

# Влияние промышленного загрязнения на функциональное разнообразие сообществ почвенных микроорганизмов

В.С. Микрюков, О.В. Дуля

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург*

---

*Ключевые слова: загрязнение, лесная подстилка, метаболическое профилирование, почвенные микроорганизмы, субстрат-индуцированное дыхание.*

## ВВЕДЕНИЕ

Почва — это очень сложная и динамичная система с гигантским разнообразием обитающих в ней организмов, колоссальное количество которых до сих пор не идентифицировано. При этом функциональное разнообразие, как компонент общего разнообразия, — это более экологически значимая мера по сравнению с таксономическим разнообразием (Zak et al., 1994). Поскольку большинство почвенных микроорганизмов не поддается изучению прямыми методами, то для определения функциональной роли отдельных компонентов почвенного микробиоценоза в последнее время особенно широко используют молекулярно-генетические подходы, например, метагеномику. С помощью этих методов по наличию конкретных генов исследователи пытаются определить функциональные особенности микробиоценоза. Между тем, непосредственная связь между метагеномными данными и реальными функциями микроорганизмов не очевидна, поскольку некоторые гены могут быть неактивны, а роль большинства кодирующих элементов генома неизвестна.

Действительное множество функций почвенного микробиоценоза может быть описано с помощью методов прямого измерения его метаболической активности. Несмотря на разные названия (метаболическое профилирование, мультисубстратное тестирование (*multisubstrate testing*), субстрат-индуцированное дыхание (*substrate-induced respiration, SIR*), профилирование катаболического ответа (*catabolic response profiles*), физиологическое профилирование на уровне сообществ (*community level physiological profiling, CLPP*), определение характера утилизации отдельных источников углерода (*sole-carbon source utilization pattern, SCSU*)), эти методы имеют общий принцип, который был предложен еще в начале 1950-х гг. выдающимся отечественным микробиологом С.Н. Виноградским (Горленко,

Кожевин, 2005). Его суть состоит в том, что почвенному микробоценозу предлагают «работу» по утилизации разнообразных соединений (субстратов), внесенных в почву, а затем оценивают реакцию сообщества, например, по интенсивности дыхания. И хотя метаболическое профилирование не позволяет характеризовать таксономический состав микробоценоза, в отличие профилирования на основе генетического анализа, оно успешно применяется для определения различий в функциональной структуре разных типов почв (Stevenson et al., 2004), биотопов (Schipper et al., 2001), а также для анализа динамики функционирования почв, подверженных разрушающим воздействиям (Degens et al., 2001; Sradnick et al., 2013; Murugan et al., 2014).

Данная работа проведена возле двух крупных предприятий цветной металлургии — Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ, Средний Урал, подзона южной тайги, Свердловская область, г. Ревда) и Карабашского медеплавильного завода (КМЗ, Южный Урал, подзона предлесостенных сосново-березовых лесов лесной зоны, Челябинская область, г. Карабаш). В составе выбросов заводов преобладают кислотные газы и тяжелые металлы (Воробейчик и др., 2014). С приближением к источникам выбросов концентрации подвижных форм тяжелых металлов в почве возрастают в десятки и сотни раз (Mikryukov et al., 2015), наблюдается постепенная трансформация многих параметров среды: уменьшается разнообразие растительности (Трубина, Воробейчик, 2012) и почвенных грибов (Mikryukov et al., 2015), обилие беспозвоночных герпетобионтов (Золотарев, Бельская, 2012) и хортобионтов (Нестерков, Воробейчик, 2009), а также такие интегральные показатели активности почвенной биоты как интенсивность разложения лесного опада (Кайгородова, Воробейчик, 1996; Воробейчик, 2003), целлюлозы (Воробейчик, Пищулин, 2009, 2011) и удельное дыхание подстилки (Сморкалов, Воробейчик, 2011, 2012). Цель работы — оценить функциональное разнообразие сообществ почвенных микроорганизмов в условиях загрязнения крупными точечными источниками промышленных выбросов. Мы предполагаем, что в условиях загрязнения должно происходить изменение метаболического профиля сообществ. В частности, для лесной подстилки с загрязненной территории должны быть характерны пониженная интенсивность разложения субстратов, а также более специфичный метаболический профиль, по сравнению с подстилкой из незагрязненных местообитаний. С учетом того, что гетерогенность условий в загрязненных местообитаниях, как правило, повышена (Воробейчик, 2002), мы предполагаем, что уровень пространственной структурированности, то есть сила и расстояние автокорреляции метаболических профилей микробоценозов лесной подстилки, на загрязненной территории снижены.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

