

УДК 631.46

ДИНАМИКА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВЫ В РАЗЛИЧНЫХ ДИАПАЗОНАХ ВРЕМЕНИ (ОБЗОР)

© 2020 г. Т. И. Чернов^{a, b, *}, А. Д. Железова^{a, b}

^aПочвенный институт им. В.В. Докучаева, Пыжевский пер., 7, Москва, 119017 Россия

^bМГУ им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, Москва, 119991 Россия

*e-mail: chern-off@mail.ru

Поступила в редакцию 04.07.2019 г.

После доработки 13.09.2019 г.

Принята к публикации 27.12.2019 г.

Наиболее быстрые изменения, вызванные колебаниями температуры и влажности почвы или поступлением свежего органического вещества, происходят в течение нескольких часов или дней и касаются в основном активности микроорганизмов. Сезонная динамика вызывается годовыми вариациями температуры и количества осадков, которые влияют на микробное сообщество прямо или косвенно, через регуляцию жизни растений. Биомасса микроорганизмов изменяется в течение года на десятки и сотни процентов, что необходимо учитывать при отборе образцов. Многолетняя динамика микробных сообществ в процессе первичных или вторичных сукцессий сопровождается увеличением общей микробной биомассы и соотношения грибов/бактерии, а также изменением состава сообществ. Основными факторами многолетней динамики являются накопление почвенного органического вещества, растительные сукцессии и изменение pH. Наиболее длительные изменения микробных сообществ почвы связаны с изменением биоклиматических условий. Информация о микробных сообществах почв прошлого может быть получена при изучении погребенных и многолетнемерзлых почв. Исследование будущих изменений микробных сообществ почвы возможно в экспериментах с искусственным изменением климатических параметров. Одними из главных факторов динамики почвенных микробных сообществ во всех временных диапазонах являются растения: на коротких промежутках времени основную роль играет вегетация растений, в многолетних трендах – изменение их обилия и разнообразия.

Ключевые слова: сукцессии, сезонная динамика, почвообразование, палеопочвы, биомасса, биоразнообразие

DOI: 10.31857/S0032180X20050044

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие, биомасса и таксономическая структура микробных сообществ почвы являются объектами множества исследований, которые стали особенно многочисленны с появлением современных молекулярно-биологических методов. С их помощью активно проводятся сравнительные исследования микробных сообществ в почвах, различающихся по химическому, физическому и минералогическому составам, биоклиматическим факторам и антропогенной нагрузке. В большинстве подобных работ анализируют пространственные различия структуры микробных сообществ и их связь с различными экологическими факторами в почве. Наиболее масштабные из них ставят целью анализ различий разнообразия и структуры микробиомов почвы на уровне климатических зон, стран и континентов [36, 39, 84], вплоть до попыток создания глобальных карт разнообразия почвенных микроорганизмов на Земле [30].

При этом очевидно, что микробные сообщества почвы подвержены изменчивости не только в пространстве, но и во времени. По сравнению с другими местообитаниями почвы достаточно консервативны, бактериальные сообщества в почвах менее лабильны во времени, чем в морских и озерных водах, телах растений и животных [78]. Тем не менее сообщества почвенных микроорганизмов могут значительно изменяться в масштабах дней [26, 51], месяцев [19, 48, 56, 73] и лет [28]. Природа, характер и интенсивность динамики почвенных микробных сообществ различаются на разных отрезках времени. В данном обзоре предложена концепция диапазонов изменения почвенных микробных сообществ во времени, различающихся по масштабу, факторам, вызывающим эти изменения, и объектам исследования (табл. 1). Представляется возможным выделить как минимум 4 группы временных диапазонов: краткосрочные изменения, длящиеся от несколь-

Таблица 1. Факторы и возможные объекты исследования динамики микробных сообществ почвы в различных диапазонах времени

Масштаб времени	Факторы динамики микробного сообщества	Объекты исследования
Дни—недели	1. Резкие изменения условий в почве (замерзание—оттаивание, иссушение—увлажнение) 2. Поступление органических веществ 3. Динамика активности корней растений	Модельные опыты с контролируемыми условиями, ситуативные полевые пробоотборы
Месяцы	1. Сезонная динамика температуры, влажности и физико-химических свойств почвы 2. Изменения активности растений и почвенной фауны в течение года	Мониторинговые площадки, полевые эксперименты
Годы—десятки лет	1. Растительные сукцессии 2. Изменения физических и химических свойств почвы (рН, пористости, содержания углерода, азота, солей и т.д.)	Хроноряды разновозрастных почв, долговременные полевые опыты
Сотни лет и более	1. Изменение климата 2. Изменение типа растительности 3. Смена процессов почвообразования и типа почвы	Долговременные хроноряды, эксперименты с изменением климатических параметров, погребенные почвы, многолетнемерзлые грунты

ких дней или даже часов до недель; сезонную динамику, вызванную изменениями климатических и биологических факторов в течение года; многолетние тренды, являющиеся следствием первичных и вторичных растительных сукцессий и почвообразовательных процессов; а также наиболее долгие периоды, насчитывающие сотни и тысячи лет, связанные со сменами биоклиматических зон и основных почвообразовательных процессов.

КРАТКОСРОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ПОЧВЕ И МИКРОБНЫЕ СУКЦЕССИИ

Хотя скорость роста микроорганизмов в почве обычно меньше, чем в водных местообитаниях или на богатых питательных средах, она остается высокой, и круговорот микробной биомассы в почве может составлять всего несколько дней или недель [74]. С связи с этим наиболее краткосрочные изменения почвенных микробных сообществ также занимают от нескольких дней (или даже часов) до нескольких недель и являются реакцией на резкие изменения экологических условий. Как правило, на таких коротких промежутках времени изменяется не столько таксономическая структура сообщества, сколько метаболическая активность, интенсивность роста и соотношение вегетативных и покоящихся форм микроорганизмов.

Период существенного увеличения активности почвенных микроорганизмов в почве (или другой среде) получил название “горячий момент” (hot moment), что означает существование в течение определенного времени зоны с высокой микробиологической активностью — “горячей точки” (hotspot) [51]. “Горячие моменты” выделяются по значительному (2–20 раз) увеличению па-

раметров микробной активности: дыхания, скорости роста, скорости минерализации, ферментативной активности или соотношению РНК/ДНК. Они могут возникать в ризосфере растений при поступлении легкодоступных соединений в виде корневых экссудатов, в детритосфере в процессе разложения растительного опада, в почвенных биопорах и других локусах под влиянием свежего доступного органического вещества [51]. Поступление органического вещества в почву в таком случае вызывает “затравочный эффект” (priming effect) — стимуляцию метаболической активности различных групп микроорганизмов [37]. Хотя формально “горячие моменты” могут длиться в течение крайне долгих промежутков времени, вплоть до тысяч лет [61], реальные сукцессии микроорганизмов протекают намного быстрее. В модельных экспериментах показано, что внесение природных полисахаридов (хитина, целлюлозы) в почву вызывает максимальное увеличение активности микробного сообщества на 7–15 сут, а через 3 нед активность микроорганизмов возвращается к исходному уровню [13, 60]. При низкой температуре почвы, замедляющей метаболические процессы, этот период может увеличиваться [8], но как правило длительность сукцессий почвенных микроорганизмов при разложении чистых природных полисахаридов измеряется несколькими неделями. В таком случае лесная подстилка, которую можно рассматривать как долго существующую “горячую точку” [51], фактически является конвейером, в котором поступление и трансформация свежего растительного опада инициируют отдельные микробные сукцессии, сменяющиеся по мере переработки различных групп органических веществ. Помимо деструк-

ции растительных остатков микробные сукцессии наблюдаются при разложении мицелия и плодовых тел грибов, тел почвенных животных и других органических объектов. Хотя отсутствие влаги, низкие температуры или анаэробные условия могут сильно замедлять или даже останавливать процессы разложения, в целом почвенные микробные сукцессии по освоению источников органического вещества стоит отнести к быстро протекающим процессам.

