

# ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

Самарская Лука. 2008. – Т. 17, № 3(25). – С. 468-499.

© 2008 Н.М. Матвеев, А.Н. Козлов\*

## СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О РОЛИ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ПОЧВООБРАЗОВАТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССАХ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ

На основании обзора большого литературного материала показана роль абиотических (температура, осадки) и биотических (водоросли, высшие растения, бактерии, грибы, беспозвоночные, позвоночные животные) факторов в почвообразовании в степной зоне.

Ключевые слова: степные почвы, почвенная биота.

**Matveev N.M., Kozlov A.N.**

### MODERN REPRESENTATIONS ABOUT ROLE OF ABIOTICAL AND BIOTICAL FACTORS IN SOIL GENESIS PROCESSES IN THE STEPPE ZONE

On the basis of the review of the wide literary material the role abiotical (temperature, deposits) and biotical (seaweed, plants, bacteria, mushrooms, invertebrate, vertebrate animals) factors in soil formation in a steppe zone is shown.

Key words: factors in soil formation, steppe zone is shown

Общеизвестно, что для каждой природно-географической зоны свойственен специфический (зональный) тип почвы, формирующейся на равнинно-возвышенных водоразделах (плакоре): для лесной зоны – подзол, для зоны пустынь – серозём, для степной зоны – чернозём. Ещё М.В. Ломоносов в своём сочинении «О слоях земных» (1762-1763 гг.), характеризуя чернозём подчёркивал, что «его происхождение не минеральное, но из двух протчих царств природы, из животного и растительного» (Роде, Смирнов, 1972). Основоположник русского почвоведения В.В. Докучаев (1949) в своём капитальном труде «Русский чернозём», впервые опубликованном в 1883 году, подчёркивал «своё собственное происхождение» каждой почвы как продукта взаимодействия материнской горной породы, рельефа, климата, возраста страны и, особенно, – растительных и животных живых организмов.

Анализ литературного материала свидетельствует о том, что между собственно почвоведением, всё своё внимание сосредотачивающим (почти исключительно) на физико-химических показателях плодородия (или бес-

---

\* Самарский государственный университет, г. Самара

плодия) почв, и биологами-натуралистами, озабоченными (главным образом) выявлением разнообразия флоры и фауны (изредка также – фитоценозов, орнитокомплексов, энтомокомплексов и т.п.) до сих пор чаще всего нет не только согласованности, но и простого взаимопонимания. В связи с этим есть необходимость в современной оценке особенностей взаимодействия абиотических и биотических факторов в почвообразовании, чему и посвящена эта работа. Данную проблему мы рассмотрим на примере степных почв.

Значение климата как фактора почвообразования было впервые охарактеризовано В.В. Докучаевым (1954) в 1883 году. Основным источником энергии для процессов жизни, а, следовательно, и почвообразования служит солнечный свет. Приток световой и тепловой энергии на поверхность почвы зависит от положения местности, характера рельефа и особенностей растительного покрова (Тарасов, Сукачѳв, 1981; Ахтырцев, 1999; Лопатин и др., 2002; Воробьева, 2005; Хромых, 2006). В соответствии с изменением радиационного баланса по мере продвижения от полярных областей к экваториальным увеличивается интенсивность выветривания, фотосинтеза и образования органического вещества, жизнедеятельности животных и бактерий (Ковда, 1973а). В этом же направлении возрастает биологическая активность почвы, интенсивность почвообразовательного процесса в целом, разрушения минералов, разложения органического вещества и выщелачивания, а так же приток, накопление и синтез новых минеральных и органических соединений (Волобуев, 1973; Орлов, Бирюкова, 1984).

В степной зоне при возрастании среднегодовых температур наблюдается утяжеление механического состава и уменьшение содержания азота и гумуса (Ковда, 1973б, 1985; Болдырев, 1993). Тепло также влияет на испарение влаги и во-многом определяет водный баланс почвы. С поступлением влаги в почву связаны процессы гумусообразования, гидролиза первичных и формирования вторичных глинистых минералов. С увеличением среднегодового количества осадков увеличиваются ёмкость поглощения, содержание гумуса и азота, возрастает глубина залегания карбонатов (Раменский, 1938, 1950; Возбуцкая, 1964; Соколов, Иваницкая, 1971; Титлянова и др., 1996; Розанов, 2004; Уткаева, 2005). В общепланетарном масштабе сумма осадков, выпадающих за год, возрастает от полюсов к экватору. Однако распределение осадков на суше имеет пятнистый характер (Ковда, 1973а). В зоне настоящих (типичных) степей наиболее чётко выражены континентальность, засушливость и неустойчивость увлажнения. Климат Степей характеризуется жарким летом, продолжительной и тёплой осенью, холодной зимой с перепадами температур и непродолжительной весной, большой амплитудой температурных колебаний, незначительным годовым количеством осадков (200...500 мм) с существенным варьированием в различные годы, сильными ветрами с пониженной влажностью воздуха и интенсивной испаряемостью, превышающей годовое количество осадков. Для степного климата помимо сезонных характерны также значительные суточные колебания температуры (Бельгард, 1950, 1971). В преде-

лах степной зоны по мере продвижения с запада на восток отмечается общее нарастание континентальности и резкое уменьшение влажности воздуха (Бельгард, 1971). Это хорошо иллюстрируется данными, обобщёнными Н.М. Матвеевым (1994) для зоны настоящих степей на примере Приднепровья и Заволжья (табл. 1).

Таблица 1

***Сравнительная характеристика климатических условий степного Приднепровья и степного Заволжья в подзоне обыкновенного чернозёма (по Н.М. Матвееву, 1994)***

Показатели	Приднепровье	Заволжье
Среднегодовая температура, °С	+7,9...+8,4	+4,0...+5,0
Среднемесячная температура, °С:		
января	-1,1...-5,7	-12,4...-13,5
июля	+21,5...+22,2	+21,4...+21,6
Сумма температур выше +10° С	2800...3300	2500...2700
Безморозный период, дни	147...172	140...145
Среднегодовая сумма осадков, мм	300...480	300...350
Испаряемость влаги за год, мм	650...750	500...600
Повторяемость сильно засушливых лет за 10-летний период	1...2	4...6
Мощность снегового покрова, см	5...20	30...50

Установлено, что степное Заволжье по сравнению со степным Приднепровьем характеризуется меньшим количеством тепла и осадков, сокращением вегетационного периода, увеличением количества засух и резким снижением зимних температур.

В период засухи надземные части степных трав отмирают и тем самым сокращают свою транспирационную поверхность (Бельгард, 1950, 1971; Альбицкая, 1960; Тарасов, 1981). Фитоклимат в степных сообществах в силу их недостаточной сомкнутости и незначительной массы выражен слабо. Гетеротрофными (бесхлорофильными) организмами, обуславливающими процесс минерализации органических остатков степных растений, являются преимущественно аэробные бактерии (Вильямс, 1922, 1949а, 1954; Бельгард, 1971, Ковда, 1956, 1973б; Мишустин, 1972).

По данным В.Р. Волобуева (1953), О.Н. Бирюковой, Д.С. Орлова (2004) наиболее полное разложение органического вещества происходит при влажности 60...65 % и температуре +45...+50 °С. В условиях степной зоны при недостатке влаги и высокой контрастности режима увлажнения процессы минерализации органического вещества задерживаются (Цветкова, 1992; Воробьёва, 2005) и в почве происходит накопление гумуса. Состав гумуса зависит от гранулометрического состояния почвы (Болдырев, 1993; Ахтырцев, Ефанова, 1998; Рыжова и др., 2003) Слабое промачивание почв как следствие отрицательного баланса влаги в степной зоне и обилие органических веществ, ежегодно поступающих в почву, приводят к тому, что в черноземах интенсивно развивается перегнойно-аккумулятивный процесс, сопровождающийся значительным накоплением гумуса (Докуча-

ев, 1949; Тюрин, Найденова, 1951; Мильков, 1953, Ганжара, 1974, 1986, 1997; Гришина, Орлов, 1978; Придворев и др., 2006; Русаков, 2006). В почвенном поглощающем комплексе черноземов много кальция и магния (Мильков, 1953, Травлеев, 1972а, 1972б). Во многом это является следствием карбонатности материнских пород, однако известно (Пономарёва, 1956), что процесс почвообразования в районах севернее чернозёмной зоны ведёт к раскарбонированию исходно карбонатных материнских пород. Наличие кальция и магния в чернозёмах способствует закреплению в почве гумуса (в характерной форме гуматов Са) и формированию структуры (Милановский, 2000; Милановский, Шеин, 2002).

Зональные почвы степной зоны – черноземы являются автоморфными образованиями (Докучаев, 1949). Черноземный тип почвообразования с характерным для него значительным гумусонакоплением, нейтральной реакцией и преобладанием в поглощающем комплексе кальция связан со степными сообществами и умеренно засушливым климатом (Лавренко, 1940; Растительность европейской ..., 1980; Леса России ..., 2004). Черноземные почвы относятся к импермацидному (непромывному) типу (Бельгард, 1971; Роде, Смирнов, 1972; Казеев и др., 2004).

Основные представления о гумусе почв вообще и чернозёмов в частности были разработаны И.В. Тюриным (1937, 1940, 1949, 1965) и в последствии развиты в работах М.М.Кононовой (1956, 1963, 1976), В.В. Пономарёвой (1956, 1964, 1974, 1980), Д.С. Орлова (1988, 1990), Д.С. Орлова и О.Н. Бирюковой (1984), Д.С. Орлова и др. (1997). Исследованию гумусного состояния чернозёмов посвящено большое количество работ российских и зарубежных авторов (Адерихин, Шевченко, 1968; Лаврентьев, 1972; Адерихин, Ахтырцев, 1980; Александрова, 1980; Черников 1992; Лейфман, 1993; Hayes, 1985; Shnitzer, 1978; Stevenson, 1982). Гумус в черноземах убывает с глубиной постепенно до содержания 1% и менее в слое 110...120 см, при этом его качественный состав меняется неадекватно изменению общего количества (Щеглов, 1999).

По причине ослабленного процесса выноса карбонатов в связи с малым количеством осадков, на небольшой глубине (в почвенной толще или же несколько глубже, в материнской породе) формируется горизонт накопления извести (горизонт вскипания). По заключению В.В. Пономарёвой (1956), формирование карбонатного горизонта чернозёмов происходит вследствие полной минерализации богатых кальцием органических остатков степных растений с последующей миграцией СаСО<sub>3</sub> вниз по профилю. Отличительная черта черноземов - наличие водопрочной, обычно зернистой структуры, благодаря которой в почву легко проникают и атмосферная влага, и воздух, необходимые для роста растений (Мильков, 1953; Травлеев, 1972б).

Черноземы в своем типичном виде представлены лишь на водоразделах («плакорах»). В.В. Докучаев (1949) такой чернозем называл «горовым». Лугово-черноземные почвы нижних надпойменных террас сохраняют ряд признаков, свидетельствующих о былом пойменном режиме. Гумус-

совый горизонт у них не отличается постоянством, иногда они засолены, в других случаях заболочены (Гаркуша, 1963). На верхних надпойменных террасах лугово-черноземные почвы приближаются к черноземам и получили в литературе название «долинных черноземов» (Почвы ..., 1984; Природа ..., 1990). Отличительной чертой «долинных черноземов» служит повышенная мощность и малое содержание гумуса по сравнению с рядом расположенными плакорными подтипами чернозема. Главная причина этого своеобразия заключается в характере материнских пород (Мильков, 1953; Быковская, 2004). Последними на надпойменных террасах чаще всего являются аллювиальные отложения - рыхлые и менее карбонатные, чем залегающие на водоразделах почвообразующие породы. Некоторое значение имеет также то обстоятельство, что на плоских надпойменных террасах резко ослабевают процессы смыва почв (Мильков, 1953; Роде, Смирнов, 1972).

Черноземы при повышенном увлажнении в условиях долины реки изменяют свои свойства (Казеев и др., 2004; Макеева, 2004, Николаева, Рождественская, 2004; Гусарова, 2006). В частности, при повышенном увлажнении в чернозёмах отмечается увеличение содержания подвижных фракций гуминовых и фульвокислот и потеря фракций, связанных с Са (Ильина, Калиниченко, 2005). Последние же выполняют ведущую роль в образовании структурных агрегатов почвы (Милановский, 2000; Милановский, Шеин, 2002; Уткаева, 2005; Русанов, 2006; Хромых, 2006). Консервативные химические и физические характеристики почв при переувлажнении, как и при других воздействиях, меняются значительно медленнее, чем их биологические (биохимические) свойства. Влага как мощный экологический фактор оказывает многостороннее воздействие на почвенную биоту (Казеев и др., 2004). При этом в зависимости от степени и срока воздействия происходит замена одних организмов другими и перестройка всего биоценокомплекса (Бельгард, 1971; Травлеев, 1972а).

Биологический круговорот, присущий лесному сообществу, наиболее типично протекает в лесной зоне, где существует полное «географическое соответствие» леса условиям существования (Бельгард, 1971). К северу и югу от лесной зоны в широтном направлении встречаются местообитания, которые служат ареной для других типов биологического круговорота, присущих тундровым, степным и пустынным сообществам (Бельгард, 1971).

Географическое соответствие и несоответствие леса условиям произрастания в той или иной зоне прежде всего выражается на плакорных местообитаниях, как наиболее полно отражающих почвенно-климатические особенности зоны (Высоцкий, 1962; Бельгард, 1971). Однако в пределах любой природно-географической зоны, помимо плакорных условий, существует значительное количество экстра- и интразональных местообитаний, обусловленных причинами геоморфологического и эдафического порядка, где лесорастительные условия могут то улучшаться, то ухудшаться по сравнению с типичным для данной зоны плакором (Бельгард, 1971). В ус-

ловиях речных долин факторы незонального характера наиболее выражены (Берг, 1952; Тимофеев, 1971, 1975)

В пределах степной зоны, где доминируют местообитания, соответствующие ксерофильным степным травянистым сообществам, встречаются эдафотопы, в которых в силу определённых условий возможно появление лесных насаждений; во всех «нелесных» зонах такими оптимальными позициями обладают речные долины, а в степной зоне – также ещё и балочные местообитания (Бельгард, 1971).

