

## ЭКОЛОГИЯ - ЭКОНОМИКА ПРИРОДЫ

© 2013 Ю.В. Симонов\*

**Ключевые слова:** логистика, микро- и мезофауна, минерализация и гумификация.

Предпринята попытка представить многофакторный процесс трансформации органического вещества почвы как биологическую логистическую сеть, состоящую из потоков вещества и энергии, а также препятствий этим потокам.

Стабильность природных экосистем в значительной мере зависит от функционирования их деструкционного блока, замыкающего биологический круговорот. Организмы, обеспечивающие работу деструкционного блока, очень разнообразны и многочисленны. Это разные группы бактерий, актиномицеты, грибы, всевозможные группы беспозвоночных, в числе которых коловратки, нематоды, энхитреиды и дождевые черви, личинки насекомых, микроартроподы (клещи, коллемболы, двухвостки) и др. Все отчасти дополняют, отчасти дублируют функции друг друга, что является важным фактором надежности этого блока экосистемы.

Поток вещества и энергии через детритную цепь разительно похож на логистическую цепь, которая связывает, организует, контролирует, координирует и оптимизирует все звенья этой цепи. В детритной цепи все указанные выше группы организмов - это средства, выражаясь языком экономистов, достижения стратегических целей путем координации потоковых процессов и межфункциональной интеграции для преодоления причин, препятствующих этой организации<sup>1</sup>.

Логистическая цепь представляет собой линейно-функциональное множество логистических посредников, непосредственно участвующих в осуществлении логистического потока, начиная с отчуждения ресурсов окружающей среды вплоть до реализации конечной продукции.

Логистическая цепь уточняет ролевую установку для каждого логистического звена с учетом его статуса и специфики.

**Поток.** Источником гумуса являются органические остатки высших растений, микроорганизмов и животных, обитающих в по-

чве. Остатки зеленых растений поступают в почву в виде наземного опада и отмершей корневой системы растений. Количество органического вещества, поступающего в почву, разное и зависит от почвенно-растительной зоны, склада, возраста и густоты насаждений, а также от степени развития травянистого укрытия.

Наиболее существенный источник почвенной органики - растительность.

Основными параметрами потока являются его начальный и конечный пункты (органическое вещество мортмассы и гумусовые вещества), расположение пути (минерализация или гумификация), длина пути потока (место и время образования фульво- или гуминовых кислот), скорость и время движения в пути (скорость деструкции органического вещества), промежуточные пункты движения потока (зависимость процесса деструкции от структуры сообщества почвообитающих организмов), интенсивность потока (влияние на процессы минерализации и гумификации абиотических факторов, а также режим поступления свежей порции опада).

**Логистическая цепь и логистические звенья.** Поток вещества и энергии в детритной цепи начинается с органического вещества мертвых растительных (и не только) остатков. Запускает этот поток зимогенная микрофлора, которая затем уступает место автотонной<sup>2</sup>.

Участие тех или иных микроорганизмов в разложении опада определяется их физиологией, и главным образом, активностью ферментативного аппарата.

Способность разлагать полимерные соединения свойственна грибам и актиномицетам, в меньшей степени - бактериям<sup>3</sup>. Однако

\* Симонов Юрий Владимирович, кандидат биологических наук, доцент Самарского государственного экономического университета. E-mail: yuriiisimonov@bk.ru.

бактерии играют большую роль в разложении органических веществ в кишечниках и экскрементах<sup>4</sup>. Распад и ресинтез органических соединений связан с микробной плазмой, которая поступает в почву не сразу после гибели бактерий, а сначала усваивается микроартроподами и лишь после этого в преобразованном виде возвращается в почву и принимает участие в формировании гумусовых веществ<sup>5</sup>.

Живые бактерии способны не только образовывать гумусовые вещества, но и участвовать в их разложении. Несомненно, что направления и темпы процесса разложения и накопления гумуса во многом зависят от количества бактерий в подстилке, от уровня их продуктивности и скорости оборачиваемости бактериальной массы, от функционирования зоомикробных сообществ<sup>6</sup>.