*Сбор образцов.* В августе 2013 г. в пределах каждого полигона в двух зонах, контрастно различающихся по концентрациям тяжелых металлов в почве, — фоновых, расположенных в 30 км к западу от СУМЗ и в 32 км к северу от КМЗ, а также сильно загрязненных, расположенных в 2.5 км к западу от СУМЗ и 5 км к северу от КМЗ, — проведен сбор образцов лесной подстилки. Участки сбора представлены елово-пихтовыми лесами вблизи СУМЗ и березовыми лесами возле КМЗ. Всего собрано 24 и 27 образцов в фоновой и загрязненной зонах, соответственно, на полигоне КМЗ и 21 и 15 — на полигоне СУМЗ. Расстояние между точками отбора образцов в пределах одной зоны загрязнения составляло 30–150 м.

*Метаболическое профилирование.* Образцы хранили при  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , перед измерениями их размораживали при комнатной температуре в течение суток, затем увлажняли до 95% полной влагоемкости, закрывали ватной пробкой и предынкубировали в течение 8 дней при  $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Образцы массой 2.7 г (что соответствует 1 г воздушно сухой подстилки) расфасовывали в отдельные пластиковые пробирки 50 мл, в них добавляли аликвоты 0.5 мл субстратов для разложения (табл. 1), встряхивали и инкубировали в течение 4–8 ч при  $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ . Для выбора концентрации глюкозы, при которой наблюдается максимальная интенсивность дыхания, строили зависимость интенсивности выделения  $\text{CO}_2$  от концентрации глюкозы (7 концентраций в диапазоне 0–150 ммоль) для смешанной пробы из фоновых образцов. Концентрации остальных субстратов подобраны в соответствии с рекомендациями Degens и Harris (1997) и Vanning et al. (2012). Измерение интенсивности выделения углекислого газа (мкл  $\text{CO}_2$ /1 г абсолютно сухой подстилки/ч) после добавления субстратов проводили с помощью модульного респирометра с инфракрасным газоанализатором (C950, Qubit Systems, Канада). Всего выполнено 522 измерения.

*Статистический анализ.* Анализ данных выполнен в ПО R v. 3.2.1 (R Core Team, 2015). Сравнение интенсивности разложения каждого субстрата между зонами загрязнения и полигонами проводили с помощью двухфакторного дисперсионного анализа. Метаболические профили и степень их изменчивости между зонами загрязнения сравнивали с помощью метода главных компонент (*principal component analysis, PCA*) по абсолютной и относительной интенсивности дыхания (отнесенной к суммарной по всем субстратам эмиссии  $\text{CO}_2$ ). Значимость различий между зонами загрязнения по метаболическим профилям оценивали с помощью непараметрического многомерного однофакторного дисперсионного анализа (Anderson, 2001). Провер-

Таблица 1. Субстраты для разложения, использованные в ходе метаболического профилирования образцов лесной подстилки с фоновых и загрязненных участков

| Субстрат<br>для разложения            | Класс веществ         | Концентрация,<br>ммоль |                       |
|---------------------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|
|                                       |                       | в 0.5 мл               | итоговая<br>в образце |
| Глюкоза моногидрат ( $C_6H_{12}O_6$ ) | Углеводы              | 375                    | 75                    |
| Лимонная кислота ( $C_6H_8O_7$ )      | Карбоновые<br>кислоты | 500                    | 100                   |
| Глутаминовая кислота ( $C_5H_9NO_4$ ) | Аминокислоты          | 50                     | 10                    |
| Маннитол ( $C_6H_{14}O_6$ )           | Спирты                | 300                    | 60                    |
| Глицерол ( $C_3H_8O_3$ )              | Спирты                | 300                    | 60                    |

ку нулевой гипотезы (отсутствие отличий между группами) осуществляли с помощью перестановочного теста (10 000 перестановок).