Кроме того, древесные и кустарниковые растения, образующие лесные сообщества, обладают значительной способностью преобразовывать степную среду (в первую очередь, – климат и почвы) (Бельгард, 1971; Дмитриев, 1997). Фитоклимат лесных насаждений отличается более равномерным температурным режимом, большей влажностью воздуха и ослаблением ветровых потоков по сравнению с фитоклиматом открытой степи (Чугай, 1960; Погребняк, 1968; Афанасьева и др, 1986; Грицан, 1986). В условиях Степи лесное насаждение получает столько же атмосферных осадков, сколько примыкающие участки со степной растительностью. Однако значительная часть зимних осадков в степной зоне теряется вследствие сноса их ветром в овраги и балки, а также за счёт частичного стока талых вод по мёрзлой почве (Погребняк, 1968; Бельгард, 1971, Веретельников, Рядовой, 1997). Достаточно крупное лесное насаждение задерживает на своей площади весь выпавший снег, а на опушках накапливает его дополнительное количество (Бельгард, 1971). Общее количество влаги, поступающее в осенне-зимне-весенний период в почву под лесом в Степи, может на 50...100% превышать её количество, поступающее на соседних степных участках (Роде, Смирнов, 1972; Кузнецов, Милуков, 1986).

Для лесной растительности в лесной зоне свойственны почвы подзолистого типа с небольшим накоплением гумуса, кислой реакцией и наличием водорода в поглощающем комплексе (Пономарёва, 1956, 1964; Роде, Смирнов, 1972; Карпачевский, 1981; Карпачевский, Строганова, 1989; Болдырев, 1993), а в условиях Степи лес способствует обогащению почвенного субстрата гумусом и улучшает его структуру (Бельгард, 1971; Травлеев, 1972а, 1977; Lal, 2005).

Так, из табл. 2 видно, что почвы лесных биогеоценозов по сравнению с почвой целинной степи характеризуются повышенным содержанием гумуса, в чем выражается воздействие леса, а также гуматным типом гумуса.

Специфика химизма опада и отпада лесных растений заключается в большом накоплении углеводов, непредельных жирных кислот, лигнина, дубителей, смол (Травлеев, 1972а). В лесных сообществах накопление органического вещества в надземных органах больше, чем в подземных (Бельгард, 1971; Евдокимова и др, 1974). Ежегодно наблюдается отмирание листьев и веточек (Погребняк, 1968; Бельгард, 1971). Изъятие органического вещества из круговорота является долговременным (Бельгард, 1971; Болдырев, 1993). Органический опад обеспечивает возврат в почву части зольных элементов и азота, ранее изъятых из почвы лесными расте-

ниями (Травлеев, 1972а). Опад образует лесную подстилку, которая тесно связана с почвой и оказывает существенное влияние на почвообразование (Бельгард, 1971; Травлеев, 1972а). Органический опад и лесная подстилка в степных лесах являются важными звеньями в системе «растительность – почва – растительность» (Травлеев, 1972а; Стебаев и др, 1993). В лесных биогеоценозах зоны настоящих степей подстилка, как правило, формирует ряд: опад→ подстилка→гумус (Травлеев, 1972а).

Таблица 2

**Содержание гумуса и его групповой состав в почвах байрачных лесов и степной целины Присамарья Днепроовского (подзона разнотравно-типчаково-ковыльных степей обыкновенного чернозёма (по А.П. Травлееву, 1972а))**

Тип биогеоценоза и местоположение почвенного разреза	Глубина, см	Содержание гумуса, %	С <sub>ГК</sub> /С <sub>ФК</sub>
Степная целина на водоразделе	0-28	4,2	2,0
	28-55	3,5	2,2
	55-84	1,8	2,1
Осинник на склоне северо-западной экспозиции	0-10	6,8	3,1
	10-27	5,2	2,8
	27-74	3,5	2,1
	74-103	3,2	1,5
Влажная липово-вязовая дубрава в тальвеге балки	0-60	7,5	1,8
	60-100	5,2	1,4
	100-150	4,3	1,4
	150-200	1,5	1,2
Суховатая ясеневая дубрава на склоне южной экспозиции	0-15	5,7	1,8
	15-75	4,5	1,9
	75-100	2,0	2,0

В Степи под влияние лесной растительности формируются почвы, существенно отличающиеся по своему характеру от обыкновенных черноземов (Травлеев, 1972а). В поймах степных рек под лесом возникают почвы грунтового увлажнения, а в лесах на водоразделах, в условиях атмосферного непромывного типа увлажнения образуются своеобразные «лесные» почвы генетически черноземного типа почвообразования – «лесоулучшенные чернозёмы» и «чернозёмы лесные» (Травлеев, 1972а, 1977).

Возникновение и развитие «черноземов лесных» в аренных лесах (на песчаной надпойменной террасе) может происходить при этом двумя путями: непрерывно-нормальным, если лесной биогеоценоз первоначально поселился на исходной почвообразующей породе, и сложно-налагаемым – при искусственном создании лесонасаждений на уже сформированном степью черноземе обыкновенном (Травлеев, 1972а). В процессе расселения лесов и их средообразующего воздействия степные почвы (черноземы обыкновенные) подвергаются соответствующей перестройке. Подобную перестройку по изменению самобытных почв настоящей степи в сторону почв, приближенных к лесному типу биологического круговорота веществ,

А.Л. Бельгард (1971) предложил называть «сильватизацией». Противоположные пути развития почвы обусловлены процессами «десильватизации» (Бельгард, 1971; Травлеев, 1977).

В условиях зоны настоящих степей процессы сильватизации почв идут своеобразным путем, часто без появления признаков оподзоливания, в связи с чем А.П. Травлеев (1972а) считает необоснованным отнесение почв под лесной растительностью в степной зоне к черноземам выщелоченным, черноземам оподзоленным (деградированным) и серым лесным почвам. По его утверждению, почвы под лесами в Степи прошли особый путь становления и развития на фоне специфической зональной (степной) обстановки и должны рассматриваться в «зональном аспекте». В условиях степного плакора по А.Л. Бельгарду (1971) лес непрерывно пребывает в очаге налагающихся друг на друга двух типов круговорота веществ, и процесс сильватизации почвы находится в противоборстве с её остепнением.

По утверждению В.Р. Вильямса (1949), а до него – С.И. Коржинского (1891) под лесом происходит деградация чернозёма и подзолообразовательный процесс. Это заключение основано на материалах, полученных в лесо-луговой (лесостепной) подзоне и было перенесено и в условия степной зоны (Петров, 1937; Усов, 1938). Исследования С.В. Зонна (1954, 1964, 1983), В.Г. Стадниченко (1960), Е.А. Афанасьевой (1966), И.А. Крупенникова (1959), А.П. Травлеева (1972а), П.Г. Адерихина, З.С. Богатырёвой (1974) показали, что изначально под воздействием леса в «степных» чернозёмах возрастает накопление гумуса, повышается водопрочность структуры и понижается уровень залегания карбонатов. В условиях степной зоны эти процессы наблюдаются как в чернозёмах, так и в каштановых почвах (Перлин, 1981; Газизуллин и др., 1998). Если лесное насаждение создано сравнительно недавно, почвообразовательный процесс под ним может сочетать в себе как «лесные», так и «степные» признаки. Наложение этих двух процессов друг на друга приводит к смене чернозёма обыкновенного на «лесоулучшенный чернозём» (Травлеев, 1972а). Исследования, проведенные А.П. Травлевым и П.П. Чабаном (1972), показали, что в естественных байрачных лесах степной зоны Украины формируются почвы чернозёмного типа, которые могут быть классифицированы как «чернозёмы лесные» различной степени декарбонизации, лессивированности и гумусности.

Почвам лесных биогеоценозов в Степи присуща дифференциация (по плотности) на элювиальный и иллювиальный горизонты (Травлеев, 1968, 1972а). Такая дифференциация почвенного профиля обусловлена лессиважем, который связан с механическим перемещением водой ила из верхних горизонтов в нижележащие (Травлеев, 1972а). Об этом свидетельствуют физико-химические характеристики почвенного профиля (нейтральная реакция, высокая насыщенность почвенного поглощающего комплекса, гуматный кальциевый тип обмена), кривые распределения ила и микроморфологическая оценка шлифов (Травлеев, 1972а; Белова, 1985, 1997). Почвообразовательный процесс в «черноземах лесных» сопровождается также

накоплением в них  $\text{SiO}_2$ , что обусловлено его биогенной аккумуляцией лесной растительностью (в виде фитолитарий) и переносом через органический опад в верхние горизонты почвы (Зонн, Мина, 1951; Травлеев, Чабан, 1972; Травлеев, 1972а; Зонн, Травлеев, 1989).

Отмечается (Травлеев, 1968, 1972б), что «черноземы лесные» в степной зоне всегда отличаются гуматным кальциевым типом обмена веществ ( $\text{Сгк/Сфк} \Rightarrow 1$ ); насыщенностью поглощающего комплекса основаниями (97,9...100 %) и, как правило, отсутствием обменного водорода. По данным А.П. Травлеева (1972а), в байрачных лесах степной зоны Украины и Молдавии «черноземы лесные» характеризуются ярко выраженным гуматным типом обмена, в их поглощающем комплексе ведущую роль играют двухвалентные катионы  $\text{Ca}^{++}$  и  $\text{Mg}^{++}$ . Как для почвы степной целины, так и для почв лесных насаждений, характерно доминирование «второй фракции» гуминовых кислот, присутствующей в форме гуматов кальция, а также фульвокислот в связанном виде (табл. 3).

Таблица 3

**Фракционный состав гумуса в почве (горизонт 0...10 см) лесных биогеоценозов и степной целины в условиях Присамарья Днепрового (по А.П. Травлееву, 1972а), доля от общего углерода, %.**

Тип биогеоценоза	№№ фракций						
	Гуминовые кислоты			Фульвокислоты			
	1	2	3	1а	1	2	3
Степная целина	6,0	37,2	25,1	0,7	3,7	2,6	10,8
Свежая липово-ясеневая дубрава в пойме р. Самары Днепроградской	4,3	29,6	18,1	1,01	1,49	8,41	5,7
Суховатый бор на арене р. Самары Днепроградской	2,4	22,6	8,8	1,8	0,6	4,1	7,2

По данным Б.П. Ахтырцева (1956, 1971), под влиянием 80-летнего дубового насаждения на обыкновенный чернозём в верхнем (10...15 см) слое почвы отмечается высокое накопление валового гумуса и общего азота, однако наблюдается при этом и увеличение количества воднорастворимого гумуса, что указывает на повышенную степень его подвижности. На глубине 20...30 см содержание валового гумуса осталось прежним, однако также отмечается увеличение степени его подвижности. Одновременно с этим, в верхнем 10...15 – сантиметровом слое почвы под дубовым насаждением происходит интенсивная биологическая аккумуляция поглощённого кальция, снижение доли магния, гидrolитической кислотности и повышение степени насыщенности основаниями.

А.П. Травлеев (1972а) отмечает, что в степной зоне в условиях повышенного увлажнения при подъеме уровня грунтовых вод почвообразовательный процесс под лесом сближается с луговым типом, но при этом подзолообразования не происходит.

В условиях степного Заволжья также наблюдается (Колоскова, 1956; Кретицин, Леонов, 1986) положительное влияние полосных и массивных

лесных насаждений на аккумуляцию в почве органического вещества, азота и фосфора.

Почва в биогеоценозе выступает не только важнейшей частью среды (биотопа), но и основным блоком в биотическом круговороте веществ, а также главным аккумулятором энергии (Волобуев, 1958, 1974а, 1974б; Уткин, 1980; Флиндт, 1992; Большаков и др., 1998; Кулик и др., 1998; Колосова, 1999; Кулик, 2000, 2001, 2003; Бобкова, Тужилкина, 2001).

С опадом травянистых растений в степных, луговых, лугово-степных сообществах в почву поступают не только разнообразные органические и минеральные соединения, но и заключенная в них энергия (Волобуев, 1958, 1974а, 1974б; Уткин, 1980). Так, в подзоне луговых степей и остепнённых лугов (Лесостепь) в почву ежегодно поступает в форме опада от 60 до 140 ц/га органической массы с содержанием в ней от 350 до 700 кг/га разнообразных химических элементов (Родин, Базилевич, 1965), участвующих в биотическом круговороте веществ (Титлянова, Тесаржова, 1991). Возврат в почву химических элементов в разнотравно-типчаково-ковыльных степях обыкновенного чернозёма достигает 60%, а в засушливых типчаково-ковыльных степях южного чернозёма снижается до 40% (от содержания в фитомассе) (Родин, Базилевич, 1965). В живой фитомассе степных сообществ накапливается в процессе жизнедеятельности от 300 до 1800 кг/га различных зольных элементов, причём, в северных степях (обыкновенного чернозёма) они сосредоточены в подземных органах растений на 60...65%, а в засушливых степях (южного чернозёма) – на 85...95% (Титлянова, 1979).

Установлено, что каждый вид в составе фитоценоза по-разному потребляет из почвы и возвращает в почву с опадом азот, фосфор, калий и другие элементы (Басов, 1986; Цветкова, 2000а, 2000б). Отметим, что во время дождей в почву вымывается из надземных органов большое количество минеральных, а также органических (углеводы, органические кислоты) соединений (Гродзінський, 1973; Матвеев, 1994). С корневыми выделениями растений в почву поступают аминокислоты, углеводы, органические кислоты, ферменты, витамины, фенолы, азот, фосфор, калий и др. (Гродзінський, 1973; Каверзина, 1988; Прокушкин и др., 1988).

Доказано, что валовое содержание в почве биогенных веществ в течение года меняется мало, но подвижные, особо значимые для минерального питания растений соединения изменчивы (Лопатин, 1988). Особенно тесная связь обнаруживается между развитием растений и трофностью почвы в корненасыщенном слое. Общая (суммарная) трофность почвы в степной зоне прямо связана с гранулометрическим составом и возрастает с увеличением количества тонких фракций, в которых сосредоточены биогенные элементы, но уровень обеспеченности растений зависит от концентрации макро- и микроэлементов в почвенном растворе (Мигунова, 1988). Неглубокое залегание грунтовых вод существенно повышает не только влажность, но и трофность почвы за счёт подъёма снизу вверх питательных солей (Мигунова, 1988). Это снижает конкуренцию видовых ценопопуляций

(Журавлёва, 1987; Медведев, 1988) и способствует созданию оптимальных эдафических условий для развития не только травянистых (Медведев, 1988), но и лесных фитоценозов (Матвеев и др., 1980; Лоза, 1997, 1999а, 1999б, 2000а, 2000б; Олег, 2000; Белова, 2000; Беднев, Яковлева, 2005).