Помимо поступления органического вещества, краткосрочные изменения структуры микробного сообщества могут вызываться резкими изменениями температуры и влажности почвы. Особенно существенное влияние на микробное сообщество оказывает переход температуры почвы через 0°C (процессы замерзания—оттаивания), а также засуха или, наоборот, увлажнение сухой почвы. Так, имитация короткой засухи приводит к быстрому и значительному изменению таксономической структуры микробного сообщества (в том числе увеличению относительного обилия *Actinobacteria*), особенно выраженному для поверхности корней растений и ризосферы [66]; по влиянию на микробиом резкая засуха может быть более сильной, чем значительные вариации температуры почвы [58]. Оттаивание мерзлой почвы приводит к быстрому (в течение первых часов и дней) повышению интенсивности дыхания и ферментативной активности, которые вызываются активизацией покоящихся форм микроорганизмов и минерализацией биомассы мертвых клеток [26, 81]. Оттаивание замерзшей почвы или увлажнение сухой почвы играют роль такого же “затравочного эффекта”, как и поступление доступного углерода, приводя к быстрому увеличению активности микробного сообщества, эмиссии углекислого газа и оксидов азота [49].

Изучение быстрых изменений микробного сообщества проводится либо в модельных лабораторных экспериментах с контролируемыми условиями, либо на полевых опытах, с пробоотбором, приуроченным к резким изменениям факторов среды (например, дождю или заморозкам). Особенно перспективными представляются исследования кратковременных эффектов взаимодействия микробного сообщества и корней растений, которые могут быстро воздействовать на ризосферные микроорганизмы изменением количества и качества выделяемых органических веществ.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА

Сезонная динамика присуща любым биологическим сообществам в местообитаниях с отчетливой годовой вариацией климатических факторов, в том числе сообществам почвенных микроорганизмов. Факторами, определяющими сезонную динамику микробных сообществ, являются изме-

нения температуры и влажности почвы [53, 88], содержания углерода и азота [69], а также эмиссия легкодоступных органических соединений корнями растений [63]. В результате в течение года может значительно меняться как биомасса и активность [71], так и таксономический состав почвенных микроорганизмов [12, 19].

Температура может быть одним из главных факторов сезонной динамики микроорганизмов из-за влияния на их физиологическую активность [88]. В тропических и субтропических областях, где в течение года отчетливо выделяется влажный и сухой сезоны, основным фактором сезонной динамики микроорганизмов является влажность [32, 52, 90]. Однако влияние как температуры, так и влажности может быть не только прямым, но и косвенным, через регулирование активности растений. Содержание растворимых органических веществ, в том числе легкодоступных низкомолекулярных соединений в почве значительно изменяется в течение года, обычно достигая максимальных значений весной, в период активного роста растений [45, 63, 92]. Так как именно низкомолекулярные соединения, многие из которых являются экссудатами корней растений, служат источником углерода для большинства почвенных микроорганизмов, их содержание должно быть одним из основных факторов, определяющих численность и активность микроорганизмов в почве. В тропических регионах сухой и влажный сезон различаются по количеству растительного опада, что также влияет на микробное сообщество почвы [20]. Быстро и значительно отражаются на почвенном микробном сообществе резкие изменения состояния растительного покрова в течение года, например, уборка урожая на сельскохозяйственных землях [63]. Сезонная динамика микробных сообществ более выражена для сельскохозяйственных почв, чем для почв под нативной растительностью [53]. Это может быть связано как с влиянием сельскохозяйственных практик (обработкой почвы, внесением удобрений, уборкой урожая) в течение года, так и с разнообразием растений: естественный растительный покров может сглаживать сезонные изменения и поддерживать развитие большего числа групп микроорганизмов, чем монокультура. Растения являются мощным фактором сезонных изменений микробных сообществ почвы наравне с годовыми вариациями температуры и влажности. Еще одним, сравнительно малоисследованным, фактором является динамика почвенной фауны: изменение активности и состава почвенных беспозвоночных: фитофагов, детритофагов и микофагов не может не оказывать эффекта на сезонную динамику микроорганизмов в почве.

Активность почвенных микроорганизмов в течение года, как правило, изменяется в несколько раз [34, 40]. Сезонная вариабельность общей био-

Таблица 2. Оценки вариабельности численности или биомассы микроорганизмов в почве в течение года

Тип климата	Экосистема	Метод	Годовая вариабельность, %	Источник
Субарктический/альпийский	Луг	Фумигация–экстракция	50–800	[33]
	Луг	Азот микробной биомассы	340–900	[50]
	Луг	Фумигация–экстракция	400–900	[92]
Умеренный	Лес	Фумигация–экстракция	100–150	[71]
	Лес	Количественная ПЦР	30–650	[69]
	Луг	PLFA	125–450	[64]
	Лес	Количественная ПЦР	100–130	[45]
Субтропический	Поле	Фумигация–экстракция	30–100	[40]
	Луг	PLFA	40–100	[90]
Тропический	Лес	Фумигация–экстракция	890–2000	[32]

массы микроорганизмов, определяемой методом фумигации–экстракции, может быть очень разной. В зависимости от типа почвы и климата она может оцениваться как незначительная [40, 71], изменяться в течение года в 2–4 раза [33] или на порядок и более [32]. Как правило, численность и биомасса почвенных микроорганизмов в самых разных экосистемах меняется в течение года на десятки или сотни процентов (табл. 2). Сезонная динамика численности прокариот, оцененная при помощи количественной полимеразной цепной реакции (ПЦР) рибосомальных оперонов, сильно варьирует для разных филогенетических групп: количество генов архей, *Acidobacteria* и *Verrucomicrobia* может изменяться в течение года в несколько раз, *Alphaproteobacteria* – на 2 порядка, а *Betaproteobacteria* – почти на 4 порядка [69].

