

РОЛЬ МІКРООРГАНІЗМІВ У ПЕРВИННИХ ПРОЦЕСАХ ФОРМУВАННЯ РОДЮЧОСТІ ҐРУНТІВ

В. В. Волкогон

Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва НААН
вул. Шевченка, 97; м. Чернігів, 14030, Україна; e-mail: volkogon@ukr.net

Мета. Здійснити аналіз літератури з питань ролі мікроорганізмів у педогенезі ґрунтів. **Методи.** Аналіз. Синтез. Узагальнення. **Результати.** Обґрунтовано значення мікроорганізмів у процесах вивітрювання гірських порід, біогеохімічних циклах хімічних елементів, появі окиснювального фотосинтезу, накопиченні первісної органічної речовини і створенні умов для розвитку судинних рослин. Підкреслено, що трофічна основа на поверхні гірських порід створюється першими колонізаторами, такими як ціанобактерії, зелені водорості, лишайники, мохи та гриби, які часто конгломерують і утворюють біологічну кірку. До того ж більшість організмів, що утворюють кірки, здатні здійснювати фотосинтез та/або фіксацію азоту, й у такий спосіб підвищувати вміст С і N у субстратах. Саме біологічні кірки прокладають шлях для судинних рослин, оскільки, з одного боку, вони сприяють утворенню органічної речовини в субстраті, забезпечуючи умови первинних етапів формування родючості ґрунту, а з іншого — створюють сприятливі мікросередовища для росту рослин. Крім біологічних кірок, висока ефективність первинного біологічного руйнування гірських порід визнається за хемолітотрофними процесами, які здійснюють бактерії, що продукують нітратну та сульфатну кислоти. Також, згідно із сучасними уявленнями, поряд із автотрофами на первинне вивітрювання порід мають значний вплив і гетеротрофні мікроорганізми, здатні витримувати екстремальні умови, що знайшло відображення у концепціях субаеральних біоплівки. Обґрунтовується, що поява судинних рослин у взаємодії з мікроорганізмами прискорює процеси формування ґрунтів. Урахування початкової ролі, збірки, суцесійної послідовності мікробних угруповань та їхніх тісних зв'язків із біологічними кірками та судинними рослинами має вирішальне значення для розуміння розвитку ґрунтів. Розглянуто особливості забезпечення первісних ґрунтоутворювальних субстратів вуглецем, азотом, фосфором, сіркою, необхідними для формування органічної речовини. **Висновки.** Ґрунтоутворення — це множинно організований еволюційний процес, який охоплює різноманітні біологічні процеси в локальному та глобальному біогеохімічному масштабах. Надзвичайно важливою у ньому є роль мікроорганізмів.

Ключові слова: біологічне вивітрювання, педогенез ґрунтів, біологічні кірки, субаеральні біоплівки, ґрунтоутворення.

Ще наприкінці ХІХ ст. основоположник наукового ґрунтознавства В. Докучаєв підкреслював важливість мікробіологічного чинника у формуванні родючості ґрунтів і його вплив на продукційний процес сільськогосподарських культур. Вчений у 1896 р. у відомому нарисі «О необходимости открытия при русских университетах кафедр

почвоведения и учение о микроорганизмах» [3] писав: «Роль мікроорганізмів, вірогідно, не менша за значення удобрювальних речовин». Проте тривалий час мікробіологія ґрунту перебувала далеко не в центрі уваги науковців, що пояснюється як незручністю об'єктів дослідження через їх невеликий розмір та недосконалість методичних рішень,

так і домінуванням «хімічної» точки зору на процеси вивітрювання гірських порід, ґрунтоутворення та живлення рослин. Тим часом у природі саме мікроорганізми відповідальні за десятки біологічних процесів. Геніальне передбачення Л. Пастера щодо домінування мікроорганізмів у процесах колообігу хімічних елементів на Землі («у природі безкінечно велика роль безкінечно малих») на сьогодні отримало повне підтвердження. Згідно із сучасними уявленнями, мікроорганізмам належить провідна роль у колообігу не лише всіх біогенних макро- і мікроелементів, але й у трансформації та геохімічній міграції багатьох інших хімічних елементів у біосфері. Загалом близько 68 елементів Періодичної системи Д. Менделєєва тією чи іншою мірою піддаються впливу мікроорганізмів, створюючи, як писав В. Вернадський [2], «вихор міграції елементів». Втім, цілісна біосферна концепція не містила положення про мікроорганізми, хоча важлива роль мікробіоти вченим декларувалася.

Сучасне природознавство накопичило величезний фактичний матеріал щодо змін біосфери Землі за період її еволюції, насамперед щодо екосистем суходолу. Згідно із сучасними даними, екосистеми суші на планеті відіграють провідну роль у біосфері. Висока продуктивність і надзвичайне біорізноманіття цих екосистем зумовлюється передусім особливими, багато в чому унікальними властивостями їхнього основного компоненту — ґрунтів. Характерна для ґрунтів замкнутість біогеохімічних циклів більшості елементів і мозаїчність їхньої будови створює умови для одночасного перебігу різноспрямованих хімічних і мікробіологічних процесів. Унаслідок цього в ґрунтах безперервно виникають і трансформуються різноманітні за складністю та концентрацією мінеральні й органічні сполуки, а кожна мікрона зона є центром особливої екологічної ніші з безліччю різноманітних організмів, життєдіяльність яких ще більшою мірою ускладнює гетерогенність ґрунту [53; 95].

Як наслідок, у ґрунту з'являється родючість — унікальна здатність забезпечувати життєві потреби багатьох організмів. Причому родючість ґрунту варто трактувати не лише щодо відомого агрономічного змісту, але й як здатність бути сприятливим середовищем для всього величезного за різномані-

тністю і чисельністю угруповання живих істот [5].

Сукупність отриманих на сьогодні даних дозволяє стверджувати, що ґрунти, суттєво переважаючи всі інші геосфери за концентрацією і різноманіттям мікроорганізмів, можуть такою ж мірою впливати на напруженість і масштаби процесів трансформації більшості хімічних елементів, унаслідок чого зміна властивостей ґрунтів практично негайно позначиться на стані біосфери.

Сьогодні також не викликає сумніву, що вирішення багатьох екологічних проблем повинно здійснюватися з урахуванням діяльності ґрунтових мікроорганізмів. Зокрема, ці знання необхідні для розрахунків граничних антропогенних навантажень на екосистеми з використанням здатності ґрунтів до самоочищення, що зумовлюється переважно активністю мікроорганізмів; при проведенні комплексних екологічних експертиз; для екологічного прогнозування та ін.

Ґрунтовий покрив Землі утворюється, існує й розвивається в часі як результат взаємодії різних частин географічної оболонки — атмосфери, гідросфери, літосфери і живої речовини, зосередженої здебільшого біля земної поверхні. Донедавна вчення про чинники ґрунтоутворення охоплювало такі фактори, як ґрунтоутворювальні (материнські) породи, клімат, рельєф, час, а також біотичний вплив. Пізніше до зазначених чинників було додано ґрунтові води й господарську діяльність людини.

Традиційно серед біологічних чинників впливу на ґрунтоутворення визнавалася дія рослинних і тваринних організмів, і меншою мірою — діяльність мікроорганізмів, вочевидь через недостатні знання щодо трансформаційних властивостей мікробіоти. Проте у другій половині ХХ ст. зацікавленість до ролі мікроорганізмів як потужних агентів формування ґрунтів на планеті зросла, і сьогодні концепції ґрунтоутворення значною мірою переглядаються. До того ж діяльність мікроорганізмів вже розглядається не як просте доповнення до запропонованих раніше геохіміками поглядів, а як основний двигун біосферної системи біогеохімічних циклів [44; 96; 108].

Загалом у ґрунтоутворенні можна виділити три фази: початкову, проміжну та зрілу.

Залежно від умов ці фази можуть мати різну тривалість [26; 65; 70].