В современной России почвы в степной зоне представлены: чернозёмами оподзоленными – 9,8, чернозёмами выщелоченными – 20,08, чернозёмами типичными – 8,01, чернозёмами обыкновенными – 14,39, чернозёмами южными – 12,06 млн. га (Симакова и др., 1996). Они развиваются на плакорных, равнинно-возвышенных водоразделах и связаны в своём происхождении со степной растительностью. В долинах рек и глубоких балках формируются луговые, а также и лесные фитоценозы, в условиях которых почвы претерпевают специфические изменения под влиянием корневых систем, корнепада и опада луговых и лесных видов растений (Ремезов, 1956; Баранецкий, 1981а, 1981б; Матвеев, 1991, 1995, 1996, 2003а, 2003б, 2004; Дубина, 1997; Лоза, 2000а, 2000б; Авдеева, 2004; Матвеев и др., 1976, 1980, 1990, 1991, 1995, 2005). Особенно существенную трансформацию испытывают почвы, формирующиеся в лесных сообществах (Стадниченко, 1960; Травлеев, 1972а). Огромная надземная фитомасса древостоя степных лесов, достигающая 19,3...115,7 т/га (Матвеев и др., 2005), сосредотачивает в себе от 141,8 до 547,0 кг/га минеральных элементов (Ремезов, 1956), ежегодно возвращает в почву в форме надземного опада от 13,4 до 31,3 т/га органических и 3,0...6,6 т/га зольных веществ (Дубина, 1997).

Кроме того, из опада древесных растений атмосферными осадками выщелачиваются в почву: смолы, воска, терпены, дубильные вещества, воско-смолы, белковые вещества, органические кислоты, кумарины, флавоноиды, сапонины, катехины, индолпроизводные, гибберелинподобные соединения, гликозиды, фенолкарбоновые кислоты и другие соединения (Колесниченко, 1976; Баранецкий, 1981б; Мороз, 1990; Матвеев, 1994).

В травянистых сообществах (остепнённые луга, луговые степи, степи) при ежегодном надземном опаде 1,6...1,73 т/га в условиях степного Заволжья (Матвеев, 1991), как и в других регионах степной зоны (Дубина, 1997; Цветкова, 1992, 2000а, 2000б), осуществляется интенсивный биотический круговорот веществ. В лесных фитоценозах он характеризуется заторможенностью (Дубина, 1973, 1997; Цветкова, 1992, 2000а, 2000б; Авдеева, 2004).

При внесении в почву или при выносе из почвы того или иного вещества происходит внос или вынос заключённой в химических связях его молекул энергии (Волобуев, 1953, 1973; Вернадский, 1967; Голубец, 2000). Так, например, с отмирающей надземной фитомассой степных злаков (*Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaud.) в почву поступает 4287...4311 кал/г, в пырейной ассоциации в подстилке аккумулировано 2926, в подземной фитомассе (корневища и корни) – 3348 кал/г, а в овсяницева ассоциации – соответственно 2961 и 3396 кал/г абсолютно сухого вещества (Грищенко, 1981). По результатам исследований К.С. Бобковой и В.В. Тужилкиной (2001) в листовом опаде сосны обыкновенной заключено до 19,51, берёзы

повислой – до 16,6 кДж/г сухого вещества энергии. В условиях степного Приднепровья в расчёте на 1 га аккумулируется энергии в опаде, подстилке и почве (0...10 см) соответственно: в разнотравно-типчачово-ковыльной степи  $2,7 \cdot 10^8$ ;  $5,9 \cdot 10^8$  и  $134,1 \cdot 10^9$ ; в краткопоёмной липовой дубраве на свежем суглинке –  $2,8 \cdot 10^8$ ;  $4,4 \cdot 10^8$  и  $1000,1 \cdot 10^9$ ; в пристенной липовой дубраве на свежем суглинке –  $5,1 \cdot 10^8$ ;  $5,7 \cdot 10^8$  и  $851 \cdot 10^9$ ; в бору на суховатом песке –  $1,1 \cdot 10^8$ ;  $1,0 \cdot 10^9$  и  $242,9 \cdot 10^9$  Дж энергии (Колосова, 1999; Кулик, 2001, 2003).

Аккумулируется энергия и в зоомассе. Так, в расчёте на 1 г сухой зоомассы приходится в среднем следующая энергия: черви – 22,11; ракообразные – 17,8; моллюски – 20,28; насекомые – 22,68; амфибии – 17,17; рептилии – 19,68; птицы – 23,32; млекопитающие – 20,43 кДж (Большаков и др., 1998).

Важную роль в почвообразовательных процессах в степной зоне выполняют микроорганизмы (Звягинцев, 1987). Почвенные водоросли выступают как фотосинтетики и увеличивают микробиологическую активность почвы (Алексахина, Штина, 1984; Яковлев, 2000; Кузяхметов, 2006). Особенно много в почвах степной зоны жгутиковых водорослей – хламидомонадовых (41 вид), на долю которых в подзоне Лесостепи приходится 25%, а в Степи – 7...8% от всей почвенной альгофлоры (Кузяхметов, 2006).

По данным А.Ф. Кулик (2000) в почве (0...10 см) целинной степи обнаруживается 4,63...12,2 млн/г бактерий и 3,75...15,0 млн/г актиномицетов, а в почве естественных степных дубрав (пристенных и пойменных) – от 7,3 до 15,5 млн/г бактерий и от 8,4 до 10,7 млн/г актиномицетов. В песчаной и суглинистой почве искусственных сосняков в степном Заволжье преобладают микроскопические грибы, общая биомасса которых в несколько раз больше и биомассы водорослей, и биомассы бактерий (Овчинникова, 2005).

Как уже отмечалось, гравитационная влага выщелачивает из лесного опада и подстилки разнообразные вещества. Они могут угнетать развитие растений (Матвеев, 1994) и тормозят деятельность почвенных микроорганизмов (Коловский, Рукосуева, 1987). Грибы выступают инициаторами стратификации опада. Так, ещё перед опадением листья на деревьях интенсивно заселяются специфической микрофлорой с доминированием дрожжеподобных видов (*Pullularia pullulans*, *Mycosphaerella ventura* и др.) (Smith, Wiering, 1953). В опадном слое (L) подстилки отмечается максимальный динамизм и разнообразие химических соединений и, соответственно, наибольшее видовое разнообразие микрофлоры. Превалируют грибы-базидиомицеты, отдельные виды которых питаются и разлагают специализированные фракции: листья, ветки, плоды, кусочки коры, травянистые остатки и др. (Бурова, 1971; Чернобай, 2000).

В ферментационном слое (F) подстилки растительный материал становится в результате разложения более однородным как по форме, так и по химическому составу. Микрофлора здесь также менее разнообразна, чем в опадном слое. Здесь много макромицетов (сапрофиты и ксилофиты) и

плесневых грибов (питаются целлюлозой и хитином), максимум – актиномицетов и бактерий (Бурова, 1971; Чернобай, 2000). В этом слое осуществляется и наиболее полное разложение органических веществ, в том числе – сложных, углеродсодержащих молекул, что сопровождается интенсивным выделением  $\text{CO}_2$  (Stevenson, 1982). Здесь происходит активный синтез биомассы организмов-сапротрофов и концентрация гуминовых молекул (Stevenson, 1982).

В гумусовом слое (Н) подстилки резко снижается численность грибов и бактерий. Базидиомицеты представлены видами гумусовых сапротрофов, возрастает видовое разнообразие плесневых грибов, господствуют актиномицеты, а бактерии представлены в споровой форме (Бурова, 1971). При переходе к перегнойно-аккумулятивному горизонту почвы обилие сапротрофной микрофлоры резко сокращается, преобладают бактерии (Бурова, 1971; Чернобай, 2000).

Установлено, что глюкоза, ацетат, пируват, урацил, уридин, аминокислоты, полисахариды и другие соединения, содержащиеся в растительных остатках, в течение трёх месяцев с начала разложения на 80% включаются в состав почвенной микробиоты (Kassim et al., 1981). После разложения растительной массы в течение года около 23% углерода фиксируется в биомассе почвенных микроорганизмов, в которых задерживается также много азота и других зольных элементов (Jenkinson, 1966). Средний уровень аккумуляции углерода в живых организмах почвы может превышать 2,5% его общего содержания в почве, а азота – от 0,5 до 15,3%. В расчёте на 1 га в биомассе почвенных микроорганизмов в среднем содержится: азота – 108, фосфора – 83, калия – 70, кальция – 11 кг (Anderson, Domsh, 1980).

Основной принцип разложения опада заключается в том, что каждая группа видов-редуцентов выступает со специфическими ферментами и разлагает, питаясь, определённый набор соединений, а деятельность одних видовых популяций редуцентов является необходимой предпосылкой (подготовкой) для реализации функциональной программы последующих популяций (Parkinson, 1973; Чернобай, 2000).

В деструкции растительных остатков в опаде и подстилке важнейшая роль принадлежит животным-сапрофагам, в особенности – беспозвоночным (Соколов, 1956; Топчиев, 1960; Zachariae, 1965; Чернова, 1972, 1976, 1977; Злотин, 1972; Пилипенко, 1973; Стриганова, 1971, 1980, 1987, 1996, 2003; Seastedt, 1984; Edwards, Fletcher, 1988; Криволицкий, 1994; Третьякова и др., 1996; Пахомов, 1998а, 1998б; Мамилов и др., 2000; Чернобай, 2000). Отмечается, что, с одной стороны, между микрофауной и микрофлорой может складываться своеобразное равновесие (Третьякова и др., 1996), а, с другой стороны, почвенная микрофауна способна регулировать активность микроорганизмов (Мамилов и др., 2000). В частности, заглатывая вместе с растительными остатками бактерии и грибы, многоножки, мокрицы, дождевые черви пропускают их через свой кишечный тракт, где многие из них погибают под действием пищеварительной среды, а другие

наоборот, активизируют своё развитие (Ву Нгуен Тхань и др, 1994; Бызов, Рабинович, 1997; Бызов, 2003). При разложении растительного опада микроорганизмы и животные образуют своеобразный «конвейер», механически размельчая и химически деструктурируя материал, и неоднократно меняются местами (Zachariae, 1965; Чернобай, 2000).

В разложении опада в растительных сообществах, в том числе в степных лесах, важную роль выполняют животные. До 90% опада в дубравах Лесостепи и Степи разлагается в связи с трофической деятельностью животных-сапрофагов, около 50% - при участии беспозвоночных (Гиляров, 1965, 1970; Злотин, Ходашова, 1974)

Установлено, что не только в деструкции органических остатков, но и в формировании физико-химических свойств почвы первостепенное значение имеют почвенные беспозвоночные (Гиляров, 1965; Курчева, 1971; Титишева, Сизова, 1983; Чернобай, Яворницкий, 1987; Стриганова, 2003). Доказано, что чем больше корневая масса в почве, тем значительнее видовое разнообразие, численность, биомасса беспозвоночных животных и тем выше содержание гумуса (Гиляров, 1965). Деструкция фитомассы беспозвоночными начинается с деятельности видов-фитофагов. Так, например, при массовом размножении зелёной дубовой листовёртки, обгрызающей листву деревьев, в почву поступает большое количество измельчённого и обогащённого ферментами и сапрофитной микрофлорой органического материала в форме экскрементов, которые быстро минерализуются (Злотин, 1969, 1970; Домников, 1979). В составе герпетобия в широколиственных степных лесах по сравнению с лесами лесной зоны возрастает доля участия галофитных, луговых, степных и эвритопных видов (Бригадиренко, 2005).

В разложении степного опада, как уже отмечалось, важное значение имеют абиотические факторы. Почвенные беспозвоночные-сапрофаги в два раза ускоряют разложение опада и корней по сравнению с активностью бактериально-грибного комплекса (Злотин, Ходашова, 1974). Дождевые черви (*Eisenia nordenkioldi*) также активно разлагают подстилку, ускоряя её деструкцию в 2,5 раза (Перель, 1979). Первичные деструкторы отмершей фитомассы – беспозвоночные, как и микроорганизмы, разлагают, питаются, белки, растворимые углеводы, пектин и др. Среди них много диплопод, мокриц, личинок типулид, клещей, дождевых червей, колембол (Стриганова, 1971). Вторичными деструкторами-сапрофагами выступают личинки жуков-навозников (копрофаги) и диплопод, а также микроартроподы на экскрементах беспозвоночных (Стриганова, 1971).

Потребители подстилочной и почвенной микрофлоры – микроартроподы, питающиеся в частности грибным мицелием (Стриганова, 1971). В кишечном тракте беспозвоночных-сапрофагов развиваются микроорганизмы, участвующие в переваривании пищи. С экскрементами они выбрасываются наружу и продолжают процесс деструкции (Стриганова, 1971; Чернобай, 2000). В разных слоях подстилки отмечаются различные виды сапрофагов, которые по мере разложения органического материала сменяют

друг друга, осуществляя одновременно перемешивание детритной массы (Cromack, 1973; Gunnarson, 1987; Eijsackers, 1990).

Почвенная фауна не минерализует растительный опад, но без предварительной зоогенной переработки невозможно его последующее разложение микроорганизмами. Эта переработка включает: механическое измельчение растительного материала, гомогенное перемешивание непереваренных остатков пищи с микрофлорой в кишечнике, смешивание с почвой экскрементов (Eijsackers, 1990). В кишечнике сапрофагов растительная масса измельчается с возрастанием её суммарной поверхности, в ней увеличивается содержание растворимых веществ, происходит выщелачивание токсинов (фенолы и др.), тормозящих развитие микрофлоры, что активизирует развитие последней (Gunnarson, 1987). Во время биотурбации измельченной пищевой массы с микроорганизмами в кишечнике сапрофагов грибные ткани разлагаются, а устойчивые к пищеварительным секретам бактерии выживают и активно развиваются и в кишечнике, и в экскрементах (Gunnarson, 1987; Eijsackers, 1990).

В почве корневые отмершие остатки разлагают, главным образом, дождевые черви, кивсяки (Dunger, 1958; Злотин, 1969; Гиляров, Стриганова, 1978; Spenne, 1986; Тиунов и др., 1997; Тиунов, Scheu, 1999; Битюцкий и др., 2002; Сизова, Титишева, 2005; Олейник и др., 2005). В экспериментах показано, что при искусственном заселении почвы в насаждениях дуба черешчатого дождевыми червями в подзоне сухих степей существенно возрастает разложение подстилки, а в почве необменный калий переходит в обменную форму (Кулакова, 2006). С экскрементами дождевых червей в почву вносится 9 мкг/особь  $\text{NO}_3^-$  - иона и 90 мкг/особь иона аммония, что активизирует процесс нитрификации (Олейник и др., 2005).

