

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия

Товарищество научных изданий КМК

Москва ♦ 2011

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова
МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
Факультет почвоведения, Биологический факультет

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2011

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия / Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов (отв. ред.). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2011. 273 с.

В коллективной монографии изложены материалы и результаты многолетних исследований роли и значения почв в формировании и сохранении биологического разнообразия, выполненные сотрудниками лаборатории изучения экологических функций почв ИПЭЭ им. А.Н. Северцова с участием сотрудников факультета почвоведения и биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова. Основная цель монографии — обратить внимание специалистов на ту ключевую роль, которую играют почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия Земли. Обсуждаются общие теоретические вопросы биоразнообразия микроорганизмов, растений и животных, связанные с разнообразием почв и их свойств. Обращается внимание на недостаточную репрезентативность сети особо охраняемых природных территорий России, не отражающей разнообразие почв и связанного с ними биологического разнообразия.

Авторы:

Г.В. Добровольский, И.Ю. Чернов, А.А. Бобров, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак,
В.Г. Олимпченко, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев, В.А. Терехова, Т.А. Соколова,
В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова, О.В. Чернова

Ответственные редакторы:

академик РАН Г.В. Добровольский
член-корреспондент РАН И.Ю. Чернов

Рецензенты:

доктор биологических наук В.М. Алифанов
член-корреспондент РАН Б.Р. Стриганова

Содержание

Предисловие	5
Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле. <i>Г.В. Добровольский</i>	7
Общие вопросы биоразнообразия почв. <i>И.Ю. Чернов, А.А. Бобров</i>	16
Биоразнообразии и теоретические проблемы систематики микроорганизмов ...	17
Проблемы изучения разнообразия почвенных животных	19
Почва и микробное разнообразие. <i>И.Ю. Чернов, Т.Г. Добровольская, Л.В. Лысак</i>	22
Биоразнообразие почвы, как особого биогеоценологического яруса: сравнительный анализ изменения микробного разнообразия по вертикальной структуре биогеоценоза	22
Общие закономерности распределения микробных сообществ по биогеоценологическим ярусам	34
Изменения биоразнообразия почв в широтно-зональном ряду: история и современное состояние вопроса	36
Вертикально-ярусная организация микробных сообществ и адаптивные комплексы микроорганизмов.....	40
Широтно-зональные и пространственно-сукцессионные тренды микробного разнообразия почв (на примере дрожжевых грибов)	48
Структурно-функциональное разнообразие почвенных микробных сообществ различных природных зон.....	54
О перспективах экологической оценки бактериального разнообразия почв: эволюция подходов и методов	65
Роль почвы в формировании и сохранении разнообразия растений. <i>В.Г. Онипченко</i>	86
Связь между распространением отдельных видов растений и свойствами почв на внутриценологическом уровне	86
Почва как хранилище банка диаспор растений.....	107
Опосредованные почвой механизмы поддержания биоразнообразия	118
Почвенная неоднородность — механизм сосуществования разных видов.....	131
Влияние богатства почвы на горизонтальную и вертикальную структуру растительных сообществ.....	143

Почва как среда обитания животных.

<i>А.А. Бобров, К.Б. Гонгальский, А.С. Зайцев</i>	156
Почвенные факторы и их влияние на почвенную фауну	156
Размерные и функциональные группы почвообитающих животных и их роль в почве	157
Разнообразие типов питания у почвенных животных	165
Адаптации к почвенным условиям как фактор биологического разнообразия	167
Пространственная неоднородность размещения почвенных животных, как фактор, определяющий почвенное биоразнообразие	170
Экологическая неоднородность почвенных условий	171
Геохимическая неоднородность почвенного покрова как фактор, определяющий разнообразие почвенных животных	175
Размерные уровни пространственной неоднородности	176
Внутренние ресурсы почвы при восстановлении сообществ почвенных животных при нарушениях	187

Биодиагностика качества почв, состояния почвенных экосистем

и их антропогенных изменений. <i>В.А. Терехова</i>	191
Современная трактовка некоторых понятий в сфере биотического контроля ..	193
Основные подходы к биологической оценке почв соответственно разнообразию их экологических функций	195
Индикационная значимость биоты на разных уровнях организации	198
Биоиндикация почв	201
Биотестирование экологической токсичности почв	207

Взаимное влияние химических свойств почв и состава и функционирования биоты в связи с проблемой сохранения биологического

разнообразия. <i>Т.А. Соколова, В.Г. Терехин, Е.В. Шмарикова</i>	214
Взаимное влияние и взаимные связи между кислотно-основными свойствами почв и составом и функционированием биоты в подзолистой зоне	216
Взаимное влияние и взаимные связи между составом и функционированием биоты и химическими характеристиками почв полупустынной зоны	230
Заключение	234

Сохранение почв на охраняемых территориях как необходимое условие поддержания биоразнообразия. *О.В. Чернова*

.....	237
-------	-----

Заключение	245
-------------------------	-----

Литература	247
-------------------------	-----

Предисловие

Во второй половине XX века и особенно на рубеже XX и XXI веков человечество столкнулось с новым в его истории явлением: в результате бесконтрольного и все возрастающего использования природных ресурсов и нарушения естественно-сложившегося устойчивого функционирования биосфере возникла угроза развития глобального экологического кризиса. Одним из последствий этого процесса стало быстрое исчезновение тысяч видов животных и растений, созданных природой за многие миллионы лет эволюции жизни и во многом определявших устойчивый баланс природных процессов в биосфере, ее «несущую способность».

Все большее внимание ученых и широкой общественности стала привлекать проблема сохранения разнообразия жизни на Земле. На состоявшейся в 1992 г. в Рио-де-Жанейро Конференции Организации объединенных наций по окружающей среде и развитию была принята специальная «Конвенция о биологическом разнообразии» и сформулированы задачи по ее реализации. В Конвенции было подчеркнуто, что сохранение биологического разнообразия является общей и очень актуальной задачей всего человечества.

С точки зрения почвоведения очень важной представляется формулировка в Конвенции вопроса о том, что «...основным условием сохранения биологического разнообразия является сохранение *in situ* экосистем и естественных мест обитания, поддержание и восстановление жизнеспособных популяций видов в их естественных условиях».

Не менее важно и определение понятия «экосистема». В конвенции оно дается в следующем виде: «Экосистема означает динамичный комплекс сообществ растений, животных и микроорганизмов, а также их неживой окружающей среды, взаимодействующих как единое функциональное тело». Нет нужды доказывать, что эти понятия экосистем и естественных мест обитания живых существ в полной мере соответствуют понятию о почвах, как естественной среде обитания животных, растений и микроорганизмов.