Первинні процеси ґрунтоутворення на-самперед передбачають зміни у гірських породах. Процес їхнього руйнування й трансформації в умовах земної поверхні під впливом механічної й хімічної дії компонентів атмосфери, води й життєдіяльності організмів називається вивітрюванням. Термін «вивітрювання» загальноприйнятий в геології, екології та ґрунтознавстві і безперечно є наслідком наукової думки XIX–XX ст. щодо пріоритетності факторів ґрунтоутворення. Раніше вважалося, що основними чинниками, які беруть участь у вивітрюванні, є фізичні й хімічні впливи на материнську породу, пов'язані з погодою та її довгостроковою дією — кліматом. Метеорологічне трактування терміну практично ігнорувало важливість біологічних взаємодій у процесі зміни гірської породи. Проте такі терміни як біо-перенесення, біокорозія, біопсування, біоабразія, біоерозія, біоденудація чи біокарст тісно пов'язують фізичні та хімічні процеси, спрямовані на руйнування мінералів і гірських порід, із біологічними явищами та процесами, на що вказує префікс «біо».

Виділяються дві нові важливі особливості вивітрювання та його наслідків. Перша особливість полягає в тому, що навіть якщо основні механізми вивітрювання мають фізичну та хімічну природу, вони значною мірою зумовлені біологічними факторами, з переважною роллю мікроорганізмів, особливо на початковій стадії.

Друга особливість стосується поверхні обміну, яка є результатом фракціонування субстрату. Мається на увазі, що при розгляді умов вивітрювання варто брати до уваги не класичну проекцію поверхні земної екосистеми, а її фрактальну поверхню, тобто треба враховувати реальний контакт породи (включно з порами, тріщинами і т. ін.) з водою, повітрям та мікроорганізмами. Згідно з фрактальною фізикою та обчисленням, наприклад, реактивна поверхня океану має порівняно низьку фрактальну розмірність, тоді як поверхня континентів — будь то ґрунтова чи гірська система, поле з конкретною сільськогосподарською культурою, ліси або луки — демонструє неймовірно високу реактивну поверхню. Розрахунки геоморфології [129], порового простору різних гірських

систем [59] свідчать, що чутлива поверхня земного середовища є набагато більшою за поверхню океану [124].

Якщо перейти до рівня, на якому сприймається мікробний вплив на хімічне та фізичне вивітрювання, припускається, що площі поверхонь, які взаємодіють з атмосферним вуглекислим газом і вологістю, приблизно в 1 мільйон або навіть у 10 мільйонів разів перевищують реактивну поверхню океану та його планктону [58].

Gehrmann et al. [52] дійшли висновку, що мікробна атака на поверхню гірських порід діє в масштабах від 20 до 20 000 мкм² з розширенням глибини до 10 000 мкм і більше. З огляду на це, інтерактивний рельєф або біогеоморфогенетична поверхня суші на кілька порядків вища, ніж у водного середовища. Обчислити точні фрактальні розміри доволі складно, але можна припустити, що площа деяких частин вапнякових Альп або середземноморських і намібійських вапнякових пагорбів, де переважає біогенне вивітрювання, має реактивну поверхню мінімум 10⁸ км² замість топографічно отриманих 10⁴ км² у простій проекції Меркатора.

Це радикально змінює наше уявлення про поверхню обміну наземної частини планети. Оскільки мікроорганізми представляють найбільшу фракцію біоти в ґрунтах, як з точки зору біомаси, так і кількості організмів, через тісний контакт з цією величезною фрактальною поверхнею вони відіграють ключову роль у біогеохімічних циклах. Мікроорганізми вкривають нашу планету, діючи навіть на поверхні вулканів і в осадових породах у сухих долинах. Мікроби можна знайти на глибині кількох кілометрів, як у льодовикових щитах, так і в корінних породах. У глибоководних термальних джерелах, де температура води може сягати кількох сотень градусів вище її нормальної точки кипіння, надзвичайно високий барометричний тиск підтримує воду в рідкому стані та на межі життя мікробів. Мікроорганізми хімічно взаємодіють зі своїм фізичним середовищем, і їхнім найпомітнішим ефектом було створення окисної атмосфери на цій планеті. Мікроорганізми не просто зайняли різноманітні ніші, запропоновані Землею. Завдяки своїй хімічній діяльності вони змінили планету та її атмосферу кількома способами. Деякі з цих змін фактично сприяли

тому, щоб зробити планету придатною для проживання рослин і тварин, які з'явилися набагато пізніше [58].

Завдяки цій взаємодії мікроорганізми залишаються вирішальними для біогеохімічного циклу, який підтримує продовження життя на нашій планеті, отримання елементів, які представляють основні інгредієнти життя, такі як вуглець, водень, азот, кисень, фосфор і сірка. Оскільки масштаб часу, в якому відбуваються такі процеси, дуже великий, їх варто розглядати як рушійну силу геоморфологічних процесів [77; 78].

Землі близько 4,5 мільярда років. За різними оцінками перша жива істота з'явилася приблизно 4 мільярди років тому, незабаром після того, як поверхня Землі охолола настільки, що дозволила утворитися рідкій воді. Найбільше ці істоти могли бути схожими на сучасних прокариотів — бактерій і архей. Оскільки деякі мікроорганізми, що живуть сьогодні на Землі, здатні рости в киплячій воді, припускають, що життя могло зародитися, коли поверхня землі була ще дуже гарячою [58].

На ранніх стадіях формування ґрунту добре пристосовані мікроорганізми колонізують оголені мінеральні субстрати, створюючи прості угруповання, які зазнають послідовних змін у бік більш складних взаємодій видів, тісно пов'язаних із формуванням ґрунту [11; 85; 86; 108; 133].

Розвиток мікроорганізмів має набагато більшу еволюційну історію, ніж рослини чи тварини, і, отже, у них було більше часу, щоб еволюціонувати у різноманітні форми. Мікроорганізми піддавалися впливу катаклізмів, невідомих вищим тваринам і рослинам, і вижили. Рослини і тварини є порівняно новачками, і вони доводять свою здатність до адаптації лише протягом кількох сотень мільйонів років, що є досить коротким періодом еволюційного часу.

Революційний розвиток стався між 2,5 і 2 мільярдами років тому, повністю змінивши Землю та її атмосферу. Кисень почав з'являтися у значних кількостях у земній атмосфері внаслідок мікробного метаболічного процесу, який називається кисневим фотосинтезом. Кисневий фотосинтез відрізнявся від попередніх форм фотосинтезу тим, що він розщеплював воду і виділяв кисень. Цей новий процес здійснювався ціанобактеріями —

структурно різноманітною сукупністю грам-негативних еубактерій [53].

Ціанобактерії довели рівень кисню в земній атмосфері приблизно до 10 % від сьогоdnішнього рівня, достатньо високого, щоб створити умови, які сприяли еволюції аеробних організмів. Імовірно, водорості з'явилися після ціанобактерій, тому що їхні хлоропласти були похідними від ціанобактерій. Припускається, що вони еволюціонували протягом останніх 2 мільярдів років. Гриби з'явилися порівняно недавно, протягом останніх кількох сотень мільйонів років. Вважається, що наземні гриби могли еволюціонувати разом із рослинами, оскільки вони тісно пов'язані з ними [53].

Водночас треба зазначити, що до сьогоdnі існує значна невизначеність щодо складу мікроорганізмів, задіяних у біологічних процесах вивітрювання. Тривалий час вважалося, що біологічна атака на гірські породи та мінерали спричинена виключно розвитком ціанобактерій та лишайників [10; 115]. Як відомо, характерною ознакою лишайників є симбіоз грибів із ціанобактеріями, які синтезують органічну речовину. У процесі своєї життєдіяльності лишайники виділяють щавлеву кислоту, яка руйнує мінерали гірських порід. Зі зруйнованих продуктів вивітрювання гірських порід утворюються доступні для вищих рослин фосфор, сірка, калій, залізо, марганець, кальцій та інші зольні елементи. Щоправда, на протипагу кислотному механізму руйнування мінералів, Budel et al. [28] приписують важливу роль у біологічному вивітрюванні криптоендолітним ціанобактеріям, які забезпечують вивітрювання шляхом підлужування субстрату під час фотосинтезу.

Сучасні дослідження значною мірою підкріплюють і розширюють твердження щодо стартової участі мікроорганізмів у процесах ґрунтоутворення. Так, встановлено, що трофічна основа на початкових ділянках передніх полів льодовиків створена першими колонізаторами, такими як ціанобактерії, зелені водорості, лишайники, мохи та гриби, які часто конгломерують і утворюють біологічну ґрунтову кірку (БГК) [18; 19].