Вариабельность таксономической структуры и разнообразия почвенных бактерий в течение года на одном участке часто бывает сильнее, чем различия между разными почвами, обусловленные влиянием состава растительности, сельскохозяйственного использования и пространственной неоднородности [12, 16, 19, 53]. Сезонная вариабельность почвенных грибов может быть не такой выраженной, и иметь меньшее значение, чем состав растительности и тип землепользования [48]. Необходимо отметить, что методы, основанные на анализе тотальной ДНК почвы (такие как количественная ПЦР и секвенирование), могут недооценивать динамику микроорганизмов из-за наличия в почве внеклеточной ДНК. Реликтовая ДНК из мертвых бактерий и грибов составляет около 40% (иногда до 60%) общей микробной ДНК в почве и может мешать адекватной оценке временной динамики численности изучаемой группы микроорганизмов [21].

Обычно для районов с умеренным климатом характерна более высокая численность, биомасса и активность почвенных микроорганизмов в летний или весенний период (март–сентябрь) по сравнению с осенью и зимой (октябрь–февраль) [19, 56, 64, 71]. Сезонная динамика микробной

биомассы характерна не только для умеренного климата с теплым летом и снежной зимой, но и для тропического, в котором выделяется влажный и сухой периоды, в этом случае микробная биомасса достигает максимума во влажный период [32, 90]. При этом могут наблюдаться и противоположные явления. Например, некоторые группы бактерий, мицелиальных грибов и дрожжей в почвах холодного климата могут активнее развиваться зимой, под снежным покровом, сохраняющим положительные температуры в почве [2, 45, 50, 73, 74]. *Actinobacteria*, многие представители которых известны устойчивостью к засушливым условиям, в почвах тропических лесов могут активнее развиваться в сухой сезон [52]. В арктических и высокогорных почвах общая микробная биомасса достигает максимальных значений к концу зимы и значительно уменьшаться в период таяния снега [33, 92]. Даже на одной и той же территории в зависимости от типа растительного покрова микробное сообщество может демонстрировать различные схемы сезонной динамики [94].

Таким образом, сезонная динамика может различаться в зависимости от рассматриваемой группы микроорганизмов, климатических и эдафических параметров, однако изменениям в течение года подвержены почвенные микробные сообщества практически всех экосистем. Вероятно, отсутствие сезонной динамики может наблюдаться лишь для почвенных микробных сообществ под вечнозелеными лесами в тех районах экваториального климата, где температура, влажность и биологическая активность практически постоянны в течение года. Даже в рамках летнего сезона численность и биомасса микроорганизмов большинства почв может изменяться в несколько раз. Это необходимо учитывать при сравнительном анализе микробных сообществ образцов почв, отобранных в разное время года. При сравнении микробиоты географически удаленных почв необходимо представлять основные характеристики их сезонной динамики, так как сопоставление структуры и численности микробных сообществ лишь для единичных моментов в году

может давать неадекватные результаты. По мнению некоторых авторов, для сравнения микробных сообществ разных почв всегда необходимо учитывать их сезонную динамику, даже в тех случаях, когда эти почвы существуют в одинаковых климатических условиях [53].

ХРОНОРЯДЫ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА

Многолетние изменения почвенных микробных сообществ почвы изучаются в рамках длительных почвенно-экологических процессов: первичного почвообразования, восстановления почвы после различных нарушений, смены растительных ассоциаций, долгосрочного антропогенного влияния или изменения климата.

Изменения микробного сообщества в процессе первичного почвообразования изучают на местах отступления ледников [18, 44, 82], обнажениях горных пород [25, 35, 75], каменистых и песчаных субстратах [57, 95] на морских [87] и озерных [79] отложениях. Почвообразование, сопровождающееся изменением структуры микробного сообщества, может занимать от десятков и сотен лет до тысячелетий [29], так как подобные длительные процессы невозможно исследовать в режиме реального времени. Объектами исследования в таком случае обычно являются хроноряды — серии разновозрастных почв, представляющие собой разные стадии почвообразования, от минеральных субстратов, не покрытых растительностью, до развитых почв. Общая численность и биомасса микроорганизмов на начальных стадиях почвообразования, как правило, невелики. На самых ранних стадиях почвообразования развитие микроорганизмов ограничивается низким обилием растений, недостатком почвенного органического вещества, доступных N и P [22, 95]. Освоение минеральных субстратов проходит обычно при участии фотосинтезирующих водорослей, азотфиксирующих бактерий (в том числе цианобактерий) и грибов, способных продуцировать органические кислоты, растворяющие минералы [25, 57]. Процесс первичного почвообразования сопровождается постепенным увеличением общей численности и биомассы микроорганизмов и изменением состава микробного сообщества, особенно в первые десятилетия [18, 44, 89, 93]. α -Разнообразие (видовое богатство) микробного сообщества даже в минеральных субстратах без растительного покрова и запаса органических веществ может достигать сотен видов прокариот [57, 95], и в процессе почвообразования не обязательно увеличивается [24, 82, 93]. По некоторым данным, α -разнообразие микроорганизмов увеличивается в процессе почвообразования в низкопродуктивных экосистемах (например, в холодном или засушливом климате) и уменьшается —

в высокопродуктивных экосистемах за счет увеличения кислотности среды при развитии почвы [29]. β -Разнообразие, т.е. пространственная неоднородность состава микробных сообществ, может быть больше на ранних стадиях почвообразования, а в зрелых почвах снижается вследствие большей однородности условий [67, 91, 95]. В качестве основных факторов динамики структуры микробного сообщества в процессе почвообразования чаще всего называют изменения pH, обилия и состава растений и содержания почвенного органического вещества [29, 57, 79, 87], накопление углерода также является главным фактором увеличения численности и биомассы микроорганизмов [89, 95].

Помимо первичного почвообразования, хроноряды масштабов десятков лет могут представлять собой разновозрастные площадки, связанные с влиянием различных антропогенных нарушений. Ряд микробиологических исследований посвящен изменениям почвенного микробного сообщества при сведении и восстановлении лесной растительности. В связи с существенными изменениями почвенных свойств, в том числе потерей запасов C и N, при вырубке лесов, численность и биомасса микроорганизмов в почве уменьшаются. Таксономический состав бактериальных сообществ значительно изменяется, при этом α -разнообразие почвенных микроорганизмов при сведении леса может увеличиваться [65, 76]. Грибы более чувствительны к сведению лесной растительности, чем бактерии [41], среди грибов аскомицеты более чувствительны, чем базидиомицеты [42]. При установлении сельскохозяйственных угодий — пашен или плантаций — структура микробного сообщества остается сильно измененной, а биомасса — сниженной [15, 62, 76, 85]. При переходе пашни в залежное состояние особенности структуры микробных сообществ пахотных почв, в том числе связанные с механической обработкой почвы, со временем исчезают [77]. В процессе вторичных сукцессий как лесных, так и травянистых ассоциаций происходит накопление углерода и азота, увеличивается соотношение биомассы грибов к биомассе бактерий, возрастает доля микробной биомассы в общем запасе углерода почвы, при этом общее видовое богатство бактерий изменяется достаточно слабо, и может как увеличиваться, так и уменьшаться [46, 80, 83, 96]. Спустя 30 лет и более естественного восстановления лесной или степной растительности микробное сообщество способно формировать таксономическую структуру, сходную (но не идентичную) с таковой под естественной растительностью [46, 62, 85, 86]. Длительные изменения микробных сообществ также могут изучаться на многолетних сельскохозяйственных опытах с применением различных типов обработки почвы, систем землепользования, органических и минеральных удобрений [7,

12, 14, 16]. Фактически любые расположенные рядом площадки, на которых в течение многих лет действуют разные факторы, могут рассматриваться как хроноряды.