Более того, по мере развития почвоведения как естественно-исторической науки становится все более очевидным, что почвы являются уникальной средой обитания и жизнедеятельности самых разнообразных форм земной жизни — от микроорганизмов до высших растений и позвоночных животных. По данным биологов-генетиков именно в почвах обитает 92% ныне известных генетических видов животных и растений, а общая биомасса растений и животных, связанных с почвенным покровом Земли составляет 99,8% всей биомассы планеты Земля.

Выдающимися отечественными учеными показано, что между почвами и населяющими их сообществами живых организмов существует теснейшая связь и взаимозависимость, что каждому типу и виду почв свойственны только им присущие виды сообществ растений и микроорганизмов, животных. Отсюда следует, что проблему сохранения биоразнообразия невозможно решить, не сохраняя разнообразие почв. Не-

смотря на очевидность этого положения, оно далеко еще не воспринято в должной мере государственными ведомствами, ответственными за состояние и охрану почв, в том числе на особо охраняемых территориях (заповедники, заказники и пр.).

По мнению президента Российской академии наук Ю.С. Осипова проблема сохранения биологического разнообразия является «...одной из актуальных проблем современности... От решения этой задачи во многом зависит устойчивость биосферы Земли в целом и благополучие человеческого общества» (Вестник РАН, 2000, № 10, стр. 879).

К сожалению, выполнение задач по сохранению биологического разнообразия, как во всем мире, так и в России не осуществляется должным образом. Через 10 с лишним лет после принятия в 1992 г. Конвенции о сохранении биологического разнообразия положение в этом деле не улучшилось. В итоговом докладе о выполнении Конвенции в 2005 г. признается, что утрата природных экосистем и биоразнообразия продолжается высокими темпами и приобрела глобальные масштабы.

Учитывая важность сохранения биологического разнообразия, Президиум Российской академии наук принял в 2003 г. особую Программу «Научные основы сохранения биоразнообразия России», которая вошла в «Программу фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2008–2012 годы», утвержденную распоряжением Правительства Российской Федерации 27 февраля 2008 г. за № 233-р. Координатором исследований по проблеме сохранения биоразнообразия является Институт проблем экологии и эволюции РАН имени А.Н. Северцова.

В предлагаемой читателю коллективной монографии изложены материалы и результаты многолетних исследований роли и значения почв в формировании и сохранении биологического разнообразия, выполненные сотрудниками «Лаборатории изучения экологических функций почв» Института им. А.Н. Северцова с участием сотрудников факультета почвоведения и биологического факультета Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Результаты проведенных исследований расширяют значения о закономерностях связей между разными почвами, как средой обитания и жизнедеятельности растений, животных и микроорганизмов, а также их сообществами на разных уровнях организации.

В монографии обсуждаются общие теоретические вопросы биоразнообразия, связанные с разнообразием почв и их свойств, анализируется современное состояние знаний о роли и значении почв в становлении и эволюции жизни на Земле. Обращается внимание на недостаточную репрезентативность сети особо охраняемых природных территорий России, не отражающей разнообразие почв и связанного с ними биологического разнообразия.

Академик Г.В. Добровольский

Роль и значение почв в становлении и эволюции жизни на Земле

Г.В. Добровольский

Вопрос о роли почвы в становлении и эволюции жизни на Земле непосредственно связан с общей проблемой происхождения и развития жизни. Эта проблема издавна интересовала людей и в наше время остается одной из самых дискуссионных проблем естествознания.

Существует две полярно противоположные точки зрения на происхождение жизни. Сторонники одной из них утверждают, что жизнь во вселенной была всегда и что каждая из ее форм порождается лишь другой формой. Эту точку зрения часто называют принципом Реди, по имени итальянского естествоиспытателя, провозгласившего, что «все живое — только от живого». Согласно этой же точке зрения жизнь на Земле появилась извне в составе космической пыли, метеоритов или других небесных тел, упавших на Землю. Это так называемая гипотеза «панспермии».

Сторонники другой точки зрения допускают возможность зарождения самых примитивных форм жизни (протобионты) из неживых веществ неорганической природы.

Надо сказать, что обе точки зрения на происхождение жизни на Земле не только продолжают существовать в наше время, но и пополняются новыми доказательствами и обоснованиями, опирающимися на результаты новейших экспериментальных исследований.

В пользу первой точки зрения (панспермия) говорят материалы развернувшихся в конце 90-х годов XX в. обширных исследований по бактериальной палеонтологии. Речь идет в первую очередь о выявлении в составе десятков метеоритов, особенно так называемых хондритов (каменных метеоритов) литифицированных остатков разных видов цианобактерий, близких по морфологии к современным их формам. Существенный вклад в их изучение внесен А.Ю. Розановым (Розанов, Заварзин, 1997; Розанов, 2000; Розанов и др., 2002).

По мнению А.Ю. Розанова, «Принципиальное морфологическое единство земных микробных организмов — как современных, так и древних — с псевдоморфозами по микроорганизмам из углистых метеоритов дают основание для утверждений о единстве микробиологического мира Земли и космических объектов» (Розанов и др., 2002, с. 146).

Объективности ради следует все же упомянуть, что достоверность присутствия в метеоритах остатков бактерий оспаривается некоторыми учеными, утверждающими, что морфологически углеродистые выделения в хондритах имеют абиотическую природу (Маракушев, 2000).

Все же поиск доказательств наличия остатков жизни в пришельцах из Космоса продолжает привлекать внимание отечественных и иностранных ученых, и исследования в этом направлении продолжают.

Ведь ежедневно на Землю выпадает от 100 до 1000 т космических веществ в виде пыли и метеоритов, в которых и находят силитизированные бактериоподобные формы жизни.

Одновременно с поисками жизни в посланцах Космоса все более активно разворачиваются исследования возможностей абиогенного возникновения первоначальных форм (протобионтов) жизни на Земле.

Еще в 1924 г. А.И. Опарин разработал гипотезу возникновения жизни на Земле в результате естественной эволюции углеродистых соединений. Согласно этой гипотезе допускалось, что возникавшие в «первичном бульоне» белковоподобные соединения объединялись в коацерватные капли — обособленные коллоидные частицы, плавающие в водном растворе. Некоторые из этих коацерватных белковых капель приобретали каталитическую биохимическую активность и обменную способность с веществами окружающего раствора, а в процессе дальнейшей эволюции распадались на «дочерние капли», что было как бы зачатком их размножения. Так рисовался прообраз живых абиогенно возникавших клеток (Опарин, 1957).