БГК впливає на надходження поживних речовин [45], одночасно стабілізуючи структуру первинного ґрунту та захищаючи його від ерозії [104; 109].

Формування БГК тісно пов'язане з умовами навколишнього середовища, а також з материнською породою. Розвиток кірки дуже неоднорідний і сильно залежить від доступності води та водоутримувальної здатності субстрату. Ці БГК виконують різні важливі ролі в розвитку екосистеми. Більшість організмів, що утворюють кірки, здатні здійснювати фотосинтез та/або фіксацію азоту, і у такий спосіб підвищувати вміст С і N у субстратах. У зв'язку з цим було заявлено, що за оптимальних умов продуктивність кірки на одиницю поверхні землі подібна чи навіть вища, ніж у судинних рослин [98; 134]. Крім того, Dickson [37] показав, що N₂-фіксувальну активність кірки можна було виміряти вже за 3 °С. Отже, «вегетаційний період» БГК починається набагато раніше, ніж у судинних рослин. Отримання поживних речовин додатково підтримується виділенням екзополісахаридів декількома ціанобактеріями, які часто покриті частинками глини. Ці негативно заряджені частинки зі свого боку зв'язуються з позитивно зарядженими поживними речовинами і запобігають їх вимиванню [19].

У дослідженнях, проведених на передніх полях відступаючого льодовика Дамма (Швейцарія), було виявлено найбільшу кількість ціанобактерій, зокрема представників *Lecanoromycetes*, до яких належить багато видів, що утворюють лишайники [136]. Інше дослідження, яке було зосереджене на мікроорганізмах-носіях *nifN* (один із генів азотфіксації), виявило спільноту ціанобактерій, яку можна порівняти зі зрілими біологічними ґрунтовими кірками з плато Колоrado [40; 132]. Домінантними видами були *Nostoc* sp. і *Scytonema* sp. Обидва здатні виробляти пігменти, які дозволяють їм витримувати високу сонячну радіацію. Ця властивість є значною перевагою на передових полях льодовиків, оскільки радіація сильно зростає влітку, а денна температура може сягати 40 °С на поверхні ґрунту, тоді як теплове випромінювання вночі перешкоджає накопиченню денної теплової енергії [88]. Отже, організми, які утворюють кірки, мають великий адаптаційний потенціал, оскільки вони здатні витримувати посуху та високу сонячну радіацію, і щойно вони знову звожуються, активність сильно зростає.

Цілком імовірно, що саме БГК прокладають шлях для судинних рослин, оскільки, з одного боку, вони сприяють утворенню органічної речовини в субстраті, забезпечуючи умови первинних етапів формування родючості ґрунту, а з іншого, створюють сприятливі мікросередовища для росту рослин [18; 19].

Що стосується первинної родючості ґрунту, дані з різних БГК показують, що вони мають на 200 % більший вміст азоту, ніж первісні ґрунти без них з того самого місця [61; 98; 105]. Проте через посилення активності мікроорганізмів і вимивання азоту в глибші шари ґрунту [67] N все ще є одним із обмежувальних факторів у кірках. Brankatschk et al. [26] продемонстрували, що відкладені N і C є важливими факторами розвитку екосистеми на початкових ділянках; здатність ціанобактерій вловлювати поживні речовини та відкладення за допомогою їхньої екзополісахаридної оболонки навіть сприяє цьому ефекту [103].

Мікроорганізми, що відмирають і розкладаються в кірках, зі свого боку постачають рослинам поблизу велику кількість різних макро- і мікроелементів. Оскільки арктичні та альпійські види рослин часто мають неглибоку кореневу систему через тонкі шари ґрунту, вони можуть легко отримати джерела живлення нижче розташування кірок [23].

Крім БГК, висока ефективність первинного біологічного руйнування гірських порід визнається за хемолітотрофними процесами, які здійснюють бактерії, що утворюють азотну або сірчану кислоту [4]. Цьому безперечно сприяли відкриття С. Виноградського хемолітоавтотрофії (хемосинтезу) [127], коли стало зрозуміло, що поява на планеті органічної речовини може бути наслідком діяльності мікроорганізмів, які для росту та розвитку використовують не органічні речовини, а енергію окислення мінеральних сполук для синтезу органічних із CO₂.

Здавалося б, що питання участі мікроорганізмів у процесах вивітрювання є цілком з'ясованим, оскільки роль БГК та хемолітоавтотрофів не викликає сумніву, проте Bachmann [10] і Paine et al. [93] ще на початку минулого століття порушили питання про хімічну атаку також і гетеротрофних грибів та бактерій на поверхні гірських порід.

Сьогодні з'являється все більше інформації та пропонуються концепції, які пов'язують біологічний вплив на вивітрювання гірських порід з діяльністю гетеротрофних організмів, таких як хемоорганотрофні бактерії, актинобактерії та гриби [54; 57; 106].

Гриби виявлено в широкому діапазоні типів гірських порід, включно з вапняком, мармуром, гранітом, пісковиком, андезитом, базальтом, гнейсом, долеритом, амфіболітом і кварцом, навіть у найекстремальніших середовищах, наприклад, у гарячих та холодних пустелях [116]. Навіть у базальтових породах в Ісландії збільшення пористості від шарування та травлення в скелях пояснюється наявністю грибів [48].

Практично невидимий незброєним оком тонкий павутиноподібний ріст грибів і актиноміцетів трапляється на голих скелях у найсуворіших умовах довкілля. Перші спроби та експерименти для пояснення потенціалу механічного / фізичного впливу мікроорганізмів на гірські породи та мінерали були зроблені Крумбейном [77], а також Дорніденом зі співавт. [39], згідно з якими ці функції добре встановлені для макроорганізмів (базидіоміцетів, коренів рослин, дерев). Проте найдивовижніші результати досліджень біоруйнування полягають у тому, що кількість хемоорганотрофних мікроорганізмів (включно з гетеротрофними вільноіснуючими бактеріями та грибами), які осідають на каменях і всередині них, переважно пов'язана з кількістю органічних сполук, багатих енергією, що містяться в навколишньому середовищі, насамперед в атмосфері [77; 126]. Навіть у віддалених місцях, таких як великі пустелі світу, гетеротрофні гриби поселяються на скелях без будь-якої підтримки з боку автотрофних водоростей або симбіотичних водоростей-партнерів усередині лишайників [57; 116]. По суті, вільноживучі гриби є найбільш витривалими організмами в надзвичайно мінливих пустельних умовах з кількістю опадів менше ніж 180 мм/рік Вони є значно поширеними космополітичними загарбниками на відкритих повітряних поверхнях скель і також переважають у всіх процесах ґрунтоутворення.

Freu et al. [51] продемонстрували, що ізоляти гетеротрофних мікроорганізмів з гранітного піску перед льодовиком Дамма здатні ефективно розчиняти кремнієву основу.

Основним механізмом розчинення є утворення біоплівки на поверхні мінералу. Організми, об'єднані в такі біоплівки, виділяють органічні кислоти, які забезпечують розчинення мінералів. Вивільнені елементи потім захоплюються в полісахаридну матрицю біоплівки і так відображають поживну точку на голому субстраті.

Концепції субаеральних біоплівки, які покривають практично всю поверхню гірських порід з гетеротрофними мікроорганізмами, які живуть за мінімальної кількості води та зазнають найбільш екстремальних змін у живленні та умовах навколишнього середовища [57], значною мірою змінюють наше уявлення про біологічне вивітрювання гірських порід за будь-яких кліматичних умов [39; 54; 56; 57; 79; 106].

Втім, на нашу думку, обговорюючи ці питання, треба диференціювати умови на планеті у докисневий, перехідний і кисневий періоди. Відповідно, протягом цих періодів у вивітрюванні гірських порід могли бути задіяними анаеробні, мікроаерофільні та аеробні мікроорганізми. Варто відзначити, що сучасні дослідження біоруйнування гірських порід значною мірою базуються на вивченні особливостей послідовності різних етапів розвитку ґрунту на прикладі трансформації передніх полів відступаючих льодовиків у гірських місцевостях, які безперечно є ідеальними системами для вивчення взаємодії бактерій, архей та грибів з їхнім абіотичним середовищем (наприклад, Schulz et al. [108]). Проте моделювання ситуацій, що базуються на результатах, отриманих сьогодні при дослідженні ділянок, які межують з льодовиками, все ж таки можуть значно відрізнитися від таких у ранні періоди ґрунтоутворення, насамперед за вмістом кисню в атмосфері. Тож цілком імовірно, що у біологічному вивітрюванні гірських порід могло бути реалізовано кілька сценаріїв, які не виключають один одного.