В качестве основных факторов динамики микробных сообществ при многолетних трендах эволюции почвы, по всей видимости, можно выделить изменение рН, состава растительности и содержания органического вещества в почве. Изменения общей численности и биомассы микроорганизмов имеют явную положительную связь с накоплением органического вещества в почве и обилием растений. Однако структура и разнообразие микробных сообществ может демонстрировать самые разные тренды изменений во времени, и выделить какие-то общие для них не представляется возможным [43].

БИОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ДОЛГОВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВЫ

Наиболее длительные изменения структуры микробных сообществ связаны с изменением климатических условий на определенной территории. Количество осадков, температура и уровень инсоляции влияют на растительный покров, химические и физические свойства почвы, что, безусловно, отражается на структуре микробного сообщества. В случае долговременного изменения климата встает вопрос о реконструкции почвенных микробных сообществ прошлых эпох или моделирования их изменений в будущем.

Одним из способов изучения почвенных микробных сообществ других эпох являются микробиологические исследования погребенных почв. Почвы, перекрытые естественными отложениями или археологическими (как правило, земляными) сооружениями, а также многолетнемерзлые породы привлекают внимание исследователей как возможные архивы микробиологической информации, сохранившейся со времени их погребения. В погребенных почвах сохраняются особенности вертикального распределения микроорганизмов по профилю, погребенные гумусовые горизонты превышают по численности, биомассе и видовому разнообразию минеральные [3, 9, 11, 59, 72]. При низком содержании жизнеспособной микробной биомассы в погребенных почвах обнаруживается большое количество микробной ДНК [17], которая может сохраняться в почвах, погребенных на глубине более 100 м [23]. Некоторые авторы предлагают рассматривать микробиологические маркеры в палеопочвах как одну из форм “биологической памяти” почв, с помощью которой можно реконструировать микробное население этих почв до погребения.

Однако погребение почвы редко сопровождается полной консервацией микробных сообществ. Микроорганизмы в погребенных почвах сохраняют метаболическую активность, по уровню общей эмиссии CO_2 погребенные почвы могут быть иногда сопоставимы с современными [1], даже в многолетнемерзлых породах при отрицательных температурах многие микроорганизмы сохраняют физиологическую активность [47]. При погребении почвы меняется таксономическая и функциональная структура микробных сообществ: в погребенных горизонтах значительно меньше сахаролитиков и больше олиготрофов и анаэробных микроорганизмов, преобладает денитрификация над нитрификацией [4]. Таксономическая структура прокариотного сообщества значительно изменяется при погребении, в частности, сильно снижается относительное обилие *Verrucomicrobia* [11]. Специфические экологические особенности характерны для микроскопических грибов палеопочв. Общая биомасса и длина мицелия грибов при погребении почвы уменьшаются, большую часть грибной биомассы (до 70%) в погребенных почвах составляют споры преимущественно мелких размеров [4, 9]. Среди культивируемых форм наиболее обильны мелкоспоровые и психротолеранты [68].

Особенности микробных сообществ в погребенных почвах вызваны изменением экологических условий при погребении. Как правило, погребенные почвы характеризуются сниженным содержанием кислорода и повышенным — углекислого газа, меньшими колебаниями температуры и влажности. Особенно значимо для микроорганизмов прекращение поступления свежего органического вещества от корней растений. Содержание органического вещества в палеопочвах неуклонно уменьшается в первые 100–300 лет после погребения [3], после чего процессы разрушения замедляются, при этом часть органического вещества в виде остаточного гумуса (около 7% от исходного содержания) может сохраняться в погребенных почвах неограниченно долгое время [4]. Численность бактерий и архей в погребенных почвах исторического периода в 3–8 раз меньше [11], а микробная биомасса — в 3–7 раз меньше [6, 10], чем в современных почвах. Это соотношение слабо различается для почв, погребенных в разное время (3700–400 лет назад), а значит, основные потери микробной биомассы происходят в течение первых десятилетий или столетий после погребения.

Таким образом, численность, структура и разнообразие микробного сообщества значительно изменяются после погребения почвы. Определенная часть покоящихся форм микроорганизмов, ДНК или других биомолекул может наследоваться со времени погребения почвы, например, сорбированными на поверхности глинистых ми-

нералах. Однако вопрос о том, как разделить микробиологические маркеры “биологической памяти” палеопочв и результаты более поздних процессов изменения микробных сообществ после погребения, остается нерешенным.

Погребенные почвы могут предоставить знания о том, какова была структура микробных сообществ на изучаемой территории в прошлом. Однако при помощи исследования таких почв невозможно оценить, как микробные сообщества современных почв будут изменяться в будущем при смене биоклиматических условий. Изучение будущих изменений микробных сообществ почвы возможно при использовании “искусственных хронорядов” – лабораторных или полевых экспериментов с моделированием долговременных изменений почвенно-экологических условий. В качестве примера можно привести эксперименты по симуляции изменений климата, в том числе глобального потепления, которые обычно включают в себя искусственное многолетнее повышение температуры, изменение количества осадков и уровня инсоляции на опытной территории [38, 70]. В таких работах проводятся попытки оценить, как изменится биомасса, активность и другие характеристики почвенных микробных сообществ в результате изменений климата. Например, в рамках подобных экспериментов оценивается влияние симуляции глобального потепления на микробиоты арктических и бореальных почв, которое выражается в сокращении обилия грибов, увеличении обилия бактерий и изменении таксономического состава сообщества [27, 31, 38, 70]. При этом кратковременное изменение температуры и увлажненности может вообще не влиять на структуру микробного сообщества [54], эффект может проявляться лишь после 10 лет эксперимента, только на поверхностном слое почвы и влиять на микроорганизмы опосредованно, через изменение обилия и состава растений [27, 70]. Насколько результаты подобных экспериментов применимы для моделирования реальной динамики микробных сообществ в результате изменения климата – дискуссионный вопрос. Однако на данный момент подобная симуляция глобального потепления остается одним из немногих способов оценить пролонгированное изменение микробных сообществ почвы в будущем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микробные сообщества почвы изменяются в широком диапазоне времени, от часов до тысячелетий. На самых коротких промежутках времени под влиянием резких изменений почвенных условий или поступления свежего органического вещества преимущественно изменяется активность микроорганизмов. На более длительных промежутках вследствие динамики состава расте-

ний и физико-химических свойств почвы (особенно рН) изменяются общая биомасса и таксономическая структура микробного сообщества.

Изменения общей численности и биомассы микроорганизмов, как правило, связаны с содержанием почвенного органического вещества. Процессы, сопровождающиеся накоплением углерода в почве: первичное почвообразование, вторичные восстановительные сукцессии – как правило, ведут к увеличению микробной биомассы, а также к увеличению соотношения грибы/бактерии.

