

УДК 574.45
DOI: 10.7868/S25000640220307

ОСНОВНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИКАСПИЯ ПО ГРАДИЕНТУ ЗАСОЛЕНИЯ

© 2022 г. С.М.-Х. Ахтаева¹, И.В. Амирханова¹

Аннотация. Приведены результаты сравнительной оценки основных показателей биологической активности почв Северо-Западного Прикаспия разной степени засоления на основе анализа скорости разложения растительной органики и целлюлозы, потребления кислорода в верхнем гумусовом горизонте, а также анализа общего количества микроорганизмов и численности бактерий рода *Azotobacter*. В качестве опытных были выбраны четыре участка на территории Присулакской равнины Дагестана с разной степенью засоления почв, географически близко расположенных друг к другу и схожих по содержанию органики и значениям общей влагоемкости.

Интенсивность деструкции фитоорганики и целлюлозы в естественных условиях в вегетационный и поствегетационный периоды была обратно пропорциональна степени засоления: максимальные значения этого показателя отмечены в почве слабозасоленного участка, а самые низкие темпы деструкции – в почвах сильнозасоленных участков. Интенсивность разложения растительной органики и целлюлозы в почвах в естественных условиях является показателем их актуальной биологической активности. Показатели потенциальной биологической активности, которые определялись в искусственно созданных оптимальных условиях, такие как респирометрия почв и количественный учет микроорганизмов, имеют аналогичную закономерность распределения по градиенту засоления. Невысокие значения солености не влияли отрицательно на жизнедеятельность и общую биомассу почвенных микроорганизмов, и потенциал биологической активности слабо- и средnezасоленных почв был довольно высок. Сильная и очень сильная степени засоления были угнетающими для потенциала биологической активности почв как по показателю дыхания, так и по численности микроорганизмов в них.

Ключевые слова: биологическая активность почв, степень засоления почв, деструкция, интенсивность дыхания, растительная органика, целлюлоза.

THE MAIN INDICATORS OF BIOLOGICAL ACTIVITY OF SOILS IN THE NORTH-WESTERN CASPIAN REGION BY THE SALINITY GRADIENT

S.M.-Kh. Akhtaeva¹, I.V. Amirkhanova¹

Abstract. The results of a comparative assessment of the main biological activity indicators of soils of different salinity degrees in the North-Western Caspian region based on the analysis of the rate of plant organic substances and cellulose decomposition, oxygen consumption in the upper humus horizon and analysis of the total number of microorganisms and the number of *Azotobacter* bacteria. Four sites were selected as experimental ones on the territory of the Prisolakskaya Plain of Dagestan with varying degrees of soil salinity, geographically close to each other and similar in organic content and total moisture capacity.

It was found that the intensity of phytoorganics and cellulose destruction under natural conditions during the vegetation and post-growing periods was inversely proportional to the degree of salinity: the maximum values of this indicator were noted in the soil of a slightly saline area and the lowest rates of destruction were observed

¹ Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук (Precaspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russian Federation), Российская федерация, 367000, Республика Дагестан, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45, e-mail: saidaakht@gmail.com

in the soils of highly saline areas. The intensity of decomposition of plant organic matter and cellulose in soils under natural conditions is an indicator of their actual biological activity. Indicators of potential biological activity that were determined under artificially optimal conditions such as soil respirometry and quantitative microbial counting have a similar pattern of distribution along the salinity gradient. It was found that low salinity values did not adversely affect the vital activity and total biomass of soil microorganisms and the biological activity potential of slightly and medium saline soils was quite high. Highly and very highly degrees of salinity were depressing for the potential of soil biological activity both in terms of respiration and the number of microorganisms.

Keywords: biological activity of soils, degree of soil salinity, destruction, respiration rate, plant organics, cellulose.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время интенсивное развитие процессов засоления является характерной чертой эволюции почвенного покрова Дагестана. Незасоленных земель в республике практически нет, общая площадь засоленных почв достигает 1 млн 250 тыс. га [1]. Химизм и степень засоления являются важнейшими факторами функциональной активности почв, определяющими их естественное плодородие, продуктивность, биологическое разнообразие и устойчивость экосистем. За основу биодиагностического исследования почв Присулакской равнины Дагестана с разной степенью засоления была взята биологическая активность как совокупность биологических процессов, характеризующих масштаб и направление процессов превращения веществ и энергии в экосистемах суши, интенсивность разложения и синтеза органических веществ [2; 3]. В то же время в почвенной биологии и биохимии до сих пор не найдено какого-либо одного показателя, на основе которого можно было бы делать вывод о биологическом состоянии почвы в целом. В связи с этим биодиагностика состояния почв по показателям биологической активности является важным направлением научных исследований. Ранее в регионе Северо-Западного Прикаспия оценивались как отдельно взятые, так и совокупные показатели биологической активности засоленных почв [4–6].