Попри великий масив даних щодо участі мікроорганізмів у початкових етапах ґрунтоутворення, потребують широких досліджень особливості сукцесій мікроорганізмів у первісних ґрунтах, що напевне залежить як від часу, так і від материнської породи та клімату. Проте можна стверджувати, що на початку процесу ґрунтоутворення мікроорганізми, організовані в біоплівки та біокірки,

сприяють вивітрюванню основного матеріалу та розчиненню мінеральних солей. Згодом їхньою основною функцією є забезпечення оголеного первісного ґрунту поживними речовинами та стабілізація поверхні. Такий результат їхньої діяльності є основою для поселення та росту рослин.

Надалі рослини разом із мікроорганізмами відіграють провідну роль у розвитку ґрунту [74] оскільки кореневі екsudати та матеріал підстилки є основними джерелами органічної речовини на початкових етапах ґрунтоутворення [40]. Хоча мікробна біомаса набагато менша на початкових ділянках, розкладання рослинного матеріалу відбувається так само швидко, як і у біологічно розвинених ґрунтах [47].

Як тільки рослинний покрив значною мірою закриває поверхню первісного ґрунту, розвиток екосистеми прискорюється [26; 40; 42; 113]. Оскільки водночас збільшуються складність ґрунту та доступність поживних речовин, судинні рослини сприяють процесам вивітрювання [30] і утворенню агрегатів, які стабілізують структуру ґрунту разом із корінням у ризосфері та накопиченням органічного вуглецю [16; 46]. Урахування початкової ролі, збірки та послідовності мікробних угруповань та їхніх тісних зв'язків із БГК та судинними рослинами має вирішальне значення для розуміння розвитку ґрунтів.

Кілька досліджень, проведених на льодовику Дамма, показали, що рослини-першопроходці демонструють позитивний ефект на розвиток мікроорганізмів на початкових щодо ґрунтоутворення ділянках [40; 88; 122]. У ризосфері рослин-піонерів виявлено значно вищу кількість та активність мікроорганізмів, як порівняти з основним субстратом. У первинних ґрунтах цей ефект навіть розширюється до відстані 20 см [88]. Феномен посилення мікробної активності та чисельності в ризосфері рослин відомий як «ризосферний ефект» [29; 63]. Щодо льодовика Дамма, ризосферний ефект зазвичай більш виражений на початкових ділянках ґрунтоутворення, якщо порівняти з тими, що можуть вважатися певною мірою сформованими [43; 122]. Ця особливість, здається, є універсальною, незалежно від виду рослин, основного матеріалу або кліматичних умов. Посилення активності та чисельності мікроорганізмів у ризосфері рослин переважно

пояснюється неконтрольованим витоком або контрольованим виділенням органічних речовин, таких як малат, цитрат або оксалат. Безсумнівно, що рослини демонструють значений ефект для забезпечення мікробіоти вуглецем, оскільки вони здатні виділяти у прикореневі сфери у вигляді корневих екsudатів до 40 % фотосинтетично фіксованого CO₂ [94].

Цікаво, що найвищу активність фіксації азоту в ризосфері *Leucanthemopsis alpina*, як і чисельність азотфіксаторів, було виявлено на проміжних стадіях формування ґрунту, де вміст азоту все ще низький, але рослинне покриття вже значно зросло [26; 40]. Паралельно кількість представників функціональних груп, діяльність яких призводить до втрат азоту, таких як нітрифікувальні або денітрифікувальні мікроорганізми, була зменшеною в ризосфері, що узгоджується з твердженням, що рослини здатні активно впливати на своє ризосферне оточення, зокрема угруповання мікроорганізмів [112], змінюючи структуру екsudації або шляхом активного виділення таких речовин, як таніни, поліфенольні речовини, або монотерпени [27; 33; 75; 125].

Отже, активність і чисельність мікроорганізмів є набагато вищими в ризосфері рослин-піонерів, як порівняти з основною масою первісного ґрунту. Проте склад угруповання в цьому разі значною мірою залежить від особливостей початкового ґрунту, тоді як на освоєних ділянках склад мікроорганізмів у ризосфері визначає рослина [40; 88]. Справедливість цього твердження була доведена для функціональних груп, таких як мікроорганізми, що містять *pifN*, а також для загального бактеріального різноманіття з різних місць і різними методами, такими як аналіз PLFA [12; 123], бібліотеки клонів [40], піросеквенування [72] та методів «зняття відбитків пальців» [36; 88].

Після первинних етапів вивітрювання початкового субстрату, що сприяє утворенню матриці з величезною реактивною поверхнею та визначає складні ніші для ґрунтових організмів, другою важливою подією в генезі ґрунту є синтез та трансформація органічної речовини. Для утворення органічної речовини потрібна біологічна взаємодія за участі кількох хімічних елементів. Якщо такі важливі макроелементи, як фосфор (P) і сірка (S)

є частиною мінерального складу і мікробіологічна активність може прискорити вивільнення цих елементів з основної породи для забезпечення живих організмів, то на відміну від цього, С і N дефіцитні в початкових ґрунтах.

Ґрунтоутворення — це множинно організований процес. І формування ґрунту, і його стабілізація охоплюють біологічні процеси з різними функціями в локальному та глобальному біогеохімічному масштабі. Сполуки вуглецю, багаті на енергію (органічна речовина) і дуже бідні на енергію (вапняк), майже завжди спрямовуються через численні функції вуглекислого газу, ангідриду вугільної кислоти. Отже, ні утворення порід, ні їх вивітрювання не можна чітко побачити без звернення до циклу вуглекислого газу та реальних проблем, пов'язаних із ним [80].

Джерела органічного вуглецю у початкових ґрунтах є предметом суперечок. Різні джерела потенційно здатні впливати на появу С у початковому ґрунті. Беззаперечним є надходження вуглецю із ціанобактеріальних та водоростевих угруповань, таких як кріоконітові отвори або плями снігових водоростей [71]. Пізніше значну кількість С вносять відкладення алохтонних органічних речовин, таких як рослинний опад, комахи та частинки сажі [64].

Утримання вуглецю в примітивних первісних ґрунтах, безперечно, залежало від їхнього мінералогічного складу. Так, за наявними даними [41] на льодовику Дамма були виявлені виражені зміни якості органічної речовини ґрунту зі збільшенням віку глинистих фракцій. Зв'язана глиною органічна речовина з 15-річних ґрунтів здебільшого мала походження від органічної речовини, багаті ароматичними сполуками та речовин, що містять карбоксильні групи. Зі збільшенням віку глинистих фракцій (75 і 120 років) почалося формування органо-мінеральних асоціацій за рахунок сорбції білкових сполук і вуглеводів мікробного походження на поверхні мінералів. У кислих ґрунтах феригідрит (визначається як розчинне в оксалаті залізо) був основним постачальником мінеральних поверхонь і, отже, важливим для стабілізації органічної речовини. Ці результати показують, що органо-мінеральні асоціації розвиваються вже на ранніх стадіях розвитку ґрунту, завдяки чому мінеральне вивітрюван-

ня та накопичення органічної речовини відбуваються в різних часових масштабах [41].