Для анализа пространственной структуры функционального разнообразия микробсообществ в пределах каждой зоны использованы матрицы расстояний между образцами по их метаболическим профилям, созданные на основе парных расстояний Махаланобиса. Оценку их связи с матрицами географических расстояний проводили с помощью простого теста Мантеля (Legendre, Legendre, 2012), а также коррелограмм Мантеля (Borcard, Legendre, 2012).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В большинстве случаев все субстраты стимулировали выделение  $CO_2$  по сравнению с базальным дыханием, хотя и в разной степени (рис. 1). Однако лимонная кислота ингибировала почвенное дыхание в 12 образцах с фоновой территории полигона КМЗ.

В образцах с загрязненных территорий наблюдается пятикратное снижение базального дыхания и интенсивности разложения глюкозы по сравнению с образцами с фоновых территорий, что свидетельствует о сниженной биомассе микроорганизмов в них (рис. 1; табл. 2). Разложение остальных субстратов также было значимо угнетено в загрязненных зонах на обоих полигонах исследования.

При многомерном анализе, выполненном на основе абсолютных значений интенсивности дыхания, были обнаружены значимые различия между метаболическими профилями фоновой и загрязненной территорий на обоих полигонах исследования (рис. 2а;  $F(1; 34) = 17.09$ ,  $p = 0.001$  для СУМЗ и  $F(1; 49) = 75.81$ ,  $p = 0.001$  для КМЗ). Изменчивость метаболических профилей в загрязненных зонах на обоих полигонах ниже, чем на фоновых территориях:  $F(1; 34) = 35.84$ ,  $p = 0.001$

