

УДК 631.46:631.48:930.26

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА СОСТОЯНИЯ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ ПОЧВ СТЕПЕЙ ВОЛГО-ДОНСКОГО МЕЖДУРЕЧЬЯ¹

© 2020 г. Т.С. Дёмкина

*Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
Россия, 142290, г. Пушкино, Московская обл., ул. Институтская, д. 2. E-mail: demkina-t@rambler.ru*

Поступила в редакцию 16.05.2019. После доработки 12.09.2019. Принята к публикации 30.09.2019

Почвенные микроорганизмы являются неотъемлемой составной частью почвы. Практически все процессы, протекающие в ней, в той или иной степени связаны с жизнедеятельностью микроорганизмов. Поэтому характеристика микробного сообщества относится к числу важнейших диагностических показателей, отражающих условия почвообразования. Палеопочвы сохраняют ряд свойств с момента погребения и это отражено в соответствующих параметрах их микробного сообщества: в активной биомассе микроорганизмов, эколого-трофической структуре микробного сообщества, индексе олиготрофности и др. Исследованы микробные сообщества разновозрастных почв различных природных районов Волго-Донского междуречья с целью выяснения закономерностей их пространственно-временного изменения в связи с имеющимися условиями почвообразования. Установлено, что характеристика микробных сообществ современных почв сухо- и пустынно-степной зон юго-востока Русской равнины в большей мере отражает специфику местных условий почвообразования. Так, при одной подтиповой принадлежности почвы, находящиеся в различных литолого-геоморфологических и ландшафтных условиях весьма заметно могут отличаться по микробиологическим параметрам. И наоборот, характеристики микробных сообществ различных почвенных типов (подтипов) могут быть достаточно близки, если последние приурочены к сходным элементам рельефа, почвообразующим породам, уровням залегания грунтовых вод. Состояние микробных сообществ в тот или иной исторический период в значительной мере определяется закономерностями эволюции конкретного почвенного ареала (ландшафта) и вековой изменчивостью биоклиматических условий. В связи с этим возникает местная специфика в динамике состояния микробных сообществ и их структурно-функциональной организации.

Ключевые слова: степь, разновозрастные каштановые и светло-каштановые почвы, микробные сообщества.

DOI: 10.24411/1993-3916-2020-10086

Характеристика микробного сообщества почвы относится к числу важнейших диагностических показателей, отражающих условия почвообразования, поскольку почвенные микроорганизмы участвуют в той или иной степени практически во всех процессах, протекающих в ней. Проведенные микробиологические исследования подкурганых палеопочв сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья показали (Демкина и др., 2000, 2004), что в них до настоящего времени сохраняются микробные сообщества, существовавшие во время сооружения археологических памятников. Это подтверждено выявленными закономерностями распределения численности микроорганизмов различных трофических групп в курганных насыпях, погребенных и современных почвах (Демкина и др., 2007), данными определения возраста микробной фракции с использованием метода ¹⁴C атомной масс-спектрометрии (Demkina et al., 2008). Сохранению микроорганизмов прошлых эпох способствовали их адаптационные механизмы выживания (анабиоз, переход бактерий в наноформы и др.) в неблагоприятных экологических условиях (Бухарин и др., 2005; Вайнштейн и др., 2000).

¹ Работа выполнена по теме Государственного задания № АААА-А18-118013190175-5 «Развитие почв в условиях меняющегося климата и антропогенных воздействий».

С применением электронной микроскопии установлено, что в горизонте А1 подкурганых каштановых палеопочвах 80% клеток относятся к наноформам (их объемы не превышают 0.09 мкм^3), а в современном аналоге – 60% (Каширская и др., 2010). Цитологические исследования искусственно образованных наноклеток позволили предполагать, что их формирование представляет универсальную ответную реакцию организма на неблагоприятные условия и стресс-факторы (Вайнштейн и др., 2000). Изложенные доказательства консервации в подкурганых палеопочвах микробных сообществ прошлых исторических эпох дают основания использовать различные микробиологические параметры в качестве индикаторов динамики климата, в частности, степени его увлажненности. Остается открытым вопрос о влиянии на них региональных и местных условий почвообразования.