Дыхание почв, оцениваемое как потребление кислорода или продукция углекислого газа, является одним из важных и информативных показателей процессов рециркуляции органического вещества и активности почв [7]. Разложение целлюлозы и растительного материала в целом позволяет оценить интенсивность декомпозиции, которая рассматривается как закономерное свойство экосистем [8], процесс, чувствительный к изменениям в функци-

онировании экосистемы и включающий в себя разрушение опада и перенос органического материала, питательных веществ в почву [9]. Определение численности микроорганизмов методом посева почвенной суспензии на плотные питательные среды позволяет выявить особенности биологической активности.

Дыхание почв и количественный учет микроорганизмов – показатели потенциальной биологической активности почв, измеренной в оптимальных условиях для протекания конкретного биологического процесса [10]. Тогда как деструкция целлюлозы и растительного материала являются показателями актуальной биологической активности почв, характеризующей реальную активность почвы в естественных (полевых) условиях [10].

Целью работы было проведение сравнительной оценки основных показателей биологической активности почв Северо-Западного Прикаспия разной

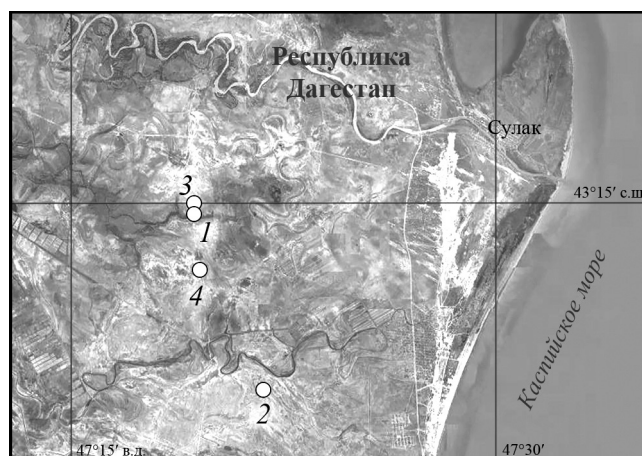


Рис. 1. Расположение опытных участков с разной степенью засоления почв на территории исследований: 1 – слабозасоленные почвы, 2 – средnezасоленные почвы, 3 – сильнозасоленные почвы, 4 – очень сильно засоленные почвы.

Fig. 2. Location of experimental sites with varying degrees of soil salinity in the study area: 1 – slightly saline soils, 2 – medium saline soils, 3 – highly saline soils, 4 – very saline soils.

степени засоления. В задачи исследования входило определение скорости разложения растительной органики и целлюлозы, интенсивности дыхания почв, а также анализ общего количества микроорганизмов и численности бактерий рода *Azotobacter* в верхнем гумусовом горизонте засоленных почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве опытных были выбраны четыре участка с разной степенью засоления на территории Присулакской равнины Дагестана, расположенных недалеко друг от друга в одинаковых климатических условиях (рис. 1). Исследования проведены с сентября 2012 по сентябрь 2013 г. Степень и химизм засоления почв определяли классическим методом анализа водной вытяжки [11]:

- 1) слабозасоленные (содержание солей 0,22 %), сульфатные ($Cl : SO_4 \leq 0,3$);
- 2) средnezасоленные (0,6 %), хлоридные ($Cl : SO_4 \geq 2,5$);
- 3) сильнозасоленные (2,17 %), сульфатные ($Cl : SO_4 \leq 0,3$);
- 4) очень сильно засоленные (4,97 %), сульфатно-хлоридные ($Cl : SO_4 = 2,5-1,0$).