По результатам экспериментов М.Г. Сизовой и Н.Г. Титишевой (2005) в разнотравно-луговой степи на мощном черноземе (гумусированность 13%) установлено, что кивсяки поедают (и участвуют в разложении) отмершие корни луговых и степных видов трав и ветошь, а дождевые черви – преимущественно подстилку. При биотурбации происходит перемещение веществ из подстилки в нижележащие горизонты почвы за счёт миграции мезофауны (дождевые черви, жуки-навозники и др.). Мелкие органические частицы могут также подниматься снизу вверх с поднятием грунтовых вод. Выбрасываемый сапрофагами на поверхность почвы материал из нижних горизонтов изменяет химический состав за счёт привноса новых элементов (Хитров, 2005). Большая численность и биомасса беспозвоночных сапрофагов в почве свидетельствует о процессе формирования тонкозернистого гумуса типа мулль или модер (Гиляров, Стриганова, 1978; Ржевникова и др., 1992). Дождевые черви при биотурбации выделяют много слизи, которая склеивает органо-минеральные структурные агрегаты на стыке подстилки и перегнойно-аккумулятивного горизонта (Spence, 1986).

Позвоночные животные, особенно млекопитающие, также выполняют существенную роль в почвообразовательных процессах (Кучерук, 1963; Абатуров, Карпачевский, 1965; Ходашова, 1970; Абатуров, 1976, 1979,

1984; Воронов, 1975; Карпачевский, 1981; Гиляров, 1988; Ведрова, 1997; Стриганова, 1996; Bulakhov, 1997; Пахомов, 1998а, 1998б).

На основе многолетних стационарных исследований, проведённых в естественных байрачных, пристенных, краткопоёмных, борových лесах степного Приднепровья, установлено, что обитающие в почве млекопитающие (кроты, слепыши, мышевидные) существенно изменяют тепловой, водный, воздушный режим почвы (Пахомов, 1997, 1998а), способствуют в местах пороев интенсификации роста травостоя (Булахов, Лукацкая, 2000), увеличивают видовое разнообразие растений (Пахомов, 2003), повышают запасы и скорость разложения лесной подстилки (Дубина, Рева, 1998). Экскременты млекопитающих, особенно фитофагов, стимулируют развитие почвенных бактерий и грибов, повышают активность почвенных ферментов (Булахов, Пахомов, 1997; Пахомов, 1998б; Булахов и др., 1998, 2005). Роющая деятельность мелких млекопитающих способствует увеличению образования гумуса на 6...18%, повышает микробильную активность на 18...40%, ферментативную активность – на 6...20%, почвенное дыхание – на 30...190% (Булахов, Пахомов, 2000; Пахомов, Рева, 2005).

Слой почвы 3...5 см перемешивают обитающие в степных лесах земноводные, при этом в их пороях содержание гумуса возрастает на 40...50% (Губанова, 2003). Эврибионтная почвороящая амфибия чесночница обыкновенная (*Pelobates fuscus*), обитающая в степной зоне во всех сообществах, образует в расчёте на 1 га во влажные годы от 0,6 до 5324 тыс. особей, в засушливые годы – от 265 до 2387 особей. Зарывается в почву на глубины 0,8...1,0 м, редко – до 2 м (Булахов, Губанова, 2005). При этом почва взрыхляется, уменьшается испарение влаги, но возрастает влагопроницаемость. Порозность почвы повышается на 8,6...10,8%, аэрация – на 17,7...21,1% (Булахов, Губанова, 2005).

Исследования сотрудников кафедры зоологии и экологии Днепропетровского университета на Присамарском биосферном стационаре (степное Приднепровье) всесторонне раскрывают сущность воздействия почвообитающих и надпочвенных млекопитающих на почву и протекающие в ней процессы (Булахов, 1975; Пахомов, 1979, 1985, 1987, 1988, 1993, 1998а, 1998б, 1998в, 1998г; Пахомов и др., 1987, 1989; Пахомов, Леонова, 1993; Пахомов, Жуков, 1998; Булахов, Леонова, 1991; Булахов, Пахомов, 1997).

На основании анализа данных работ можно заключить следующее. Микромаммалии – почворои (кроты, слепыши, полёвки, мыши) покрывают почву пороями, вынося на поверхность в степных лесах до 1,5...24,4 м<sup>3</sup>/га почвы и увеличивая общую поверхность контакта с воздушной средой на 29...123 м<sup>2</sup>/га. В годы их массового размножения эти величины возрастают в 3...5 раз. Млекопитающие-почворои, обитающие в различных типах степных лесов, в процессе питания перерабатывают биомассу до 170...485 кг/га (сухой вес) и включают её в круговорот в форме физиологически активного вещества в почве до 43...120 кг/га. Почворои, взрыхляя почву, снижают её твёрдость, которая в выбросах снижается в 4...17, в горизонте 0...40 см – в 1,2..2,3 раза. Под воздействием экскреций животных твёр-

дость почвы в пойменных дубравах снижается на 8,3...29,1, в аренных лесах – на 1,9...18,5%. Порозность и аэрация почвы в результате роющей деятельности животных возрастает на 13...39, под воздействием экскретов – на 6,0...14,3%. В слоях (20...40 см) активной деятельности почвороев (норы, ходы) возникают воздушные полости объёмом от 1,7 до 25,0 м<sup>3</sup>/га. Под выбросами почвороев в степных лесах влажность почвы увеличивается на 1,6...23,0%, под экскрециями – на 1,7...11,0%.

Поверхностное рыхление кабанами, кротоми, лисицами, барсуками способствует накоплению влаги в почве на 6...25%. В местах троп и лёжек напочвенных животных (кабаны, лоси, косули) твёрдость почвы увеличивается на 5,9...14,2%, а влажность почвы – на 1,6...6,4%. Млекопитающие-почворои обуславливают вертикальную миграцию веществ, которые интенсивнее вовлекаются в биотический круговорот. Так, ежегодно дополнительно вовлекаются в круговорот: медь – 0,01...0,6; железо – 1,3...25,0; марганец – 0,2...2,6; магний – 0,5...12,4; цинк – 0,004...0,09 кг/га, прирост гумуса достигает 0,12...0,38%. В верхнем (0...10 см) слое почвы под экскрециями грызунов количество гумуса увеличивается на 9,8...31,6%. За счёт экскреций и мочи в почву степных лесов дополнительно поступает 3,93...10,55 кг/га органических (сухой вес) и 2,16...16,4 кг/га зольных соединений, в связи с чем ускоряется круговорот азота, фосфора, калия, кальция, натрия и других элементов. Процесс минерализации под воздействием экскреций возрастает в 1,2...1,8 раза, что способствует дополнительному вовлечению в круговорот в пойменных дубравах 147...183, в аренных лесах – 192...282 кг/га зольных элементов и соответственно 210...263 и 874...1287 кг/га органических веществ.

В местах пороев напочвенных животных развитие микрофлоры количественно возрастает в 1,3...3,3 раза, а в биогеоценозе в целом на 0,25...7,73% за счет катализаторного действия экскрементов. Количество споровых бактерий увеличивается в среднем в 1,7, олигонитрофилов – в 2,1, олиготрофов – в 2,2, амилोलитиков – в 2,90, актиномицетов – в 2,3, плесневых грибов – в 1,6 раза. Это приводит к интенсификации разложения азотсодержащих и углеродсодержащих соединений, к увеличению содержания в почве аммиака, протеолитических и амилолитических ферментов, усиливая минерализацию растительных остатков в 1,2...3,0 раза, активность уреазы повышается на 44,2...138,2, инвертазы – на 24,3...87,5, каталазы – на 31,0...88,3%, под экскрециями млекопитающих общая ферментативная активность почвы усиливается в 1,1...5,0 раз. Под влиянием роющей деятельности животных в почве степных лесов на 15,9...41,9% увеличивается содержание свободных аминокислот (разложение белков), а под экскрециями – на 17,8...99,2%, выделение CO<sub>2</sub> усиливается на 21,2...199,6%.

Средопреобразующая деятельность напочвенных млекопитающих стимулирует в почве степных лесов развитие простейших-тестацид (видовое разнообразие возрастает в 1,3...3,75 раза, количество – на 11,5...45,6%), микроартропод (численность увеличивается на 3,6...28,7%). Общий при-

рост количественного состава и зоомассы почвенной мезофауны в степных лесах под влиянием почвороев-млекопитающих составляет соответственно 1,1...6,4 и 1,2...7,4%.

Таким образом, вышеизложенные результаты исследований почвенных зооэкологов, из которых и по научно-методическому уровню, и по информативности особо выделяется фундаментальный труд А.Е. Пахомова (1998а, 1998б), свидетельствуют о сложном и многостороннем воздействии позвоночных животных (млекопитающих) на почву и протекающие в ней процессы.

Почва, таким образом выступает не просто как важнейшая часть (эдафотоп) биогенной среды (биотоп) биогеоценоза (Сукачѳв, 1964), но и как в высшей степени сложная биокосная система, обладающая способностью к саморазвитию за счёт деятельности обитающих в ней живых организмов, которые образуют своеобразную надорганизменную подсистему – педобиоценоз. В процессе питания живые организмы осуществляют в почве деструкцию органического вещества, первоосновой которого изначально всегда является фитомасса фотосинтезирующих растений (включая водоросли и цианобактерии), без каковой никогда не возникнет биомасса всех остальных живых существ. Живая или мѳртвая фитомасса выступает первым звеном трофических цепей: пастбищной (растения → фитофаги и фитопаразиты → зоофаги и зоопаразиты) и детритной (мортфитомасса → сапрофаги и сапрофиты) (Одум, 1975; Брук, 1987; Гиляров, 1988; Номоконов, 1989; Динамика растительного ..., 1991).

В нашу задачу не входит анализ трофических цепей, выраженных в почве, отметим лишь то, что они не прямолинейны и объединены множеством усложнѳнных вещественно-энергетических связей (Одум, 1975; Номоконов, 1989; Шилов, 1997; Голубец, 2000). И в пастбищной, и в детритной трофических цепях, с одной стороны, отмечается упрощение химического строения и распад крупных молекул с рассеиванием энергии и образованием простых, в том числе – минеральных соединений, а, с другой стороны, происходит синтез новых, часто ещѳ более высокомолекулярных соединений с аккумуляцией энергии (Шилов, 1997; Голубец, 2000). Если возникновение высокомолекулярных, аккумулирующих большую энергию соединений в зоомассе (животные белки, жиры и углеводы) не вызывает особых вопросов, то синтез сложно устроенных, очень крупных, заключающих в себе огромную энергию гумусовых веществ (гуминовые и фульвокислоты, гумины и др.) до сих пор не ясен, тем более, что он протекает не в клетках живых организмов, а в «биохимической среде» почвы и связан, прежде всего с еѳ ферментативной активностью (Купревич, 1974; Хазиев, 1976).

Как уже было отмечено, все обитающие в почве организмы (растения, простейшие, бактерии, грибы, водоросли, актиномицеты, беспозвоночные и позвоночные животные) синтезируют, выделяют и обогащают почву ферментами. Трансформация органических веществ, синтез новых молекул

в биомассе и биосинтез гумуса осуществляется с участием ферментов (Хазиев, 1976, 2005).

Главный результат биогенной трансформации материнской породы в почву – образование и накопление в ней гумуса, который свойственен только почве. Первоосновой его являются растения. И если видовой состав растений, поселяющихся на материнской породе, зависит от комплекса абиотических факторов исходной среды (экотопа), осуществляющей экотопический отбор (Шенников, 1950; Работнов, 1974), то состав беспозвоночных и позвоночных фитофагов, а затем и зоофагов, мортфитосапрофагов и сапрофитов определяется особенностями биохимической структуры растительных тканей (Одум, 1975; Шилов, 1997; Голубець, 2000).

Однако если, как это видно из предшествующего обзора, в научной литературе имеется достаточно обширная информация о роли микроорганизмов, беспозвоночных и позвоночных животных в процессах, протекающих в почве, включая подстилку, то о влиянии на свойства почвы отдельных видов растений, а также групп видов, объединяемых по жизненной форме (биоморфе) и экологической форме (экоморфе), из которых слагаются различные фитоценозы, известно крайне мало. С учётом того, что именно растения своими корневыми системами вовлекают в биотический круговорот химические элементы материнских пород, извлекая их из кристаллических решеток минералов и поднимая в верхние горизонты, а также то, что именно растительная масса является в той или иной почве первоосновой гумуса, важно исследовать как влияет флористический и биоэкоморфный состав растительных сообществ на физико-химические свойства почв.

Делая общий вывод по представленному обзору литературного материала, можно заключить, что, несмотря на несомненный интерес к почве со стороны различных специалистов, практически нет ни одного исследования, в котором всесторонне и исчерпывающе была дана объективная оценка роли всех составляющих (абиотических, биотических, биогенных) в формировании почвы как биокосной системы на конкретной материнской породе, в конкретном биогеоценозе, с учётом значимости всех без исключения видовых ценопопуляций живых организмов. Здесь нас ещё ожидает большая поисковая работа.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абатуров, Б.Д.** О влиянии крота на почвы в лесу / Б.Д. Абатуров, Л.О. Карпачевский // Почвоведение. – 1965. – №6. – С. 59-68. - **Абатуров, Б.Д.** Почвообразующая роль животных в биосфере / Б.Д. Абатуров // Биосфера и почвы. – М.: Наука, 1976. – С. 53-69. - **Абатуров, Б.Д.** Роль млекопитающих в минерализации растительной органики / Б.Д. Абатуров // Матер. II съезда Всесоюз. териол. общества: Пленар. докл. – М., 1979. – С. 3-13. - **Абатуров, Б.Д.** Млекопитающие как компонент экосистемы (на примере растительноядных млекопитающих в полупустыне) / Б.Д. Абатуров. – М.: Наука, 1984. – 286 с. - **Авдеева, Н.В.** Сравнительная биоэкологическая характеристика липовых дубрав и искусственных сосняков в условиях степного Завожья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. / Н.В. Авдеева. – Самара, 2004. – 19 с. - **Адерихин, П.Г.** Групповой и фракционный состав гумуса лугово-чернозёмных почв Окско-Донской равнины / П.Г.