Общее разнообразие (α -разнообразие, видовое богатство) микробных сообществ может как увеличиваться, так и уменьшаться или оставаться неизменным на протяжении почвенных процессов самой разной продолжительности. Очевидно, конкретные схемы изменения микробного разнообразия определяются множеством различных параметров, и выделить единый тренд не представляется возможным.

Биомасса и структура микробных сообществ практически всех почв и типов климата подвержена сильной сезонной динамике. Это необходимо принимать во внимание при сравнении микробных сообществ географически удаленных почв, особенно отобранных в разное время. Даже в рамках летнего сезона численность и биомасса микроорганизмов могут изменяться в несколько раз, что искажает результаты сравнительного анализа разных почв.

Растения имеют большое значение в регулировании динамики микробных сообществ. На коротких промежутках времени влияние растений выражается в изменении активности эмиссии корневых экссудатов, на более длительных – в изменении обилия и состава растительного сообщества в процессе различных сукцессий. Другие факторы динамики микробных сообществ: температура, влажность, физико-химические свойства почвы – также могут влиять на микроорганизмы опосредованно, через регуляцию жизни растений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 17-16-01057 “Мониторинг и прогнозирование динамики почвенного микробиома в различных временных диапазонах”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисов А.В., Демкина Т.С., Демкин В.А. Палеопочвы и климат Ергеней в эпоху бронзы IV–II тысячелетия до н. э. М.: Наука, 2006. 210 с.

2. Глушакова А.М., Качалкин А.В., Чернов И.Ю. Воздействие инвазии *Aster x salignus* Willd. на разнообразие почвенных дрожжевых сообществ // Почвоведение. 2016. № 7. С. 857–861.
3. Демкин В.А., Борисов А.В., Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Золотарева Б.Н., Каширская Н.Н., Демкина Е.В. Степные пирамиды Евразии: уникальный архив голоценовых палеопочв // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. Сер. Геобиологические системы в прошлом. М., 2010. С. 132–163.
4. Демкина Т.С., Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Стретович И.В., Демкин В.А. Микробиологические исследования палеопочв археологических памятников степной зоны // Почвоведение. 2010. № 2. С. 213–220.
5. Иванов И.В., Песочина Л.С., Семенов В.М. Биоминерализация органического вещества в современных целинных, пахотных, погребенных и ископаемых черноземах // Почвоведение. 2009. № 10. С. 1192–1202.
6. Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Демкина Т.С., Демкин В.А. Микробная биомасса подкурганых и современных почв степной зоны Нижнего Поволжья // Почвоведение. 2009. № 5. С. 581–587.
7. Корвиго И.О., Першина Е.В., Иванова Е.А., Матюк Н.С., Савоськина О.А., Чирак Е.Л., Проворов Н.А., Андронов Е.Е. Оценка длительного воздействия агротехнических приемов и сельскохозяйственных культур на почвенные микробные сообщества // Микробиология. 2016. Т. 85. № 2. С. 199–210.
8. Манучарова Н.А., Власенко А.Н., Менько Е.В., Звягинцев Д.Г. Специфика хитинолитического микробного комплекса в почвах, инкубируемых при различных температурах // Микробиология. 2011. Т. 80. № 2. С. 219–229.
9. Марфенина О.Е., Сахаров Д.С., Иванова А.Е., Русаков А.В. Микологические свойства голоценовых и позднплейстоценовых палеогоризонтов и фрагментов палеопочв // Почвоведение. 2009. № 4. С. 469–478.
10. Хомутова Т.Э., Каширская Н.Н., Демкин В.А. Оценка живой и суммарной биомассы микробных сообществ современной каштановой почвы и подкурганых палеопочв // Почвоведение. 2011. № 12. С. 1496–1503.
11. Чернов Т.И., Железова А.Д., Кутовая О.В., Макеев А.О., Тхакахова А.К., Бгажба Н.А., Курбанова Ф.Г., Русаков А.В., Пузанова Т.А., Хохлова О.С. Сравнительная оценка структуры микробиомов погребенных и современных почв при помощи анализа микробной ДНК // Микробиология. 2018. Т. 87. № 6. С. 737–746.
<https://doi.org/10.1134/S0026365618060071>
12. Чернов Т.И., Тхакахова А.К., Иванова Е.А., Кутовая О.В., Турусов В.И. Сезонная динамика почвенного микробиома многолетнего агрохимического опыта на черноземах Каменной Степи // Почвоведение. 2015. № 12. С. 1483–1488.
<https://doi.org/10.7868/S0032180X15120059>
13. Ярославцев А.М., Манучарова Н.А., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г., Судницын И.И. Микробное разложение хитина в почвах при различных уровнях влажности // Почвоведение. 2009. № 7. С. 857–866.
14. Семенов М.В., Никитин Д.А., Степанов А.Л., Семенов В.М. Структура бактериальных и грибных сообществ ризосферного и внекорневого локусов серой лесной почвы // Почвоведение. 2019. № 3. С. 355–369.
15. Berkelmann D., Schneider D., Engelhaupt M., Heinemann M., Christel S., Wijayanti M., Meryandini A., Daniel R. How rainforest conversion to agricultural systems in Sumatra (Indonesia affects active soil bacterial communities // *Frontiers in Microbiology*. 2018. V. 9. P. 2381.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02381>
16. Bevivino A., Paganin P., Bacci G., Florio A., Pellicer M.S., Papaleo M.C., Mengoni A., Ledda L., Fani R., Benedetti A., Dalmastrì C. Soil bacterial community response to differences in agricultural management along with seasonal changes in a Mediterranean region // *PLOS ONE*. 2014. V. 9. № 8. P. e105515.
17. Blagodatskaya E.V., Khokhlova O.S., Anderson T.H., Blagodatskii S.A. Extractable microbial DNA pool and microbial activity in paleosols of Southern Urals // *Microbiology*. 2003. V. 72. № 6. P. 750–755.
18. Brown S.P., Jumpponen A. Contrasting primary successional trajectories of fungi and bacteria in retreating glacier soils // *Molecular Ecology*. 2014. V. 23. № 2. P. 481–497.
19. Buckley D.H., Schmidt T.M. Diversity and dynamics of microbial communities in soils from agro-ecosystems // *Environ. Microbiol.* 2003. V. 5. № 6. P. 441–452.
20. Buscardo E., Geml J., Schmidt S.K., Freitas H., Cunha H.B., Nagy L. Spatio-temporal dynamics of soil bacterial communities as a function of Amazon forest phenology // *Scientific Rep.* 2018. V. 8. № 1. P. 4382.
21. Carini P., Marsden P.J., Leff J.W., Morgan E.E., Strickland M.S., Fierer N. Relic DNA is abundant in soil and obscures estimates of soil microbial diversity // *Nature Microbiol.* 2017. V. 2. № 3. P. 16242.
22. Castle S.C., Sullivan B.W., Knelman J., Hood E., Nemerget D.R., Schmidt S.K., Cleveland C.C. Nutrient limitation of soil microbial activity during the earliest stages of ecosystem development // *Oecologia*. 2017. V. 185. № 3. P. 513–524.
23. Chandler D.P., Brockman F.J., Bailey T.J., Fredrickson J.K. Phylogenetic diversity of archaea and bacteria in a deep subsurface paleosol // *Microbial Ecology*. 1998. V. 36. № 1. P. 37–50.
24. Chang C.C., Turner B.L. Ecological succession in a changing world // *J. Ecology*. 2019. V. 107. № 2. P. 503–509.
<https://doi.org/10.1111/1365-2745.13132>
25. Ciccazzo S., Esposito A., Borruso L., Brusetti L. Microbial communities and primary succession in high altitude mountain environments // *Annals of Microbiology*. 2016. V. 66. № 1. P. 43–60.
26. Coolen M.J., van de Giessen J., Zhu E.Y., Wuchter C. Bioavailability of soil organic matter and microbial community dynamics upon permafrost thaw // *Environ. Microbiol.* 2011. V. 13. № 8. P. 2299–2314.
27. DeAngelis K.M., Pold G., Topçuoğlu B.D., van Diepen L.T., Varney R.M., Blanchard J.L., Melillo J., Frey S.D. Long-term forest soil warming alters microbial communities in temperate forest soils // *Frontiers in Microbiology*. 2015. V. 6. P. 104.
28. DeBruyn J.M., Nixon L.T., Fawaz M.N., Johnson A.M., Radosevich M. Global biogeography and quantitative