Поэтому целью исследований было проведение сравнительного анализа состояния микробных сообществ современных и погребенных почв различных природных районов Нижнего Поволжья для выяснения пространственно-временных закономерностей изменчивости микробиологических параметров в связи с существующими региональными и местными условиями почвообразования.

Район, объекты и методы исследований

Исследования проводили в зонах сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья в ареалах каштановых и светло-каштановых почв. Объектами изучения послужили разновозрастные подкурганые палеопочвы, приуроченные к различным природным районам и элементам рельефа Приволжской, Ергенинской возвышенностей и Прикаспийской низменности, и их современные аналоги (рис. 1).

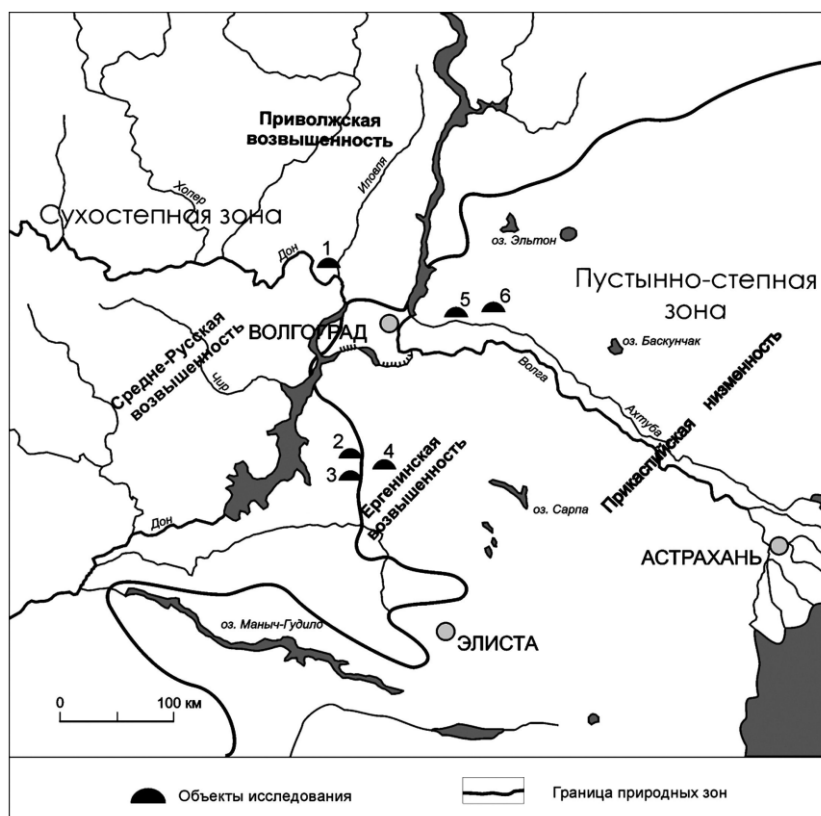


Рис. 1. Картограмма района и местоположение объектов (курганые могильники) исследований. Условные обозначения: курганые могильники в сухостепной зоне с каштановыми почвами: 1 – «Авиловский» ($49^{\circ} 22' 39.89''$ с.ш., $43^{\circ} 59' 55.80''$ в.д.) 2 – «Аксай» ($47^{\circ} 56' 27.25''$ с.ш., $43^{\circ} 59' 37.07''$ в.д.), 3 – «Перегрузное» ($47^{\circ} 53' 49.13''$ с.ш., $44^{\circ} 00' 31.56''$ в.д.); в пустынно-степной зоне со светло-каштановыми почвами: 4 – «Абганерово» ($48^{\circ} 04' 51.20''$ с.ш., $44^{\circ} 10' 48.15''$ в.д.), 5 – «Маляевка» ($48^{\circ} 42' 41.26''$ с.ш., $45^{\circ} 20' 18.22''$ в.д.), 6 – «Колобовка» ($48^{\circ} 40' 14.60''$ с.ш., $45^{\circ} 27' 73.72''$ в.д.).