Адерихин, А.Б. Ахтырцев // Химия, физика и мелиорация почв. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1980. – С. 3-15. - **Адерихин, П.Г.** Воздействие защитных лесных насаждений на содержание и состав органического вещества обыкновенных чернозёмов Каменной степи / П.Г.Адерихин, З.С. Богатырёва // Почвоведение. – 1974. – № 5. – С. 43-53. - **Адерихин, П.Г.** Состав гумуса чернозёмов Центрально-чернозёмной полосы и его изменения при окультуривании / П.Г.Адерихин, Г.А. Шевченко // Агрохимия. – 1968. – №5. – С. 82-89. - **Александрова, Л.Н.** Органическое вещество почвы процессы его трансформации / Л.Н.Александрова. – Л.: Наука, 1980. – 287 с. - **Алексахина, Т.И.** Почвенные водоросли лесных биогеоценозов / Т.И. Алексахина, Э.А. Штина. – М.: Наука, 1984. – 150 с. - **Альбицкая, М.А.** Основные закономерности формирования травяного покрова в искусственных лесах степной зоны УССР / М.А. Альбицкая // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1960. – С. 155-208. - **Афанасьева, Е.А.** Чернозёмы Среднерусской возвышенности / Е.А. Афанасьева. – М.: Наука, 1966. – 224 с. - **Афанасьева, Т.В.** Почвы природных зон европейской части СССР / Т.В. Афанасьева, П.Н. Балабко, Л.Б. Востокова, М.Н. Строганова, Т.В. Терешина, И.С. Урусаевская, А.С. Яковлев. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1986. – 103 с. - **Ахтырцев, А.Б.** Причины и цикличность переувлажнения земель лесостепного комплекса / А.Б. Ахтырцев // Геоботаника XXI века: Матер. Всерос. научн. конф. – Воронеж, 1999. – С. 61-64. - **Ахтырцев, Б.П.** Изменение обыкновенного чернозёма под воздействием 80-летнего дубового насаждения / А.Б. Ахтырцев // Почвоведение. – 1956. – №11. – С. 50-58. - **Ахтырцев, Б.П.** Чернозёмы широколиственных лесов и их генезис // Некоторые проблемы биологии и почвоведения / А.Б. Ахтырцев. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 1971. – С. 32-48. - **Ахтырцев, Б.П.** Гумус подтипов среднерусских чернозёмов разного гранулометрического состава / А.Б. Ахтырцев, Е.В. Ефанова // Почвоведение. – 1998. – №7. – С. 803-811.

**Баранецкий, Г.Г.** Аллелопатические свойства основных лесообразующих пород / Г.Г. Баранецкий. Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. – Киев, 1981а. – 31 с. - **Баранецкий, Г.Г.** Аллелопатическое почвоутомление в дубовых насаждениях / Г.Г. Баранецкий // Химическое взаимодействие растений. – Киев: Наукова думка, 1981б. – С. 67-71. - **Басов, В.Г.** Биологическая продуктивность и круговорот элементов питания биогеоценозов на песках степной зоны / В.Г. Басов // Экология. – 1986. – № 5. – С. 3-9. - **Беднев, А.В.** Экологические аспекты засоления почв / А.В. Беднев, Л.В. Яковлева // Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря: Матер. VIII Междунар. научн. конф. – Астрахань: Изд-во «Астраханский университет», 2005. – С.122-124. - **Белова, Н.А.** Морфологическое строение чернозёма байрачного на мониторинговом профиле Присамарского биогеоценологического стационара / Н.А. Белова // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель; Межвуз. сб. науч. тр. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1985. – С. 37-44. - **Белова, Н.А.** Экология, микроморфология, антропогенез лесных почв степной зоны Украины / Н.А. Белова. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1997. – 264 с. - **Бельгард, А.Л.** Лесная растительность юго-востока УССР / А.Л. Бельгард. – Киев: Изд-во Киевского ун-та, 1950. – 264 с. - **Бельгард, А.Л.** Степное лесоведение/ А.Л. Бельгард. – М.: Лесная промышленность, 1971. – 271 с. - **Берг, Л.С.** Географический зоны Советского союза / Л.С. Берг. – М.: Изд-во географ. лит-ры, 1952. – 347 с. - **Бирюкова, О.Н.** Содержание и состав гумуса в основных типах почв России / О.Н. Бирюкова, Д.С. Орлов // Почвоведение. – 2004. – №2. – С. 171-188. - **Битюцкий, Н.П.** Роль дождевых червей в минерализации соединений азота в почве / Н.П. Битюцкий, И.Н. Лапшина, Е.И. Лукина, А.Н. Соловьёва, В.Г. Пацевич, А.А. Выговская // Почвоведение. – 2002. – № 10. – С. 1242-1250. - **Бобкова, К.С.** Содержание углерода и калорийность органического вещества в лесных экосистемах Севера / К.С. Бобкова, В.В. Тужилкина // Экология. – 2001. – №1. – С. 69-71. - **Болдырев, В.А.** Лесные почвы южной части Приволжской возвышенности / Болдырев В.А. – Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1993. – 61 с. - **Больша-**

**ков, В.Н.** Новый подход к оценке стоимости биотических компонентов экосистем / В.Н. Большаков, Н.С. Корытин, Ф.В. Кряжковский, В.М. Шашмаров // Экология. – 1998. – №5. – С. 339-348. - **Бригадиренко, В.В.** Географические особенности формирования подстилочной фауны лесных экосистем степной и лесной зон / В.В. Бригадиренко // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского гос. ун-та, 2005. – С. 72. - **Брук, М.С.** Подвалы биосферы / М.С. Брук. – М.: Наука, 1987. – 176 с. - **Булахов, В.Л.** Влияние роющей деятельности кабана на физико-химические и биогеоценотические свойства почв лесных биогеоценозов / В.Л. Булахов // Копытные фауны СССР: экология, морфология, использование и охрана. – Л.: Наука, 1975. – С. 159-161. - **Булахов, В.Л.** Роль млекопитающих в восстановлении экологических функций почв при техногенном загрязнении их тяжёлыми металлами / В.Л. Булахов, А.Е. Пахомов, А.А. Рева // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского гос. ун-та, 2005. – С. 74-78. - **Булахов, В.Л.** Роющие земноводные как естественные экологические факторы формирования физических свойств почв в лесных биогеоценозах степной зоны Украины / В.Л. Булахов, Н.Л. Губанова // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 73-74. - **Булахов, В.Л.** Воздействие копытных на накопление азота, фосфора и калия в почвах аренных лесов степного Приднепровья / В.Л. Булахов, Л.А. Леонова // Проблемы почвенной зоологии. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1991. – С. 188. - **Булахов, В.Л.** Реакция растительного покрова искусственных лесных насаждений на факторы средообразующего воздействия микромаммалей / В.Л. Булахов, Е.А. Лукацкая // Проблемы сучасної екології: Тези допов. Міжнар. конф. – Запоріжжя, 2000. – С.89. - **Булахов, В.Л.** Метаболический опад млекопитающих как системный фактор регуляции круговорота веществ в степных лесах / В.Л. Булахов, А.Е. Пахомов, Л.И. Буза // Регуляция в живых системах: Сб. науч. тр. – Днепрпетровск: Изд-во Днепрпетровского ун-та, 1998. – Вып. 4. – С. 19-25. - **Булахов, В.Л.** Роль экскреторной деятельности млекопитающих в развитии микрофлоры почв пойменных дубрав Присамарья / В.Л. Булахов, А.Е. Пахомов // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепрпетровск: Изд-во Днепрпетровского ун-та, 1997. – С. 126-134. - **Булахов, В.Л.** Середовищеутворювальна діяльність хребетних як екологічний механізм тривалості життя біогеоценозів / В.Л. Булахов, О.Є. Пахомов // Проблемы сучасної екології: Тези допов. Міжнар. конф. – Запоріжжя, 2000. – С.90. - **Бурова, Л.Г.** Группировки макромицетов в лесных биогеоценозах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.Г. Бурова. – Москва, 1971. – 24 с. - **Бызов, Б.А.** Зоомикробные взаимодействия в почве: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук / Б.А. Бызов. – Москва, 2003. – 54 с. - **Бызов, Б.А.** Киллерная активность пищеварительной жидкости почвенной многоножки *Rachyiulus flavipes* / Б.А. Бызов, Я.М. Рабинович // Прикладная биохимия и микробиология. – 1997. – Т. 33. – № 5. – С. 568-571. - **Быковская Т.К.** Влияние почвообразующих пород на состав и свойства чернозёмов / Т.К. Быковская // Чернозёмы центральной России: генезис, география, эволюция: Матер. Междунар. научн. конф. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 2004. – С. 98-101.

**Ведрова, Э.Ф.** Разложение органического вещества лесных подстилок / Э.Ф. Ведрова // Почвоведение. – 1997. – №2. – С. 216-223. - **Веретельников, В.П.** Промерзание и оттаивание чернозёмов типичных / В.П. Веретельников, В.А. Рядовой // Почвоведение. – 1997. – №2. – С. 203-205. - **Вернадский, В.И.** Биосфера / В.И. Вернадский. – М.: Мысль, 1967. – 376 с. - **Вильямс, В.Р.** Естественно-научные основы луговодства или луговедение / В.Р. Вильямс. – М.: Новая деревня, 1922. – 298 с. - **Вильямс, В.Р.** Луговодство / В.Р. Вильямс // Собрание сочинений. – М.: Сельхозгиз, 1949. – Т.4. – 220 с. - **Вильямс, В.Р.** Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения / В.Р. Вильямс. – М.: Учпедгиз, 1954. – 98 с. - **Возбуцкая, А.Е.** Химия почвы / А.Е. Возбуцкая. – М.: Высшая школа, 1964. – 397 с. - **Волобуев, В.Р.** Климат и почвы / В.Р. Волобуев. – Баку: Изд-во АН АзССР, 1953. – 320 с. - **Волобуев, В.Р.** Некоторые вопросы энергетики поч-

вообразования / В.Р. Волобуев // Почвоведение. – 1958. – №7. – С. 18-25. - **Волобуев, В.Р.** Система почв мира / В.Р. Волобуев. – Баку: Элм, 1973. – 308 с. - **Волобуев, В.Р.** Энергетические критерии дифференциации почв / В.Р. Волобуев. – Баку: Элм, 1974а. – 230 с. - **Волобуев В.Р.** Введение в энергетику почвообразования / В.Р. Волобуев. – М.: Наука, 1974б. – 126 с. - **Воробьёва, И.Б.** Влияние гидротермических факторов на гумусное состояние почв Назаровской лесостепи / И.Б. Воробьёва // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 92-95. - **Воронов, А.Г.** Роль млекопитающих в жизни биогеоценозов суши / А.Г. Воронов // Бюлл. МОИП, отд. биол. – 1975. – Т. 80. – Вып. 1. – С.91-105. - **Ву Нгуен Тхань.** Чувствительность дрожжей к пищеварительной жидкости кишечника почвенных многоножек *Rachyiulus flavipes* C. L. Koch. / Ву Нгуен Тхань, Б.А. Бызов, И.П. Бабьева // Микробиология. – 1994. – Т. 63. – № 4. – С. 715-720. - **Высоцкий Г.Н.** Сочинения / Г.Н. Высоцкий. – М.: Изд-во АН СССР, 1962. – Т. 1.– 437 с.

**Газизуллин, А.Х.** Экологические условия и генезис лесостепных чернозёмов Среднего Поволжья / А.Х. Газизуллин, А.Т. Сабиров, А.М. Гилаев // Почвоведение. – 1998. – № 2. – С. 140-147. - **Ганжара, Н.Ф.** О гумусообразовании в почвах чернозёмного типа // Почвоведение / Н.Ф. Ганжара. – 1974. – №7. – С. 39-43. - **Ганжара, Н.Ф.** Условия гумусообразования и гумусовое состояние зональных типов почв / Н.Ф. Ганжара // Изв. ТСХА. – 1986. – Вып. 5. – С. 84-89. - **Ганжара, Н.Ф.** Концептуальная модель гумусообразования // Почвоведение / Н.Ф. Ганжара. – 1997. – №9. – С. 1075-1080. - **Гаркуша, И.Ф.** Почвоведение с основами геологии / И.Ф. Гаркуша. – М.-Л.: Изд-во сельскохозяйств. лит-ры, 1963. – 259 с. - **Гиляров, М.С.** Зоологический метод диагностики почв / М.С. Гиляров. – М.: Наука, 1965. – 187 с. - **Гиляров, М.С.** Беспозвоночные животные – разрушитель подстилки / М.С. Гиляров // Экология. – 1970. – №4. – С. 7-16. - **Гиляров, М.С.** Животные и почвообразование / М.С. Гиляров // Биология почв Северной Европы. – М.: Наука, 1988. – С. 7-16. - **Гиляров, М.С.** Роль почвенных беспозвоночных в разложении растительных остатков в круговороте веществ / М.С. Гиляров, Б.Р. Стриганова // Итоги науки и техники. Сер. Зоология беспозвоночных. – М.: ВИНТИ, 1978. – Т.5. – С. 8-69. - **Голубець, М.А.** Экосистемология / М.А. Голубець. – Львів: Поллі, 2000. – 316 с. - **Грицан, Ю.И.** Росообразование как показатель микроклиматических условий придолинно-балочных местообитаний (пристенков) на Присамарье / Ю.И. Грицан // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1986. – С. 110-113. - **Гришина, Л.А., Орлов Д.С.** Система показателей гумусного состояния почв / Л.А. Гришина, Д.С. Орлов // Проблемы почвоведения. – М.: Наука, 1978. – С. 42-47. - **Грищенко, О.М.** Калорийность фитомассы растительных сообществ Северного Прикаспия / О.М. Грищенко // Экология. – 1981. – №3. – С. 24-17. - **Гродзінський, А.М.** Основи хімічної взаємодії рослин / А.М. Гродзінський. – Київ: Наукова думка, 1973. – 206 с. - **Губанова, Н.Л.** Влияние земноводных на химические свойства почвы и их функциональное значение в лесных экосистемах Присамарья / Н.Л. Губанова // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах: Матер. II Междунар. конф. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 2003. – С. 199-200. - **Гусарова, В.С.** Содержание и запасы гумуса в лесных почвах Ульяновской лесостепи / В.С. Гусарова // Экология и биология почв. Проблемы диагностики и индикации. Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Росиздат, 2006. – С.125-129.