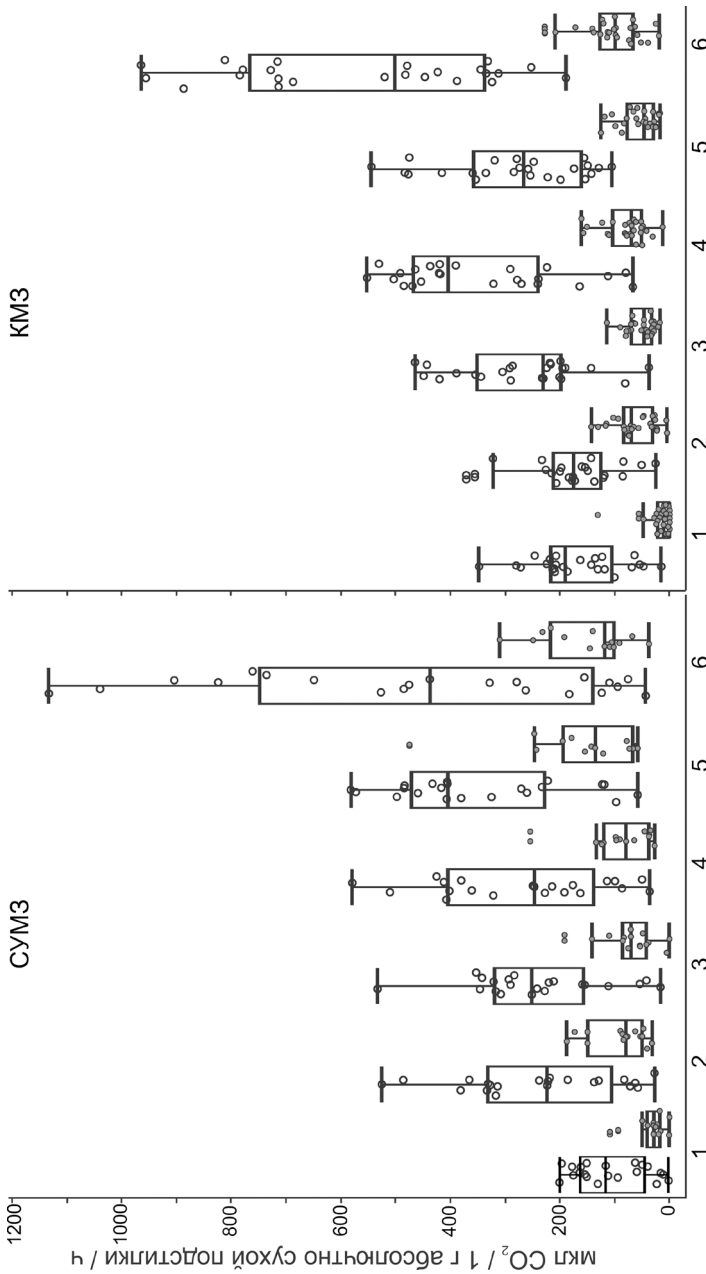


Рисунок 1. Интенсивность выделения CO<sub>2</sub> (ось ординат) при добавлении разных субстратов (ось абсцисс: 1 — вода, 2 — лимонная кислота, 3 — глицерин, 4 — маннитол, 5 — глутаминовая кислота, 6 — глюкоза) в образцы лесной подстилки с разных территорий; белые круги — образцы с чистых участков, серые — с загрязненных; линия — медиана, прямоугольник — верхний и нижний квартили.

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа интенсивности дыхания лесной подстилки из разных зон загрязнения и полигонов исследования после добавления разных субстратов

| Субстрат<br>для разложения | Источники изменчивости |             |                     |          |                                  |                  |
|----------------------------|------------------------|-------------|---------------------|----------|----------------------------------|------------------|
|                            | Полигон                |             | Зона<br>загрязнения |          | Полигон ×<br>Зона<br>загрязнения |                  |
|                            | <i>F</i> (1; 83)       | <i>p</i>    | <i>F</i> (1;83)     | <i>p</i> | <i>F</i> (1;83)                  | <i>p</i>         |
| Вода                       | 0.19                   | 0.66        | 78.18               | <0.001   | 9.83                             | <b>&lt;0.001</b> |
| Лимонная кислота           | 4.99                   | <b>0.03</b> | 52.99               | <0.001   | 0.81                             | 0.37             |
| Глицерин                   | 1.03                   | 0.31        | 110.03              | <0.001   | 1.32                             | 0.25             |
| Маннитол                   | 2.28                   | 0.13        | 93.51               | <0.001   | 0.88                             | 0.35             |
| Глутаминовая кислота       | 4.09                   | <b>0.05</b> | 88.18               | <0.001   | 1.91                             | 0.17             |
| Глюкоза                    | 2.27                   | 0.14        | 96.53               | <0.001   | 2.60                             | 0.11             |

для СУМЗ и  $F(1; 49) = 76.69, p = 0.001$  для КМЗ. Выявленные отличия (как по метаболическим профилям, так и по их  $\beta$ -разнообразию) обусловлены, прежде всего, сниженной биомассой микроорганизмов в загрязненной подстилке.

По результатам анализа независимых от микробной биомассы спектров потребления (т.е. по относительным величинам интенсивности дыхания) показано сходство метаболических профилей сообществ чистой и загрязненной территорий в окрестностях СУМЗ (рис. 2б;  $F(1; 34) = 1.28, p = 0.258$ ), тогда как для КМЗ выявлена слабая, но статистически значимая дифференциация чистой и загрязненной территорий по спектрам потребления субстратов:  $F(1; 49) = 4.34, p = 0.002$ . Наблюдаемые отличия на полигоне КМЗ обусловлены, прежде всего тем, что лимонная кислота угнетала дыхание в 50% образцов с чистой территории, но хорошо разлагалась в почве с загрязненных участков. Кроме того, образцы загрязненной зоны КМЗ отличала более высокая способность к разложению глутаминовой кислоты, тогда как на чистой территории интенсивнее по сравнению с другими субстратами разлагалась глюкоза и маннитол. Различий между уровнями  $\beta$ -разнообразия по относительной интенсивности дыхания в разных зонах загрязнения не выявлено ни на одном полигоне:  $F(1; 34) < 0.01, p = 0.987$  для СУМЗ и  $F(1; 49) = 1.09, p = 0.299$  для КМЗ.