Курганный могильник «Авиловский» (рубеж III-II тыс. до н.э., I в. н.э., II-III вв. н.э., XIII в. н.э.) расположен на юге Приволжской возвышенности (сухостепная зона) в 1 км к западу от с. Авилон Иловлинского района Волгоградской области на высокой правобережной первой надпойменной террасе реки Иловли (левый приток Дона), на высоте 50-60 м н.у.м. БС. По происхождению терраса аккумулятивная, ее формирование связывают с позднечетвертичной хвалынской трансгрессией Каспийского моря. Она хорошо выражена в рельефе: над уровнем высокой поймы имеет четкий уступ высотой до 10 м, а в водораздел переходит пологим склоном. Терраса расчленена многочисленными оврагами и балками, что обеспечивает хорошие условия дренированности плакорных участков и глубокое (>7-10 м) залегание грунтовых вод, которые имеют незначительную минерализацию (<1 г/л) и гидрокарбонатно-натриевый состав. Почвообразующими породами являются покровные лёссовидные суглинки мощностью 4-5 м и более, подстилаемые мелкозернистыми песками аллювиального происхождения. Естественный растительный покров представлен белопопынно-злаковой и белопопынно-ромашниково-злаковой ассоциациями. В современном почвенном покрове террасы доминируют каштановые солонцеватые засоленные почвы.

Курганный могильник «Перегрузное» (середина IV тыс. до н.э., начало II тыс. до н.э., I в. н.э., II-III вв. н.э.) находится на западном склоне Северных Ергеней в пределах сухостепной зоны (подзона каштановых почв) на плоском межбалочном водоразделе у с. Перегрузное Октябрьского района Волгоградской области. Характерными природными особенностями района являются: лёссовидные суглинистые почвообразующие породы, засоленная и карбонатная почвенно-грунтовая толща, расчлененность рельефа, сравнительно хорошие условия дренированности, комплексный почвенно-растительный покров. Грунтовые воды залегают глубже 15 м. В составе комплексов доминируют каштановые почвы различной степени солонцеватости и засоленности, а также выщелоченные лугово-каштановые почвы и солонцы. Естественный растительный покров представлен типчаково-попынной ассоциацией.

Курганный могильник «Аксай» (XVII-XVI вв. до н.э., VI в. до н.э., I в. н.э., II-III вв. н.э.) расположен в северной части Ергенинской возвышенности в зоне сухих степей в 2.5 км юго-восточнее с. Аксай Октябрьского района Волгоградской области. Он приурочен к плоской вершине водораздела на высоте 100-110 м н.у.м. БС. Почвообразующими породами являются карбонатные засоленные лёссовидные суглинки. Грунтовые воды залегают на глубине 5-7 м. В современном почвенном покрове преобладают каштановые почвы различной степени солонцеватости и засоленности.

Курганный могильник «Абганерово» (рубеж IV-III тыс. до н.э., XIX-XVII вв. до н.э., III-IV вв. н.э., IV в. н.э.) расположен около с. Абганерово Октябрьского района Волгоградской области в северной части Ергеней. Памятники приурочены к плоскому балочно-речному водоразделу, ориентированному в направлении восток-запад, находятся на высоте 90-100 м н.у.м. БС. Почвообразующими породами являются карбонатные лёссовидные суглинки. Грунтовые воды находятся на глубине свыше 15 м. Растительный покров представлен типчаково-попынной ассоциацией. В почвенно-географическом отношении исследуемый участок находится в западной части ареала светло-каштановых почв, занимающих вершину и восточный склон Ергенинской возвышенности. В 5-10 км к западу пустынно-степная зона сменяется сухостепной с каштановыми почвами.