**Динамика растительного вещества и современные почвенные процессы в травянистых экосистемах /** Под. ред. Т. Шимона. – Пушино: Пушинский научный центр АН СССР, 1991. – 236 с. - **Дмитриев, Е.А.** Экологические аспекты почвенных режимов / Е.А. Дмитриев // Почвоведение. – 1997. – № 7. – С. 831-839. - **Докучаев, В.В.** Избранные сочинения / В.В. Докучаев; под. ред. проф. С.С. Соболева. – М.: Изд-во с-х. литературы, 1954. – 708 с. - **Докучаев, В.В.** Русский чернозём / В.В. Докучаев. – М.: Изд-во АН СССР, 1949. – 620 с. - **Домников, Г.В.** Распределение очагов массового размноже-

ния зелёной дубовой листовёртки в дубравах центральной лесостепи // Гетеротрофы в экосистемах центральной лесостепи / Г.В. Домников. – М.: Наука, 1979. – С. 86-105. - **Дубина, А.А.** Общее количество и групповой состав гумусовых веществ подстилки лесных биогеоценозов юго-восточной Украины / А.А. Дубина // Вопросы степного лесоведения и охраны природы: Межвуз. сб. науч. тр. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1973. – Вып. 4. – С. 26-29. - **Дубина, А.А.** Мониторинговые исследования лесной подстилки естественных биогеоценозов Присамарья / А.А. Дубина // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель: Межвуз. сб. науч. тр. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1997. – С. 113-115. - **Дубина, А.А.** Влияние мышевидных грызунов на интенсивность разложения подстилки в сосновом бору / А.А. Дубина, А.А. Рева // Проблемы фундаментальной экологии: Матер. II Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг, 1998. – Ч.2. – С.57-60.

**Евдокимова, Т.И.** Распределение органического вещества в системе почва-растение / Т.И. Евдокимова, Л.А. Гришина, В.Д. Василевская, Е.М. Самойлова // Труды X Международного конгресса почвоведов. – М.: Наука, 1974. – Том VI. – С. 33-39.

**Журавлёва, Н.А.** Статистический подход к оценке фитоценотической конкуренции за элементы минерального питания в луговом ценозе / Н.А. Журавлёва // Экология. – 1987. – №1. – С.8-15.

**Звягинцев, Д.Г.** Почва и микроорганизмы / Д.Г. Звягинцев. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1987. – 256 с. - **Злотин, Р.И.** Роль беспозвоночных животных в минерализации растительного опада / Р.И. Злотин // Проблемы почвенной зоологии. – М.: Наука, 1969. – С. 99-101. - **Злотин, Р.И.** Влияние массовых размножений зелёной дубовой листовёртки на продуктивность лесостепных дубрав / Р.И. Злотин // Средообразующая деятельность животных – М.: Изд-во Московского ун-та, 1970. – С. 44-48. - **Злотин, Р.И.** Участие почвенных беспозвоночных в деструкционных процессах // Р.И. Злотин // Проблемы почвенной зоологии. – М.: Наука, 1972. – С. 58-59. - **Злотин, Р.И.** Роль животных в биологическом круговороте лесостепных экосистем / Р.И. Злотин, К.С. Ходашова. – М.: Наука, 1974. – 211 с. - **Зонн, С.В.** Влияние леса на почвы / С.В. Зонн. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 160 с. - **Зонн, С.В.** Почва как компонент лесного биогеоценоза / С.В. Зонн // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 322-410. **Зонн, С.В.** Современные проблемы генезиса и географии почв / С.В. Зонн. – М.: Наука, 1983. – 167 с. - **Зонн, С.В.** Лесорастительные свойства почв и взаимодействие лесных насаждений с почвами при степном лесоразведении / С.В. Зонн, В.Н. Мина // Научные вопросы полезащитного лесоразведения. – М.: Изд-во АН СССР, 1951. – С. 38-83. - **Зонн, С.В.** Географо-генетические аспекты почвообразования, эволюции и охраны почв / С.В. Зонн, А.П. Травлев. – Киев: Наукова думка, 1989. – 216 с.

**Ильина, Л.П.** Трансформация гумусовых кислот локально переувлажнённых почв склонов нижнего Дона / Л.П. Ильина, В.П. Калиниченко // Экология и биология почв. Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Росиздат, 2005. – С.198-199.

**Каверзина, Л.Н.** Содержание органических веществ в корневых выделениях соны обыкновенной в зависимости от их количества в корнях / Л.Н. Каверзина // Экология. – 1988. – №3. – С. 67-70. - **Казеев, К.Ш.** Биологические особенности локально-гидроморфных почв Ростовской области / К.Ш. Казеев, С.Е. Фомин, И.С. Колесников, В.Ф. Вальков // Почвоведение. – 2004. – № 3. – С. 361-372. - **Карпачевский, Л.О.** Лес и лесные почвы / Л.О. Карпачевский. – М.: Лесн. пром-ность, 1981. – 262 с. - **Карпачевский, Л.О.** Общие закономерности почвообразования в лесной зоне / Л.О. Карпачевский, М.Н. Строганова // Почвообразование в лесных биогеоценозах. – М.: Наука, 1989. – С. 5-12. - **Ковда, В.А.** Минеральный состав растений и почвообразование / В.А. Ковда // Почвоведение. – 1956. – №1. – С. 6-30. - **Ковда, В.А.** Основы учения о почвах: Общая теория почвообразовательного процесса. Книга первая. / В.А. Ковда. – М.: Наука, 1973а. – 446 с. - **Ковда, В.А.** Основы учения о почвах. Общая теория почвообразовательного процесса. Книга вторая. / В.А. Ковда. – М.: Наука, 1973б. – 467 с. - **Ковда,**

**В.А.** Биогеохимия почвенного покрова / В.А. Ковда. – М.: Наука, 1985. – 264 с. - **Колесниченко, М.В.** Биогеохимические взаимодействия древесных растений / М.В. Колесниченко. – М.: Лесная пром-ность, 1976. – 184 с. - **Коловский, Р.А.** Изучение аллелопатических свойств подстилки кедра (*Pinus sibirica*) разного возраста / Р.А. Коловский, Н.П. Рукосуева // Экология. – 1987. – №6. – С. 69-71. - **Колоскова, А.В.** Изменения некоторых свойств обыкновенных чернозёмов под влиянием полезащитных лесных полос / А.В. Колоскова // Уч. записки Казанского ун-та. – 1956. – №1. – С. 236-239. - **Колосова, И.И.** Опадо-подстилочный блок как показатель материально-энергетического обмена биогеоценозов Присамарья / И.И. Колосова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту. 1999. – Вип. 3. – С.69-77. - **Кононова, М.М.** Гумус главнейших типов почв СССР, его природа и пути образования / М.М. Кононова // Почвоведение. – 1956. – №3. – С. 18-30. - **Кононова, М.М.** Органическое вещество почвы: его природа, свойства и методы изучения/ М.М. Кононова. – М.: Изд-во АН СССР, 1963 – 314 с. - **Кононова, М.М.** Формирование гумуса в почве и его разложение // Успехи микробиологии / М.М. Кононова. – 1976. – Вып.2. – С. 134-151. - **Коржинский, С.И.** Северная граница черноземно-степной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении / С.И. Коржинский // Тр. общества естествоиспытателей при Казанском ун-те. – 1891. – Т. 22. – Вып. 6. – С. 1–201. - **Кретинин, В.М.** Накопление органического вещества, биогенных элементов в обыкновенном чернозёме лесоаграрного ландшафта в Заволжье / В.М. Кретинин, В.В. Леонов // Эрозия почв, защитное лесоразведение и урожай. – Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, –1986. – С. 100-105. - **Криволицкий, Д.А.** Почвенная фауна в экологическом контроле / Д.А. Криволицкий. – М.: Наука, 1994. – 272 с. - **Крупенников, И.А.** Лесные чернозёмы как особый вид почв чернозёмного типа / И.А. Крупенников // Молдавский филиал АН СССР. Почв. ин-т. – Кишинёв, 1959. – Вып. 1. – С. 101-119. - **Кузнецов, А.П.** Лесорастительные особенности овражно-балочных систем и влияние на них леса и лесонасаждений / А.П. Кузнецов, Н.Ф. Милуков // Эрозия почв, защитное лесоразведение и урожай. – Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1986. – С. 22-33. - **Кузяхметов, Г.Г.** Изучение видового разнообразия и распространения Chlamydomonadales (Chlorophyta) в почвах Степи и Лесостепи Предуралья / Г.Г. Кузяхметов // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. II Междунар. конф. – Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та, 2006. – С. 22-23. - **Кулакова, Н.Ю.** Особенности состояния питательных элементов в почвах искусственных лесных экосистем сухих степей Северного Прикаспия / Н.Ю. Кулакова // Биоразнообразии и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. II Междунар. конф. – Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та, 2006. – С. 76-77. - **Кулик, А.Ф.** Микрофлора почв лесных бигеоценозов Присамарья Днепровского / А.Ф. Кулик // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту. 2000. – Вип. 4. – С.29-35. - **Кулик, А.Ф.** Оценка устойчивости лесных биогеоценозов степной зоны Украины / А.Ф. Кулик // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту. 2001. – Вип. 5. – С.26-30. - **Кулік, А.Ф.** Біоенергетичні показники компонентів лісових екосистем степової зони України / А.Ф. Кулік // Вісник Дніпропетровського університету: Біологія, екологія. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського держ. ун-ту, 2003. – Вип. 11. – Т.2. – С. 79-83. - **Кулик, А.Ф.** Энергетические особенности компонентов лесных экосистем Присамарья Днепровского / А.Ф. Кулик, Л.В. Дощенко, Ю.П. Бобылев // Проблеми фундаментальної екології: Матер. II Міжнар. наук. конф. – Кривий Ріг, 1998. – Ч.2. – С.41-47. - **Купревич, В.Ф.** Почвенная энзимология / В.Ф. Купревич. – Минск: Наука и техника, 1974. – 403 с. - **Курчева, Г.Ф.** Роль почвенных животных в разложении и гумификации растительных остатков / Г.Ф. Курчева. – М.: Наука, 1971. – 201 с. - **Куче-**

**рук, В.В.** Воздействие травоядных млекопитающих на продуктивность травостоя в степи и их значение в образовании органической части степных почв / В.В. Кучерук // Биология, биогеоценология и систематика млекопитающих СССР. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 157-193.

**Лавренко, Е.М.** Степи СССР / Е.М. Лавренко // Растительность СССР. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. – Т.2. – С. 1-265. - **Лаврентьев, В.В.** Органическое вещество целинных и освоенных почв / В.В. Лаврентьев. – М.: Наука, 1972. – 162 с. - **Лейфман, И.Е.** Гумификация в системе молекулярных механизмов стагнации биологического круговорота в экосистемах / И.Е. Лейфман // Гуминовые вещества в биосфере. – М.: Наука, 1993. – С. 92-97. - **Леса России** [Карта]. – 1:14 000 000 – М.: Ин-т космических исследований РАН, Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов, Всемирная лесная вахта, Гринпис России. – 2004. - **Лоза, И.М.** Опыт исследования пространственной структуры и почв колковых биогеоценозов Присамарья / И.М. Лоза // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: изд-во Днепропетровского ун-та, 1997. – С. 160-164. - **Лоза, И.М.** Развитие идей А.Л. Бельгарда об экологических особенностях колковых биогеоценозов в степи / И.М. Лоза // Экология та ноосферология. – Київ- Дніпропетровськ, 1999а. – Вып. 1-2. – Т.6. – С. 66-73. - **Лоза, І.М.** Еколого-біологічна характеристика осиково-березових кілків другої тераси ріки Кодима (притока Південного Бугу) / І.М. Лоза // Вісник Дніпропетровського університету, – 1999б. – Вип. 6. – С. 214-221. - **Лоза, І.М.** Еколого-біолчіна характеристика осиково-березових кілків Придніпров'я, їх охорона та раціональне використання: Автореф. дис. ... канд. біол. наук / І.М. Лоза. – Дніпропетровськ, 2000а. – 17с. - **Лоза, И.М.** Использование данных о групповом составе гумуса в диагностике процесса осолодения почв Днепропетровщины (Урочище Круглик) / И.М. Лоза // Питання степового лісознавства та лісової рекультивації земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту. 2000б. – Вип. 4. – С.64-68. - **Лопатин, В.Н.** Аналитическая модель роста растительности в различных условиях светового и водного режимов / В.Н. Лопатин, И.И. Судницын, Б.Д. Абатуров // Успехи современной биологии. – 2002. – Т. 122. – № 4. – С. 307-315.

**Макеева, М.И.** Генезис, эволюция и диагностика почв Окско-Донской низменности / М.И. Макеева // Чернозёмы центральной России: генезис, география, эволюция: Матер. междунар. научн. конф. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 2004. – С. 152-157. - **Мамилов, А.Ш.** Регуляция микрофауны биомассы и активности почвенных микроорганизмов / А.Ш. Мамилов, Б.А. Бызов, А.Д. Покаржевский, Д.Г. Звягинцев // Микробиология. – 2000. – Т. 69. – № 5. – С. 727-736. - **Матвеев, Н.М.** Некоторые данные о первичной продуктивности травянистых сообществ на арене реки Самары / Н.М. Матвеев // Антропогенная динамика и оптимизация растительного покрова: Мевуз. сб. науч. тр. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского ун-та, 1991. – С. 66-72. - **Матвеев, Н.М.** Алеллопатия как фактор экологической среды / Н.М. Матвеев. – Самара: Самарское кн. изд-во, 1994. – 206 с. - **Матвеев, Н.М.** Об основных типах ценотической структуры эталонных для степного Заволжья естественных лесов / Н.М. Матвеев // Вопросы экологии и охраны природы в лесостепной и степной зонах: Межвед. сб. науч. тр. – Самара: Самарский университет, 1995. – Вып. 1. – С. 29-41. - **Матвеев, Н.М.** Травянистые сообщества Красносамарского лесного массива как нуждающиеся в охране эталонные для степного Заволжья экосистемы / Н.М. Матвеев // Самарская Лука: Бюлл. – Самара, 1996. – №8. – С. 271-275. - **Матвеев, Н.М.** О путях охраны биоразнообразия на территории Красносамарского лесного массива / Н.М. Матвеев // Заповедное дело России: Матер. Междунар. конф., посвящённой 75-летию Жигулёвского гос. природн. заповедника им. И.И. Спрыгина. – Бахилова Поляна, 2003а. – С. 310-313. - **Матвеев, Н.М.** Оптимизация системы экоморф растений А.Л. Бельгарда в целях фитоиндикации экотопа и биотопа / Н.М. Матвеев // Вісник Дніпропетровського університету: Біологія, екологія. – 2003б. – Т.2., Вип. 11. – С. 105-113. - **Матвеев, Н.М.** Основные итоги 30-