Крім циклу вуглецю, вирішальну роль у розвитку екосистеми відіграє цикл азоту [73]. Більшість початкових екосистем характеризуються безплідним субстратом і дефіцитом у ньому поживних речовин, у т. ч. й азоту [26; 35; 83; 89; 114]. Загальні концентрації N значно нижчі за 0,1 % [26]. Як свідчать сучасні дослідження, в умовах полів відступаючих льодовиків вміст загального азоту коливається приблизно в межах 70 мкг N/г первісного ґрунту, тоді як вміст мікробного N значно менший — близько 6 мкг/г, нітратів — 0,1 мкг N/г і амонію — 0,03 мкг N/г. Надходження азоту внаслідок вивітрювання матеріалу корінних порід є малоімовірним, оскільки він містить лише азотні сліди. Отже, колонізація мікроорганізмами, що фіксують N₂, на перший погляд, здається єдиним способом надходження азоту, попри високі потреби енергії для забезпечення цього процесу. Crews et al. [35] продемонстрували, що загальне надходження азоту в молоді потоки лави переважно зумовлено фіксацією азоту, хоча рівень фіксації був низьким. Це було підтверджено також кількома іншими дослідженнями, які продемонстрували за подібних умов присутність негетероцистозних N-фіксувальних ціанобактерій, таких як *Microcoleus vaginatus* [7; 89; 132].

Показано, що азотфіксація є дуже низькою в початкових ґрунтах на льодовику Дамма. Duc et al. [40], використовуючи аналіз відновлення ацетилену, виявили активність фіксації азоту в діапазоні 2 пмоль C₂H₄/г за годину. Інше дослідження, проведене за використання методу включення стабільних ізотопів, виявило швидкість фіксації азоту нижче 0,2 пмоль N/г за годину у початкових ґрунтах [26]. Низька активність вільноіснуючих азотфіксаторів на цій стадії розвитку екосистеми є цілком прогнозованою, оскільки кількість розчиненого органічного вуглецю в основній масі первісного ґрунту низька і, отже, дефіцит вуглецю може бути основним лімітувальним чинником для енерговитратного процесу фіксації N₂ [135]. У зв'язку з цим Duc et al. [40] вважають, що основне накопичення азоту в первісних ґрунтах відбувається на проміжному етапі ґрунтоутворення за їхнього заселення

рослинами — як тільки поживні речовини, багаті вуглецем, доставляються у вигляді ексудатів у ризосферу. Цей висновок є цілком логічним, зважаючи на той факт, що на перших етапах розвитку ґрунтів фіксація азоту здійснюється в основному ціанобактеріями, які мають порівняно низьку активність фіксації N_2 . І навпаки, азотфіксувальні симбіонти, які отримують вуглець з рослини, фіксують атмосферний азот з більшою швидкістю. Отже, можна припустити, що переважно симбіотичні та асоційовані з рослинами азотфіксувальні бактерії можуть відігравати провідну роль у надходженні азоту в процесі ґрунтоутворення.

Звичайно, що ці твердження є до певної міри апіорними, оскільки величезна просторова неоднорідність і низька нітрогеназна активність на ділянках первісного ґрунту (наприклад, на передніх полях відступаючих льодовиків) потребують складних (і мабуть нестандартних) підходів щодо відбору проб. Крім того, для об'єктивних висновків, пов'язаних із фіксацією N_2 , повинен бути оціненим конкретний внесок в азотний бюджет азотфіксувальних вільноживучих гетеротрофів, фототрофів, симбіотичних і асоційованих з рослинами бактерій. Проте все ж не викликає сумніву, що на початкових етапах ґрунтоутворення внесок вільноіснуючих азотфіксаторів у накопичення азоту є невисоким.

На відміну від біологічної фіксації азоту, атмосферне відкладення азоту є на кілька порядків вищим [26]. Оцінки для вологого осадження нітратів і амонію коливаються між 7 і 11 кг N/га за рік. Загальне осадження азоту оцінюється в межах 10–15 кг N/га за рік. Це вказує на важливість осадження азоту з атмосфери як основного джерела цього елемента на початкових етапах формування ґрунтів.

Досліджені особливості надходження C і N у передньому полі відступаючих льодовиків свідчать про можливе накопичення багатої білками органічної речовини вже на ранніх стадіях розвитку ґрунту, що включає більш сильне накопичення багатого вуглеводами матеріалу з плином часу, швидше за все, мікробного походження [42].

Фосфор, поряд з азотом, часто виявляється обмежувальним елементом в наземних екосистемах. Тому вивчення можливостей

виділення фосфору з мінералів у корінних породах перебуває в центрі багатьох досліджень. Гранітна основа містить приблизно 400–600 мкг P/г, який зв'язаний з апатитом. Проте нещодавні дослідження в Альпійських полігонах показують, що апатит має обмежений вплив на мікробні структури та функції [100]. Кількість органічного та відкладеного фосфору у початковому ґрунті низька і становить 50–60 мкг P/г [55; 120] та 0,1–1,2 кг P/га [24]. Проте ще менша частка фосфору доступна у вільному доступі у вигляді фосфату (0,8 мкг P/г) [21]. Тим не менш, гетеротрофні мікроорганізми, а також рослини з початкових ґрунтів не були обмежені фосфором [55]. Проте ізотопний аналіз рослинного джерела фосфору показав, що мінерали є основним джерелом фосфору, а осадження відіграє другорядну роль [120]. Це підкреслює важливість мікробіологічного розчинення мінералів під час початкового процесу ґрунтоутворення. Розчинення фосфоровмісних сполук та інших поживних речовин з мінералів може бути прискорене мікроорганізмами, які виділяють органічні кислоти [81].

Порівнюючи внесок бактерій і грибів у розчинення фосфатів, низка дослідників вважає, що мікроміцети забезпечують більшу частину цього процесу [13; 15; 31]. Роль бактерій, здатних розчиняти фосфати за рахунок зниження рН субстрату шляхом секреції низьких органічних кислот, таких як мурашина, оцтова, пропіонова, молочна, гліколева, фумарова та бурштинова, відводиться для короткочасної іммобілізації фосфору та мінералізації органічного фосфору.

Для формування органічної речовини також потрібна сірка. Цей елемент є важливим як з біохімічної, так і з геохімічної точок зору. Вміст сірки приблизно сягає 1 % сухої маси організмів, у яких він виконує багато структурних і ферментативних функцій. Сірка також є донором або акцептором електронів у багатьох бактеріальних метаболічних шляхах. Цей елемент перебуває в різних валентних станах — від сильно відновленого сульфідів до найбільш окисленої форми в сульфаті. Мікробні трансформації S тісно пов'язані з вуглецевим циклом, у якому відновлення сірки у поєднанні з утилізацією органічної речовини є основним шляхом мінералізації в безкисневих середовищах існування, тоді як окислення S може відбуватися

аеробним і анаеробним шляхами, за допомогою чого відповідні бактерії можуть бути авто- та/або фототрофними [68; 69].

У корінних породах міститься приблизно 5 мкг S/г [21; 83], а концентрації доступного сульфату в початкових ґрунтах коливаються від 0,25 мкг S/г. Водночас у сформованих ґрунтах вміст S перебуває в межах 300 мкг/г [21]. Borin et al. [25] вказали на важливість S-окислювальних бактерій як перших колонізаторів у мікробних угрупованнях на льодовику Мідтре Ловенбрін, Шпіцберген. Проте значні запаси S у сучасному розвиненому ґрунті не можна пояснити лише розчиненням мінералів. Вважається, що значний внесок у пул S може забезпечити осадження, яке оцінюється в діапазоні 200–350 мг SO_4/m^2 за рік [90].

Як тільки рослинний покрив майже закриває поверхню первісного ґрунту, розвиток екосистеми прискорюється так, що її властивості стають схожими на властивості зрілих екосистем. Це включає збільшення кількості органічного C і N, формування ґрунтових горизонтів, збільшення мікробної біомаси та активності ферментів не лише у ризосфері рослин, але й в основній масі ґрунту [26; 40; 42; 113]. Після розвитку стабільного рослинного угруповання встановлюється позитивний зворотний зв'язок. Рослини забезпечують мікробне угруповання фотосинтетично фіксованим C шляхом ризодепозиції. Крім того, велика кількість мертвого рослинного матеріалу, що розкладається, забезпечує широке джерело поживних речовин для мікроорганізмів. На відміну від малозаселених ділянок, під час мінералізації високомолекулярних сполук виділяється достатня кількість азоту, який потім знову стає доступним для рослин. Навіть кліматичні умови, такі як вміст води, температура та сонячна радіація, є стабільнішими під закритим рослинним покривом, що сприяє зменшенню дії стресових факторів навколишнього середовища, які сильно виражені на місцях зі слабкою рослинністю.