Надо сказать, что гипотеза Опарина получила широкую известность среди ученых многих стран. Она побудила к разворачиванию экспериментальных исследований возможностей абиогенного синтеза. И действительно, многочисленными опытами, проведенными учеными разных стран во второй половине XX века, была доказана возможность синтеза ряда аминокислот при пропускании электрического разряда через смесь газов, близкую по составу к первичной земной атмосфере. В других опытах были абиогенно синтезированы некоторые компоненты нуклеиновых кислот и белковых соединений.

В самое последнее время А.С. Спирин, крупнейший специалист в изучении белковых соединений, выдвинул гипотезу, согласно которой «...все начиналось вовсе не с белков, а с РНК». Именно «... на основе мира РНК должно происходить становление механизмов биосинтеза белка, появление разнообразных белков с наследуемой структурой и свойствами, компартиментализация систем биосинтеза белка и белковых наборов, возможно, в форме коацерватов и эволюция последних в клеточные структуры — живые клетки» (Спирин, 2001, с. 326).

Так постепенно ученые все глубже проникают в механизм возможного абиогенного синтеза зачатков жизни на Земле, хотя и признают, что еще не все тайны этого великого явления постигнуты в полной мере.

В настоящее время наиболее широко распространено представление о том, что жизнь зарождалась и постепенно развивалась в органических мелководьях прибрежных зон, в которых по мере развития химических процессов выветривания на суше аккумуляровалось большое количество пригодных для жизни элементов минерального питания.

В то же время обосновываются взгляды о возможности возникновения зачатков жизни не в морской среде, а на суше — на влажных поверхностях горных пород. Такую точку зрения высказал В.Р. Вильямс (1951) в своем очерке «Развитие первичного почвообразовательного процесса». По его мнению, в прозрачной воде океана жизнь не могла зародиться из-за проникающей в нее ультрафиолетовой радиации солнца, так как защитного озонового экрана в те далекие геологические времена еще не было, поскольку не было зеленых растений, продуцирующих кислород. Поэтому, считал

В.Р. Вильямс, наилучшие условия для зарождения хемотрофных литофильных микроорганизмов были в «ультрафиолетовой тени» расщелин и каверн выветривания горных пород суши, где скапливалась атмосферная влага. По мере эволюции жизни вслед за хемотрофами появились эутрофные бактерии, водоросли, грибы, мхи, а затем и высшие зеленые растения, постепенно накапливавшие органические вещества на поверхности горных пород, т.е. формировавшие примитивные первичные почвы.

Близкую точку зрения в эти же годы высказал и известный микробиолог Н.Г. Холодный (1942). Он пришел к заключению, что «...колыбелью жизни на Земле была, по всей вероятности, поверхность обнажившегося из под воды дна мелких водоемов, и первые этапы своего эволюционного развития археобионты проводили не в воде, а на поверхности влажного, но твердого субстрата» (Холодный, 1942, с. 104). Эту точку зрения Н.Г. Холодного очень подробно цитирует В.И. Вернадский в своей известной статье «О значении почвенной атмосферы и ее биогенной структуры» (Вернадский, 1944).

«Скальную гипотезу» условий зарождения жизни высказал в сороковые годы XX в. и Б.Б. Польнов (1945, 1948). Обобщая литературные материалы тех лет и результаты собственных наблюдений, он предложил следующую схему общей эволюции жизни на начальных этапах ее зарождения и развития.

Первыми поселенцами на поверхности скал массивно кристаллических пород являются прототрофные (хемолитоавтотрофные) бактерии — нитрификаторы, окисляющие аммиак в нитриты и нитраты, а также микроскопические синезеленые водоросли (цианобактерии), осуществляющие фотосинтез органических веществ с выделением в атмосферу кислорода. Они подготавливают основу для дальнейшего заселения и развития более разнообразной микрофлоры, включая микроскопические грибы, а затем лишайники и мхи. Все эти организмы, действуют на поверхность скал не только химически, но и физически преобразовывали поверхность породы в органоминеральный субстрат, пригодный для поселения высшей растительности и сопутствующей ей фауны, т.е. образовывали первоначальную примитивную почву.

По мнению Б.Б. Польнова (1948, с. 601) «...развитие жизни на нашей планете происходило по схеме, аналогичной той, по которой современная жизнь завоевывает магматические породы и готовит материал для более широкого распространения организмов».

Аналогичные наблюдения провела в М.А. Глазовская (1950) в нивальном поясе Центрального Тянь-Шаня. Она показала, что пионерами заселения скальных поверхностей массивных изверженных пород являются синезеленые и диатомовые водоросли, силикатные бактерии, некоторые микроскопические грибы. В менее суровых условиях поверхности скал заселяются не только микроорганизмами, но и разнообразными литофильными лишайниками и мхами.

Специальное исследование микрофлоры примитивных почв Арктики и высокогорного Памира было предпринято Н.Н. Сушкиной и И.Г. Цюрупой (1973). Они обратили внимание на активную роль в этих примитивных почвах проактиномицетов. В условиях резкого недостатка углеродного и минерального питания, эти микроорганизмы обнаруживают способность растворения первичных минералов с переводом элементов минерального питания в доступную для растений форму.

По представлениям некоторых современных ученых наиболее благоприятные условия для биосинтеза высокомолекулярных органических соединений, а следовательно

и для возникновения первых молекулярных зачатков жизни были скорее на суше, нежели в океане. Эту мысль высказывал Л.К. Лозина-Лозинский (1984), полагая, что для подобного синтеза благоприятны как раз экстремальные физико-химические и гидротермические условия, свойственные разным поверхностям твердых минеральных субстратов на земной суше.

О возможности экспериментального синтеза РНК на глинистых минералах типа монтмориллонита сообщается в работе В. Гилберта (Gilbert, 1986). Ссылаясь на эту работу, академик-геолог Н.Л. Добрецов (2005, с. 45) пишет в своей статье «О ранних стадиях зарождения и эволюции жизни»: «...Поэтому можно предполагать, что при подходящем составе среды синтез коротких олигонуклеотидов мог идти прямо на первичных глинах, распространенных в то время (примерно 3,8 млрд. лет назад)». Далее автор приводит гипотезу Альтштейна о том, что белок появился до возникновения клетки, плаывая в первичном бульоне или существуя в пленочной среде на глинах вместе с первичной РНК».