Согласно почвенному картированию [1] опытные участки расположены на луговых, луговых солончаковых в комплексе с солончаками почвах, глинистых и тяжелосуглинистых по гранулометрическому составу (табл. 1). Основные показатели физико-химических свойств почв, представленные в таблице 1, определяли согласно стандартным

методам [3; 11; 12]: химизм и степень засоления почв – методом водной вытяжки, количество органики – методом прокаливания почвенных образцов, кислотность почвы – прибором рН-метр КС-300 непосредственно на экспериментальных участках, полную влагоемкость – методом определения по В.Е. Кабаеву [12]. Почвы опытных участков были схожи по содержанию органики и значениям общей влагоемкости (табл. 1).

Для оценки скорости декомпозиции использовали методы экспозиции в почве проб фильтровальной бумаги и мешочков с сеном, которые довольно часто применяются в исследованиях для оценки почвенной активности, обмена веществ и т.д. [13]. Методы основаны на том, что мешки из нейлоновой сетки, в которые помещено определенное количество растительного материала или фильтровальной бумаги, закладывают в почву на определенный период. Скорость разложения рассчитывается как суточная потеря массы с одного грамма органики ($mg \cdot g^{-1} \cdot 24 \text{ ч}^{-1}$). Деструкция стандартного однородного материала позволяет сравнивать между собой способность разложения растительного материала различными типами почв определенного состава и структуры. Метод экспозиции в почве проб фильтровальной бумаги применяется для оценки скорости разложения чистой целлюлозы и служит индикатором целлюлозолитической активности микроорганизмов, тогда как метод экспозиции проб мешочков с сеном позволяет оценить скорость декомпозиции растительной органики в целом и отображает деструктивную активность всего эдафона [13; 14].

Таблица 1. Физико-химические параметры почв опытных участков
Table 1. Physical-chemical parameters of soils in experimental sites

Степень засоления почв опытных участков / The degree of soil salinity in experimental sites	Содержание органики, % / Organic content, %	Полная влагоемкость, мл/г / Maximum capillary water capacity, ml/g	pH	Гранулометрический состав почв Soil texture
Слабозасоленные Slightly saline	7,73	0,37	7	среднесуглинистые и тяжелосуглинистые / middle to heavy loamy soils
Средnezасоленные Medium saline	5	0,35	6	среднесуглинистые и тяжелосуглинистые / middle to heavy loamy soils
Сильнозасоленные Highly saline	7,49	0,39	4,5	глинистые и тяжелосуглинистые / loamy and heavy loamy soils
Очень сильно засоленные Very saline	7,49	0,4	6	глинистые и тяжелосуглинистые / loamy and heavy loamy soils

Пробы фильтровальной бумаги и растительного материала находились в почвах опытных участков в поствегетационный (сентябрь – ноябрь 2012 г.) и вегетационный (июнь – сентябрь 2013 г.) периоды.

Поскольку режим углекислоты почвенного воздуха более динамичен, чем кислорода, что связано с несколькими источниками ее поступления в газовую фазу и высокой растворимостью в водной среде [15], дыхание почв оценивалось нами как количество потребляемого кислорода на грамм сухой почвы в час ($\text{мкл O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$ (сухой массы)). Одной из задач исследования было показать респираторный потенциал различных типов почв, а не измерить потребление кислорода в соответствующих естественных условиях [16; 17]. Измерения проводили в лабораторных условиях на волюметрическом респирометре с колбами объемом 25 мл согласно методу Варбурга [18] в трех температурных режимах: 6, 16 и 26 °С при влажности 60 % от полной влагоемкости почвы, общепринятой при таких исследованиях [19; 20].

Количественный учет микроорганизмов в почвах опытных участков проводили методом посева из разведений почвенных суспензий (1 : 10000)

на плотные питательные среды. Для выделения и учета общего количества бактерий использовали мясо-пептонный агар, для оценки обилия бактерий рода *Azotobacter* – обрастание почвы на безазотистой среде Эшби [21].

Статистическая обработка всех полученных результатов проведена в программе STATISTICA, версия 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные показали, что темпы разложения растительной органики в почвах каждого из четырех опытных участков были различны при $p < 0,05$ для t -критерия как в период вегетации, так и в осенний период (табл. 2). Во всех почвах опытных участков скорость деструкции значительно возрастает при благоприятных условиях для активной микробиологической деятельности и биохимических процессов, температуре и влажности периода вегетации. Скорость разложения сена и фильтровальной бумаги в этот период повышается в средне- и сильнозасоленных почвах более чем в 2 раза (табл. 2).