Курганный могильник «Маляевка» (рубеж III-II тыс. до н.э., XVI-XV вв. до н.э., III-IV вв. н.э., XIII-XIV вв. н.э.) находится в 5 км к северо-востоку от с. Маляевка Ленинского района Волгоградской области. Исследуемая территория, расположенная в пределах Прикаспийской низменности, входит в полупустынную (или пустынно-степную) почвенно-географическую зону. Курганы расположены в краевой части раннехвалынской равнины, характеризующейся слабой естественной дренированностью. Она переходит крутым уступом высотой до 8-10 м во вторую надпойменную террасу Волго-Ахтубы. Участок равнинный со слабым уклоном в сторону речной долины. Расположен на высоте около 20 м н.у.м. БС. Поверхностные отложения представлены древнеморскими желто-бурыми лёссовидными засоленными суглинками мощностью до 10 м. Минерализованные грунтовые воды залегают с глубины 10 м и более. На сохранившихся участках с естественной растительностью, которые используются как пастбища, преобладает типчаково-попынная ассоциация. В составе почвенного покрова доминирует комплекс светло-каштановых почв и солонцов.

Курганный могильник «Колобовка» (1-я половина I в. н.э., I в. н.э., I-II вв. н.э. – 3 кургана, II-III вв. н.э.) расположен в Заволжье в 1 км к северу от с. Колобовка Ленинского района Волгоградской области на второй надпойменной террасе Волго-Ахтубы на высоте 10-15 м н.у.м. БС. В природном отношении район входит в зону пустынной степи Прикаспийской низменности. Участок представляет собой выровненную поверхность со слабым уклоном в западном направлении. С поверхности терраса сложена желто-бурыми лёссовидными засоленными суглинками, которые с глубины 1.5-2.5 м подстилаются песчаными отложениями. Уровень грунтовых вод свыше 10 м. Могильник находится на старозалежном участке с восстановившимся естественным растительным покровом. Доминирует полынная ассоциация. В современном почвенном покрове преобладают светло-каштановые почвы в комплексе с солонцами.

На микробиологические анализы отбирали репрезентативные почвенные образцы (из разрезов) по генетическим горизонтам с соблюдением условий стерильности. Перед проведением анализов почвенные образцы просеивали через сито с диаметром ячеек 3 мм для удаления корней и усредняли. В свежих образцах определяли комплекс различных параметров, характеризующих состояние микробных сообществ. Углерод активной микробной биомассы рассчитывали по скорости субстрат-индуцированного дыхания (Ананьева и др., 1993) с использованием коэффициента пересчета 40.04 (Anderson, Domsch, 1978). Численность микроорганизмов разных трофических групп определяли чашечным методом по общепринятой методике (Звягинцев и др., 1980). Микроорганизмы, довольствующиеся элементами питания из рассеянного состояния, учитывали на почвенном агаре, потребляющие гумус – на нитритном агаре (Теппер, 1976), использующие легкодоступное органическое вещество (растительные остатки) – на богатой органической среде. Рассчитывали индекс олиготрофности (Ко) ПА/БСх100 (Никитин и др., 1978).

Результаты и их обсуждение

Проведенный сравнительный анализ микробных сообществ современных каштановых и светло-каштановых почв различных природных районов Нижнего Поволжья выявил следующие закономерности (табл. 1).

В пределах сухостепной зоны на территории Приволжской возвышенности исследованы две почвы: каштановая слабосолонцеватая глубокосолончаковатая на целинном участке, используемом под пастбище, с проективным покрытием (ПП) 40% и каштановая остаточно-солонцеватая незасоленная на залежном участке (около 40 лет) с ПП 60%. Хотя объекты и расположены на расстоянии 40 км друг от друга, но находятся в однотипных литолого-геоморфологических условиях: высокие первые надпойменные террасы рр. Иловля и Бердия соответственно, сложенные аллювиальными суглинками. Вероятно, именно поэтому состояние микробных сообществ этих почв оказалось практически одинаково. Активная микробная биомасса (МБ) составила 219-220 мкгС/г почвы, суммарная численность микроорганизмов различных трофических групп (СЧ) 17-27 млн. КОЕ/г почвы. Эколого-трофическая структура микробного сообщества, представленная соотношением численности микроорганизмов (% от СЧ), использующих элементы питания из рассеянного состояния (ПА²), минерализующих труднодоступные органические вещества – гумус (НА³), питающихся легкодоступным органическим веществом – растительными остатками (БС⁴), составила 54-59:5-3:41-38. Коэффициент олиготрофности (Ко=ПА:БС*100), характеризующий способность микробного сообщества обитать в условиях с низкими концентрациями питательных веществ и использовать их из рассеянного состояния, сравнительно низкий и составляет 131 и 157 (здесь и далее приведены средневзвешенные величины для профиля А1+В1+В2).