В наше время вряд ли можно однозначно утверждать, что жизнь могла появиться первоначально только в водной среде. Может быть, правильнее предполагать возможность одновременного возникновения микроскопических форм жизни как в океане, так и на суше, особенно в тех ее экологических нишах, где обеспечивался непосредственный контакт трех природных сред обитания — твердой, жидкой и газообразной. В таких нишах и могли возникать тончайшие органо-минеральные пленки, т.е. примитивные почвы, в которых накапливался мелкозем, органические вещества и биофильные элементы питания, закладывались первоначальные формы великого биологического круговорота на земной суше.

По мнению Г.А. Заварзина и И.Н. Крылова (1983), на самых ранних этапах докембрийской истории нашей планеты единственными ее обитателями были синезеленые водоросли (цианобактерии), продуцирующие кислород и в сообществе с ними разнообразные бактерии, включающие строго анаэробные метанообразующие бактерии. С жизнедеятельностью синезеленых водорослей связано образование строматолитов — карбонатных слоистых структур в мелководьях, включающих остатки синезеленых водорослей. Образование строматолитов относят к самому древнему геологическому периоду истории земли — к архею (2,5–3,5 млрд. лет назад).

В настоящее время цианобактерии встречаются преимущественно в экстремально неблагоприятных условиях жизни — в горячих источниках вулканических областей и на поверхностях ледников, в максимально соленых водах и засоленных почвах, на поверхностях пустынных почв и горных пород в виде пленок и корочек. Таким образом, синезеленые водоросли выступают пионерами заселения мест с предельно крайними для жизни условиями. Многие из них вступают в ассоциацию с другими видами бактерий, а также грибами, образуя лишайники.

Большинство ботаников, палеоботаников, палеогеографов и геологов полагает, что в докембрии, кембрии и ордовике суша выглядела еще пустынной и растительного покрова на ней не было. Господствовали на поверхности суши бактериально-водорослевые пленки, грибы и лишайники (Криштофович, 1950; Страхов, 1971; Соколов, Федонкин., 1988; Каратыгин, 1993). Однако биогеохимическая их деятельность была очень активной, о чем свидетельствуют мощные древние коры выветривания. В силуре и начале девона на суше появились первые высшие растения. Они были пред-

ставлены псилофитами (рионифитами) — сосудистыми бескорневыми и с зачаточной лиственной растениями, обитавшими преимущественно в прибрежных морских мелководных лагунах и болотах. В девоне на сильно расширилась площадь суши. Она начала заселяться плаунами, папоротниками, облиственными кустарниками и деревьями с развитой корневой системой.

К сожалению, свидетельств о наличии обитавших в почвах животных тех времен почти не сохранилось (Feakes, 1989; Retallack, 2001). Известно, например, что наиболее древние ходы животных обнаружены в палеопочвах верхнего ордовика, следы жизнедеятельности беспозвоночных животных найдены в раннем силуре. Возможно, что первые наземные беспозвоночные обитали в водорослевых пленках на поверхностях почв в еще более древние времена (Пономаренко, 1989; Стриганова, 1996). Исследования адаптации аэробных животных к дыханию в почве привели Б.Р. Стриганову к мысли о возможности заселения почв не из воды, а с поверхности суши.

В девоне на суше началось формирование «настоящих» почв (Соколов, Барсков, 1988), накопление органических веществ в виде залежей торфа и углей. В карбоне этот процесс усилился в связи с наступлением более влажного климата. В растительном мире появляются первые голосеменные — хвойные деревья, на сушу выходят многочисленные виды животного мира, в том числе насекомые, пауки, клещи и др. Вообще конец палеозоя (карбон и пермь) ознаменовался широким завоеванием суши разными группами организмов растительного и животного мира. Это время господства на большей части суши тропического и субтропического влажного климата, время развития интенсивного почвообразовательного процесса и формирования мощных кор выветривания аллитного и ферраллитного типов. Этот тип ландшафтов преобладал почти до середины перми. По мнению многих исследователей завоевание растительным и животным миром суши было переломным моментом в истории развития жизни на Земле. И в этом нельзя не видеть важной роли почв как особой среды обитания.

По словам М.М. Камшилова (1974, с. 76), выход растений и животных из водной среды на сушу открыл широкие перспективы для прогрессивной эволюции, и «... эволюция жизни на суше пошла явно ускоренными темпами». Н.М. Страхов в 1971 г. писал, что завоевание континентов сопровождалось резким возрастанием общей биомассы живого вещества: она, по крайней мере, удваивается (Страхов, 1971, с. 549).

В настоящее время установлено, что живое вещество океана в 700–1000 раз меньше живого вещества суши (Суетова, 1976), и, следовательно, «выход растений на сушу означал более значительное увеличение биомассы, чем это допускалось в расчетах В.А. Успенского и Н.М. Страхова» (Колчинский, 1990, с. 149).

Б.С. Соколов и Б.С. Барсков (1988) также относят заселение суши растениями и животными и появление «настоящих почв» (400 млн. лет назад) к одному из глобальных этапов в развитии биосферы.

Почвенный покров Земли несравненно богаче океана как среды обитания не только по общей величине биомассы живущих в ней и на ней организмов, но и по их видовому разнообразию. Ссылаясь на Т. Добжанского, М.М. Камшилов (1974, с. 74) пишет, что число видов сухопутных животных составляет 93% от общего числа видов и водных — только 7%. То же самое и для растений — 92% сухопутных и только 8% водных.

Какие же качества почв обеспечивают благоприятность их как среды обитания жизни на Земле? Особенно обстоятельно этот вопрос был разработан М.С. Гиляро-

вым. С своей монографии «Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых» он писал: «Анализ условий обитания животных в почве дает возможность раскрыть исключительное значение особенностей этих условий в эволюции животного мира, в процессе освоения суши исходно-водными организмами» (Гиляров, 1949, с. 3). Главную особенность почвы, как среды обитания М.С. Гиляров видел в том, что в ней одновременно и в тесном контакте представлены твердая, жидкая и газовая фазы состояния субстрата, обеспечивающие возможность воздушного дыхания при минимальной потере влаги, наличие в почве и минеральных и органических веществ, пригодных для жизни, и автотрофных и гетеротрофных организмов. На большом количестве примеров в книге показаны пути адаптации насекомых и других беспозвоночных к почвенным условиям, как в отношении их питания, так и дыхания, способов передвижения и т.п. Все это сопровождалось эволюцией морфофизиологических черт, осваивавших экологические особенности почв как сухопутной среды обитания.