Доминирующей формой бактерий в начале деструкционных процессов и на протяжении 2 месяцев были представители рода *Pseudomonas*. Среди них были отмечены как флюоресцирующие, выделяющие пигмент в среду, так и бесцветные - типа *Flavobacterium*. Представители данных родов используют азот легкодоступных соединений.

Количество псевдомонад и их разнообразие постепенно убывает, начинают появляться актиномицеты. В этот срок также отмечена резкая вспышка численности нокардий, родококков и коринеподобных бактерий, среди которых много пигментных форм. Обнаруживаются представители родов *Rhodococcus* и *Curtobacterium*.

Через 6 месяцев численность микроорганизмов падает на 2 порядка и полностью меняется качественный состав. Псевдомонады почти полностью исчезают, их количество не превышает 1-2% от общего числа бактерий. На данном этапе деструкции доминирующей формой становится род *Nocardia*, представленный пигментными формами - розовыми, кремовыми и желтыми, использующими наиболее устойчивые соединения - углеводороды, лигнин и гумусовые вещества. Обнаруживаются, хотя и в незначительных количествах, коринеподобные бактерии с желтой пигментацией<sup>7</sup>.

Микромицеты по сравнению с бактериями обладают более мощным ферментативным аппаратом, большим разнообразием фи-

зиологических функций, большей эффективностью использования различных субстратов<sup>8</sup>. У микроскопических грибов экономический коэффициент использования субстрата может достигать 60%<sup>9</sup>. Они отличаются высокой целлюлозолитической и пектинолитической активностью мирчинк моно<sup>10</sup>. Высокая пектинолитическая активность обнаружена у некоторых эпифитных грибов, главным образом *Aureobasidium pullulans* и видов рода *Cladosporium*. Пектинолитические грибы занимают значительное место среди типичных представителей лесной подстилки - это виды родов *Cladosporium*, *Alternaria*, *Aposphaeria*, *Penicillium*, фитопатогенные грибы родов *Fusarium*, *Verticillium*, *Botrytis cinerea*, *Sclerotinia sclerotiorum*. Они являются первичными колонизаторами свежего опада<sup>11</sup>.

Микромицеты, существующие на границе подстилки с почвой и в самой почве, способны окислять фенольные соединения, играя определенную роль в процессах гумификации органического вещества, поступающего из верхних слоев подстилки<sup>12</sup>.

Взаимоотношения между микроартроподами и микромицетами очень сложны. Взаимозависимость этих групп проявляется в трофических цепях питания, усилении скорости процесса разложения и глубины преобразования органического вещества при совокупном воздействии их ферментативных систем, в регуляции численности и скорости развития каждой из этих групп биодеструкторов<sup>13</sup>.

Л.К. Паниной было выдвинуто предположение о том, что меланиногенез у микроскопических грибов является не просто специфической реакцией на действие отдельных повреждающих клетки агентов, но составляет одну из основных адаптивных неспецифических реакций микромицетов, обеспечивающих устойчивость грибных клеток в состоянии стресса (выедание, например)<sup>14</sup>.

Видовое разнообразие коллембол и орибатид, относящихся к разным жизненным формам, различающихся по пищевой специализации, предполагало широкий спектр взаимосвязей с гифомицетами.

Трехкратный мезоскопический анализ образцов экспериментальной подстилки позволил нам выделить около 50 культур грибов, принадлежащих к 13 родам, в основном класса *Hyphomycetes*, подотдела *Deuteromycotina*<sup>15</sup>.

Комплекс почвенных беспозвоночных включает разные функционально-ценотические группы, различающиеся как по способу питания, освоения пищи, так и по форме деятельности<sup>16</sup>.

Наиболее характерной частью почвенного комплекса являются сапрофаги. На их долю приходится основная масса почвенных животных. Биогеоценотическая роль сапрофильного комплекса состоит как в непосредственном, биохимическом и физическом воздействии на органические остатки, так и в стимуляции деятельности сапрофитного комплекса<sup>17</sup>.

На основе собственного материала и данных мировой литературы Б.Р. Стригановой проведен подробный анализ питания сапрофагов и раскрыты основные особенности детритных пищевых цепей в почве. Комплекс почвообитающих сапрофагов неоднороден по характеру питания входящих в его состав животных. В нем выделяются трофические группировки: фитосапрофаги, микробофаги (микрофитофаги), детритофаги<sup>18</sup>.