Ще одне явище, пов'язане з утворенням ґрунту, — це диференційована міграція компонентів, яка супроводжується формуванням складних горизонтів, хімічний склад яких може сильно відрізнятись як від складу мінералів, що доставляються материнським субстратом, так і від органічних компонен-

тів, що походять із біоти. Мікроорганізми не беруть безпосередньої участі в процесах міграції, оскільки вони є результатом масового потоку частинок, зважених у ґрунтовому розчині під дією рушійної сили гравітації та дифузії іонів уздовж градієнтів концентрації. Проте мікробіота відіграє певну роль у процесах розпаду та солюбілізації, доставляючи дрібні частинки або іони, які мігрують. Синтезуючи ферменти та органічні кислоти, вони також безпосередньо впливають на ступінь окислення та розчинність компонентів, що визначає їх рухливість через ґрунтові горизонти або випадання в них.

Підсумовуючи, треба наголосити, що мікробні угруповання можна вважати архітекторами ґрунтів [101], і багато екосистемних послуг, які пов'язані з наземними екосистемами, включно з розвитком рослин, захистом прісної води або секвестрацією C, тісно пов'язані з діяльністю мікроорганізмів та їхніми функціональними властивостями [121]. І навпаки, ґрунтова матриця, а також хімічні та фізичні властивості ґрунтів, такі як якість і кількість органічної речовини ґрунту, рН та окисно-відновні умови, мають виражений вплив на динаміку структури та функціонування мікробного угруповання у ґрунтах [87]. Цей тісний взаємозв'язок між абіотичними умовами та біотою ґрунту є одним із найцікавіших питань у науках про Землю, що має величезні наслідки як для навколишнього середовища, так і для здоров'я людини [131]. Завдяки складним взаємодіям не дивно, що формування ґрунтів з високим рівнем родючості є результатом більш ніж сотень років «еволюції» ґрунту [62].

Треба підкреслити, що формування ґрунту не можна розглядати як щось усталене після досягнення певних характеристик родючості. Ґрунтоутворення — це множинно організований еволюційний процес, який охоплює різноманітні біологічні процеси в локальному та глобальному біогеохімічному масштабі. Водночас еволюція ґрунтів значною мірою залежить від біорізноманіття наявної в них мікробіоти [20; 50].

Як вже зазначалося вище [26; 65; 70], у генезі ґрунту після етапу початкового формування виділяють проміжну фазу розвитку. Основна причина переходу до цієї фази ґрунтується на значному зростанні біологічної продуктивності наземних екосистем і обсягу

біологічного колообігу внаслідок значного розширення масштабів діяльності вищих рослин. Унаслідок біологічного поглинання й трансформації речовини в організмах елементи повертаються до ґрунту у складі якісно нових сполук, яких ніколи не було в початковій породі, і які за своїми властивостями (перш за все за розчинністю) стають доступними для рослин, що створює основу для розширення об'єму біологічного колообігу на цій стадії.

На цьому етапі ґрунтоутворення формується певний запас лабільних речовин, т. зв. резервний фонд. Уміст доступних для організмів елементів у цьому фонді в декілька разів перевищує можливий одночасний їх уміст у всій наявній біоті. Уміст елементів у біоті називається обмінним фондом. Наймасштабнішим результатом біологічної трансформації є накопичення сполук азоту в ґрунтах та формування фонду органічних речовин гумусової природи. Унаслідок трансформації ґрунтових мінералів і залучення до біологічного колообігу катіонів різних металів, а також азоту, в ґрунтах формується склад обмінно-сорбованих катіонів калію, кальцію, амонію, марганцю, магнію й інших необхідних для рослин макро- і мікроелементів. Сукупність процесів, які відбуваються на цій стадії, веде до суттєвого перетворення фізичного стану, будови твердої фази, виникнення певних агрегатів, появи специфічних новоутворень та ін. На цій стадії ґрунтові мікропроцеси, досягши певного кількісного рівня й упорядкованості в просторі й часі, з'єднуються і взаємодіючи між собою, утворюють якісно нові процеси, які формують специфічні ознаки ґрунту.

Прикінцевою стадією формування (звичайно ж, порівняно прикінцевою, зважаючи на безперервність еволюційного розвитку) є зрілий ґрунт. Для цього етапу характерним є біологічний колообіг, кожен цикл якого приблизно повторює попередній, до того ж до колообігу залучаються сполуки й елементи, які вже пройшли через ці цикли. На цій стадії залучення нових елементів із мінералів ґрунтоутворювальної породи до колообігу відбувається в обмежених масштабах. Основні властивості ґрунтів можуть бути порівняно стабільними у часі, але повної замкнутості біологічних циклів не існує. На цій стадії рівноважного функціонування

ґрунтів реалізуються всі групи процесів (мікро-, мезо- й макропроцеси, біологічні й абіотичні й т. п.). Як і на попередній стадії, усі процеси узгоджені в просторі й часі й складають у сукупності біогеохімічний колообіг. Для цієї стадії характерним є формування властивостей сучасних природних екосистем і їхньої найважливішої функції — родючості [6].

З екологічної точки зору сформовані ґрунти можна розглядати як такі, що складаються з низки біологічно відповідних сфер впливу, які визначають більшу частину їх просторової та часової неоднорідності. Приклади цих сфер охоплюють детритосферу, дрилосферу, поросферу, агрегатосферу та ризосферу. Попри те, що вони не виключають одна одну, кожна сфера має досить відмінні властивості, які регулюють взаємодію між організмами та біогеохімічні процеси, які вони здійснюють [17].

Детритосфера відповідає зоні розпізнаного рослинного і тваринного детриту, що піддається розкладанню. Органічні рештки є джерелом вуглецю й енергії для гетеротрофних бактерій та мікроміцетів. За здійснення процесів розкладання мікробна біомаса отримує (імобілізує) і вивільняє (мінералізує) поживні речовини [111]. Без цієї життєво важливої діяльності мертва рослинна маса або детрит накопичувалися б і обмежували доступні поживні речовини для рослин. Розкладання мортмаси є ключовим процесом, який підтримує численні функції екосистеми, серед яких: колообіг вуглецю; формування та стабілізація структури ґрунту; надходження поживних речовин (особливо сполук азоту, фосфору і сірки); баланс парникових газів і якісний склад атмосфери; деградація токсичних речовин; придушення хвороб і захист рослин; колообіг води (в частині регулювання обсягів дренажу і стоку та якості води) [119]. До того ж вважається, що мікробна біомаса внаслідок безперервності її росту і відмирання є транзитно-метаболічним пулом органічної речовини ґрунту. Всі сполуки, які містилися в рослинних рештках, перебувають у трансформованій мікроорганізмами формі [1]. Важливість ґрунтових мікроорганізмів для функціонування ґрунту та їхньої активності в процесах розкладання мортмаси вдало визначена відомими словами Д. Дженкінсона [66]: «вушко голки, через

яке має пройти вся органічна речовина, розщеплюючись до простих неорганічних компонентів, які рослини можуть використовувати знову».

Зону впливу дощових черв'яків, включено з підстилкою та об'ємом ґрунту, що спускається вздовж стінок нори, називають «дрилосферою» [60]. Ця зона займає значні об'єми у ґрунтах, особливо природних фітоценозів. Ґрунти у межах дрилосфери збагачені азотом, фосфором, полісахаридами і гуміфікованою органічною речовиною, як порівняти з навколишнім ґрунтом. Вони також містять високий відсоток усіх ґрунтових N_2 -фіксувальних і денітрифікувальних бактерій [128], що свідчить про високу біологічну активність у межах сфери. Природа цих впливів відрізняється між видами дощових черв'яків відповідно до їх екологічної класифікації. Shaw and Pawluk [110] відзначають, що за рахунок функціонування дощових черв'яків і мікроорганізмів у дрилосфері збагачуються і гомогенізуються верхні горизонти ґрунту. Очевидно, що ці взаємодії можуть сильно впливати на гетерогенність організмів і процесів у ґрунтах.