- seasonal dynamics of Gemmatimonadetes in soil // *Appl. Environ. Microbiol.* 2011. V. 77. P. 6295–6300.
29. *Delgado-Baquerizo M., Bardgett R.D., Vitousek P.M., Maestre F.T., Williams M.A., Eldridge D.J. et al.* Changes in belowground biodiversity during ecosystem development // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* 2019. V. 116. № 14. P. 201818400. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818400116>
 30. *Delgado-Baquerizo M., Oliverio A.M., Brewer T.E., Benavent-González A., Eldridge D.J., Bardgett R.D., Maestre F.T., Singh B.K., Fierer N.* A global atlas of the dominant bacteria found in soil // *Science.* 2018. V. 359. № 6373. P. 320–325.
 31. *Deslippe J.R., Hartmann M., Simard S.W., Mohn W.W.* Long-term warming alters the composition of Arctic soil microbial communities // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2012. V. 82. № 2. P. 303–315.
 32. *Devi N.B., Yadava P.S.* Seasonal dynamics in soil microbial biomass C, N and P in a mixed-oak forest ecosystem of Manipur, North-east India // *Appl. Soil Ecol.* 2006. V. 31. № 3. P. 220–227.
 33. *Edwards K.A., Jefferies R.L.* Inter-annual and seasonal dynamics of soil microbial biomass and nutrients in wet and dry low-Arctic sedge meadows // *Soil Biol. Biochem.* 2013. V. 57. P. 83–90.
 34. *Epron D., Le Dantec V., Dufrene E., Granier A.* Seasonal dynamics of soil carbon dioxide efflux and simulated rhizosphere respiration in a beech forest // *Tree Physiology.* 2001. V. 21. № 2–3. P. 145–52.
 35. *Esposito A., Ciccazzo S., Borruso L., Zerbe S., Daffonchio D., Brusetti L.* A three-scale analysis of bacterial communities involved in rocks colonization and soil formation in high mountain environments // *Current Microbiology.* 2013. V. 67. № 4. P. 472–479.
 36. *Fierer N., Jackson R.B.* The diversity and biogeography of soil bacterial communities // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2006. V. 103. P. 626–631.
 37. *Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L.* The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? // *Soil Biol. Biochem.* 2003. V. 35. № 6. P. 837–843.
 38. *Frey S.D., Drijber R., Smith H., Melillo J.* Microbial biomass, functional capacity, and community structure after 12 years of soil warming // *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. № 11. P. 2904–2907.
 39. *Griffiths R.I., Thomson B.C., James P., Bell T., Bailey M., Whiteley A.S.* The bacterial biogeography of British soils // *Environ. Microbiol.* 2011. V. 13. P. 1642–1654.
 40. *Gunapala N., Scow K.M.* Dynamics of soil microbial biomass and activity in conventional and organic farming systems // *Soil Biol. Biochem.* 1998. V. 30. № 6. P. 805–816.
 41. *Hartmann M., Howes C.G., VanInsberghe D., Yu H., Bachar D., Christen R., Henrik Nilsson R., Hallam S.J., Mohn W.W.* Significant and persistent impact of timber harvesting on soil microbial communities in Northern coniferous forests // *ISME J.* 2012. V. 6. № 12. P. 2199–2218.
 42. *Hartmann M., Lee S., Hallam S.J., Mohn W.W.* Bacterial, archaeal and eukaryal community structures throughout soil horizons of harvested and naturally disturbed forest stands // *Environ. Microbiol.* 2009. V. 11. № 12. P. 3045–3062.
 43. *Hendershot J.N., Read Q.D., Henning J.A., Sanders N.J., Classen A.T.* Consistently inconsistent drivers of microbial diversity and abundance at macroecological scales // *Ecology.* 2017. V. 98. № 7. P. 1757–1763.
 44. *Hofmann K., Illmer P.* Temporal patterns of prokaryotic abundance, community structure and microbial activity in glacier foreland soils // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2015. V. 108. № 3. P. 793–799.
 45. *Isobe K., Oka H., Watanabe T., Tateno R., Urakawa R., Liang C., Senoo K., Shibata H.* High soil microbial activity in the winter season enhances nitrogen cycling in a cool-temperate deciduous forest // *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 124. P. 90–100.
 46. *Jangid K., Williams M.A., Franzluebbers A.J., Blair J.M., Coleman D.C., Whitman W.B.* Development of soil microbial communities during tallgrass prairie restoration // *Soil Biol. Biochem.* 2010. V. 42. № 2. P. 302–312.
 47. *Jansson J.K., Taş N.* The microbial ecology of permafrost // *Nature Rev. Microbiol.* 2014. V. 12. № 6. P. 414.
 48. *Kennedy N., Brodie E., Connolly J., Clipson N.* Seasonal influences on fungal community structure in unimproved and improved upland grassland soils // *Can. J. Microbiol.* 2006. V. 52. № 7. P. 689–694.
 49. *Kim D.G., Vargas R., Bond-Lamberty B., Turetsky M.R.* Effects of soil rewetting and thawing on soil gas fluxes: a review of current literature and suggestions for future research // *Biogeosciences.* 2012. V. 9. № 7. P. 2459–2483.
 50. *Kuhnert R., Oberkofler I., Peintner U.* Fungal growth and biomass development is boosted by plants in snow-covered soil // *Microbial Ecology.* 2012. V. 64(1). P. 79–90.
 51. *Kuzzyakov Y., Blagodatskaya E.* Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 1. № 83. P. 184–199 <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.01.025>
 52. *Lacerda-Júnior G.V., Noronha M.F., Cabral L., Delforno T.P., de Sousa S.T., Fernandes-Júnior P.I., Melo I.S., Oliveira V.M.* Land use and seasonal effects on the soil microbiome of a Brazilian dry forest // *Frontiers in Microbiology.* 2019. V. 10. P. 548. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00648>
 53. *Lauber C.L., Ramirez K.S., Aanderud Z., Lennon J., Fierer N.* Temporal variability in soil microbial communities across land-use types // *ISME J.* 2013. V. 7. № 8. P. 1641–1650.
 54. *Lim P.P.J., Newsham K.K., Convey P., Gan H.M., Yew W.C., Tan G.Y.A.* Effects of field warming on a High Arctic soil bacterial community: a metagenomic analysis // *Current Sci.* 2018. V. 115. № 9. P. 1697–1700.
 55. *Lin Y.T., Jangid K., Whitman W.B., Coleman D.C., Chiu C.Y.* Soil bacterial communities in native and regenerated perhumid montane forests // *Appl. Soil Ecol.* 2011. V. 47. № 2. P. 111–118. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2010.11.008>
 56. *Lipson D.A.* Relationships between temperature responses and bacterial community structure along seasonal and altitudinal gradients // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2007. V. 59. P. 418–427.
 57. *Liu Y., Lu M., Zhang X., Sun Q., Liu R., Lian B.* Shift of the microbial communities from exposed sandstone rocks to forest soils during pedogenesis // *Int. Biodeterioration Biodegradation.* 2019. V. 140. P. 21–28.
 58. *Lupatini M., Suleiman A.K., Jacques R.J., Lemos L.N., Pylro V.S., Van Veen J.A., Kuramae E.E., Roesch L.F.* Moisture is more important than temperature for assembly of both potentially active and whole prokaryotic communities in subtropical grassland // *Microbial Ecology.* 2019. V. 77. № 2. P. 460–470.