Среди беспозвоночных почвы, потребляющих энергию разлагающихся органических остатков, М.С. Гиляров выделил такие экологические группы, как сапрофаги (детритофаги), микофаги, копрофаги. В почве много видов со смешанным типом питания - миксофагов<sup>19</sup>.

Детритная пищевая цепь почвенного яруса экосистемы играет огромную роль в потоке энергии. Согласно многочисленным литературным данным, доля потребляемой первичной продукции фитофагами изменяется в зависимости от биоклиматических условий в пределах 2-30% в различных экосистемах. Таким образом, основная масса первичной продукции (98-70%) при отмирании растений поступает в детритный цикл разложения и наряду с продуктами метаболизма, трупами фитофагов и хищников служит источником энергии и элементов минерального питания животным-сапрофагам и микроорганизмам.

Таким образом, дифференциация трофических режимов, пищевая специализация и сочетание разных способов освоения пищевого субстрата способствуют снижению конкуренции за пищевые ресурсы, с одной стороны, и более полному их вовлечению в биологический круговорот - с другой.

Очевидно, указанные факторы имеют приспособительный характер и играют существенную роль в освоении и разграничении микробиотопов, а также способствуют селективному изменению микрофлоры, колонизирующей разлагающийся опад<sup>20</sup>.

**Логистическая функция и логистическая операция.** Зимогенная микрофлора начинает процесс деструкции еще на мертвых растительных остатках, находящихся вне почвы. Автохтонная микрофлора - собственно почвенная - приступает в минерализации растительных остатков, попавших на почву или в почву.

Фитосапрофаги утилизируют непосредственно отмершие ткани сосудистых растений. Эти животные способны использовать клетчатку, сапробиотических нематод, гемицеллюлозы, пектины. Наиболее активными разрушителями листового опада являются диплоподы, мокрицы, наземные моллюски, некоторые виды дождевых червей и коллембол, личинки типулид и бибионид. В переваривании грубой растительной пищи у этих форм активную роль играют кишечные симбионты - бактерии, грибы и простейшие - хотя сами животные имеют собственный фермент - целлюлазу. Такие почвообитающие организмы получили название карболиберантов, или минерализаторов<sup>21</sup>.

Детритофаги потребляют растительные и животные остатки, утратившие исходную структуру и перемешанные с почвой. Эта группа включает дождевых червей, энхитреид, орибатид, личинок некоторых видов жуков и двукрылых, диплопод семейства Polyzoniida, некоторых коллембол. Эта группа получила название нитролиберантов, или гумификаторов.

Микробофаги (микрофитофаги или прогумусообразователи) - это потребители бактериальных пленок, микромицетов, почвенных водорослей. К ним относятся многие виды панцирных и тироглифодных клещей, энхитреид, нематод, коллембол, простейших. Животные отличаются наличием специальных энзимов, расщепляющих оболочки и включения грибных клеток<sup>22</sup>. В этой группе имеются потребители почвенных водорослей - альгофаги, как разновидность фитофагов, но в основном потребление водорослей комбинируется с бактерио- и микофагией. Совмес-

тная встречаемость беспозвоночных и водорослевых группировок имеет большое значение в формировании пионерных сообществ в развивающихся почвах<sup>23</sup>. При выветривании горных пород на рыхлых продуктах их разрушения в первую очередь поселяются водоросли, лишайники и беспозвоночные - альгофаги (микроартроподы). Экскременты животных составляют основу органической фракции первичных почв. Водоросли, имеющие водоудерживающую способность, создают среду, благоприятную для поселения микроорганизмов. Мы эту группу называем регуляторами численности микроорганизмов, а значит, и процессов минерализации и гумификации.

**Логистическая система.** Это комплекс элементов-биоагентов деструкции, состоящих в определенных отношениях и связях между собой и образующих некую целостность, ориентированную на управление потоками.

Сообщество почвообразователей должно сочетать в себе все звенья сложного физико-химического процесса деструкции, состоящего из динамично сбалансированных процессов минерализации и гумификации органического вещества.