Таблица 2. Интенсивность разложения растительной органики и целлюлозы ($\text{мг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot 24 \text{ ч}^{-1}$) в почвах опытных участков по градиенту засоления в естественных условиях степной зоны Дагестана
Table 2. The intensity of decomposition of plant organic matter and cellulose ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$) in the soils of experimental sites along the salinity gradient in natural conditions of the steppe zone of Dagestan

Степень засоления почв опытных участков / The degree of soil salinity in experimental sites	Сено Samples of hay				Фильтровальная бумага Samples of filter paper			
	2012		2013		2012		2013	
	Сентябрь – ноябрь September-November		Июнь – сентябрь June-September		Сентябрь – ноябрь September-November		Июнь – сентябрь June-September	
	Количество проб Number of samples	Средняя скорость разложения / Average decomposition rate $X \pm Sx$	Количество проб Number of samples	Средняя скорость разложения / Average decomposition rate $X \pm Sx$	Количество проб Number of samples	Средняя скорость разложения / Average decomposition rate $X \pm Sx$	Количество проб Number of samples	Средняя скорость разложения / Average decomposition rate $X \pm Sx$
Слабозасоленные Slightly saline	14	4,25 ± 0,27	24	5,51 ± 0,12	29	11,12 ± 0,22	21	10,07 ± 0,02
Среднезасоленные Medium saline	19	2,67 ± 0,26	21	5,31 ± 0,17	23	0,22 ± 0,03	21	3,13 ± 0,12
Сильнозасоленные Highly saline	20	1,28 ± 0,13	15	4,49 ± 0,16	21	0,16 ± 0,03	14	3,84 ± 0,15
Очень сильно засоленные Very saline	19	0,86 ± 0,07	8	2,63 ± 0,44	22	0,10 ± 0,01	23	1,50 ± 0,2

Таблица 3. Интенсивность дыхания почв (мкл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ (сухой массы)) опытных участков при 60%-й относительной влажности (по влагоемкости) в температурных режимах 26 и 16 °С
Table 3. The intensity of respiration of soils (mkl $O_2 \cdot h^{-1} \cdot g^{-1}$ (dry weight)) of experimental sites at 60% relative humidity (according to moisture capacity) in temperature conditions of 26 and 16 °C

Степень засоления почв опытных участков / Degree of soil salinity in experimental sites	Температурный режим Temperature regime					
	26 °C			16 °C		
	Количество проб Number of samples	Потребление O_2 Oxygen uptake $X \pm Sx$	Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	Количество проб Number of samples	Потребление O_2 Oxygen uptake $X \pm Sx$	Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %
Слабозасоленные Slightly saline	30	3,025 ± 0,126	18,6	23	2,045 ± 0,086	18,3
Среднезасоленные Medium saline	30	3,586 ± 0,173	21,5	24	0	–
Сильнозасоленные Highly saline	33	2,168 ± 0,131	30,7	12	0	–
Очень сильно засоленные Very saline	31	1,886 ± 0,096	22,7	12	0	–

Установлено, что скорость разложения фитоорганики обратно пропорциональна степени засоления, максимальные ее значения были в почве слабозасоленного участка в период вегетации, тогда как самые низкие темпы деструкции в этот период отмечены в почве очень сильно засоленного участка (табл. 2). Аналогичная картина обратной зависимости темпов деструкции по градиенту засоления сложилась в осенний период: наиболее интенсивно разложение фитоорганики происходило на слабозасоленном участке, минимум – в очень сильно засоленной почве (табл. 2). На всех опытных участках интенсивность разложения целлюлозы также убывает по градиенту засоления почв как в вегетационный, так и в поствегетационный период (табл. 2).

Характерные для аридного климата засушливые условия с высокими температурами воздуха и малым количеством осадков летом в период экспозиции проб были одинаковы для расположенных в непосредственной близости друг от друга опытных участков. Все почвы опытных участков схожи по значениям общей влагоемкости и органики (табл. 1). Это позволило проследить характер влияния засоления на интенсивность разложения фитоорганики при идентичности влияния климатических условий и других физико-химических

параметров почв, представленных в таблице 1. Выявлено, что чем выше степень засоления почвы, тем ниже скорость деструкции фитоорганики, что подтверждается данными, приведенными в таблице 2.

