P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> ), мг/100 г почвы	2.6	34.3	1.7	69.6	10.8

Цель настоящей работы – исследование разнообразия основных экологически значимых групп микроорганизмов в условиях многолетнего загрязнения луговых почв Среднего Урала тяжелыми металлами и влияния микробиоты на скорость минерализации растительных остатков в луговых сообществах.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили во время полевого сезона с мая по октябрь 2011 г. на участках, расположенных в зоне воздействия Нижнетагильского металлургического комбината (ОАО “НТМК”, предприятие “Евраз Групп”, Свердловская обл., 60° в.д., 58° с.ш.). В результате длительной (более 300 лет) истории развития горнометаллургической промышленности на Урале сформировалась высокая техногенная и антропогенная нагрузка на прилегающие территории.

Объектом исследования служила загрязненная тяжелыми металлами почва луговых сообществ вторичного происхождения. Тип почвы – дерново-подзолистая суглинистая со сложным органо-профилем и различной степенью оподзоленности с преобладанием (до 67%) фракций почвенных частиц диаметром 5–10 мм (мелкокомковатая почва). Основные физико-химические характеристики почвы приведены в табл. 1. Геоботаническое описание луговых сообществ и схема отбора проб почвы подробно рассмотрены нами ранее (Жуйкова и др., 2012). Подготовку почвенных образцов для лабораторного определения физико-химических параметров, биологической активности почвы и анализа тяжелых металлов проводили согласно методическим рекомендациям (Инструментальные методы..., 1982; Хавезов, Цалев, 1983; Практикум..., 1991). Для более эффективной десорбции микроорганизмов с поверхности почвенных частиц осуществляли предварительную подготовку образцов почвы, включающую ультразвуковую обработку почвенной суспензии (1 : 10) в течение 2–5 мин с помощью низкочастотного диспергатора Soniprep 150 (MSE) (Sanyo, Япония). Скорость разложения образцов

сухих растительных (злаковых, бобовых, разнотравья) остатков определяли в условиях полевого опыта в верхнем (3–4 см) слое почвы с использованием капроновых мешочков (Экологическая токсикология..., 2001; Воробейчик, Пищулин, 2011). Убыль в массе растительных остатков, по которой судили о скорости их минерализации, измеряли по истечении 12 мес.

В табл. 2 приведены средние значения концентрации тяжелых металлов в почве на участках наблюдения. В качестве интегрального показателя загрязнения использовали индекс суммарной токсической нагрузки ( $S_i$ ), вычисляемый как сумма отношений содержания приоритетных (Cd, Cu, Pb, Zn) токсикантов в почве исследованных участков к региональному фону (Безель и др., 1998). Общий уровень химического загрязнения биотопов изменялся от 1 до 30 отн. ед. В соответствии с интегральным показателем загрязнения исследованные участки отнесены к фоновой ( $S_i = 1$  отн. ед.), буферной ( $S_i = 3–6$  отн. ед.) и импактной ( $S_i = 23–30$  отн. ед.) зонам.

Дыхательную активность почвы определяли с помощью респирометра Micro-Oxymax® (Columbus Instruments, Ohio, США), активность дегидрогеназ (ферментов, участвующих в процессе дыхания) – по степени восстановления йодонитротетразолия хлорида. Учет общей численности микроорганизмов в почвенных образцах проводили прямым люминесцентным методом по Д.Г. Звягинцеву и П.А. Кожевину с использованием флюорохромного красителя акридина оранжевого (Инструментальные методы..., 1982). Подсчет микроорганизмов осуществляли с помощью люминесцентного микроскопа Micros MC 400FP (Австрия), просматривая не менее 30 полей зрения для каждого образца.

Для выявления и учета представителей различных физиологических групп микроорганизмов использовали чашечный метод и метод предельных разведений. При этом подсчет наиболее вероятного числа микроорганизмов определяли по таблице Мак-Креди. Посев почвенных образцов

**Таблица 2.** Содержание подвижных форм тяжелых металлов в образцах исследованной почвы ( $M \pm m$ ; по данным 2011 г.)