Сложность структуры сообщества почвообразователей создает условия оптимального сочетания данных процессов, удовлетворяющих как сиюминутные потребности растений в минеральных веществах, так и создающих долгосрочную агрономическую ценность почвы за счет образования гумуса.

Сложная структура сообщества почвообитающих организмов образует непрерывный природный конвейер трансформации органического вещества, предусматривая взаимозаменяемость функциональных звеньев.

Многообразное население лесных подстилок - мощный регулятор процессов биологического круговорота, обеспечивающий многие черты почвообразовательных процессов в лесных экосистемах. Это система с большим запасом прочности, с множественными механизмами обеспечения функций.

Серьезные нарушения лесных и иных природных экосистем через рекреацию, усиленный выпас, частичное уничтожение подстилки, загрязнение органическими отходами и так далее заставляет аборигенную фауну почв в лесах сменяться типично антропо-

генными группировками (новый биоценоз формируется из окружающих биоценозов). Через сложную цепь зависимостей все это отражается на течении процессов гумификации, на плодородии почв и общем ходе биологического круговорота<sup>24</sup>.

Антропогенное расшатывание систем начинается с нарушения структуры и обеднения группировок микроорганизмов, сапрофитов, что влечет за собой изменения темпов и масштабов процессов деструкции и гумификации<sup>25</sup>. Дальнейшие сбои этих процессов могут сделать начавшиеся нарушения необратимыми. Очевидно, что и при рекультивационных и восстановительных мероприятиях нужно обращать особое внимание на развитие комплекса регуляторов-деструкторов<sup>26</sup>.

Таким образом, поступающие в почву органические остатки подвергаются различным биохимическим и физико-химическим превращениям, в результате которых большая часть органического вещества окисляется до конечных продуктов, преимущественно CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O и простых солей (минерализация), а меньшая, пройдя сложные превращения, называемые в совокупности гумификацией, включается в состав специфических гумусовых веществ почвы. Этот конечный продукт всей этой "биологической" цепи теснейшим образом связан со всеми агентами, осуществляющими реализацию стратегии трансформации органического вещества, которые постоянно преодолевают абиотические причины, пытающиеся нарушить стройность и эффективность природной логистической цепи.

<sup>1</sup> Карпова Н.П. Инфраструктура логистических процессов // Вестник Самарского государственного экономического университета. 2011. □ 3 (77). С. 26-29.

<sup>2</sup> Мишустин Е.Н., Тимофеева А.Г. Смена микрофлоры при процессе разложения органических остатков в связи с развитием в почве *Vas. musoides* // Микробиология. 1944. Т. 13. □ 6. С. 272-284.

<sup>3</sup> Eklund E., Gyllenberg H.G. Bacteria // Biology of plant litter decomposition / ED. C.H. Dickson, G.Y.F. Pungh. London; N.Y., 1974. □ 2. P. 245-268.

<sup>4</sup> Козловская Л.С. Отношения некоторых коллембол с микроорганизмами // Болотно-лесные системы Карелии и их динамика. Л., 1980. С. 124-134; *Ее же*. Взаимоотношения почвенных беспозвоночных с макро- и микромикетами // Микориз-

ные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 31-36; *Ее же*. Почвенная фауна и биологическая активность почв осушенных и рекультивированных торфяников. М., 1980; *Ее же*. Биохимические изменения растительных остатков под воздействием мезофауны // Проблемы почвенной зоологии. Кн. 1. Ашхабад, 1984. С. 142.

<sup>5</sup> *Аристовская Т.В.* Микробиология процессов почвообразования. Л., 1980.

<sup>6</sup> *Бызов Б.А.* Зоомикробные взаимодействия в почве. М., 2005.

<sup>7</sup> *Симонов Ю.В., Добровольская Т.Г.* Воздействие коллембол и орибатид на бактериальные клетки разлагающегося опада // Экология. 1994. □ 5. С. 46-51.

<sup>8</sup> *Борисова В.Н.* Сукцессии гифомицетов лесной подстилки в мелиоративных насаждениях // Микробные сообщества и их функционирование в почве. Киев, 1981. С. 184-186.