Исследования М.С. Гилярова получили дальнейшее развитие в трудах его учеников и последователей. Б.Р. Стриганова (1996) установила, что освоение почвы как среды обитания обеспечило сухопутным беспозвоночным возможность прогрессивной эволюции, сопровождавшейся активной дивергенцией форм и развитием разнообразных алломорфных приспособлений к питанию, локомоции и ориентации в почве.

Не менее тесна связь растений и микроорганизмов с разнообразием экологических особенностей почв. Еще в 1938 г. основатель микроморфологии почв В. Кубиена обратил внимание на исключительно гетерогенное строение почв как природных тел, характеризующихся исключительным разнообразием в них микроэкологических условий. Он писал, что при микроскопическом изучении строения почв обнаруживается, что это не смесь, не масса разнородных веществ, но «целый организованный микромир» (Kubiena, 1938).

О своеобразии почв как трехфазных природных систем, характеризующихся исключительным разнообразием экологических условий говорят и микробиологи (Звягинцев, 1978; Добровольская и др., 1996). Они подчеркивают, что каждая почва представляет для микроорганизмов не одну среду, а множество сред обитания, обеспечивающих богатство видового и функционального разнообразия почвенной микробиоты.

По-видимому, экологически благоприятные свойства «настоящих почв», т.е. мелкоземистых и обогащенных органическим веществом, обусловили то быстрое распространение и высокие темпы эволюции жизни на поверхности суши, которые произошли в конце палеозоя. Тем более интересны новые данные о строении и составе почв того времени (Якименко и др., 2000). Вряд ли можно сомневаться в том, что дальнейшая эволюция сухопутной жизни в мезозое еще теснее была связана с развитием почвенного покрова.

К самому последнему геологическому периоду мезозойской эры — меловому, особенно к его середине и второй половине (100–65 млн. лет назад), приурочены такие важные события в развитии природы, как появление и широкое распространение листовых лесов, степей и пустынь в умеренных широтах северного полушария и вообще довольно четкая дифференциация его на биоклиматические зоны (Марков, 1960). Не будет ошибочным предположить, что столь же существенные изменения происходили

и в развитии почвенного покрова. Очевидно, создавались необходимые условия для образования соответствующих почвенно-растительных зон — с ферраллитными корами и почвами в тропическом поясе, подзолистыми почвами под хвойными лесами приполярных широт, дерново-подзолистыми и бурыми лесными почвами лиственных лесов, степных и пустынных почв типа черноземов и каштановых, различных видов засоленных почв. Конечно все эти почвы, вероятно, не были идентичными современным и несли в своем составе, режимах и свойствах отражение особенностей того времени. Однако общая тенденция появления в почвенном покрове с конца мелового периода сходных черт с почвами более позднего геологического времени намечается достаточно ясно.

Если в палеогене на обширных территориях Европы и Азии преобладали еще субтропические гумидные условия почвообразования и формировались каолиновые и красноцветные коры выветривания, то в первый период неогена (миоцен) начинаются похолодание и аридизация; соответственно на севере расширяется зона хвойных лесов, а на юге — степных пространств. В связи с изменением биоклиматической обстановки в миоцене под хвойными лесами, вероятно, протекал подзолистый тип почвообразования, и в продуктах гипергенеза накапливались вторичные гидрослюдистые минералы. В южных аридных ландшафтах под степной растительностью, видимо, формировались почвы черноземного и каштанового типов с карбонатными конкрециями.

По мнению В.В. Добровольского (1969, с. 146), «... миоцен, на протяжении которого совершается глубокое изменение условий выветривания и соответственно состава и строения коры выветривания — своеобразный естественно исторический рубеж между древними эпохами и новейшим этапом гипергенеза». В конце неогена (плиоцен) рельеф, расположение климатических зон, характер растительного и животного мира, почвенного покрова были уже близки к современному, но началось похолодание, что свидетельствовало о начальных фазах великого четвертичного оледенения северного полушария (1,7 млн. лет назад). Почвы плиоцена и, главным образом, четвертичного периода (антропоген) сравнительно хорошо сохранились в виде погребенных слоев в толщах лессовых и покровных отложений плейстоцена. Конечно, они подверглись определенным изменениям, но все же изучение их строения, состава и свойств дало очень много для суждения об особенностях природных условий, при которых они сформировались. Материалы этих исследований послужили основой развития новой специальной дисциплины — палеопочвоведения. Важное значение для становления этой науки имели труды К.Д. Глинки, В.И. Крокоса, М.Ф. Веклича, И.П. Герасимова и др. Решением Центрального Совета Международного союза почвоведов от 27 апреля 2004 г. рабочей группе по палеопочвоведению придан статус комиссии по палеопочвоведению в составе Международного Союза почвенных наук.

Многочисленные исследования остатков растений и животных в ископаемых почвах плиоцена, плейстоцена и голоцена убедительно свидетельствуют о тесноте их взаимосвязей и сопряженности эволюции в соответствии с изменением климатических и других природных условий (Веклич, 1974; Динесман, 1976; Таргульян, Александровский, 1976; Величко, Морозова, 1982; Гричук, 1982).

В современной биологии все более утверждается мысль о том, что история развития органического мира может успешно прослеживаться путем анализа эволюции не только и не столько отдельных видов организмов, но обязательно эволюции сообществ

или биогеосистем. Особенно обстоятельно эта позиция обоснована в трудах Г.А. Заварзина (1997).

Неотъемлемым компонентом наземных экосистем является их почвенный покров. Поэтому изучение роли и значения почв в эволюции жизни на Земле представляет одну из важнейших задач не только палеопочвоведения, но и общей теории эволюции биосферы. Кстати следует вспомнить, что о близости органического мира и почв с геохимической точки зрения писал А.Е. Ферсман в своей фундаментальной «Геохимии». Рассматривая строение и химический состав геосфер, А.Е. Ферсман анализировал средние величины содержания в них химических элементов — так называемых кларков. Он пришел к следующему знаменательному выводу — «Мы должны признать, что средний состав живого вещества следует в меньшей степени кларкам атмосферы и гидросферы, а ближе всего и непосредственно следует кларкам почвенного покрова, который в сущности и предопределяет состав организмов» (Ферсман, 1937, с. 261).