Важливим чинником функціонування ґрунту є оптимізація формування агрегатів. Структуру ґрунту можна визначити як розташування твердих тіл і пустот у ґрунтах, що охоплюють діапазон розмірів від нанометрів до сантиметрів [91]. Вплив ґрунтової біоти охоплює повний діапазон розмірів, впливаючи на розподіл пор за розміром через розвиток біопор та формування й руйнування ґрунтових агрегатів. Це середовище, яке називається «поросфера» [130], зайняте організмами, які варіюються від бактерій до грибів. Велика за об'ємом і масою біота ґрунту, така як коріння рослин, дощові черв'яки та представники макрофауни, утворюють гладкі макропори циліндричної форми. Ці біопори поширюються на значні відстані в ґрунті та змінюють його структуру.

Ґрунтові організми мають багато різноманітних впливів на агрегацію, що може впливати на фізичні, хімічні та біологічні властивості ґрунтів [84]. Агрегати складаються з низки компонентів, починаючи від мікроструктури глини та дрібнодисперсної органічної речовини до мікроагрегатів (50–250 мкм), що складаються з цих первинних

частинок, та макроагрегатів (діаметром > 250 мкм), які в свою чергу складаються з мікроагрегатів [92]. Агрегатосфера охоплює всі ці складові та визначає комплекс обмежень для обміну біоти, розчинених речовин і газів, властивості яких залежать від масштабу, в якому вона розглядається. Внесок ґрунтових мікроорганізмів в агрегацію є найбільш очевидним у ґрунтах із низьким вмістом глини та низькою здатністю до усадки-набухання, де абіотичні ефекти циклів волога-посуха та заморожування-відтавання зменшені [91].

Мікроорганізми є основними агентами стабілізації агрегатів. І гриби, і бактерії сприяють стабілізації ґрунтових агрегатів шляхом продукування позаклітинних полісахаридів і утворення деградованих ароматичних гумінових матеріалів, які формують комплекси глини – полівалентний метал – органічна речовина. Глинисті частинки адсорбують бактерії або за високої дисперсності коагулюють їх із колоїдних розчинів. Агрегати скріплюються і армуються міцелієм мікроміцетів, який обплітає частинки ззовні. Вплив бактерій і грибів на стабілізацію агрегатів значно варіюється серед видів і значною мірою залежить від природи доступних субстратів [8] та від продуктів ризодепозицій [102].

Зона первинного впливу коренів називається ризосферою. Це середовище, що змінюється в часі та просторі, де продукти ризодепозиції стимулюють мікробну активність і розвиток популяції, тим самим змінюючи баланс між мінералізацією азоту та іммобілізацією [32; 34].

Частка загальної рослинної продукції, розміщеної під землею, та архітектура кореневої системи (довжина кореня, частота розгалуження та розвиток мікоризи) значною мірою залежать від розподілу та доступності поживних речовин у ґрунтах [49]. Зростання кількості дрібних коренів і більший розподіл рослинного C зазвичай відбуваються, коли вміст поживних речовин є низьким або вони розподілені нерівномірно.

Завдяки своїй значній різноманітності, великій чисельності та довгій еволюційній історії мікроорганізми зробили великий внесок у багату та складну взаємодію між ґрунтовими організмами і рослинами [13; 15]. Ці

взаємодії варіюються від дуже специфічних симбіозів до дифузного мутуалізму. Мікоризний симбіоз є одним із найвідоміших прикладів взаємодії рослин і мікробів і відіграє ключову роль у регулюванні продуктивності рослин і колообігу поживних речовин [14; 15; 22].

Сьогодні мікроорганізмам приділяється все більша увага, оскільки вже не викликає

сумніву той факт, що родючість ґрунтів залежить не тільки від їхнього хімічного складу, а й від якісного й кількісного складу угруповань мікроорганізмів, що їх населяють. Підтримка життєздатних, різноманітних популяцій і оптимально функціональних мікробних угруповань у ґрунті має важливе значення для сталого сільського господарства [17; 20].

Отримано 16.04.2024

<https://doi.org/10.35868/1997-3004.39.3-21>

UDC 579:631.452:631.427

THE ROLE OF MICROORGANISMS IN THE PRIMARY PROCESSES OF FORMATION OF SOIL FERTILITY

V. V. Volkohon

Institute of Agricultural Microbiology and Agroindustrial Manufacture, NAAS, Chernihiv
e-mail: volkohon@ukr.net

Objective. Analysis of literature on the role of microorganisms in soil paedogenesis. **Methods.** Analysis. Synthesis. Generalisation. **Results.** The significance of microorganisms in the processes of rock weathering, biogeochemical cycles of chemical elements, emergence of oxygenic photosynthesis, accumulation of primary organic matter and creation of conditions for the development of vascular plants has been justified. It is emphasized that the trophic base on the surface of rocks is created by the first colonizers, such as cyanobacteria, green algae, lichens, mosses and fungi, which often conglomerate and form a biological crust. At the same time, most crust-forming organisms are capable of photosynthesis and/or nitrogen fixation, and thus increase the content of C and N in the substrates. It is biological crusts that pave the way for vascular plants since on the one hand they contribute to the formation of organic matter in the substrate, providing conditions for the initial stages of soil fertility formation, and on the other hand they create favourable microenvironments for plant growth. In addition to biological crusts, the high efficiency of the primary biological destruction of rocks is measured by chemolithotrophic processes carried out by nitric and sulphuric acid-producing bacteria. Also, according to modern concepts, along with autotrophs, heterotrophic microorganisms capable of withstanding extreme conditions have a significant influence on the primary weathering of rocks, which is reflected in the concepts of subaerial biofilms. It is justified that the appearance of vascular plants in interaction with microorganisms accelerates the processes of soil formation. Consideration of the initial role, accumulation, successional sequence of microbial groups and their close relationships with biological crusts and vascular plants is critical to understand soil development. The peculiarities of providing the original soil-forming substrates with carbon, nitrogen, phosphorus and sulphur, necessary for the formation of organic matter, have been considered. **Conclusion.** Soil formation is a multi-organized evolutionary process that includes various biological processes on local and global biogeochemical scales. The role of microorganisms is extremely important.

Key words: biological weathering, soil paedogenesis, biological crusts, subaerial biofilms, soil formation.