$S_i$ , отн. ед.	Содержание микроэлементов, мкг/г								
	Cd <sup>2+</sup>	Co <sup>2+</sup>	Cr <sup>2+</sup>	Cu <sup>2+</sup>	Fe <sup>3+</sup>	Mn <sup>2+</sup>	Ni <sup>2+</sup>	Pb <sup>2+</sup>	Zn <sup>2+</sup>
1	0.2 ± ± 0.0	6.5 ± ± 0.9	13.1 ± ± 0.8	12.6 ± ± 0.9	788.9 ± ± 50.9	291.6 ± ± 27.2	13.0 ± ± 0.9	8.1 ± ± 0.9	17.5 ± ± 1.6
3	1.3 ± ± 0.0	16.8 ± ± 0.2	20.0 ± ± 0.5	38.6 ± ± 0.6	964.5 ± ± 1.7	359.0 ± ± 9.4	18.0 ± ± 0.3	13.2 ± ± 0.2	58.1 ± ± 1.1
6	0.9 ± ± 0.1	14.5 ± ± 3.6	7.8 ± ± 1.1	101.6 ± ± 11.1	841.1 ± ± 13.2	375.2 ± ± 54.0	7.4 ± ± 1.4	38.8 ± ± 4.9	262.7 ± ± 39.6
23	1.5 ± ± 0.5	124.2 ± ± 17.8	7.1 ± ± 2.3	951.5 ± ± 236.1	—	2364.9 ± ± 93.5	7.8 ± ± 1.3	12.4 ± ± 3.9	391.0 ± ± 125.9
30	2.8 ± ± 0.4	—	51.9 ± ± 3.4	194.6 ± ± 6.6	2736.6 ± ± 85.4	—	—	—	850.4 ± ± 18.3

Примечание:  $S_i$  – суммарная токсическая нагрузка; “—” – данные отсутствуют;  $M$  – среднее арифметическое;  $m$  – ошибка среднего арифметического;  $n \geq 10$ .

проводили на элективные культуральные среды (Практикум..., 2002): аммонификаторы – в мясопептонный бульон; денитрификаторы и анаэробные азотфиксаторы (*Clostridium* spp.) – в среду Гильея; нитрификаторы I и II фазы – в среду Виноградского; гетеротрофы – на мясопептонный агар (МПА); углеводородокисляющие – на агаризованную минеральную среду К в парах смеси *n*-алканов (C<sub>12</sub>–C<sub>17</sub>); олиготрофы – на агаризованную минеральную среду К без источника углерода (Каталог штаммов..., 1994); сульфатвосстанавливающие – в среду Постгейта Б; железо- и марганцевосстанавливающие – в среду Бромфиля; аэробные целлюлозоразрушающие – в среду Гетчинсона. Численность свободноживущих аэробных азотфиксаторов рода *Azotobacter* учитывали методом комочков обрастания на среде Эшби. Культивирование микроорганизмов проводили при 28–30°C в течение 7–21 сут.

Коэффициент олиготрофности определяли как отношение численности микроорганизмов, выросших на голодном агаре (ГА), к численности микроорганизмов, выросших на МПА (ГА/МПА), коэффициент сукцессии – как отношение общего количества бактерий, учитываемых прямым методом микроскопии при окрашивании акридином оранжевым, к численности бактерий, выросших на МПА (Семенова и др., 2011). Все определения проводили в 3–9-кратной повторности.

Статистическую обработку результатов осуществляли в программе Statistica v. 6.0. Множественные сравнения проведены S-методом Шеффе. Степень сопряженности между признаками оценивали с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $R_S$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным ряда авторов (Гузев, Левин, 2001; Giasson et al., 2010), наиболее чувствительным тестом, характеризующим влияние градиента токсической техногенной нагрузки на микробиоту, следует считать варьирование численности и соотношения эколого-трофических групп микроорганизмов (с обязательным учетом групп, участвующих в циклах превращения соединений азота, углерода и серы).

Как видно из табл. 3, увеличение уровня загрязнения луговых почв тяжелыми металлами не оказывает существенного влияния на численность таких эколого-трофических групп микроорганизмов, как аммонификаторы, нитрификаторы (I и II фазы), олиготрофы, а также углеводородокисляющие, железо- и марганцевосстанавливающие бактерии, тогда как в отношении общей численности гетеротрофной микрофлоры наблюдается тенденция к относительно резкому угнетению роста.