На Ергенинской возвышенности в пределах сухо- и пустынно-степной зон изучены:

- каштановая солонцеватая глубокосолончаковатая почва (К2, табл. 1) на целинном участке (пастбище) с ПП 40-50%. Она приурочена к межбалочному водоразделу, сложенному с поверхности лёссовидными суглинками;
- каштановая остаточно-луговая солонцеватая глубокосолончаковатая почва (К2, табл. 1)

² ПА – почвенный агар.

³ НА – нитратный агар.

⁴ БС – богатая органическая среда.

на залежи (15 лет) с ПП 50-60%. Участок приурочен к низкой первой надпойменной террасе р. Есауловский Аксай с аллювиальными суглинисто-песчаными отложениями;

– светло-каштановая среднесолонцеватая глубокосолончаковатая почва (К1, табл. 1) на целинном участке с ПП 30-40% (пустынно-степная зона). Участок приурочен к межбалочному водоразделу. Почвообразующие породы – лёссовидные суглинки.

Таблица 1. Пространственная изменчивость микробиологических параметров* почв сухих и пустынных степей Нижнего Поволжья в связи с местными условиями почвообразования.

Природный район	Зона, почва	Элемент рельефа	Микробная биомасса, мкгС/г почвы	Суммарная численность микроорганизмов млн. КОЕ/г почвы	Эколого-трофическая структура, % ПА:НА:БС	Ко
Приволжская возвышенность	Сухо-степная, К2	1-я высокая терраса р. Иловля	220	17	54:5:41	130
		1-я высокая терраса р. Бердия	219	27	59:3:38	157
Ергенинская возвышенность	Сухо-степная, К2	Водораздельная поверхность	195	23	57:3:40	145
		1-я низкая терраса р. Ес. Аксай	546	66	74:8:18	412
	Пустынно-степная, К1	Водораздельная поверхность	406	57	50:15:35	145
Прикаспийская низменность	Пустынно-степная, К1	Ранне-хвалынская равнина	107	17	66:4:30	216
		2-я терраса Волго-Ахтубы	35	44	70:6:24	294

Примечания к таблицам 1 и 2: * – даются параметры средневзвешенных величин для почвенного профиля для горизонтов А1+В1+В2.

Таким образом, местные современные условия почвообразования на различных участках Ергенинской возвышенности, к которым приурочены исследованные объекты, заметно отличаются (водоразделы и речные террасы, аллювиальные и лёссовидные отложения, целина и залежь). Это нашло отражение и в характеристике микробных сообществ изученных почв. Активная микробная биомасса изменялась от 195 до 546 мкгС/г почвы, СЧ – от 23 до 66 млн. КОЕ/г почвы, соотношение ПА:НА:БС=50-74:3-15:18-40, коэффициент олиготрофности – от 145 до 412 (табл. 1).

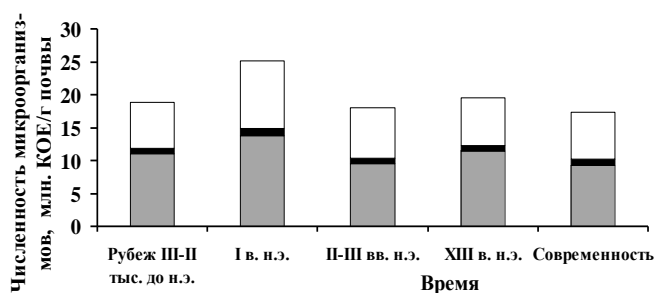
В пустынно-степной зоне Прикаспийской низменности изучено два объекта:

– светло-каштановая солонцеватая глубокосолончаковатая почва (К1, табл. 1) на залежном участке (около 20 лет), используемом под пастбище (сбитый выгон). ПП не превышает 30%. Участок приурочен ко второй надпойменной таррасе Волго-Ахтубы. Поверхностные отложения – аллювиальные суглинки, подстилаемые песками;