Результаты по изучению дыхания почв опытных участков представлены в таблице 3. Показатели респирометрии почв получены для температур 26, 16 и 6 °С. Температурный режим 26 °С был оптимальным для биологической активности почв всех опытных участков, что отмечалось и ранее для почв Северо-Западного Прикаспия [22], и является приближенным к естественному режиму вегетационного периода исследуемого района. Температурный режим 16 °С оказался критическим для средне-, сильно- и очень сильно засоленных почв, при этом потребление кислорода для них не отмечено (табл. 3). Для почв слабозасоленного участка потребление кислорода не зарегистрировано при температурном режиме 6 °С.

Интенсивность дыхания исследуемых почв при 26 °С достоверно различалась по градиенту засоления (при $p < 0,05$ для t -критерия) (табл. 3). Максимальная интенсивность отмечена для среднезасоленной почвы и составляла $3,586 \pm 0,173$ мкл $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot г^{-1}$ (сухой массы) и была немного выше этого показателя на слабозасоленном участке (табл. 3). В сильно- и

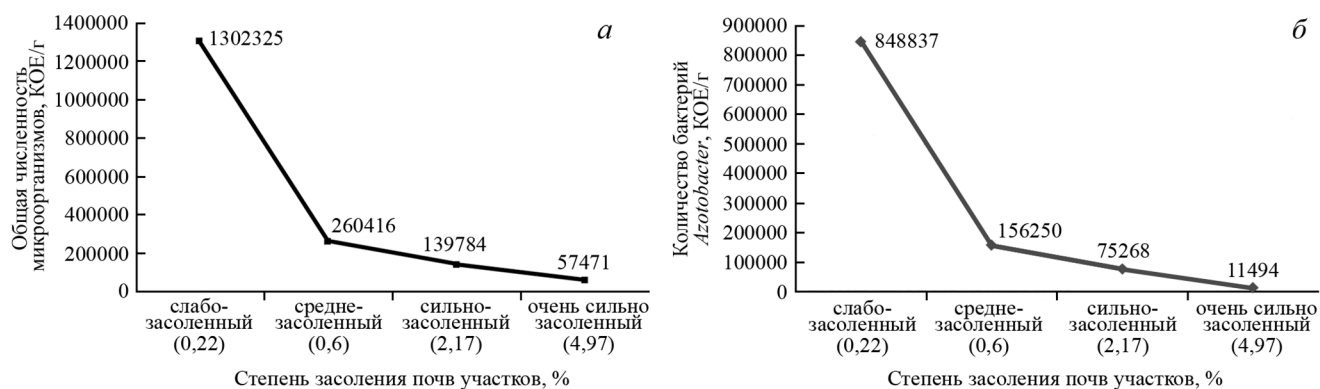


Рис. 2. Количество общего числа колониеобразующих единиц микроорганизмов (а) и количество бактерий рода *Azotobacter* (б) в 1 грамме абсолютно сухой почвы с опытных участков с разной степенью засоления.

Fig. 2. The total number of colony-forming units of microorganisms (a) and the number of bacteria of the genus *Azotobacter* (b) in 1 gram of absolutely dry soil from experimental sites with varying degrees of salinity.

очень сильно засоленных почвах интенсивность дыхания практически не отличалась ($p < 0,05$ для t -критерия) (табл. 3).

При температурном режиме 16°C потребление кислорода было отмечено только в пробах с участка со слабозасоленной почвой и составляло $2,045 \text{ мкл } \text{O}_2 \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{г}^{-1}$ (сухой массы), интенсивность дыхания была ниже, чем при 26°C ($p < 0,05$ для t -критерия) (табл. 3).

Согласно ранее проведенным исследованиям засоленных почв Прикаспийской низменности Республики Дагестан [6] микроскопические концентрации легкорастворимых солей, до 1 моль экв. на 100 г почвы, положительно влияют на функционирование микробных сообществ, и чем выше их концентрация, тем выше витальность микроорганизмов. Очевидно, это отразилось на интенсивности дыхания средnezасоленных почв, в которых установлены максимальные значения потребления кислорода, тогда как степень засоления 3-го и 4-го участков оказалась угнетающей для жизнедеятельности микроорганизмов.

Учет числа микроорганизмов, выделенных методом посева из разведений почвенных суспензий, показал, что общее количество клеток микроорганизмов, так же, как и число бактерий-нитрификаторов, обитающих в 1 г почвы каждого из четырех опытных участков, убывает по градиенту засоления (рис. 2). Выявлено, что содержание колониеобразующих единиц как общего числа микроорганизмов, так и азотфиксаторов в пробах почв слабозасоленного участка более чем в 5 раз выше этих показателей в почвах со средней и сильной степенью засоления (рис. 2).