По мере увеличения токсической нагрузки в почвенных экосистемах возрастает общая численность микроорганизмов за счет увеличения таковой азотфиксаторов ( $F = 275.9$ ;  $df = 4$ ;  $11$ ;  $p < 0.001$ ), денитрификаторов ( $F = 13.13$ ;  $df = 4$ ;  $11$ ;  $p < 0.001$ ), сульфатредуцирующих ( $F = 44.84$ ;  $df = 4$ ;  $11$ ;  $p < 0.001$ ) и аэробных целлюлозоразрушающих ( $F = 8.27$ ;  $df = 4$ ;  $11$ ;  $p < 0.05$ ) микроорганизмов. Данная закономерность напрямую связана с описанным нами ранее увеличением скорости деструкции растительных остатков на техногенно нарушенных территориях (Жуйкова и др., 2012). Различия между исследованными показателями в фоновой зоне и на загрязненных участках статистически значимы (S-метод:  $F = 14781.50$ ;  $df = 4$ ;  $11$ ;  $p < 0.001$ ).

**Таблица 3.** Количество микроорганизмов (клеток/г почвы) разных эколого-трофических групп в зависимости от градиента токсической нагрузки на почву луговых сообществ ( $M \pm m$ )

Эколого-трофическая группа бактерий	Токсическая нагрузка, отн. ед.				
	1	3	6	23	30
Общая численность ( $n = 30$ )	$(2.5 \pm 0.7) \times 10^{10}$	$(3.4 \pm 1.2) \times 10^{10}$	$(6.9 \pm 1.7) \times 10^{10}$	$(5.7 \pm 1.4) \times 10^{10}$	$(4.2 \pm 0.7) \times 10^{10}$
Азотфиксаторы, % ( $n = 15$ )*	0.0	$2.3 \pm 0.6$	0.0	$72.7 \pm 11.1$	$66.8 \pm 12.6$
Аммонификаторы ( $n = 9$ )*	$(1.8 \pm 0.4) \times 10^{10}$	$(2.7 \pm 0.6) \times 10^9$	$(1.0 \pm 0.4) \times 10^{10}$	$(2.5 \pm 0.0) \times 10^9$	$(2.5 \pm 0.0) \times 10^9$
Денитрификаторы ( $n = 9$ )*	$(9.9 \pm 4.4) \times 10^3$	$(1.7 \pm 0.8) \times 10^6$	$(8.7 \pm 4.7) \times 10^6$	$(9.3 \pm 4.5) \times 10^6$	$(1.8 \pm 0.4) \times 10^7$
Гетеротрофы ( $n = 3$ )*	$(5.2 \pm 1.0) \times 10^9$	$(5.1 \pm 2.5) \times 10^6$	$(6.4 \pm 0.7) \times 10^6$	$(8.9 \pm 0.5) \times 10^6$	$(9.4 \pm 0.2) \times 10^6$
Железостанавливающие бактерии ( $n = 3$ )	$2.5 \times 10^6$	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$	$9.5 \times 10^6$	$9.5 \times 10^6$
Марганцевосстанавливающие бактерии ( $n = 3$ )	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$
Нитрификаторы I фазы ( $n = 3$ )	$2.5 \times 10^7$	$6.5 \times 10^4$	$4.0 \times 10^4$	$2.5 \times 10^6$	$2.5 \times 10^7$
Нитрификаторы II фазы ( $n = 3$ )	$2.5 \times 10^7$	$9.5 \times 10^6$	$2.5 \times 10^6$	$2.5 \times 10^7$	$2.5 \times 10^7$
Олиготрофы ( $n = 3$ )*	$(3.7 \pm 0.9) \times 10^6$	$(2.1 \pm 1.3) \times 10^6$	$(1.1 \pm 0.3) \times 10^7$	$(9.5 \pm 0.3) \times 10^6$	$(10.4 \pm 3.1) \times 10^6$
Сульфатредукторы ( $n = 9$ )*	0.0	$(1.1 \pm 0.4) \times 10^2$	$(0.3 \pm 0.2) \times 10^2$	$(7.3 \pm 3.7) \times 10^3$	$(2.5 \pm 0.0) \times 10^2$
Углекислородокисляющие бактерии ( $n = 3$ )*	$(3.2 \pm 0.5) \times 10^9$	$(9.2 \pm 2.5) \times 10^8$	$(8.0 \pm 0.6) \times 10^7$	$(12.5 \pm 3.5) \times 10^9$	$(7.7 \pm 4.2) \times 10^8$
Целлюлозоразрушающие бактерии ( $n = 9$ )*	$(1.8 \pm 0.2) \times 10^4$	$(1.9 \pm 0.3) \times 10^4$	$(2.6 \pm 0.4) \times 10^4$	$(3.7 \pm 0.4) \times 10^4$	$(5.1 \pm 0.6) \times 10^4$