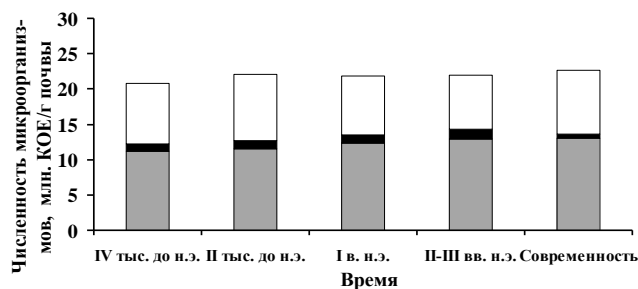
– светло-каштановая среднесолонцеватая глубокосолончаковатая почва (К1, табл. 1) на целинном участке с большим количеством ветоши (пастбище). ПП равно 50%. Участок расположен на раннехвалынской равнине, сложенной древнеморскими суглинками;

Современные условия почвообразования исследованных участков Прикаспийской низменности в целом близки, но имеют и ряд различий, в частности, по геоморфологическому положению, генезису почвообразующих пород. Вероятно, именно поэтому микробные сообщества изученных почв различались по содержанию активной МБ и в некоторых случаях – по СЧ, но имели близкую эколого-трофическую структуру и величину Ко (табл. 1).

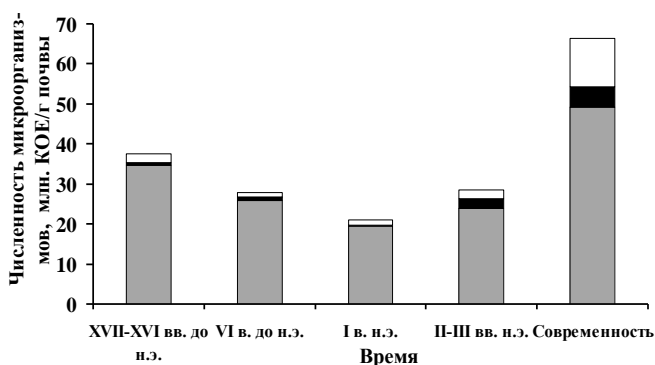
Исследования вековой динамики состояния микробных сообществ на примере нескольких хронорядов для светло-каштановых и каштановых почв показали (рис. 2), что изменчивость микробных сообществ в отдельные исторические периоды была значительной (курганные могильники «Акса́й», «Абганерово», «Малаяевка»), в другие – сравнительно небольшой (курганные могильники «Пере́грузное», «Колобовка»). Полученные микробиологические данные свидетельствуют об определенной динамике природных условий в исследованных регионах, которые вызывали изменения в состоянии микробных сообществ почв в разные исторические эпохи.



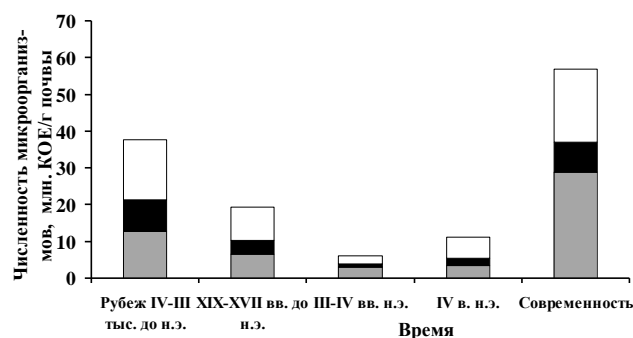
Приволжская возвышенность, K2, 1-я высокая терраса, «Авиловский», 4000 лет назад.



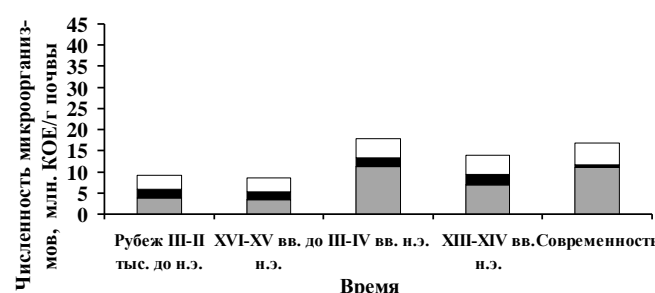
Ергенинская возвышенность, K2, водораздел, «Пере́грузное», 5500 лет назад.