летнего функционирования Красносамарского биогеоценологического стационара / Н.М. Матвеев // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. матер. Всерос. научн. конф. – Йошкар-Ола: Изд-во Марийского гос. ун-та, 2004. – С. 20-21. - **Матвеев, Н.М.** Продуктивность древостоя в степных дубравах речных долин бассейна Каспийского моря / Н.М. Матвеев, Н.В. Авдеева, В.Г. Терентьев // Эколого-биологические проблемы бассейна Каспийского моря: Матер. VIII Междунар. научн. конф. – Астрахань: Астраханский университет, 2005. – С.213-215. - **Матвеев, Н.М.** Экоморфная структура и первичная продукция некоторых травянистых сообществ на арене реки Самары (Заволжье) / Н.М. Матвеев, Ж.В. Горшкова // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвуз. сб. научн. тр. – Самара: Самарский университет, 1991. – С. 52-66. - **Матвеев, Н.М.** К вопросу о типологической характеристике естественных аренных лесных биогеоценозов степного Поволжья / Н.М. Матвеев, В.Г. Терентьев, Ю.Н. Журавлев, Е.Н. Аксенова, С.Л. Улюкина // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвуз. сб. науч. тр. – Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. ун-та, 1980. – Вып. 5. – С. 9-28. - **Матвеев, Н.М.** О биогеоценологических принципах исследования лесных сообществ в степном Заволжье / Н.М. Матвеев, В.Г. Терентьев, Д.П. Мозговой // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвуз. сб. науч. тр. – Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. ун-та, 1976. – Вып. 1. – С. 3-16. - **Матвеев, Н.М.** Изучение лесных экосистем степного Поволжья. Учебное пособие / Н.М. Матвеев, В.Г. Терентьев, К.Н. Филиппова, О.Е. Дёмина. – Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. ун-та, 1990. – 48 с. - **Медведев, В.К.** Влияние удобрений на растительный покров и продуктивность средневожжских заливных лугов / В.К. Медведев // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне: Межвед. сб. науч. тр. – Куйбышев: Изд-во Куйбышевского гос. ун-та, 1988. – С.118-130. - **Мигунова, Е.С.** Почвенное обоснование выделения трофотопов / Е.С. Мигунова // Экология. – 1988. – №3. – С. 3-11. - **Милановский, Е.Ю.** Амфифильные компоненты гумусовых веществ почв / Е.Ю. Милановский // Почвоведение. – 2000. – №6. – С. 706-715. - **Милановский, Е.Ю.** Фундаментальная роль амфифильных компонентов гумусовых веществ в процессе гумусо-структурообразования и генезиса почв / Е.Ю. Милановский, Е.В. Шеин // Почвоведение. – 2002. №10. – С. 1201-1213. - **Мильков, Ф.Н.** Среднее Поволжье. Физико-географическое описание / Ф.Н. Мильков. – М.: Изд-во АН СССР, 1953 – 261 с. - **Мишустин, Е.Н.** Микроорганизмы и продуктивность земледелия / Е.Н. Мишустин. – М.: Наука, 1972. – 343 с. - **Мороз, А.П.** Алеллопатия в плодовых садах / А.П. Мороз. – Киев: Наукова думка, 1990. – 208 с.

**Николаева, С.А.** Вторичный гидроморфизм в степных ландшафтах и его влияние на состояние и функционирование чернозёмных почв / С.А. Николаева, С.О. Рождественская // Чернозёмы центральной России: генезис, география, эволюция: Матер. Междунар. науч. конф. – Воронеж: Изд-во Воронежского ун-та, 2004. – С. 162-167. - **Номоконов, Л.И.** Общая биогеоценология / Л.И. Номоконов. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1989. – 456 с.

**Овчинникова, Т.А.** Баланс изменения биомассы почвенных микроорганизмов / Т.А. Овчинникова // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 365-367. - **Одум, Ю.** Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с. - **Олег, И.Е.** Интегральные критерии лесопригодности и лесовозобновительной способности почв в степной зоне / И.Е. Олег // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту, 2000. – Вып. 4. – С.44-47. - **Олейник, А.С.** Влияние экскретов дождевых червей *Arogetodea caliginosa* на нитрификацию и дыхание в почве / А.С. Олейник, Н.П. Битюцкий, Б.А. Бызов // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 367-372. - **Орлов, Д.С.** Биогеохимические принципы и правила гумусо-

образования / Д.С. Орлов // Почвоведение. – 1988. – №7. – С. 83-91. - **Орлов, Д.С.** Гумусовые кислоты почвы и общая теория гумификации/ Д.С. Орлов. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1990. – 325 с. - **Орлов, Д.С.** Гумусное состояние почв как функция их биологической активности / Д.С. Орлов, О.Н. Бирюкова // Почвоведение. – 1984. – №8. – С. 39-43. - **Орлов, Д.С.** Зависимость запасов гумуса от продолжительности периода биологической активности почв / Д.С. Орлов, О.Н. Бирюкова, И.М. Рыжова // Почвоведение. – 1997. – №7. – С. 818-822.

**Пахомов, А.Е.** Влияние роющей деятельности слепыша на состав почвенных животных в байрачных лесах и искусственных плакорных насаждениях Присамарья / А.Е. Пахомов // Вопросы степного лесоведения, биогеоценологии и охраны природы. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1979. – Вып. 9. – С. 79-85. - **Пахомов, А.Е.** Влияние роющей деятельности млекопитающих на аминокислотный состав почв байрачных дубрав степной Украины / А.Е. Пахомов // Вопросы степного лесоведения и научные основы лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1985. – С. 80-86. - **Пахомов, А.Е.** Почвенно-экологическая роль роющей деятельности млекопитающих в лесных биогеоценозах степной зоны УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Е. Пахомов. – Днепропетровск, 1987. – 16 с. - **Пахомов, А.Е.** Взаимосвязь роющей деятельности мелких млекопитающих с особенностями долинных лесов Украины / А.Е. Пахомов // Мониторинговые исследования лесных экосистем степной зоны, их охрана и рациональное использование. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1988. – С. 125-129. - **Пахомов, А.Е.** Влияние загрязнения лесных биогеоценозов Присамарья шахтными породами на интенсивность роющей деятельности крота / А.Е. Пахомов // Вестник Днепропетровского университета: Биология и экология. – 1993. – Вып. 1. – С. 153. - **Пахомов, А.Е.** Крот (*Talpa europaea* L., Insectivora) как зоогенный фактор формирования температуры почвы долинных лесов степной Украины / А.Е. Пахомов // Вопросы степного лесоведения и лесной рекультивации земель. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1997. – С. 135-140. - **Пахомов, А.Е.** Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Книга 1. Механический тип воздействия / А.Е. Пахомов. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та. 1998а. – 216 с. - **Пахомов, А.Е.** Биогеоценотическая роль млекопитающих в почвообразовательных процессах степных лесов Украины. Книга 2. Трофический тип воздействия. Биотехнологический процесс становления экологической устойчивости эдафотопы / А.Е. Пахомов. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та. 1998б. – 232 с. - **Пахомов, А.Е.** Экскреторный опад млекопитающих как регулирующий фактор становления физических свойств почвы / А.Е. Пахомов // Регуляция в живых системах: Сб. науч. тр. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1998в. – С. 99-101. - **Пахомов, А.Е.** Слепыш (*Splax microphtalmis* Guldenstaedt, 1770, Rodentia) как экологический фактор в становлении эдафотопы байрачных дубрав степной Украины / А.Е. Пахомов // Екологія та ноосферологія. – Київ- Дніпропетровськ, 1998г. – Т.4. – № 1-2. – С. 157-167. - **Пахомов, А.Е.** Механический тип воздействия крота на эдафотоп как фактор изменения фиторазнообразия в пойменных степных лесах Присамарья Днепропетровского / А.Е. Пахомов // Вісник Дніпропетровського університету: Біологія, екологія. – 2003. – Вип. 11. – Т. 2. – С. 137-140. - **Пахомов, А.Е.** Характер, величина и масштабы роющей деятельности крота в долинных лесах степной Украины / А.Е. Пахомов, В.Л. Булахов, Ю.П. Бобылев // Охрана и рациональное использование защитных лесов степной зоны. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1987. – С. 106-114. - **Пахомов, А.Е.** Формирование почвенной мезофауны под влиянием педотурбационной активности микромаммилий / А.Е. Пахомов, А.В. Жуков // Вісник Дніпропетровського університету: Біологія та екологія. – 1998. – Вип. 4. – С. 72-77. - **Пахомов, А.Е.** Роющая и экскреторная деятельность млекопитающих как мелиоративный и антипрессинговый фактор в условиях интенсивного загрязнения почв / А.Е. Пахомов, Л.А. Леонова // Вестник днепропетров-

ского университета: Биология и экология. – 1993. – Вып. 1. – С. 154. - **Пахомов, А.Е.** О возможности использования роющей деятельности млекопитающих для целенаправленного формирования почвенной мезофауны на участках лесной рекультивации земель / А.Е. Пахомов, А.Ф. Пилипенко, В.Л. Булахов // Биоценологические исследования лесов техногенных ландшафтов степной Украины. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1989. – С. 167-175. - **Пахомов, А.Е.** Влияние роющей деятельности грызунов на формирование ферментативной активности почв в степных лесах Украины / А.Е. Пахомов, А.А. Рева // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 404-405. - **Перель, Т.С.** Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР / Т.С. Перель. – М.: Наука, 1979. – 212 с. - **Перлин, С.И.** Почва в системе экологической типологии земель / С.И. Перлин // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1981. – С. 29-49. - **Петров, Б.Ф.** К вопросу о происхождении второго гумусового горизонта в почвах Западной Сибири / Б.Ф. Петров // Тр. Томского гос. ун-та. – 1937.– Сер. Г. – С. 25-31. - **Пилипенко, А.Ф.** Почвенная мезофауна биогеоценозов юго-восточной Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / А.Ф. Пилипенко. – Днепропетровск, 1973. – 18с. - **Погребняк, П.С.** Общее лесоводство / П.С. Погребняк. – М.: Колос, 1968. – 440 с. - **Пономарёва, В.В.** О сущности и географических закономерностях подзолообразования / В.В. Пономарёва // Почвоведение. – 1956,. – № 3. – С. 31-47. - **Пономарёва, В.В.** Теория подзолообразовательного процесса / В.В. Пономарёва. – М.; Л.: Наука, 1964. – 378 с. - **Пономарёва, В.В.** О генезисе гумусового профиля чернозёмов / В.В. Пономарёва // Почвоведение. – 1974. – № 7. – С. 27-28. - **Пономарёва, В.В.** Гумус и почвообразование / В.В. Пономарёва, Т.А. Плотникова. – Л.: Наука, 1980. – 221 с. - **Почвы Куйбышевской области** / под. ред. Г.Г. Лобова. – Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1984. – 392 с. - **Придворев, Н.И.** О негидролизуемом остатке гумуса чернозёмов / Н.И. Придворев, А.В. Дедов, В.В. Верзилин, Н.Н. Королёв // Почвоведение. – 2006. – №4 – С. 450-457. - **Природа Куйбышевской области** / М.С. Горелов, В.И. Матвеев, А.А. Устинова. – Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1990. – 464 с. - **Прокушкин, С.Г.** Роль корневых экзометаболитов и сапролинов сосны обыкновенной в формировании эдафических условий в лесных биогеоценозах / С.Г. Прокушкин, Н.Д. Сорокин, Л.Н. Каверзина, Л.С. Климова // Экология. – 1988. – №4. – С.3-10.

**Работнов, Т.А.** Луговоеведение / Т.А. Работнов. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1974. – 383 с. - **Раменский, Л.Г.** Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель / Л.Г. Раменский. – М.: Сельхозгиз, 1938. – 620 с. - **Раменский, Л.Г.** Классификация земель по их растительному покрову / Л.Г. Раменский // Проблемы ботаники. Вып. 1. – М.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 83-109. - **Растительность европейской части СССР.** – Л.: Наука, Ленингр. отделение, 1980. – 429 с. - **Ремезов, Н.П.** Роль биологического круговорота элементов в почвообразовании под пологом леса / Н.П. Ремезов // Почвоведение. – 1956. – № 7. – С. 68-79. - **Ржезникова, Н.Ю.** Зоогенный перенос азота в искусственные лесные насаждения и его перераспределение по почвенному профилю / Н.Ю. Ржезникова, А.В. Быков, Г.В. Линдерман // Почвоведение. – 1992. – №9. – С. 79-88. - **Роде, А.А.** Почвоведение / А.А. Роде, В.Н. Смирнов. – М.: Высшая школа, 1972. – 480 с. - **Родин, Л.Е.** Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара / Л.Е. Родин, Н.И. Базилевич. – М.-Л.: Наука, 1965. – 253 с. - **Розанов, Б.Г.** Морфология почв / Б.Г. Розанов. – М.: Академический проект, 2004. – 432 с. - **Русаков, А.М.** Динамика амфифильных свойств гумуса чернозёма типичного Верхнего Заволжья в ряду лес-целина-пашня / А.М. Русаков // Вестник Оренбургского гос. ун-та. – 2006. – №4. – С. 84-85. - **Рыжова, И.М.** Гумусное состояние чернозёмов приволжской лесостепи, сформированных на разных почвообразующих породах / И.М. Рыжова, О.В. Черно-

ва, Т.М. Силева, О.А. Чичагова, А.В. Вьюненко // Почвоведение. – 2003. – №12. – С. 1431-1439.

**Сизова, М.Г.** Значение различных групп сапрофагов в разложении корневых остатков в почве / М.Г. Сизова, Н.Г. Титишева // Экология и биология почв: Матер. Междунар. научн. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 454-458. - **Симакова, М.С.** Почвенные ресурсы Российской Федерации / М.С. Симакова, В.Д. Тонконогов, Л.Л. Шишов // Почвоведение. – 1996. – №1. – С. 77-88. - **Соколов, А.А.** Значение дождевых червей в почвообразовании / А.А. Соколов. – Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1956. – 129 с. - **Соколов, Д.Ф., Иваницкая Е.Ф.** Влияние продуктов распада растительных остатков на лесорастительные свойства почв сосняков / Д.Ф. Соколов, Е.Ф. Иваницкая. – М.: Наука. 1971. – 88 с. - **Стадниченко, В.Г.** Почвы искусственных лесов степной зоны УССР / Искусственные леса степной зоны Украины / В.Г. Стадниченко. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1960. – С. 75-84. - **Стебаев, И.В.** Биогеосистемы лесов и вод России / И.В. Стебаев, Ж.Ф. Пивоварова, Б.С. Смоляков, С.В. Неделькина. – Новосибирск: ВО «Наука», 1993. – 348 с. - **Стриганова, Б.Р.** Сравнительная характеристика деятельности различных групп почвенных беспозвоночных в процессах разложения лесной подстилки / Б.Р. Стриганова // Экология. – 1971. – №4. – С. 36-43. - **Стриганова, Б.Р.** Питание почвенных сапрофагов / Б.Р. Стриганова. – М.: Наука, 1980. – 243 с. - **Стриганова, Б.Р.** Взаимодействие почвообитающих беспозвоночных и микроорганизмов в процессе деструкции / Б.Р. Стриганова // Микробиологическая деструкция органических остатков в биогеоценозе. – М.: Наука, 1987. – С. 86-87. - **Стриганова, Б.Р.** Локомоторная и трофическая активность животных как фактор формирования почвенной структуры / Б.Р. Стриганова // Проблемы почвенной зоологии. – Ростов-на-Дону: Обл. ИУУ, 1996. – С. 164-166. - **Стриганова, Б.Р.** Структура и функции сообществ почвообразующих животных / Б.Р. Стриганова // Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере. – М.: Наука, 2003. – С. 151-174. - **Сукачѳв, В.Н.** Основные понятия лесной биогеоценологии / В.Н. Сукачѳв // Основы лесной биогеоценологии. – М.: Наука, 1964. – С. 5-49.