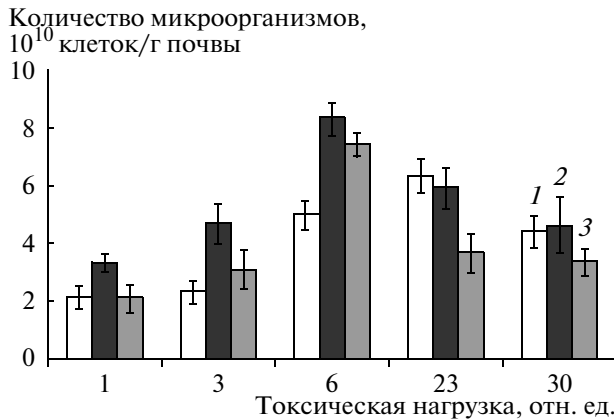
Примечание:  $n$  – количество повторностей, для общей численности бактерий – число полей зрения;  $M$  – среднее арифметическое;  $m$  – ошибка среднего арифметического.

Возможно, что высокий уровень длительной техногенной нагрузки на исследованные природные экосистемы способствовал формированию механизмов специфической устойчивости и адаптации микробного сообщества к токсическому влиянию тяжелых металлов (Giller et al., 1998). Данный факт подтверждает высокая ( $10^8$ – $10^9$ ) численность углекислородокисляющих микроорганизмов, обладающих уникальными метаболическими возможностями и способностью адаптироваться к экстремальным факторам внешней среды.

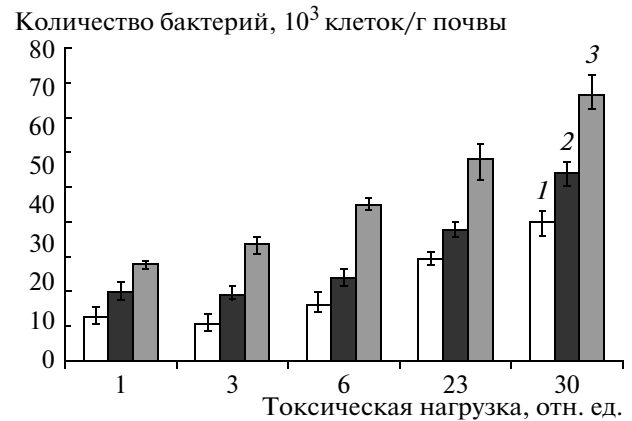
По имеющимся данным (Вальков и др., 1997), одной из наиболее чувствительных к действию тяжелых металлов групп микроорганизмов являются четко реагирующие на техногенное воздействие азотфиксирующие бактерии рода *Azotobacter*. Однако нами в почвах с высоким (23 и 30 отн. ед.) уровнем промышленного загрязнения было обнаружено присутствие азотобактера в относительно высо-

ких количествах (количество комочков обрастания загрязненной почвы, вокруг которых развились колонии азотобактера, более 60%). Методом множественных сравнений Шеффе подтверждено статистически значимое различие между численностью азотфиксирующих бактерий на участках с токсической нагрузкой 1–6 отн. ед. и 23–30 отн. ед. ( $F = 275.90$ ;  $df = 4; 11$ ;  $p < 0.001$ ). Некоторые авторы (Умарова, Азиева, 1980; Звягинцев и др., 1997) в условиях проведения модельных экспериментов также отмечали стимулирующее действие ионов тяжелых металлов на процессы азотфиксации. Однако подтвердить подобную закономерную взаимосвязь в условиях постоянно меняющихся факторов природной среды довольно трудно.

По нашим данным (рис. 1), плотность микробных популяций в почвах с высокой токсической нагрузкой в 1.3–2.7 раза превышала значения, характерные для участков фоновой зоны ( $F = 55.08$ ;  $df = 4; 146$ ;



**Рис. 1.** Общая численность микроорганизмов в почве в зависимости от уровня токсической нагрузки. 1–3 – образцы разлагающихся растительных остатков: 1 – злаки, 2 – бобовые, 3 – разнотравье. Планка погрешностей – ошибка среднего,  $n = 3$ .