<sup>9</sup> Влияние дождевых червей на модификацию популяции микроорганизмов и активность ферментов в почве / Н.П. Битюцкий [и др.] // Почвоведение. 2005. □ 1. С. 82-91.

<sup>10</sup> *Симонов Ю.В., Добровольская Т.Г.* Указ. соч.; *Симонов Ю.В.* Зависимость процесса трансформации органического вещества от структуры населения коллембол растительного опада // Биоразнообразие почвенных животных. М., 1999. С. 76-78.

<sup>11</sup> *Борисова В.Н.* Указ. соч.

<sup>12</sup> См.: *Звягинцев Д.Г., Паников Н.С.* Материальный баланс жизнедеятельности беспозвоночных и их роль в трансформации органических веществ в почве // Проблемы почвенной зоологии: материалы IX Всесоюз. совещания. Тбилиси, 1987. С. 110-111; *Мирчинк Т.Г.* Почвенная микология: учебник. М., 1988.

<sup>13</sup> *Звягинцев Д.Г., Паников Н.С.* Указ. соч.

<sup>14</sup> *Панина Л.К.* Модель образования пространственно-временных периодических структур в колониях мицелиальных грибов // Журн. общ. биол. 2000. Т. 61. □ 4. С. 400-411.

<sup>15</sup> См.: *Симонов Ю.В., Борисова В.Н.* Экспериментальный анализ взаимоотношения микроартропод с гифомицетами лесной подстилки // Экология микроартропод лесных почв. М., 1988.

С. 115-122; *Ainsworth G.C.* Dictionary of the fungi. Sixth edition Commonwealth Mycological Institute. Kew (Surrey), 1971.

<sup>16</sup> *Симонов Ю.В., Добровольская Т.Г.* Указ. соч.

<sup>17</sup> *Симонов Ю.В.* Сравнительная характеристика деятельности микроартропод и микроорганизмов в процессе гумификации лесного опада // Экология. 1989. □ 4. С. 28-33.

<sup>18</sup> *Стриганова Б.Р.* Питание почвенных сапрофагов. М., 1980.

<sup>19</sup> *Гиляров М.С., Криволицкий Д.А.* Жизнь в почве М., 1985.

<sup>20</sup> См.: *Симонов Ю.В., Борисова В.Н.* Указ. соч.; *Симонов Ю.В., Добровольская Т.Г.* Указ. соч.

<sup>21</sup> См.: *Козловская Л.С.* Биохимические изменения...; *Стриганова Б.Р.* Указ. соч.

<sup>22</sup> См.: *Anderson J.M.* Food web functioning and ecosystems processes: problems and perception of scaling // Invertebrates as Webmasters in Ecosystems. CABI Publishing, 2000. P. 3-24; *Berthet P.* L'-activite des Oribatider d'une chenat // Mem. Inst. Roy. Sci. Nat. Belg., 1964. □ 152. P. 1-152.

<sup>23</sup> См.: Трансформация органического вещества почвы сообществом микроартропод в Западно-Сибирской северной тайге / В.Г. Мордкович [и др.] // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. □ 1. С. 95-101; *Стебаев И.В.* Зоомикробиологические комплексы в биогеоценозах (основные итоги и перспективы изучения) // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. М., 1984. С. 40-53.

<sup>24</sup> См.: *Симонов Ю.В.* Экспериментальный анализ взаимоотношений микроартропод и крупных беспозвоночных в процессе разложения листовного опада // Материалы Всесоюз. науч.-метод. совещ. зоологов педвузов. Махачкала, 1990. Ч. 1. С. 246-247; *Симонов Ю.В.* Зависимость процесса трансформации...

<sup>25</sup> См.: *Симонов Ю.В., Борисова В.Н.* Указ. соч.; *Симонов Ю.В., Добровольская Т.Г.* Указ. соч.; *Чернова Н.М., Кузнецова Н.А., Симонов Ю.В.* Ценотическая организация и функции населения микроартропод лесной подстилки // Механизмы биотической деструкции органического вещества в почве. М., 1989. С. 5-33.

<sup>26</sup> *Чернова Н.М., Кузнецова Н.А., Симонов Ю.В.* Указ. соч.

Поступила в редакцию 26.04.2013 г.