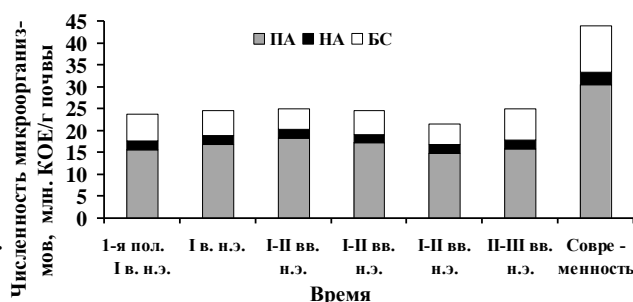
Ергенинская возвышенность, K2, 1-я низкая терраса, «Акса́й», 3600 лет назад.



Ергенинская возвышенность, K1, водораздел, «Абганерово», 5000 лет назад.



Прикаспийская низменность, K1, раннехвалынская равнина, «Малаяевка», 4000 лет назад



Прикаспийская низменность, K1, 2-я терраса, «Колобовка», 2000 лет назад

Рис. 2. Пространственно-временная изменчивость численности микроорганизмов (млн. КОЕ/г почвы) различных трофических групп в подкурганных и современных почвах степей Волго-Донского междуречья. Численность микроорганизмов, выросших на: ПА – почвенном агаре и довольствующихся элементами питания из рассеянного состояния, НА – нитритном агаре и потребляющих гумус, БС – богатой органической среде и использующих легкодоступное органическое вещество – растительные остатки.

Принципиально новыми являются данные о пространственно-временной изменчивости эколого-трофической структуры микробных сообществ (табл. 2), отражающей вековую динамику почвенно-ландшафтных и климатических условий. Для каждого из исследованных природных районов установлены закономерности в соотношении эколого-трофических групп микроорганизмов и характере их трансформации за историческое время. Сравнительный анализ состояния микробных сообществ в исследованных разновозрастных палеопочвах различных природных районов каштановой зоны дает возможность выявить определенные географические закономерности. На территории северных Ергеней выявленные каштановые и светло-каштановые почвы («Аксай», «Абганерово») характеризуются как в настоящее время, так и в эпоху бронзы высокой активной биомассой (406-546 и 21-141 мкг С/г почвы соответственно) и значительной суммарной численностью микроорганизмов (57-66 и 21-44 млн. КОЕ/г почвы соответственно). При этом эколого-трофическая структура микробных сообществ этих почв значительно различается. Так, в сильно засоленных каштановых почвах низкой надпойменной террасы р. Есауловский Аксай на протяжении всего исследованного хроноинтервала абсолютно доминировали (74-93%) микроорганизмы, потребляющие элементы питания из рассеянного состояния. Они же были, как правило, преобладающими (64-73%) и в светло-каштановых почвах Заволжской провинции («Колобовка»), развитых на древнеморских засоленных суглинках в условиях более засушливого климата (количество атмосферных осадков около 250 мм/год). На водораздельных пространствах Ергеней, сложенных сравнительно менее засоленными лёссовидными породами и со среднегодовой нормой осадков более 300 мм, значительное место в составе микробного сообщества разновозрастных светло-каштановых почв занимали микроорганизмы, растущие на богатой органической среде (35-51%; табл. 2).

Таблица 2. Закономерности пространственно-временной изменчивости эколого-трофической структуры микробных сообществ разновозрастных подкурганых и современных почв степей Волго-Донского междуречья.