**Рис. 2.** Численность аэробных целлюлозоразрушающих бактерий в почве в зависимости от уровня токсической нагрузки. 1–3 – образцы разлагающихся растительных остатков: 1 – злаки, 2 – бобовые, 3 – разнотравье. Планка погрешностей – ошибка среднего,  $n = 3$ .

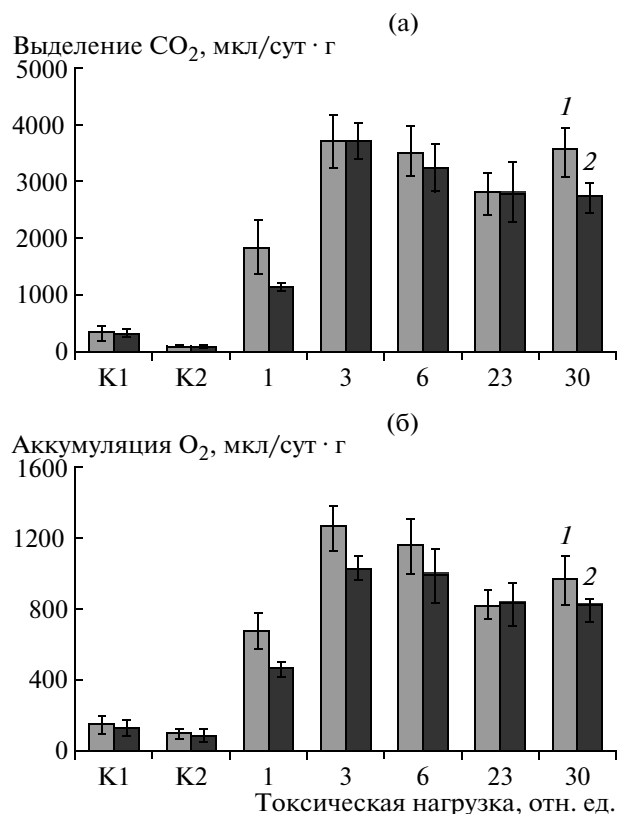
$p < 0.001$ ). Следует отметить, что общая численность микроорганизмов в почве под исследованными разлагающимися агротехническими группами неодинакова: как правило, она выше в почве под образцами бобовых. По мере увеличения токсической нагрузки наблюдалось значимое увеличение общей численности почвенных микроорганизмов и плотности микробных популяций, что может быть связано с повышенным содержанием гумуса и незначительным повышением содержания азотистых соединений и органического углерода (см. табл. 1). Возможно, выявленное увеличение численности микроорганизмов также связано с выраженными изменениями показателей pH среды в техногенно нарушенных почвах. При этом диапазон изменения показателя pH составляет от 6.3 до 8.6 ед. Полученные нами результаты согласуются с данными Г.В. Ковалевой с соавт. (2007), согласно которым увеличение численности микроорганизмов связано с подщелачиванием среды в антропогенно нарушенных биотопах.

Из исследованных эколого-трофических групп микроорганизмов большой интерес вызывают биодеструкторы органического вещества растительного опада, в частности аэробные целлюлозоразрушающие бактерии. Как видно из рис. 2, в эпифитной микрофлоре растительных остатков и непосредственно в почве численность аэробных целлюлозоразрушающих микроорганизмов возрастала по мере увеличения токсической нагрузки на почву ( $R_s = 0.74$ ;  $N = 45$ ;  $p < 0.001$ ). Максимальное количество этих бактерий отмечено под образцами с разнотравьем, минимальное – под злаками. Полученные данные прямого определения общей численности и соответствующих эколого-трофических групп микрооргани-

зов согласуются с результатами исследования биологической активности почвы.

Интегральным показателем, характеризующим функциональную активность широкого спектра эколого-трофических групп микробиоты, предложено считать дыхательную активность почвы (Кривоуцкий, 1985). Изучение динамики дыхательной активности луговых почв в течение всего срока наблюдения (24 ч) выявило стабильное потребление кислорода ( $O_2$ ) и выделение углекислого газа ( $CO_2$ ). При этом наблюдалась прямая зависимость между скоростью потребления  $O_2$  и выделения  $CO_2$  от степени техногенной нагрузки исследованных участков. На рис. 3 представлены результаты определения выделения  $CO_2$  и потребления  $O_2$  в образцах почвы в зависимости от степени техногенного загрязнения в весенний и летний периоды 2011 г.