Анализируя закономерности распределения редких и рассеянных химических элементов в почвах, А.П. Виноградов (1957, с. 6) пришел к заключению, что «геохимическое изучение основной среды жизни — почв продвигает нас вперед по пути более глубокого познания эволюции флор и фаун далекого прошлого...».

К сожалению, и до настоящего времени еще совсем недостаточно данных о содержании многих химических элементов, особенно в почвах погребенных и древних корках выветривания. Только дальнейшие исследования в этом направлении позволят в будущем разработать концепцию о коэволюции почв и органического мира.

Изучение экологических и эволюционных связей между почвами, растениями и животными приобрело в наше время очень актуальное значение в связи с обостряющейся проблемой сохранения на Земле биологического разнообразия. На состоявшейся в 1992 г. в Рио-де-Жанейро конференции ООН по окружающей среде и развитию была принята специальная «Конвенция о биологическом разнообразии». Впервые человечество в полной мере осознало свою ответственность за ежегодное исчезновение 10–15 тыс. разновидностей биологических организмов. Учитывая это обстоятельство, Конвенция провозгласила, что «...сохранение биологического разнообразия является общей задачей всего человечества».

Основным условием сохранения биологического разнообразия, указывается в Конвенции, является сохранение *in situ* экосистем и естественных мест обитания. При этом понятие экосистемы определяется в Конвенции как «... динамичный комплекс сообществ растений, животных и микроорганизмов, а также их неживой окружающей среды, взаимодействующих как единое функциональное тело».

С точки зрения почвоведения, очень важно подчеркнуть, что почва является основной средой обитания наземных организмов и входит в экосистемы как неотъемлемый их компонент, поэтому сохранение разнообразия почв должно быть одним из важнейших условий реализации концепции сохранения биоразнообразия.

Почвоведцами и биологами накоплены обширные материалы, доказывающие тесноту связей между разнообразием характерных для них биоценозов, отдельных видов растений, животных и микроорганизмов. Более того, теснота этих связей лежит в основе главного теоретического принципа докучаевского генетического почвоведения — почва является результатом взаимодействия факторов почвообразования, среди которых незаменимая роль принадлежит растениям, животным и микроорганизмам. Следова-

тельно, разнообразие почв на Земле в значительной мере определяется разнообразием живых существ, а разнообразие последних связано с разнообразием почв.

На основе этого принципа получили признание такие «пограничные» дисциплины, как индикационная геоботаника (Викторов, Ремезова, 1988), зоологическая диагностика почв (Гиляров, 1965), индикационная зоология (Криволицкий, 1985), которые успешно используют установленные почвенно-биологические корреляции в научных и практических целях. Многочисленные почвенно-экологические исследования показали многообразие и неразрывность взаимосвязей почв с разнообразием органического мира. Это относится к связям структурно-функциональным, эволюционно-историческим, биогеохимическим, экологическим, географическим (Добровольский, Никитин, 1990; Звягинцев, 1978; Ковда, 1973; Карпачевский, 1993; Криволицкий, 1994; Покаржевский, 1985). Все шире закономерности этих взаимосвязей используются в таких смежных естественных науках, как палеонтология, палеогеография, палеоантропология, археология и др.

С точки зрения сохранения биологического разнообразия, особый интерес представляет изучение древних и реликтовых почв. Некоторые из них находятся под угрозой полного исчезновения (эрозия, застройка и т.п.), а между тем в них находятся специфические для этих почв и прошлых исторических эпох организмы либо их остатки (Добровольский, 1996). Кроме того, необходимо иметь в виду, что почвы обладают естественно-исторической «памятью» в виде сохранения в их составе, а частично и в свойствах, реликтовых признаков, несущих информацию об экологических условиях прошлых времен почвообразования. Таковыми служат различные органоминеральные почвенные новообразования (ортштейны, ортзанды, карбонатные и солевые горизонты, мерзлотные турбационные почвенные структуры, вторые гумусовые горизонты, сохранившиеся в профилях современных почв, и др.).

Общие вопросы биоразнообразия почв

И.Ю. Чернов, А.А. Бобров

Биологическое разнообразие — одно из популярных, но в то же время трудно определяемых понятий современной биологии. Можно выделить несколько различных аспектов биоразнообразия, например видовое разнообразие, генетическое разнообразие, разнообразие экосистем. Для генетиков биоразнообразие — это разнообразие генов и организмов. Они изучают процессы типа мутаций, обменов гена, и динамики генома. Для биологов биоразнообразие — это разнообразие популяций организмов и видов, а также их функциональные особенности. Разделение на функциональные группы животного населения почв также имеет прямое отношение к оценке биоразнообразия почвенной биоты. Кроме того, для некоторых организмов, например, муравьев и пчел, важное значение имеет их социальная организация. Для экологов в понятие биоразнообразия входит также разнообразие взаимодействий как между видами, так и с окружающей средой (воздухом, водой и почвой). Реализация генетического, таксономического, экосистемного и функционального уровней биоразнообразия возможна только на абиотической матрице, которая представлена породами, почвами, водой и воздухом.

Важнейшая часть биологического разнообразия — генетическое разнообразие, т.е. поддержание генотипической гетерозиготности, полиморфизма и другой генотипической изменчивости, вызвана адаптационной необходимостью в природных популяциях (Одум, 1986). Микроэволюционные изменения у различных видов микроорганизмов, растений и животных, непосредственно связанных с почвой происходят, в том числе, и в результате элементарных наследственных изменений — мутаций и представляют собой элементарный эволюционный процесс. Этот процесс особенно активно происходил в начале освоения живыми организмами суши, но не менее значим и в настоящее время. Подтверждением этому служит широко распространенная у почвенных организмов фенотипическая изменчивость, часть которой, безусловно, можно отнести к наследственной или генотипической. Совершенно неизученной остается роль почв в поддержании генетического разнообразия живых организмов и гомеостаза экосистем через механизм мутаций. Причиной мутационных изменений, в частности, для нано- и микрофауны, могут быть значительные изменения физико-химических характеристик микроместообитаний — концентраций химических элементов, окислительно-восстановительного потенциала и т.д. Этот фактор, возможно, менее значим для более подвижных организмов — представителей почвенной мезо- и макрофауны. Фенотип индивидуального организма является или его полным физическим проявлением и строением, или определенным проявлением черты, типа размера или окраски, который изменяется между индивидуумами. Фенотип определен до некоторой степени генотипом, или идентичностью аллелей, которые индивидуум несет в одном или большее количество положений на хромосомах. Значительное число фенотипов определены многими генами и влиянием факторов внешней среды. Таким образом, идентичность одних или нескольких известных аллелей не всегда допускают предсказание фенотипа.