Параметр	Почвы	Приволжская возвышенность	Ергенинская возвышенность			Прикаспийская низменность		
		К2			К1			
		«Авилковский» 4000 лет назад	«Перегрузное» 5500 лет назад	«Аксай» 3600 лет назад	«Абганерово» 5000 лет назад	«Маляевка» 4000 лет назад	«Колобовка» 2000 лет назад	
Доля микроорганизмов различных трофических групп (% от суммарной численности всех групп)	ПА*	Современная	54	57	74	50	66	70
		Погребенные	53-59	53-59	84-93	31-50	41-64	64-73
	НА**	Современная	5	3	8	15	4	6
		Погребенные	4-5	5-6	1-8	12-23	11-22	8-9
	БС***	Современная	41	40	18	35	30	24
		Погребенные	37-42	35-42	4-8	38-51	25-37	19-28

Примечания к таблице 2: ПА* – выросших на почвенном агаре и использующих элементы питания из рассеянного состояния, НА** – выросших на нитритном агаре и использующих гумус, БС*** – выросших на богатой органической среде и использующих растительные остатки.

Заключение

Таким образом, проведенные исследования показали, что характеристика микробных сообществ современных почв сухо- и пустынно-степной зон юго-востока Русской равнины в большей мере отражает специфику местных условий почвообразования. Так, при одной подтиповой принадлежности почвы, находящиеся в различных литолого-геоморфологических и ландшафтных условиях весьма заметно могут отличаться по микробиологическим параметрам. И наоборот, характеристики микробных сообществ различных почвенных типов (подтипов) могут быть достаточно близки, если последние приурочены к сходным элементам рельефа, почвообразующим породам, уровням залегания грунтовых вод.

Состояние микробных сообществ в тот или иной исторический период в значительной мере определяется закономерностями эволюции конкретного почвенного ареала (ландшафта) и вековой изменчивостью биоклиматических условий. В связи с этим возникает местная специфика в динамике состояния микробных сообществ и их структурно-функциональной организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Орлинский Д.Б., Мякишина Т.Н. 1993. Методические аспекты определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почвенных микроорганизмов // Почвоведение. № 11. С. 72-77.
- Бухарин О.В., Гинцбург А.Л., Романова Ю.М., Эль-Регистан Г.И. 2005. Механизмы выживания бактерий. М.: Медицина. 367 с.
- Вайнштейн М.Б., Кудряшова Е.Б. 2000. О нанобактериях // Микробиология. Т. 69. № 2. С. 163-174.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А. 2000. Микробные сообщества палеопочв археологических памятников пустынно-степной зоны // Почвоведение. № 9. С. 1117-1126.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Демкин В.А. 2004. Микробиологические исследования подкурганых палеопочв пустынно-степной зоны Волго-Донского междуречья // Почвоведение. № 7. С. 853-859.
- Демкина Т.С., Борисов А.В., Ельцов М.В., Демкин В.А. 2007. Сравнительная характеристика микробных сообществ курганных насыпей, подкурганых и современных почв степной зоны Нижнего Поволжья // Почвоведение. № 6. С. 738-748.
- Звягинцев Д.Г., Асеева И.В., Бабьева И.П., Мирчинк Т.Г. 1980. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та. 224 с.
- Каширская Н.Н., Хомутова Т.Э., Дмитриев В.В., Дуда В.И., Сузина Н.Е., Демкин В.А. 2010. Морфология клеток и биомасса микроорганизмов подкурганых и современных степных почв Нижнего Поволжья // Почвоведение. № 10. С. 1229-1238.
- Никитин Д.И., Никитина Э.С. 1978. Процессы самоочищения окружающей среды и паразиты бактерий (род *Vdellovibrio*). М.: Наука. 205 с.
- Tenner E.З. 1976. Микроорганизмы рода *Nocardia* и разложение гумуса. М.: Наука. 199 с.
- Anderson J.P.E., Domsch K.H. 1978. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils // Soil Biology and Biochemistry. 1978. Vol. 10. No. 3. P. 215-221.
- Demkina T.S., Khomutova T.E., Kashirskaya N.N., Demkina E.V., Stretovich I.V., El-Registan G.I., Demkin V.A. 2008. Age and activation of microbial communities in soils under burial mounds and in recent surface soils of steppe zone // Eurasian Soil Science. Vol. 41. No. 13. P. 1439-1447.