Более интенсивное выделение углекислого газа отмечено на участках буферной и импактной зон (2701.9–3714.3 мкл/сут · г) луговой почвы, тогда как для фонового участка данный показатель в 1.5–3.3 раза ниже (см. рис. 3а). Скорость потребления  $O_2$  и выделения  $CO_2$  на исследованных участках варьировала от  $0.3 \pm 0.03$  до  $0.7 \pm 0.08$  мкл/мин и от  $0.6 \pm 0.01$  до  $2.4 \pm 0.60$  мкл/мин соответственно. Следует отметить, что увеличение токсической нагрузки не приводит к существенному снижению уровня показателя выделения  $CO_2$  из почвы. Подобные закономерности обнаружены и в отношении уровня потребления кислорода (см. рис. 3б): на участках с уровнем токсической нагрузки 3–30 отн. ед. он варьирует от 883.7 до 1355.6 мкл/сут · г. Нами отмечено незначительное снижение интенсивности выделения  $CO_2$  и потребления  $O_2$  в летний период. Интенсификация процессов дыхания в весенний период

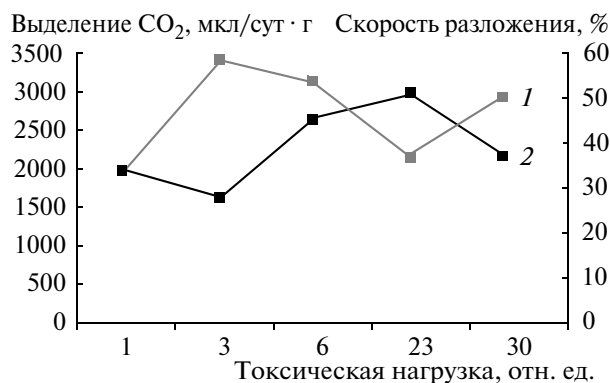


**Рис. 3.** Влияние техногенной нагрузки на уровень суточного выделения CO<sub>2</sub> (а) и потребления O<sub>2</sub> (б) микроорганизмами почвы: K1 и K2 – модельная почва, увлажненная нестерильной и автоклавированной дистиллированной водой соответственно (1 – май 2011 г., 2 – июль 2011 г.). Планка погрешностей – среднеквадратическое отклонение,  $n = 9$ .

может быть связана с более высоким уровнем влажности в почвенном профиле после таяния снега в весенние месяцы, что благоприятно влияет на уровень дыхательной активности микроорганизмов в почве.

Вопреки устоявшемуся мнению о подавлении деятельности почвенных микроорганизмов в условиях химического загрязнения среды, отражением которой служит снижение скорости деградации опада в лесных и луговых сообществах, подверженных аэрогенным выбросам полиметаллической пыли и оксидов серы (Воробейчик, Пищулин, 2011), в луговых экосистемах нами зарегистрирован обратный эффект. В исследованных луговых сообществах, испытывающих длительное техногенное воздействие, скорость разложения растительных остатков, эмиссия CO<sub>2</sub> и потребление O<sub>2</sub> в 1.5–3.5 раза выше по сравнению с фоновыми значениями (рис. 4).

В условиях возрастания токсической нагрузки на луговые почвы наблюдалось снижение функциональной активности дегидрогеназы почвы под разлагающимися остатками бобовых и злаков



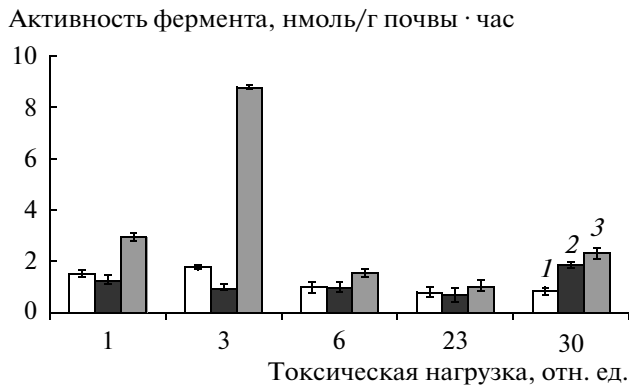
**Рис. 4.** Соотношение почвенной эмиссии CO<sub>2</sub> (1) и скорости разложения растительных остатков за 12 мес. (2) в условиях техногенного загрязнения почвы.