В связи с тем, что фенотипы намного легче наблюдать, чем генотипы, классическая генетика использует фенотипы, чтобы вывести функции генов. Взаимодействие между генотипом и фенотипом часто описывалось, используя линейное уравнение: фенотип = генотип + окружающая среда, где фенотип является любой обнаруживаемой характеристикой организма (морфологической, биохимической, физиологической и поведенческой). Проведение фенотипических исследований, включая исследование изменчивости почвенных животных и их феногеографию, позволяет многое понять и в их генетическом разнообразии. Для большинства почвенных организмов видовое разнообразие основано на их морфологических признаках, и генетические исследования пока не могут быть положены в основу их систематики. Довольно сложно отделить какая часть морфологических признаков является генетически обусловленной, а какая — всего лишь результат воздействия среды, модифицирующий фенотип.

Биоразнообразие и теоретические проблемы систематики микроорганизмов

Говоря о проблемах сравнительной оценки биоразнообразия почв нельзя обойти тех кардинальных изменений в представлениях о микробном разнообразии, которые произошли в последние десятилетия в связи с внедрением в систематику генотипических методов и молекулярно-биологических признаков. Несоответствие между фенотипическим и молекулярно-филогенетическим группированием бактерий и многих грибов (особенно анаморфных), столь велики, что уже неоднократно высказывались сомнения в возможности создания единой естественной системы микроорганизмов (Заварзин, 2006). Возникло как бы две систематики: старая типологическая, когда мы систематизируем сами организмы по комплексу их фенотипических (морфологических, физиологических, биохимических) признаков, и новая молекулярно-филогенетическая на основе последовательностей макромолекул-семантид, когда классифицируются по сути не организмы, а их рибосомы. И если мы пытаемся изучать изменения биоразнообразия, связанные с изменениями факторов среды, то возникает вопрос: на какой основе следует выделять элементы этого разнообразия? На основе морфо-физиологических признаков, или последовательностей нуклеотидов в РНК? И как быть, если эти элементы не совпадают? Особенно актуален этот вопрос при сравнительном изучении биоразнообразия различных типов почв и попытках выявить биогеографические закономерности в распределении почвенных микроорганизмов.

В связи с этим необходимо учесть следующее обстоятельство, которое совершенно тривиально для фито- и зоогеографии, но практически не обсуждалось в почвенной микробиологии. Биогеография, если ее понимать как науку, изучающую закономерности распределения живых организмов по поверхности Земли, подразделяется на два различных по сути направления: ландшафтное и историческое. Первое — объяснение распространения организмов экологическими факторами, современными свойствами среды обитания. В исторической биогеографии в качестве основного фактора, определяющего распространение организма, рассматриваются не условия среды, а пространство как таковое. Характер географического распространения таксона объясняется не соответствием между его адаптивными признаками и современными экологическими факторами, а историческими процессами расселения, удалением от центра образования, наличием географических барьеров, геологической историей, миграцией материков и т.п.

Почти все исследования в почвенной микробиологии, которые велись в направлении географическом — это выявление тех закономерностей в распределении микробного разнообразия почв, которые обусловлены температурой, влажностью, и другими факторами, зависящими от географических координат. Широтно-зональные изменения в структуре микробных сообществ, которые начинал изучать Е.Н. Мишустин — это и есть типичная ландшафтная биогеография. Очевидно, что в данном аспекте, то есть когда мы, по сути, изучаем действие экологических факторов на структуру и разнообразие микробных сообществ, корректно в качестве объектов исследования выделять экологические же, то есть именно фенотипические элементы структуры. Такие элементы вполне соответствуют тем родам и видам, которые выделялись ранее в классической микробиологии, до развития геносистематики. Их филогенетическая структура в данном контексте совершенно не имеет значения. Если, как это, по-видимому, действительно бывает в случае простейших микроорганизмов, разными филогенетическими путями возникают фенотипически неразличимые формы, то для эколога это, естественно, единый структурный элемент сообщества, одна операциональная таксономическая единица разнообразия. И наоборот, если один генотип реализуется в разных фенотипических проявлениях (например анаморфы и телеоморфы у грибов, которые могут занимать совершенно различные экологические ниши, как личинка и имаго у многих насекомых), то это разные элементы. Мысль о том, что при анализе зависимости структуры сообществ от факторов среды более корректно выделять не филогенетические, а экологические элементы структуры, то есть вообще жизненные формы, а не эволюционно-биологические виды, высказывалась давно (Кашкаров, 1945). Однако в экологии растений и животных эти категории в определенной степени совпадают (один вид — одна экологическая ниша, принцип Гаузе). В современной микробной систематике считается возможным разделение видов только на основании существенных расхождений в нуклеотидных последовательностях рДНК, без учета степени фенотипических отличий. Выделение таких видов для исследований в области ландшафтной биогеографии может быть оправдано лишь в качестве стимула к поиску дополнительных фенотипических признаков, которые могли бы иначе ускользнуть от внимания.

Совершенно другой аспект — история освоения географического пространства организмами. Изучение исторических процессов видообразования и расселения у микроорганизмов невозможно без привлечения точных методов определения филогенетической близости, которое стало более реальным благодаря сравнению макромолекулярных последовательностей. Это направление пока совершенно не развито в почвенной микробиологии. Здесь сыграла свою роль уверенность в космополитичности микроорганизмов, в том, что их распространение определяется исключительно экологическими факторами. Однако это положение касается таксонов, причем далеко не всех, выделяемых на фенотипической основе, и совершенно не очевидно для генотипических «видов», выделяемых на основании различий в рРНК. Зависят ли изменения в генотипической структуре микробных сообществ почв в основном от экологических факторов, или здесь больше сказывается географическая разобщенность, пространственное удаление как таковое? Этот вопрос остается нерешенным, хотя уже имеются отдельные примеры исследований, которые демонстрируют возможность интерпретации различий в таксономическом составе микробных сообществ с точки зрения историко-биогеографической (Starmer et al., 1990; Naumov et al., 1997; Fulthorpe et al., 1998; Staley, Gosink, 1999). Синтез с методологией исторической биогеографии на основе мо-

лекулярно-биологических методов определения родства представляется исключительно интересным и перспективным направлением почвенной микробиологии будущего, хотя подобная задача может потребовать для своего решения не одно десятилетие.