59. *Makeev A., Aseyeva E., Rusakov A., Sorokina K., Puzanova T., Khokhlova O., Kust P., Kurbanova F., Chernov T., Kutovaya O., Lebedeva M.* The environment of the Early Iron Age at the southern fringe of the forest zone of the Russian plain // *Quater. Int.* 2019. V. 502. P. 218–237
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.04.002>
60. *Manucharova N.A.* The microbial destruction of chitin, pectin, and cellulose in soils // *Eurasian Soil Science.* 2009. V. 42. № 13. P. 1526–1532.
61. *McClain M.E., Boyer E.W., Dent C.L., Gergel S.E., Grimm N.B., Groffman P.M., Hart S.C., Harvey J.W., Johnston C.A., Mayorga E., McDowell W.H.* Biogeochemical hot spots and hot moments at the interface of terrestrial and aquatic ecosystems // *Ecosystems.* 2003. V. 6. № 4. P. 301–312.
62. *McGuire K.L., D'Angelo H., Brearley F.Q., Gedalovich S.M., Babar N., Yang N., Gillikin C.M., Gradowille R., Bateman C., Turner B.L., Mansor P., Leff J.W., Fierer N.* Responses of soil fungi to logging and oil palm agriculture in Southeast Asian tropical forests // *Microbial Ecology.* 2015. V. 69. № 4. P. 733–747.
<https://doi.org/10.1007/s00248-014-0468-4>
63. *Medeiros P.M., Fernandes M.F., Dick R.P., Simoneit B.R.T.* Seasonal variations in sugar contents and microbial community in a ryegrass soil // *Chemosphere.* 2006. V. 65. P. 832–839.
64. *Moche M., Gutknecht J., Schulz E., Langer U., Rinklebe J.* Monthly dynamics of microbial community structure and their controlling factors in three floodplain soils // *Soil Biol. Biochem.* 2015. V. 90. P. 169–178.
65. *Navarrete A.A., Tsai S.M., Mendes L.W., Faust K., de Hollander M., Cassman N.A., Raes J., van Veen J.A., Kuramae E.E.* Soil microbiome responses to the short-term effects of Amazonian deforestation // *Molecular Ecology.* 2015. V. 24. № 10. P. 2433–2448.
<https://doi.org/10.1111/mec.13172>
66. *Naylor D., DeGraaf S., Purdom E., Coleman-Derr D.* Drought and host selection influence bacterial community dynamics in the grass root microbiome // *ISME J.* 2017. V. 11. № 12. P. 2691–2704.
67. *Ortiz-Álvarez R., Fierer N., de los Ríos A., Casamayor E.O., Barberán A.* Consistent changes in the taxonomic structure and functional attributes of bacterial communities during primary succession // *ISME J.* 2018. V. 12. № 7. P. 1658–1667.
68. *Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Gilichinsky D.A.* Fungi in permafrost // *Permafrost soils* / Ed. Margesin R. N.Y.: Springer, 2009. P. 85–95.
69. *Rasche F., Knapp D., Kaiser C., Koranda M., Kitzler B., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A., Sessitsch A.* Seasonality and resource availability control bacterial and archaeal communities in soils of a temperate beech forest // *ISME J.* 2011. V. 5. P. 389–402.
70. *Rinnan R., Michelsen A., Bååth E., Jonasson S.* Fifteen years of climate change manipulations alter soil microbial communities in a subarctic heath ecosystem // *Global. Change Biol.* 2007. V. 13. № 1. P. 28–39.
71. *Rogers B.F., Tate R.L.* Temporal analysis of the soil microbial community along a toposequence in Pineland soils // *Soil Biol. Biochem.* 2001. V. 33. P. 1389–1401.
72. *Rusakov A., Makeev A., Khokhlova O., Kust P., Lebedeva M., Chernov T., Golyeva A., Popov A., Kurbanova F., Puzanova T.* Paleoenvironmental reconstruction based on soils buried under Scythian fortification in the southern forest-steppe area of the East European Plain // *Quater. Int.* 2019. V. 502. P. 197–217.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2018.05.016>
73. *Schadt C.W., Martin A.P., Lipson D.A., Schmidt S.K.* Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils // *Science.* 2003. V. 301. № 5638. P. 1359–1361.
74. *Schmidt S.K., Costello E.K., Nemergut D.R., Cleveland C.C., Reed S.C., Weintraub M.N., Meyer A.F., Martin A.M.* Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil // *Ecology.* 2007. V. 88. № 6. P. 1379–1385.
75. *Schmidt S.K., Nemergut D.R., Darcy J.L., Lynch R.* Do bacterial and fungal communities assemble differently during primary succession? // *Molecular Ecology.* 2014. V. 23. № 2. P. 254–258.
76. *Schneider D., Engelhaupt M., Allen K., Kurniawan S., Krashevskaya V., Heinemann M., Nacke H., Wijayanti M., Meryandini A., Corre M.D., Scheu S.* Impact of lowland rainforest transformation on diversity and composition of soil prokaryotic communities in Sumatra (Indonesia) // *Frontiers in Microbiology.* 2015. V. 6. P. 1339.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01339>
77. *Semenov M.V., Chernov T.I., Tkhakakhova A.K., Zhelezova A.D., Ivanova E.A., Kolganova T.V., Kutovaya O.V.* Distribution of prokaryotic communities throughout the Chernozem profiles under different land uses for over a century // *Appl. Soil Ecol.* 2018. V. 127. P. 8–18.
<https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2018.03.002>
78. *Shade A., Caporaso J.G., Handelsman J., Knight R., Fierer N.* A meta-analysis of changes in bacterial and archaeal communities with time // *ISME J.* 2013. V. 7. № 8. P. 1493–1506.
79. *Shanmugam S.G., Kingery W.L.* Changes in soil microbial community structure in relation to plant succession and soil properties during 4000 years of pedogenesis // *Eur. J. Soil Biol.* 2018. V. 88. P. 80–88.
<https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.07.003>
80. *Shao P., Liang C., Rubert-Nason K., Li X., Xie H., Bao X.* Secondary successional forests undergo tightly coupled changes in soil microbial community structure and soil organic matter // *Soil Biol. Biochem.* 2019. V. 128. P. 56–65.
81. *Skogland T., Lomeland S., Goksøyr J.* Respiratory burst after freezing and thawing of soil: experiments with soil bacteria // *Soil Biol. Biochem.* 1988. V. 20. № 6. P. 851–856.
82. *Sun H., Wu Y., Zhou J., Bing H.* Variations of bacterial and fungal communities along a primary successional chronosequence in the Hailuoguo glacier retreat area (Gongga Mountain, SW China) // *J. Mountain Sci.* 2016. V. 13. № 9. P. 1621–1631.
<https://doi.org/10.1007/s11629-015-3570-2>
83. *Susyan E.A., Wirth S., Ananyeva N.D., Stolnikova E.V.* Forest succession on abandoned arable soils in European Russia—Impacts on microbial biomass, fungal-bacterial ratio, and basal CO₂ respiration activity // *Eur. J. Soil Biol.* 2011. V. 47. № 3. P. 169–174.
84. *Terrat S., Horrigue W., Dequiedt S., Saby N.P., Lelièvre M., Nowak V. et al.* Mapping and predictive variations of soil bacterial richness across France // *PLOS ONE.* 2017. V. 12. № 10. P. e0186766.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186766>