(рис. 5). При этом обнаруживалось значимое стимулирование почвенной дегидрогеназной активности под остатками бобовых и разнотравья на участке с максимальным (30 отн. ед.) уровнем загрязнения по сравнению с таковым для почв с уровнем токсической нагрузки 6–23 отн. ед. Наиболее высокая функциональная активность дегидрогеназы наблюдается под образцами разнотравья. Данная тенденция сохраняется на всех исследованных участках. Однако статистически значимой зависимости активности фермента от уровня загрязнения почв не установлено ( $R_s = 0 - (-0.8)$ ;  $N = 5$ ;  $p > 0.1$ ).

Загрязнение почвы тяжелыми металлами существенно влияет также на коэффициенты олиготрофности и сукцессии. Высокие значения коэффициента сукцессии (от 4468.10 до 10781.30) на загрязненных участках свидетельствуют о более поздних стадиях развития микробного сообщества с преобладанием видов с *K*-стратегией. Минимальное (4.81) значение данного коэффициента на фоновом участке свидетельствует о преобладании доли быстрорастущих видов с *r*-стратегией, что характерно для более ранних этапов сукцессии микробоценоза.

Коэффициент олиготрофности варьировал от 0.001 на фоновом участке до 0.667 на загрязненных, что отражает снижение запаса органического вещества почв, доступного микроорганизмам. На фоновой территории низкий коэффициент олиготрофности свидетельствует о пониженной скорости разложения органического вещества микробным сообществом. На участках с уровнем токсической нагрузки 6–30 отн. ед. коэффициент олиготрофности в 203–580 раз выше, чем на фоновом участке, что свидетельствует о высоком уровне минерализации органического вещества в почвах, загрязненных тяжелыми металлами.

Таким образом, в результате проведенных полевых наблюдений за общей численностью са-



**Рис. 5.** Дегидрогеназная активность почвы в условиях загрязнения тяжелыми металлами. 1–3 – образцы разлагающихся растительных остатков: 1 – злаки, 2 – бобовые, 3 – разнотравье. Планка погрешностей – среднее квадратическое отклонение,  $n = 3$ .

протрофных микроорганизмов и функциональным разнообразием представителей разнородных физиологических групп получены данные об изменениях в структуре микробного сообщества в ответ на длительное возрастающее загрязнение почвы тяжелыми металлами. Показано, что техногенное загрязнение природных экосистем в условиях Среднего Урала оказывает стимулирующий эффект на ряд биологических свойств луговых дерново-подзолистых почв, сопровождается увеличением общей численности (до 2.5 раз) и численности отдельных эколого-трофических групп микроорганизмов. При этом на 24–96% увеличиваются скорость минерализации растительных остатков и инициирование дыхательной активности почвы. Стимуляция функциональной активности микробных популяций может быть связана также с повышенным содержанием (до 4.1%) гумуса и выраженным смещением показателя активной кислотности среды в почвах, загрязненных тяжелыми металлами, в щелочную сторону.

Полученные данные свидетельствуют о формировании в исследованных биогеоценозах зрелого сообщества микроорганизмов с высокой степенью адаптации к условиям длительного загрязнения тяжелыми металлами. При этом преимущество в них принадлежит, по-видимому, микроорганизмам, ориентированным прежде всего не на повышение скорости роста, а на выживание и поддержание своей жизнедеятельности в загрязненных местообитаниях (Заварзин, 2011). Естественно, качественные и количественные характеристики микробных сообществ зависят не только от содержания в почве тяжелых металлов, но и от широкого спектра природных и антропогенных факторов. Активность определенных экофизиологических групп бактерий (в частности, азотфиксаторов, денитрификаторов, целлюлозоразрушающих бактерий), как и показатели общей чис-