По результатам анализа пространственной структуры, значения статистики Мантеля ( $rM$ ) между матрицами расстояний по метаболическим профилям и географических расстояний незначимы (при  $\alpha = 0.1$ ) на всех исследованных участках за исключением фоновой

зоны на полигоне КМЗ:  $rM_{фон} = -0.18, p = 0.93$  и  $rM_{загр} = 0.03, p = 0.37$  для СУМЗ;  $rM_{фон} = -0.09, p = 0.09$  и  $rM_{загр} = -0.10, p = 0.88$  для КМЗ. По результатам анализа коррелограмм, сходство метаболических профилей точек сбора убывает с увеличением класса расстояний между ними в фоновой зоне КМЗ (рис. 3), хотя все  $rM$  не отличались значимо от нуля. В фоновой зоне СУМЗ в первом классе расстояний был выявлен значимый  $rM$ , свидетельствующий о более высоком

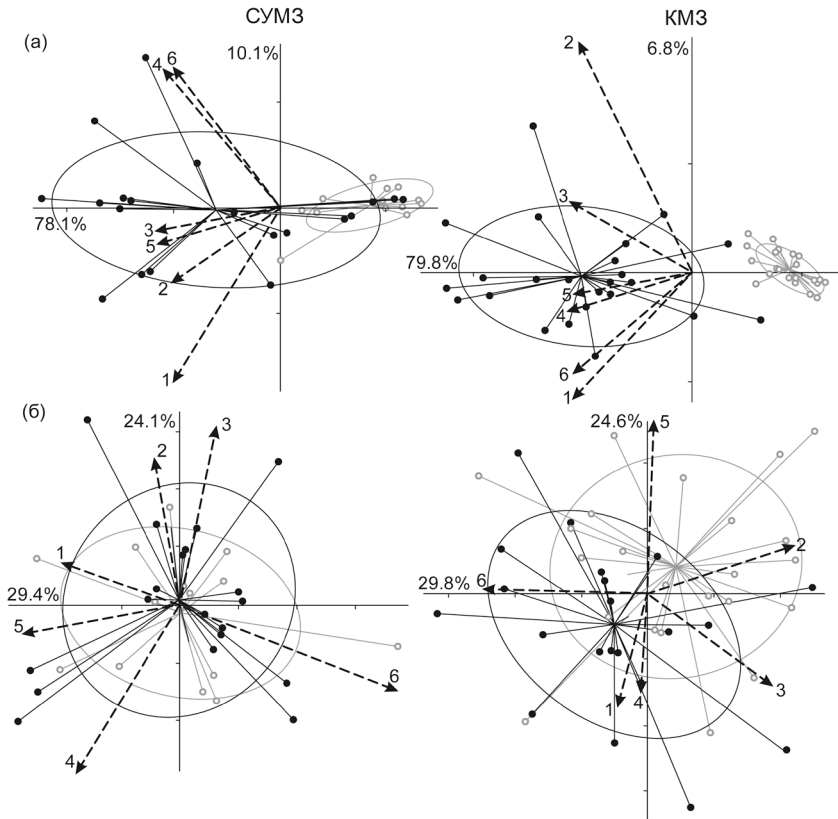


Рисунок 2. Результаты PCA спектров потребления субстратов по (а) абсолютной и (б) относительной интенсивности выделения  $CO_2$  из образцов лесной подстилки с фоновых (черные круги) и загрязненных (белые круги) участков; рядом с осями указаны проценты дисперсии, объясняемой главными компонентами; стрелки указывают направление увеличения интенсивности дыхания образцов после добавления соответствующего субстрата: 1 — вода, 2 — лимонная кислота, 3 — глицерин, 4 — маннитол, 5 — глутаминовая кислота, 6 — глюкоза.

сходстве метаболических профилей в подстилке близко расположенных точек сбора. Таким образом, в фоновых зонах обоих полигонов можно предполагать слабую горизонтальную структурированность функционального разнообразия почвенного микробиоценоза. Форма коррелограмм в загрязненных зонах свидетельствует об отсутствии автокорреляции функционального разнообразия подстилки в исследуемых масштабах.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают нашу первую рабочую гипотезу — для лесной подстилки с загрязненных территорий характерна пониженная интенсивность разложения всех субстратов — и согласуются с другими работами по оценке активности почвенной биоты на загрязненных территориях (Воробейчик, Пищулин, 2009; Сморгалов, Воробейчик, 2012; Frey et al., 2006; Gülser, Erdoğan, 2008). Однако вторая рабочая гипотеза, предполагающая качественные отличия в мета-