Как отмечалось выше, низкие концентрации солей не влияют отрицательно на функционирование и общую биомассу почвенных микроорганизмов, тогда как высокое содержание солей может вызвать осмотический стресс, что ограничивает рост и активность микробных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Интенсивность разложения растительной органики и целлюлозы в почвах опытных участков в естественных условиях является показателем их актуальной биологической активности. Установлено, что при одинаковых естественных условиях гидротермального режима, схожих показателях количества органики и влагоемкости почв скорость разложения растительной органики и целлюлозы в почвах опытных участков убывала по градиенту засоления.

Полученные в ходе респирометрии и количественного учета микроорганизмов данные являются показателями потенциальной биологической активности почв, поскольку измерялись в искусственных оптимальных условиях [10].

Выявлено, что потенциал потребления кислорода в почвах с небольшими значениями солености довольно высок. Общая численность микроорганизмов как в целом, так и отдельно взятых азотфиксирующих бактерий (*Azotobacter*) в слабозасоленных почвах была выше более чем в 5 раз по сравнению с почвами средней степени засоления. Очевидно, что уровень концентрации солей в средnezасоленных почвах не критичен для жизнедеятельности микроорганизмов и позволяет им про-

являть высокий потенциал активности при небольшом количестве. Это подтверждается полученными данными по максимальной интенсивности дыхания в среднесоленых почвах с невысокой численностью бактерий. Сильная и очень сильная степени засоления были угнетающими для потенциала биологической активности почв как по показателю интенсивности дыхания, так и по общей численности микроорганизмов в них.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баламирзоев М.А., Мирзоев Э.М.-Р., Аджиев А.М., Муфараджев К.Г. 2008. *Почвы Дагестана. Экологические аспекты их рационального использования*. Махачкала, Дагестанское книжное издательство: 336 с.
2. Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. 2005. *Биология почв*. М., изд-во МГУ: 445 с.
3. Казеев К.Ш., Колесников С.И., Вальков В.Ф. 2003. *Биологическая диагностика и индикация почв: методология и методы исследований*. Ростов н/Д, изд-во РГУ: 216 с.
4. Ахтаева С.М.-Х., Ясулбутаева И.В. 2014. Биологическая активность почв Северо-Западного Прикаспия по градиенту засоления. *Вестник Дагестанского научного центра*. 52: 40–43.
5. Ахтаева С.М.-Х., Амирханова И.В. 2014. Интенсивность дыхания почв Северо-Западного Прикаспия по градиенту засоления. В кн.: *Труды Института геологии Дагестанского научного центра РАН. Выпуск 63. Почвы аридных территорий и проблемы охраны их биологического разнообразия: сборник статей по материалам научно-практической конференции (27–29 мая 2014 г.), посвященной 80-летию доктора биологических наук, профессора, заслуженного деятеля науки РФ Залибекова Залибека Гаджиевича*. Махачкала, Институт геологии ДНЦ РАН, АЛЕФ: 33–35.
6. Котенко М.Е., Гаджиева Э.М. 2012. Исследование зависимости состояния микробного сообщества от свойств засоленных почв. *Мониторинг. Наука и технологии*. 2(11): 26–29.
7. Gray T.R.G., Williams S.T. 1971. Microbial productivity in soil. In: *Microbes and biological productivity*. Cambridge, University Publishing: 255–280.
8. Одум Ю. 1975. *Основы экологии*. М., Мир: 742 с.
9. Mesquita R. de C.G., Workman S.W., Neely C.L. 1998. Slow litter decomposition in a *Cecropia*-dominated secondary forest of central Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry*. 30(2): 167–175. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00105-3
10. Алексеева А.А., Фомина Н.В. 2014. Общие принципы биодиагностических исследований агрогенно-измененных почв. В кн.: *Проблемы современной аграрной науки: материалы международной заочной научной конференции (Красноярск, 15 октября 2014 г.)*. Красноярск, Красноярский государственный аграрный университет: 3–6.
11. Базилевич Н.И., Панкова Е.И. 1972. Опыт классификации почв по содержанию токсичных солей и ионов. *Бюллетень Почвенного института им. В.В. Докучаева*. 5: 36–40.
12. Кабаев В.Е. 1957. *Ускоренные полевые методы определения влажности и полевой влагоемкости почв*. Ташкент, Госиздат УзССР: 19 с.
13. Andreyashkina N.I., Peshova N.V. 2001. On assessing decomposition rates of plant debris and standard cellulose samples in Tundra communities. *Russian. J. Ecol.* 32(1): 52–55.
14. Kononova M. 1968. *Substancje organiczne gleby ich budowa, właściwości i metody badań*. Warszawa, PWRIL: 391 p.
15. Наумов А.В. 2009. *Дыхание почвы: составляющие, экологические функции, географические закономерности*. Новосибирск, изд-во Сибирского отделения РАН: 207 с.
16. Salamanca E.F., Raubuch M., Joergensen R.G. 2002. Relationships between soil microbial indices in secondary tropical forest soils. *Applied Soil Ecology*. 21(3): 211–219. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00091-4
17. Enwall K., Nyberg K., Bertilsson S., Cederlund H., Stenström J., Hallin S. 2007. Long-term impact of fertilization on activity and composition of bacterial communities and metabolic guilds in agricultural soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 39(1): 106–115.
18. Klekowski R.Z. 1975. Cartesian diver microrespirometry for terrestrial animals. In: *Methods for ecological bioenergetics*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 201–211.
19. Pstedt U., Nordgren A., Malmer A. 2000. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical Acrisols and a boreal mor layer. *Soil Biology and Biochemistry*. 32(11–12): 1591–1599. doi: 10.1016/S0038-0717(00)00073-0
20. Vanhala P. 2002. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 34(9): 1375–1379. doi: 10.1016/S0038-0717(02)00061-5
21. Пименова М.Н., Гречушкина Н.Н., Азова Л.Г. 1971. *Руководство к практическим занятиям по микробиологии. Малый практикум*. М., МГУ: 221 с.
22. Ясулбутаева И.В., Магомедов М.М.-Р. 2011. Биологическая активность почв экотонных сообществ тамариковых зарослей Северо-Западного Прикаспия. *Юг России: экология, развитие*. 2: 109–114. doi: 10.18470/1992-1098-2011-2-109-114