ленности микроорганизмов, обуславливает способность активно функционирующего в луговой дерново-подзолистой почве микробного сообщества к самоорганизации (восстановлению нормального функционирования, нейтрализации или трансформации токсических веществ в безвредные). Способность микробного сообщества к саморегуляции в сочетании с избыточной биомассой и изменением состава эколого-трофических групп микроорганизмов усиливает не только устойчивое функционирование биоценозов, но и собственно устойчивость почвы к техногенному загрязнению.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 13-04-96056-р\_урал\_a), Программы развития ведущих научных школ (НШ-5325.2012.4), Программы Президиума УрО РАН (проект № 12-И-4-2051).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонова В.С. Особенности микробиологических свойств почв урбанизированных территорий // Сибирский экол. журн. 2002. № 3. С. 349–354.
- Безель В.С., Жуйкова Т.В., Позолотина В.Н. Структура ценопопуляций одуванчика и специфика накопления тяжелых металлов // Экология. 1998. № 5. С. 376–382.
- Вальков В.Ф., Колесников С.И., Казеев К.Ш., Тащев С.С. Влияние загрязнения тяжелыми металлами на микроскопические грибы и *Azotobacter* чернозема обыкновенного // Экология. 1997. № 5. С. 388–390.
- Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г. Влияние отдельных деревьев на скорость деградации целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597–610.
- Гузев В.С., Левин С.В. Техногенные изменения сообщества почвенных микроорганизмов // Перспективы развития почвенной биологии / Под ред. Звягинцева Д. Г. М.: Изд-во МАКС Пресс, 2001. С. 178–219.
- Жуйкова Т.В., Жуйкова В.А., Безель В.С. и др. Участие почвенной микробиоты в процессах минерализации органического вещества при химическом загрязнении природных экосистем // Проблемы биогеохимии и геохимической экологии. 2012. № 1. С. 108–116.
- Заварзин Г.А. Биоразнообразие как часть биосферно-геосферной системы // Какосфера. Философия и публицистика. М.: Ruthenica, 2011. С. 275–305.
- Звягинцев Д.Г., Кураков А.В., Умаров М.М., Филипп З. Микробиологические и биохимические показатели загрязнения свинцом дерново-подзолистой почвы // Биология почв. 1997. № 9. С. 1124–1131.
- Инструментальные методы в почвенной микробиологии / Под общ. ред. Андреюк Е.А. Киев: Наукова думка, 1982. 176 с.
- Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / Под ред. Ившиной И.Б. М.: Наука, 1994. 163 с.
- Ковалева Г.В., Добровольская Т.Г., Головченко А.В. Структура бактериальных сообществ в естественных и антропогенно нарушенных бурых лесных почвах ботанического сада п-ва Муравьева-Амурского // Почвоведение. 2007. № 5. С. 1–6.
- Криволуцкий Д.А. Действие нейтронного и гамма-излучения на животных – обитателей почвы и подстилки // Проблемы антропогенного действия на окружающую среду. М.: Наука, 1985. С. 18–23.

- Паршина Е.К.* Разложение растительного вещества в лесотундре // Сибирский экол. журн. 2007. № 5. С. 781–787.
- Помазкина Л.В.* Интегральная оценка влияния техногенного загрязнения и климатических факторов на агросистемы Байкальской природной территории // Успехи совр. биол. 2011. Т. 131. № 3. С. 194–203.
- Практикум по основам сельского хозяйства: Учеб. пос. для биол. / Ващенко И.М. и др. М.: Просвещение, 1991. 431 с.
- Практикум по биологии почв: Учеб. пос. / Зенова Г.М., Степанов А.Л., Лихачева А.А., Манучарова Н.А. М.: Изд-во МГУ, 2002. 120 с.
- Семенова И.Н., Ильбулова Г.Р., Суюндуков Я.Т.* Изучение эколого-трофических групп почвенных микроорганизмов в зоне влияния горнорудного производства // Фундаментальные исследования / Биологические науки. 2011. № 11. С. 410–414.
- Умарова М.М., Азиева Е.Е.* Некоторые биохимические показатели загрязнения почв тяжелыми металлами // Тяжелые металлы в окружающей среде. М.: Изд-во МГУ, 1980. № 9. С. 16–20.
- Хавезов И., Цалев Д.* Атомно-абсорбционный анализ. Пер. с болг. Г.А. Шейниной / Под ред. Яковлевой С.З. Л.: Химия, 1983. 144 с.
- Хазиев Ф.Х.* Почва и биоразнообразие // Экология. 2011. № 3. С. 184–190.
- Экологическая токсикология: Учеб. пос. / Под общ. ред. проф. Безеля В.С. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2001. 136 с.
- Giasson P., Jaouich A., Cayer P. et al.* Enhanced phytoremediation: a study of mycorrhizoremediation of heavy metal-contaminated soil // Remediation. 2010. V. 17. P. 97–110.
- Giller K.E., Witter E., McGrath S.P.* Toxicity of heavy metals to microorganisms and microbial processes in agricultural soils: a review // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30. P. 1389–1414.