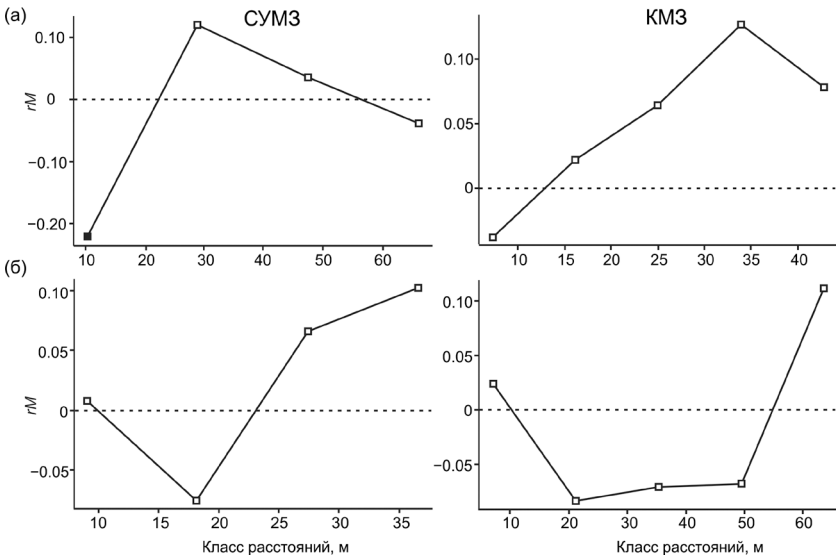


Рисунок 3. Коррелограммы расстояний между метаболическими профилями микробиоценозов лесной подстилки в пределах (а) фоновых и (б) загрязненных зон. Положительные (отрицательные) значения  $rM$  означают более (менее) выраженные отличия между метаболическими профилями пар микроплощадок, расположенных в пределах класса расстояний, по сравнению с их случайным распределением. Залитые маркеры обозначают статистически значимые величины  $rM$  ( $p < 0.05$ ).



большинством профилей микробсообществ загрязненной и фоновой зон, подтверждена только для полигона КМЗ. Эти отличия заключаются, главным образом, в угнетении дыхания образцов из фоновой зоны при 100 ммоль лимонной кислоты. Так как естественная кислотность подстилки березовых лесов (рН составляет  $6.75 \pm 0.15$ ; ср. знач.  $\pm$  станд. отклон.) ниже, чем в образцах из загрязненной зоны этого полигона ( $5.91 \pm 0.12$ ) и из елово-пихтовых лесов полигона СУМЗ ( $5.85 \pm 0.26$  и  $4.91 \pm 0.35$  для фоновых и загрязненных образцов соответственно), то такая реакция микробсообщества фоновой территории КМЗ на лимонную кислоту, вероятно, обусловлена его чувствительностью к снижению рН вызванному добавлением этого субстрата. Сходство метаболических профилей фоновых и загрязненных зон с одной стороны может свидетельствовать в пользу гипотезы функциональной избыточности компонентов сообществ («*insurance hypothesis*») (Звягинцев, 1987; Logez, 2000), согласно которой при нарушении экосистемы происходит замена одних структурных элементов другими, что позволяет сохранить общие функциональные параметры всей системы в определенных пределах. С другой стороны, использованная методика метаболического профилирования подразумевает измерение  $\text{CO}_2$ , выделяющегося преимущественно за счет разложения субстратов бактериями. При этом для сообществ бактерий на территориях, загрязненных тяжелыми металлами, было документировано высокое разнообразие (Grandlic et al., 2006; Hui et al., 2012), возможно, обусловленное их способностью к стремительной эволюции металлоустойчивости за счет горизонтального переноса генов.

Третья гипотеза, согласно которой пространственная структурированность функционального разнообразия микробсообщества подстилки должна быть более выражена в фоновых зонах, подтверждена только частично. Возможно, что для ее проверки требуется большее количество образцов, чем было включено в анализ. Вместе с тем, результаты теста Мантеля и коррелограммы соответствуют ранее полученным результатам, полученным для этих же образцов. Согласно им для фоновой территории вблизи СУМЗ характерна «плавная» смена филотипического состава сообществ почвенных грибов с расстоянием в пределах 30 м, тогда как загрязнение среды обуславливает четкую пятнистость сообществ почвенных грибов в масштабе 10 м (Mikryukov et al., 2015).