85. *Tripathi B.M., Edwards D.P., Mendes L.W., Kim M., Dong K., Kim H., Adams J.M.* The impact of tropical forest logging and oil palm agriculture on the soil microbiome // *Molecular Ecology*. 2016. V. 25. № 10. P. 2244–2257.
86. *Upchurch R., Chiu C.Y., Everett K., Dyszynski G., Coleman D.C., Whitman W.B.* Differences in the composition and diversity of bacterial communities from agricultural and forest soils // *Soil Biol. Biochem.* 2008. V. 40. № 6. P. 1294–1305.
87. *Uroz S., Tech J.J., Sawaya N.A., Frey-Klett P., Leveau J.H.* Structure and function of bacterial communities in ageing soils: insights from the Mendocino ecological staircase // *Soil Biol. Biochem.* 2014. V. 69. P. 265–274.
88. *Waldrop M.P., Firestone M.K.* Altered utilization patterns of young and old soil C by microorganisms caused by temperature shifts and N additions // *Biogeochemistry*. 2004. V. 67. P. 235–248.
89. *Welc M., Bünemann E.K., Fließbach A., Frossard E., Jansa J.* Soil bacterial and fungal communities along a soil chronosequence assessed by fatty acid profiling // *Soil Biol. Biochem.* 2012. V. 49. P. 184–192.
90. *Wu H., Xiong D.H., Xiao L., Zhang S., Yuan Y., Su Z.A., Zhang B., Yang D.* Effects of vegetation coverage and seasonal change on soil microbial biomass and community structure in the dry-hot valley region // *J. Mountain Sci.* 2018. V. 15. № 7. P. 1546–1558.
91. *Wu X., Zhang W., Liu G., Yang X., Hu P., Chen T., Zhang G., Li Z.* Bacterial diversity in the foreland of the Tianshan No. 1 glacier, China // *Environ. Res. Lett.* 2012. V. 7. № 1. P. 14038. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014038>
92. *Xu B., Wang J., Wu N., Wu Y., Shi F.* Seasonal and interannual dynamics of soil microbial biomass and available nitrogen in an alpine meadow in the eastern part of Qinghai–Tibet Plateau, China // *Biogeosciences*. 2018. V. 15. № 2. P. 567–579.
93. *Yarwood S.A., Högberg M.N.* Soil bacteria and archaea change rapidly in the first century of Fennoscandian boreal forest development // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 114. P. 160–167.
94. *Zhang X., Wang W., Chen W., Zhang N., Zeng H.* Comparison of seasonal soil microbial process in snow-covered temperate ecosystems of northern China // *PLOS ONE*. 2014. V. 9. № 3. P. e92985. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092985>
95. *Zhelezova A., Chernov T., Tkhakakhova A., Xenofontova N., Semenov M., Kutovaya O.* Prokaryotic community shifts during soil formation on sands in the tundra zone // *PLOS ONE*. 2019. V. 14. № 4. P. e0206777. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206777>
96. *Zhou Z., Wang C., Jiang L., Luo Y.* Trends in soil microbial communities during secondary succession // *Soil Biol. Biochem.* 2017. V. 115. P. 92–99.

Dynamics of Soil Microbial Communities on Different Timescales: a Review

T. I. Chernov^{1, 2,*} and A. D. Zhelezova^{1, 2}

¹*Dokuchaev Soil Science Institute, Moscow, 119017 Russia*

²*Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119991 Russia*

*e-mail: chern-off@mail.ru

Soil microbial communities are subjected to significant changes over time. The dynamics of soil microorganisms on different timescales differ in nature and in the control factors. The most rapid changes are caused by abrupt changes in soil temperature and moisture or by the influx of fresh organic matter and occur within a few hours or days; they are mainly related to the activity of microorganisms. Seasonal dynamics are caused by annual variations in temperature and precipitation that affect the microbial community directly or indirectly through the regulation of plant life. The microbial biomass and the taxonomic composition of soil microbial communities vary significantly throughout the year, which should be taken into account when sampling for a comparative analysis of different soils. The long-term dynamics of microbial communities during primary soil formation or soil recovery after various disturbances lead to an increase in the total microbial biomass and the fungi/bacteria ratio, as well as to changes in the taxonomic composition of microbial communities. The main factors of the long-term dynamics are the accumulation of soil organic matter, plant successions, and changes in pH. The diversity of microbial communities during long-term dynamics can vary in different ways and does not follow a single trend. The longest dynamics of soil microbial communities are associated with changes in bioclimatic conditions. Information about soil microbial communities of the past can be obtained by studying buried and permafrost soils. The study of future changes in soil microbial communities is possible in experiments with artificial changes in climatic parameters. Plants are a significant factor in the dynamics of soil microbial communities on all timescales; in short periods, the activity of plants plays the main role; in long-term trends, the key role belongs to changes in the abundance and diversity of microbial communities.

Keywords: successions, seasonal dynamics, soil formation, paleosols, biomass, biodiversity