**Тарасов, А.А.** Связь степной растительности с рельефом / А.А. Тарасов, В.С. Сукачѳв // Экология. – 1981. – №1. – С.86-88. - **Тарасов, В.В.** К вопросу о биоэкологической паспортизации сорных растений лесных культур Днепропетровской области / В.В. Тарасов // Биогеоценологические особенности лесов Присамарья и их охрана: Тр. комплексной экспед. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1981. – С. 122-139. - **Тимофеев, В.Е.** К методике изучения растительного покрова речных долиново-водосборных геосистем / В.Е. Тимофеев // Морфология и динамика растительного покрова: Сб. науч. тр. – Куйбышев: Изд-во Куйбышевского пед. университета, 1975. – С. 3-10. - **Тимофеев, В.Е.** Пространственные структуры и динамические тенденции растительности речных долин бассейна Средней волги: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В.Е. Тимофеев. – Л., 1971. – 28 с. - **Титишева, Н.Г.** Некоторые особенности распределения почвенных беспозвоночных в степях на мощных чернозѳмах // Адаптация растительных и животных организмов / Н.Г. Титишева, М.Г. Сизова. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 1983. – С. 117-122. - **Титлянова, А.А.** Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах / А.А. Титлянова. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1979. – 150 с. - **Титлянова, А.А.** Режимы биологического круговорота / А.А. Титлянова, М.М. Тесаржова. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1991. – 147 с. - **Титлянова, А.А.** Подземные органы растений в травянистых экосистемах / А.А. Титлянова, Н.П. Косых, Н.П. Миронычева-Токарева, И.П. Романова. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд-е, 1996. – 128 с. - **Тиунов, А.В.** Микробное сообщество стенок нор дождевых червей *Lumbricus terrestris* L. / А.В. Тиунов, Т.Г. Добровольская, Л.М. Полянская // Микробиология. – 1997. – Т. 66. – С. 410-420. - **Топчиев, А.Г.** Животное население мѳртового покрова в искусственных лесах степной зоны Украины / А.Г. Топчиев // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та,

1960. – С. 341-368. - **Травлеев, А.П.** Количество и групповой состав почвенного гумуса в некоторых лесных биогеоценозах степной зоны Украины и Молдавии / А.П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения. Сб. науч. работ. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1968. – Вып. 1. – С. 89-93. - **Травлеев, А.П.** Взаимодействие растительности с почвами в лесных биогеоценозах настоящих степей Украины и Молдавии. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук/ А.П. Травлеев. – Днепропетровск, 1972а. – 49 с. - **Травлеев, А.П.** Материалы к номенклатуре и классификации лесных почв подзоны настоящих степей / А.П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения. Сб. науч. работ. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1972б. – Вып. 3. – С. 16-21. - **Травлеев, А.П.** Генетические аспекты взаимодействия лесной растительности с почвой в условиях степи / А.П. Травлеев // Вопросы степного лесоведения и охраны природы. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1977. – С. 40-45. - **Травлеев, А.П.** О генетических особенностях лесного чернозёма в условиях подзоны настоящих степей / А.П. Травлеев, П.П. Чабан // Вопросы степного лесоведения: Сб. науч. работ. – Днепропетровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1972. – Вып. 3. – С. 22-29. - **Третьякова, Е.Б.** Сообщества бактерий, ассоциированные с почвенными беспозвоночными / Е.Б. Третьякова, Т.Г. Добровольская, Б.А. Бызов, Д.Г. Звягинцев // Микробиология. 1996. – Т. 65. – № 1. – С. 102-110. - **Тюрин, И.В.** Органическое вещество почвы / И.В. Тюрин. – М.: Сельхозгиз, 1937. – 250 с. - **Тюрин И.В.** Из результатов работ по изучению состава гумуса в почвах СССР / И.В. Тюрин // Проблемы советского почвоведения. – 1940. – Сб. 11. – С. 173-188. - **Тюрин, И.В.** Географические закономерности почвообразования / И.В. Тюрин // Труды юбилейной сессии АН СССР, посвящённой 100-летию со дня рождения В.В. Докучаева. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – С. 85-101. - **Тюрин, И.В.** Органическое вещество почвы и его роль в плодородии / И.В. Тюрин. – М.: Наука, 1965. – 316 с. - **Тюрин, И.В.** К характеристике состава и свойств гуминовых кислот, растворимых в разведённых щелочах непосредственно и после декальцирования / И.В. Тюрин, О.А. Найденова // Тр. Почвенного института. им. В.В. Докучаева. – 1951. – Т. 38. – С. 59-64.

**Усов, Н.И.** Влияние полосных лесных насаждений на чернозёмы и каштановые почвы в условиях юго-востока ССР / Н.И. Усов // Почвоведение. – 1938. – №3. – С. 15-27. - **Уткаева, В.Ф.** Влияние содержания и состава гумуса на структурное состояние аллювиальных почв / В.Ф. Уткаева // Экология и биология почв: Матер. Междунар. науч. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 512-514. - **Уткин, А.И.** Об энергетике лесных биогеоценозов / А.И. Уткин // Структурно-функциональная организация. – М. Наука, 1980. – С. 43-51.

**Флиндт, Р.** Биология в цифрах / Р. Флиндт. – М.: Мир, 1992. – 304 с.

**Хазиев, Ф.Х.** Ферментативная активность почв / Ф.Х. Хазиев. – М.: Наука, 1976. – 116 с. - **Хазиев, Ф.Х.** Роль ферментативной активности в осуществлении почвой экологических функций / Ф.Х. Хазиев // Экология и биология почв: Матер. Междунар. науч. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 514-515. - **Хитров, Н.Б.** Теоретические модели и экспериментальные данные, отражающие связь мощности насыпанного слоя на сусликовинах и с изменением высоты позиции микрорельефа за полвека / Н.Б. Хитров // Экология и биология почв: Матер. Междунар. науч. конф. – Ростов-на-Дону: Изд-во Ростовского ун-та, 2005. – С. 519-522. - **Ходашова, К.С.** Влияние массовых зеленоядных грызунов на минерализацию растительного опада луговых степей / К.С. Ходашова // Средообразующая деятельность животных. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1970. – С. 48-58. - **Хромых, В.С.** Роль растительного покрова в динамике пойменных ландшафтов / В.С. Хромых // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Матер. II Междунар. конф. – Оренбург: Изд-во Оренбургского гос. пед. ун-та, 2006. – С. 113-115.

**Цветкова, Н.Н.** Особенности миграции органо-минеральных веществ и микроэлементов в лесных биогеоценозах степной Украины / Н.Н. Цветкова. – Днепропет-

ровск: Изд-во Днепропетровского ун-та, 1992. – 238 с. - **Цветкова, Н.Н.** Влияние климатических показателей на опадо-подстилочный коэффициент лесного биогеоценоза / Н.Н. Цветкова // Проблемы фундаментальной та прикладной екології: Матер. II Міжнар. конф. – Кривий Ріг, 2000а. – Т.1. – С.16-21. - **Цветкова, Н.Н.** Показатели миграции микроэлементов в лесных биогеоценозах степной зоны / Н.Н. Цветкова // Питання степового лісознавства та лісової рекультивациі земель: Міжвуз. зб. наук. праць. – Дніпропетровськ: Вид-во Дніпропетровського ун-ту. 2000б. – Вип. 4. – С.18-24.

**Черников, В.Н.** Структурно-групповой состав гумуса / В.Н. Черников // Почвоведение, 1992. – №10. – С. 62-69. - **Чернобай, Ю.Н.** Влияние почвенных сапрофагов на биохимический состав дубового опада / Ю.Н. Чернобай, В.И. Яворницкий // Почвенная фауна и почвенное плодородие: Тр. IX Междунар. колокви. – М.: Наука, 1987. – С. 298-300. - **Чернова, Н.М.** Взаимосвязь сезонной и сукцессионной динамики мелких членистоногих при разложении растительных остатков в природе / Н.М. Чернова // Проблемы почвенной зоологии: Матер. IV Всесоюзн. совещ. – М.: Наука, 1972. – С. 152-153. - **Чернова, Н.М.** Микроартроподы как индикаторы режима разложения растительных остатков в почве / Н.М. Чернова // Биологическая диагностика почв: Тез. докл. Всесоюзн. совещ. – М.: Наука, 1976. – С. 306-307. - **Чернова, Н.М.** Экологические сукцессии при разложении растительных остатков / Н.М. Чернова. – М.: Наука, 1977. – 200 с. - **Чернобай, Ю.М.** Трансформація рослинного детриту в природних екосистемах / Ю.М. Чернобай. – Львів: Вид-во ДПМ НАН України, 2000. – 352 с. - **Чугай, Н.С.** Фитоклиматические особенности искусственных лесов степной зоны Украины / Н.С. Чугай // Искусственные леса степной зоны Украины. – Харьков: Изд-во Харьковского ун-та, 1960. – С.57-73.

**Шенников, А.П.** Экология растений / А.П. Шенников. – М.: Советская наука, 1950. – 217 с. - **Шилов, И.А.** Экология / И.А. Шилов. – М.: Высшая школа, 1977. – 512 с.

**Щеглов, Д.И.** Чернозёмы центра русской равнины и их эволюция под влиянием естественных и антропогенных факторов / Д.И. Щеглов. – М.: Наука, 1999. – 214 с.

**Яковлев, А.С.** Биологическая диагностика и мониторинг состояния почв / А.С. Яковлев // Почвоведение. – 2000. – №1. – С. 70-79.

**Anderson, J.P.E.** Quantities of plant nutrients in the microbial biomass of selected soils / J.P.E. Anderson, K.H. Domsh // Soil sci. – 1980. – V. 130. – № 1. – P. 211-216.

**Bulakhov, V.L.** Vertebrates role in metals transformation intensification in steppe forests soil of Ukraine / V.L. Bulakhov // Extended abstracts Fourth International conference on biochemistry of Trace elements. June 23-26, 1997, Clark Kerr. Campus University of California. – Berkley, California, 1997. – P. 371-372

**Cromack, K.** Litter production and decomposition in a mixed hardwood watershed and white pine watershed at Coweeta hydrologic Station, North Carolina: PhD thesis / K. Cromack. – Athena: Univ. of Georgia, 1973. – 142 p.

**Dunger, W.** Über die Zersetzung der Laubstreu durch die Boden-Makrofauna im Auenwald / W. Dunger // Zool. Jahr. – 1958. – B. 86. – S. 139-180.

**Edwards, C.A.** Interactions between earthworms and microorganisms in organic matter breakdown / C. A. Edwards, K.E. Fletcher // Agriculture, Ecosystem and Environment. – 1988. – V. 24. – № 1-3. – P. 235-247. - **Eijsackers, H.** Litter decomposition: a Russian matriochka doll / H. Eijsackers, A.J.B. Zehnder // Biochemistry. – 1990. – V. 11. – №3. – P. 153-174.

**Gunnarson, T.** Selective feeding on a maple leaf by *Oniseus asellus* L. (Isopoda) / T. Gunnarson // Soil arthropoda and their food: choice, use and consequences: PhD thesis. – Lund: Univ. of Lund (Sweden), 1987. – P. 27-34.

**Hayes, M.** Study on soil humic substances / M. Hayes // J. Sci. Food Agr. – 1985. – V. 36. – №4. – P. 272-279.

**Jenkinson, D.S.** Studies on the decomposition plant material in soil / D.S. Jenkinson // J. Soil. Sci. – 1966. – V. 17. – P. 280-302.

**Kassim, G.** Incorporation of a wide variety of organic substrate carbons into soil biomass estimated by the fumigation procedure / G. Kassim, I.P. Martin, K. Haider // Soil. Sci. Soc. Am. J. – 1981. – V. 45. – P. 1106-1112.

**Lal, R.** Forest soils and carbon sequestration / R. Lal // Forest Ecology and Management. – 2005. – №220. – P. 242–258.

*Parkinson, D.* Techniques for the study of soil fungi / D. Parkinson // Bull. Ecol. Res. Commun. (Stockholm). – 1973. – V. 17. – P. 29-36.

**Seastedt, T.R.** The role of microarthropoda in decomposition and mineralization processes / T.R. Seastedt // Ann. Rev. of Entomol. – 1984. – V. 29. – P. 25-46. - **Shnitzer, M.** Humic substances, chemistry and reactions / M. Shnitzer // Soil organic matter. – Amsterdam, 1978. – P. 1-27. - **Smith, Y.** Microbial decomposition of litter / Y. Smith, K.T. Wiering // Nature. – 1953. – V. 171. – P. 43-57. - **Spenee, J.** Faunal influences in soil structure / J. Spenee // Dept. of Entomol. Univ. Alberta. Questiones entomological. – 1986. – 329 p. - **Stevenson, F.I.** Humus chemistry: Genesis, Composition, Reactions / F.I. Stevenson. – New York: Wiley and Sons, 1982. – 443 p.

**Tiunov, A.V.** Microbial respiration, biomass and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae) / A.V. Tiunov, S. Scheu // Soil Biology and Biochemistry. – 1999. – V. 31. – P. 2039-2048.

**Zachariae, G.** Spuren tierischer Tätigkeit im Boden des Buchenwaldes / G. Zachariae // Forstwiss. Forsch. (Hamburg), 1965. – V. 20. – S. 1-60.

Поступила в редакцию  
17 мая 2008 г.