REFERENCES

1. Balamirzoev M.A., Mirzoev E.M.-R., Adzhiev A.M., Mufaradzhev K.G. 2008. *Pochvy Dagestana. Ekologicheskie aspekty ikh ratsional'nogo ispol'zovaniya*. [Soils of Dagestan. Ecological aspects of their rational use]. Makhachkala, Dagestan Book Publishing House: 336 p. (In Russian).

2. Zvyagintsev D.G., Bab'eva I.P., Zenova G.M. 2005. *Biologiya pochv*. [Soil biology]. Moscow, Moscow State University: 445 p. (In Russian).
3. Kazeev K.Sh., Kolesnikov S.I., Val'kov V.F. 2003. *Biologicheskaya diagnostika i indikatsiya pochv: metodologiya i metody issledovaniy*. [Biological diagnostics and indication of soils: methodology and research methods]. Rostov-on-Don, Rostov State University: 216 p. (In Russian).
4. Akhtaeva S.M.-Kh., Yasulbutaeva I.V. 2014. [Biological activity of soils of the North-Western Caspian region along the salinity gradient]. *Vestnik Dagestanskogo nauchnogo tsentra*. 52: 40–43. (In Russian).
5. Akhtaeva S.M.-Kh., Amirkhanova I.V. 2014. [Intensity of soil respiration in the North-Western Caspian region along the salinity gradient]. In: *Trudy Instituta geologii Dagestanskogo nauchnogo tsentra RAN. Vypusk 63. Pochvy aridnykh territoriy i problemy okhrany ikh bioraznobraziya: sbornik statey po materialam nauchno-prakticheskoy konferentsii (27–29 maya 2014 g.), posvyashchennoy 80-letiyu doktora biologicheskikh nauk, professora, zasluzhennogo deyatelya nauki RF Zalibekova Zalibeka Gadzhievicha*. [Proceedings of the Institute of Geology of the Dagestan Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. Issue 63. Soils of arid territories and problems of their biodiversity protection: collection of articles based on the materials of the scientific and practical conference dedicated to the 80th anniversary of the Doctor of Biological Sciences, Professor, Honored Scientist of the Russian Federation Zalibekov Zalibek Gadzhievich (Makhachkala, Russia, 27–29 May 2014)]. Makhachkala, Institute of Geology of the Dagestan Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, ALEF: 33–35. (In Russian).
6. Kotenko M.E., Gadzhieva E.M. 2012. [Study of the dependence of the state of the microbial community on the properties of saline soils]. *Monitoring. Nauka i tekhnologii*. 2(11): 26–29. (In Russian).
7. Gray T.R.G., Williams S.T. 1971. Microbial productivity in soil. In: *Microbes and biological productivity*. Cambridge, University Publishing: 255–280.
8. Odum Yu. 1975. *Osnovy ekologii*. [Fundamentals of ecology]. Moscow, Mir: 742 p. (In Russian).
9. Mesquita R. de C.G., Workman S.W., Neely C.L. 1998. Slow litter decomposition in a *Cecropia*-dominated secondary forest of central Amazonia. *Soil Biology and Biochemistry*. 30(2): 167–175. doi: 10.1016/S0038-0717(97)00105-3