Проблемы изучения разнообразия почвенных животных

Традиционно, еще с начала прошлого века исследования изменчивости организмов проводилось на раковинных амебах. Раковинные амебы обширная группа одноклеточных организмов, среди которых более 200 видов — педобионты. Были использованы разные таксономические подходы для изучения палео- и рецентных сообществ этих простейших — композиции видов, видовые комплексы, включающие группировку близкородственных таксонов, виды в широком понимании (*sensu lato*). В то же время накапливающаяся информация по экологии видов, населяющих органогенные почвы, позволяла поставить вопрос о необходимости сепарации внутривидовых форм. В частности, основаниями для такого решения послужили известные исследования морфологической вариабельности клонов *Diffugia corona* (Jennings, 1916), длительных модификаций и изменчивости раковинных амеб из рода *Arcella* (Hegner, 1919; Jollos, 1924; Reynolds, 1923) и рода *Centropyxis* (Root, 1918). В 1960-х гг. была показана зависимость морфологических характеристик видового комплекса *Nebela tincta-collaris-bohemica* от экологических параметров среды в природных условиях, в частности от уровня грунтовых вод (Heal, 1963).

Разнообразие корненожек отражено в широком распространении таких явлений как политипичность и полиморфизм. Под полиморфизмом у раковинных амеб, как и у бипарентальных организмов, будем понимать одновременное присутствие в популяции нескольких фенотипов или прерывистое разнообразие форм на единой генетической основе (Майр, 1974; Берг, 1993). Сторонники биологической концепции вида считали, что разнообразие клонов у клональных видов не совпадает с полиморфизмом (Берг, 1993). Но в настоящее время не вызывает сомнений существование целого ряда агамных генетических взаимоотношений, так называемых парасексуальных процессов, при которых происходит обмен целыми геномами, генами, группами генов и факторами, несущими генетическую информацию. К ним относятся псевдокопуляция, псевдоконъюгация, плазмодизация и конгрегация (Серавин, Гудков, 1984). Структурное разнообразие, видовое разнообразие (видовое богатство и выровненность) обусловлено как абиотическими факторами — зональностью, стратифицированностью (вертикальной анизотропией почвенного профиля), мозаичностью почвенных условий, так и биотическими взаимодействиями — периодичностью и характером активности, наличием пищевых сетей, системой взаимодействий (конкуренция, симбиоз, мутуализм и т.д.).

Почвообитающие раковинные амебы в природных популяциях характеризуются, как правило, ярко выраженным полиморфизмом. В подстилке и гумусовом горизонте почвы елового леса Шенборн (Schönborn, 1992) выделил феноспектры *Trinema complanatum*, включающие по 6 морфологических вариаций видов в каждом горизонте. При этом только часть их них была общей для исследованных горизонтов. Не менее широко развита политипичность видов. Считается для раковинных амеб, что таксономический инфравидовой (внутривидовой) статус подвида соответствует названию «варietet». В то же время четких морфологических критериев для разделения варietetа и формы не существует. Можно предположить, что у видов с хорошо выраженным полиморфизмом и у политипичных видов микроэволюционные процессы шли и идут наиболее активно.

Специфика почвенных условий (органоминеральных горизонтов и подстилок) — гетерогенность субстрата, наличие резких физико-химических градиентов должны приводить к быстрому образованию морфологических разрывов и появлению новых форм, закреплению новых признаков в качестве генетически наследуемых. Это может выражаться в комплексах близкородственных видов, таких, например, как комплекс *Centropyxis aerophila* — *C. sphagnicola* — *C. sylvatica* — *C. cassis* — *C. orbicularis*, или *Corythion dubium* — *C. orbicularis*, или *Nebela bohémica* — *N. collaris* — *N. parvula* — *N. tincta* — *N. flabellum*. Показательно, что совсем недавно часть этих видов имела более низкий таксономический статус подвидов.

Экологические условия в почвенных горизонтах различны, поэтому почва как среда обитания для почвообитающих организмов должна рассматриваться как совокупность почвенных горизонтов, составляющих специфичный для конкретного почвенного таксона почвенный профиль. Микроэволюционные процессы у раковинных амёб, таким образом, должны реализовываться в почвенном теле в целом, во всей генетически связанной и взаимозависимой системе почвенных горизонтов и подгоризонтов.

Особенности структуры политипических видов в почвах широтного ряда можно рассматривать как адаптивную стратегию раковинных амёб, а также как пример микроэволюционных изменений или морфологических изменений, которые могли бы рассматриваться как микроэволюционные изменения данного вида. Наиболее ярко это просматривается на примере одного из самых эврихорных и эвритопных видов — *Centropyxis sylvatica* (Бобров, 2005). Структура вида меняется в зависимости от экологических условий местообитаний, связанных с биоклиматическими особенностями природной зоны и приуроченностью к определенному почвенному горизонту. Усложнение структуры вида происходит за счет появления подвидов, характеризующихся морфологическими особенностями адаптивного значения — уменьшением размеров раковинки, микростомией, увеличением глобидности раковинки. С ростом дефицита почвенной влаги в ряду почв широтного ряда Русской равнины появляются варианты *Centropyxis sylvatica* — *globulosa*, *microstoma*, *minor*, у которых морфологические адаптации позволяют виду успешно переносить целый комплекс неблагоприятных эдафических изменений, среди которых изменения гидрологического режима местообитаний самые радикальные. Эти изменения в фенотипе, которые можно отнести к микроэволюционным процессам, наблюдаются у вида и при заселении различных почвенных горизонтов. В ряде случаев может происходить и полное вытеснение формы *typica* более адаптированными формами. Основные закономерности, характерные для почвенных корненожек при адаптации к неблагоприятным условиям: 1) уменьшение размеров раковинки вниз по профилю почв; 2) уменьшение размеров раковинки с уменьшением влажности и уровня грунтовых вод; 3) увеличение размера раковинки в почвах более холодных и влажных склонов горных почв; 4) уменьшение размера раковинки в песчаных почвах по сравнению с суглинистыми почвами. Кроме размерных характеристик важнейшими являются изменения формы, характера покрытия, строения псевдостома и разнообразие морфологических типов (Корганова, 2005).

Реализация подобных адаптивных механизмов у разных групп почвообитающих животных, несомненно, оказывает существенный вклад в увеличение разнообразия почвенной биоты в целом. Чаще всего в этом случае происходит усложнение структурного разнообразия, в некоторых случаях изменения при адаптивных реакциях могут быть столь глубоки, что речь может идти и об увеличении генетического разнообразия.