Авторы признательны д.б.н. Е.Л. Воробейчику (ИЭРиЖ УрО РАН) за обсуждение работы, И.Ю. Шпортко (УрФУ) и к.б.н. М.В. Модорову (ИЭРиЖ УрО РАН) за помощь в сборе материала. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект 13–04–01699), Программы развития ведущих научных школ (НШ-

2840.2014.4) и Программы фундаментальных исследований УрО РАН (проект 15–12–4–26).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробейчик Е.Л.* Изменение пространственной структуры деструкционного процесса в условиях атмосферного загрязнения лесных экосистем // Известия АН. Серия биологическая. 2002. № 3. С. 368–379.
- Воробейчик Е.Л.* Реакция лесной подстилки и ее связь с почвенной биотой при токсическом загрязнении // Лесоведение. 2003. № 2. С. 32–42.
- Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г.* Влияние деревьев на скорость деструкции целлюлозы в почвах в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2011. № 5. С. 597–610.
- Воробейчик Е.Л., Пищулин П.Г.* Влияние отдельных деревьев на рН и содержание тяжелых металлов в лесной подстилке в условиях промышленного загрязнения // Почвоведение. 2009. № 8. С. 927–939.
- Воробейчик Е.Л., Трубина М.Р., Хантемирова Е.В., Берман И.Е.* Многолетняя динамика лесной растительности в период сокращения выбросов медеплавильного завода // Экология. 2014. № 6. С. 448–458.
- Горленко М.В., Кожевни П.А.* Мультисубстратное тестирование природных микробных сообществ: Учебное пособие. М.: МАКС Пресс, 2005. 88 с.
- Звягинцев Д.Г.* Почва и микроорганизмы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 256 с.
- Золотарев М.П., Бельская Е.А.* Влияние техногенных и природных факторов на обилие беспозвоночных герпетобионтов // Евразийский энтомологический журнал. 2012. Т. 11, № 1. С. 19–28.
- Кайгородова С.Ю., Воробейчик Е.Л.* Трансформация некоторых свойств серых лесных почв под действием выбросов медеплавильного комбината // Экология. 1996. № 3. С. 187–193.
- Нестерков А.В., Воробейчик Е.Л.* Изменение структуры населения беспозвоночных-хортобионтов под действием выбросов медеплавильного завода // Экология. 2009. № 4. С. 303–313.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Влияние промышленного загрязнения тяжелыми металлами на дыхание лесной подстилки // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2012. Т. 37, № 5. С. 224–227.
- Сморкалов И.А., Воробейчик Е.Л.* Почвенное дыхание лесных экосистем в градиентах загрязнения среды выбросами медеплавильных заводов // Экология. 2011. № 6. С. 429–435.
- Трубина М.Р., Воробейчик Е.Л.* Сильное промышленное загрязнение увеличивает  $\beta$ -разнообразие растительных сообществ // Доклады Академии наук. 2012. Т. 442, № 1. С. 139–141.
- Anderson M.J.* A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecol. 2001. V. 26. № 1. P. 32–46.
- Banning N.C., Lalor B.M., Cookson W.R.* et al. Analysis of soil microbial community level physiological profiles in native and post-mining rehabilitation forest: Which substrates discriminate? // Applied Soil Ecology. 2012. V. 56. P. 27–34.
- Borcard D., Legendre P.* Is the Mantel correlogram powerful enough to be useful in ecological analysis? A simulation study // Ecology. 2012. V. 93. № 6. P. 1473–1481.