10. Alekseeva A.A., Fomina N.V. 2014. [General principles of biondiagnostic studies of agrogenically modified soils]. In: *Problemy sovremennoy agrarnoy nauki: materialy mezhdunarodnoy zaочноy nauchnoy konferentsii*. [Problems of modern agricultural science: materials of the international correspondence scientific conference (Krasnoyarsk, Russia, 15 October 2014)]. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State Agrarian University: 3–6. (In Russian).
11. Bazilevich N.I., Pankova E.I. 1972. [Experience in classifying soils according to the content of toxic salts and ions]. *Byulleten' Pochvennogo instituta im. V.V. Dokuchaeva*. 5: 36–40. (In Russian).
12. Kabaev V.E. 1957. *Uskorennye polevye metody opredeleniya vlazhnosti i polevoy vlogoemkosti pochv*. [Accelerated field methods for determining soil moisture and field capacity]. Tashkent, State Publishing House of the Uzbek SSR: 19 p. (In Russian).
13. Andreyashkina N.I., Peshova N.V. 2001. On assessing decomposition rates of plant debris and standard cellulose samples in Tundra communities. *Russian. J. Ecol.* 32(1): 52–55.
14. Kononova M. 1968. *Substancje organiczne gleby ich budowa, wlasciwosci i metody badan*. Warszawa, PWRIL: 391 p.
15. Naumov A.V. 2009. *Dykhaniye pochvy: sostavlyayushchie, ekologicheskie funktsii, geograficheskie zakonomernosti*. [Soil respiration: components, ecological functions, geographical patterns]. Novosibirsk, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences: 207 p. (In Russian).
16. Salamanca E.F., Raubuch M., Joergensen R.G. 2002. Relationships between soil microbial indices in secondary tropical forest soils. *Applied Soil Ecology*. 21(3): 211–219. doi: 10.1016/S0929-1393(02)00091-4
17. Enwall K., Nyberg K., Bertilsson S., Cederlund H., Stenström J., Hallin S. 2007. Long-term impact of fertilization on activity and composition of bacterial communities and metabolic guilds in agricultural soil. *Soil Biology and Biochemistry*. 39(1): 106–115.
18. Klekowski R.Z. 1975. Cartesian diver microrespirometry for terrestrial animals. In: *Methods for ecological bioenergetics*. Oxford, Blackwell Scientific Publications: 201–211.
19. Ilstedt U., Nordgren A., Malmer A. 2000. Optimum soil water for soil respiration before and after amendment with glucose in humid tropical Acrisols and a boreal mor layer. *Soil Biology and Biochemistry*. 32(11–12): 1591–1599. doi: 10.1016/S0038-0717(00)00073-0
20. Vanhala P. 2002. Seasonal variation in the soil respiration rate in coniferous forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*. 34(9): 1375–1379. doi: 10.1016/S0038-0717(02)00061-5
21. Pimenova M.N., Grechushkina N.N., Azova L.G. 1971. *Rukovodstvo k prakticheskim zanyatiyam po mikrobiologii. Malyy praktikum*. [Guide to practical exercises in microbiology. Small practice]. Moscow, Moscow State University: 221 p. (In Russian).
22. Yasulbutaeva I.V., Magomedov M.M.-R. 2011. [Biological activity of soils of ecotone communities' tamarisk thickets of Northwest Caspian]. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie*. 2: 109–114. (In Russian). doi: 10.18470/1992-1098-2011-2-109-114

Поступила 14.07.2022