- Degens B.P., Harris J.A.* Development of a physiological approach to measuring the catabolic diversity of soil microbial communities // *Soil Biology & Biochemistry*. 1997. V. 29. № 9–10. P. 1309–1320.
- Degens B.P., Schipper L.A., Sparling G.P., Duncan L.C.* Is the microbial community in a soil with reduced catabolic diversity less resistant to stress or disturbance? // *Soil Biology & Biochemistry*. 2001. V. 33. № 9. P. 1143–1153.
- Frey B., Stemmer M., Widmer F.* et al. Microbial activity and community structure of a soil after heavy metal contamination in a model forest ecosystem // *Soil Biology and Biochemistry*. 2006. V. 38. № 7. P. 1745–1756.
- Grandlic C.J., Geib I., Pilon R., Sandrin T.R.* Lead pollution in a large, prairie-pothole lake (Rush Lake, WI, USA): Effects on abundance and community structure of indigenous sediment bacteria // *Environ. Pollut.* 2006. V. 144. № 1. P. 119–126.
- Gülser F., Erdoğan E.* The effects of heavy metal pollution on enzyme activities and basal soil respiration of roadside soils // *Environmental Monitoring and Assessment*. 2008. V. 145. № 1–3. P. 127–133.
- Hui N., Liu X.X., Kurola J.* et al. Lead (Pb) contamination alters richness and diversity of the fungal, but not the bacterial community in pine forest soil // *Boreal Environ. Res.* 2012. V. 17. № 1. P. 46–58.
- Legendre P., Legendre L.* Numerical Ecology. Amsterdam: Elsevier, 2012. 1006 p.
- Loreau M.* Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances // *Oikos*. 2000. V. 91. № 1. P. 3–17.
- Mikryukov V.S., Dulya O.V., Vorobeichik E.L.* Diversity and spatial structure of soil fungi and arbuscular mycorrhizal fungi in forest litter contaminated with copper smelter emissions // *Water, Air, Soil Pollut.* 2015. V. 226. № 114. P. 1–14.
- Murugan R., Koch H.J., Joergensen R.G.* Long-term influence of different tillage intensities on soil microbial biomass, residues and community structure at different depths // *Biology and Fertility of Soils*. 2014. V. 50. № 3. P. 487–498.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Foundation for Statistical Computing, 2015. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Schipper L.A., Degens B.P., Sparling G.P., Duncan L.C.* Changes in microbial heterotrophic diversity along five plant successional sequences // *Soil Biology and Biochemistry*. 2001. V. 33. № 15. P. 2093–2103.
- Sradnick A., Murugan R., Oltmanns M.* et al. Changes in functional diversity of the soil microbial community in a heterogeneous sandy soil after long-term fertilization with cattle manure and mineral fertilizer // *Applied Soil Ecology*. 2013. V. 63. P. 23–28.
- Stevenson B.A., Sparling G.P., Schipper L.A.* et al. Pasture and forest soil microbial communities show distinct patterns in their catabolic respiration responses at a landscape scale // *Soil Biology & Biochemistry*. 2004. V. 36. № 1. P. 49–55.
- Zak J.C., Willig M.R., Moorhead D.L., Wildman H.G.* Functional diversity of microbial communities: A quantitative approach // *Soil Biology & Biochemistry*. 1994. V. 26. № 9. P. 1101–1108.

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ УРО РАН

## ЭКОЛОГИЯ. ГЕНЕТИКА. ЭВОЛЮЦИЯ

Материалы Всероссийской конференции  
молодых ученых,  
посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского



Екатеринбург

ЮШККИ

2015

УДК 574 (061.3)

Э 40

**Экология. Генетика. Эволюция.** Материалы конф. молодых ученых, 13–17 апреля 2015 г. / ИЭРиЖ УрО РАН — Екатеринбург: Гощицкий, 2015 — 160 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 115-летию Н.В. Тимофеева-Ресовского «Экология. Генетика. Эволюция». Мероприятие проходило в Институте экологии растений и животных УрО РАН с 13 по 17 апреля 2015 г. Работы посвящены проблемам изучения биологического разнообразия на популяционном, видовом и экосистемном уровнях, этологии, анализу экологических закономерностей эволюции, поиску механизмов адаптации биологических систем к экстремальным условиям, а также популяционным аспектам экотоксикологии, радиобиологии и радиоэкологии.

В оформлении обложки использован рисунок Олега Цингера © Zinger, 1945

ISBN 978-5-98829-048-3

© Авторы, 2015

© ИЭРиЖ УрО РАН, 2015

© Оформление. Издательство «Гощицкий», 2015