REFERENCES

1. Bedernichek, T., & Hamkalo, Z. (2014). *Labil'na organichna rehovyna gruntu: teoriya, metodologiya, indikatorna rol* [Labile organic matter of the soil: theory, methodology, indicator role]. Kyiv: Kondor [in Ukrainian].
2. Vernadskiy, V. I. (1967). *Biosfera* [Biosphere]. Moskow: Mysl [in Russian].
3. Dokuchaev, V. V. (1948). *K voprosu ob otkrytii pri russkikh universitetakh kafedr pochvovedeniya i ucheniye o mikroorganizmakh. Izbrannyye sochineniya* [On the issue of opening departments of soil science and the study of microorganisms at Russian universities. Selected works]. Moscow: State. edition. agricultural literature [in Russian].
4. Isachenko, V. (1936). Korroziya betona [Corrosion of concrete]. *Doklady. Akad. Nauk SSSR — Reports of Academician Sciences of the USSR*, 288–289 [in Russian].
5. Kanivets', V. I. (2001). *Zhyttya gruntu* [The life of the soil]. Kyiv: Ahrarna nauka [in Ukrainian].
6. Lozovits'kyi, P. S. (2013). *Gruntoznavstvo* [Pedology]. Kyiv — Zhytomyr: Ruta [in Ukrainian].
7. Abed, R. M. M., Kharusi, S. A., Schramm, A., & Robinson, M. D. (2010). Bacterial diversity, pigments and nitrogen fixation of biological desert crusts from the Sultanate of Oman. *FEMS Microbiol Ecol.*, 72, 418–428. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00854.x>
8. Aspiras, R. B., Allen, O. N., Harris, R. F., & Chester, G. (1971). The role of microorganisms in the stabilization of soil aggregates. *Soil. Biol Biochem*, 3, 347–353.
9. Bachmann, E. Die Beziehung der Kalkflechten zu ihrem Substrat. *Ber Dtsch Bot Ges.* 1890. 8. 141–145. (quote by Gorbushina, A. A., Krumbein, W. E. (2005). *Role of Microorganisms in Wear Down of Rocks and Minerals. Soil Biology, Vol. 3. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions. Buscot, F., Varma, A. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.* 59–80.)
10. Bachmann, E. Ein kalkloser Pilz. *Ber Dtsch Bot Ges.* 1916. 34. 528–539. (quote by Gorbushina, A. A., Krumbein, W. E. (2005). *Role of Microorganisms in Wear Down of Rocks and Minerals. Soil Biology, Vol. 3. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions. Buscot, F., Varma, A. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.* 59–80.)
11. Bajerski, F., & Wagner, D. (2013). Bacterial succession in Antarctic soils of two glacier forefields on Larsemann Hills, East Antarctica. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 85, 128–142. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12105>
12. Bardgett, R. D., & Walker, L. R. (2004). Impact of coloniser plant species on the development of decomposer microbial communities following deglaciation. *Soil Biol. Biochem.*, 36, 555–559. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.11.002>
13. Barea, J. M. (2000). Rhizosphere and mycorrhiza of field crops. In Touant A. (Ed.). *Biological resource management: connecting science and policy*. OECD, INRA Editions and Springer, Berlin Heidelberg, New York. 110–125. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04033-1_7
14. Barea, J. M., Andrade, G., Bianciotto, V., Dowling, D., Lohrke, S., Bonfante, P. ... Azcon-Aguilar, C. (1998). Impact on arbuscular mycorrhiza formation of Pseudomonas strains used as inoculants for the biocontrol of soil-borne plant fungal pathogens. *Appl Environ Microbiol.*, 64, 2304–2307. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.6.2304-2307.1998>
15. Barea, J. M., Toro, M., Orozco, M. O., Campos, E., & Azcon, R. (2002). The application of isotopic (32P and 15N) dilution techniques to evaluate the interactive effect of phosphate solubilizing rhizobacteria, mycorrhizal fungi and Rhizobium to improve the agronomic efficiency of rock phosphate for legume crops. *Nutri Cycl Agroecosyst.*, 65, 35–42. <https://doi.org/10.1023/A:1020589732436>
16. Baumert, V. L., Vasilyeva, N. A., Vladimirov, A. A., Meier, I. C., Kögel-Knabner, I., & Mueller, C. W. (2018). Root exudates induce soil macroaggregation facilitated by fungi in subsoil. *Front. Environ. Sci.*, 6, 140 <https://doi.org/10.3389/fenvs.2018.00140>
17. Beare, M. H., Coleman, D. C., Crossley Jr, D. A., Hendrix, P. F., & Odum, E. P. (1995). A hierarchical approach to evaluating the significance of soil biodiversity to biogeochemical cycling. *Plant Soil.*, 170, 5–22. <https://doi.org/10.1007/BF02183051>
18. Belnap, J., Budel, B., & Lange, O. L. (2001). Biological Soil Crusts: Characteristics and Distribution. In J. Belnap, O. L. Lange (Eds.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer, Berlin, Heidelberg, 3–30. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_1
19. Belnap, J., Prasse, R., & Harper, K. T. (2001). Influence of biological soil crusts on soil environments and vascular plants. In J. Belnap, O. L. Lange (Eds.). *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Springer, Berlin, Heidelberg. 281–300. https://doi.org/10.1007/978-3-642-56475-8_21
20. Benizri, E., Dedourge, O., Dibattista-Leboeuf, C., Nguyen, C., Piutti, S., & Guckert A. (2002). Effect of maize rhizodeposits on soil microbial community structure. *Appl Soil Ecol.*, 21, 261–265. [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(02\)00094-X](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(02)00094-X)
21. Bernasconi, S. M., Bauder, A., Bourdon, B., Brunner I., Bünemann E., Chris, I. ... Zumsteg, A. (2011). Chemical and biological gradients along the Damma Glacier soil Chronosequence, Switzerland. *Vadoze Zone J.*, 10 (3), 867–883. <https://doi.org/10.2136/vzj2010.0129>

22. Berreck, M., & Haselwandter, K. (2001). Effect of the arbuscular mycorrhizal symbiosis upon uptake of caesium and other cations by plants. *Mycorrhiza*, 10 (6), 275–280. <https://doi.org/10.1007/s005720000089>
23. Billings, W. D. (1987). Constraints to Plant Growth, Reproduction, and Establishment in Arctic Environments. *Arctic Alpine Res.*, 19 (4), 357–365. <https://doi.org/10.2307/1551400>
24. Binder, C. R., de Baan, L., & Wittmer, D. (2009). Phosphor flusse der Schweiz, Bundesamt für Umwelt (BAFU). 28. 1–163.
25. Borin, S., Ventura, S., Tambone, F., Mapelli F., Schubotz, F., Brusetti L. ... Daffonchio, D. (2010). Rock weathering creates oases of life in a High Arctic desert. *Environ. Microbiol.*, 12 (2), 293–303. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02059.x>
26. Brankatschk, R., Töwe, S., Kleineidam, K., Schloter, M., & Zeyer, J. (2011). Abundances and potential activities of nitrogen cycling microbial communities along a chronosequence of a glacier forefield. *ISME J.*, 5, 1025–1037. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.184>
27. Briones, A. M., Okabe, S., Umehiya, Y., Ramsing, N.-B., Reichardt, W., & Okuyama, H. (2003). Ammonia-oxidizing bacteria on root biofilms and their possible contribution to N use efficiency of different rice cultivars. *Plant Soil.*, 250, 335–348. <https://doi.org/10.1023/A:1022897621223>
28. Budel, B., Weber, B., Kuhl, M., Pfanz, H., Sultemeyer, D., & Wessels, D. (2004). Reshaping of sandstone surfaces by cryptoendolithic cyanobacteria: bioalkalization causes chemical weathering in arid landscapes. *Geobiology*, 2, 261–268.
29. Butler, J. L., Williams, M. A., Bottomley, P. J., & Myrold, D. D. (2003). Microbial community dynamics associated with rhizosphere carbon flow. *Appl. Environ. Microbiol.*, 69, 6793–6800. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.11.6793-6800.2003>
30. Calvaruso, C., Mareschal, L., Turpault, M.-P., & Leclerc, E. (2009). Rapid clay weathering in the rhizosphere of Norway spruce and oak in an acid forest ecosystem. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 73, 331–338. <https://doi.org/10.2136/sssaj2007.0400>
31. Chalot, M., Javelle, A., Blaudez, D., Lambillote, R., Cooke, R., Sentenac, H. ... Botton, B. (2002). An uptake on nutrient transport processes in ectomycorrhizas. *Plant Soil.*, 244, 165–175. <https://doi.org/10.1023/A:1020240709543>
32. Clarholm, M. (1985). Possible roles of roots, bacteria, protozoa and fungi in supplying nitrogen to plants. In A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read, M. B. Usher (Eds.). *Ecological interactions in soil*. Blackwell, Oxford. 297–317.
33. Cocking, E. C. (2003). Endophytic colonization of plant roots by nitrogen fixing bacteria. *Plant Soil*, 252, 169–175. <https://doi.org/10.1023/A:1024106605806>
34. Coleman, D. C., Crossley, D. A., Beare, M. H., & Hendrix, P. F. (1988). Interactions of organisms at root/soil and litter/soil interfaces in terrestrial ecosystems. *Agric Ecosyst Environ.*, 24, 117–134. [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(88\)90060-6](https://doi.org/10.1016/0167-8809(88)90060-6)
35. Crews, T. E., Kurina, L. M., & Vitousek, P. M. (2001). Organic matter and nitrogen accumulation and nitrogen fixation during early ecosystem development in Hawaii. *Biogeochemistry*, 52, 259–279. <https://doi.org/10.1023/A:1006441726650>
36. Deiglmayr, K., Philippot, L., Tscherko, D., & Kandeler, E. (2006). Microbial succession of nitrate-reducing bacteria in the rhizosphere of *Poa alpina* across a glacier foreland in the Central Alps. *Environ. Microbiol.*, 8, 1600–1612. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01051.x>
37. Dickson, L. G. (2000). Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a polar desert ecosystem, Devon Island, NWT, Canada. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 32, 40–45. <https://doi.org/10.1080/15230430.2000.12003337>
38. Dietler, G., & Zhang, Y. C. (1992). Fractal aspects of the Swiss landscape. *Physica A.*, 191, 213–219. [https://doi.org/10.1016/0378-4371\(92\)90530-4](https://doi.org/10.1016/0378-4371(92)90530-4)
39. Dornieden, T., Gorbushina, A. A., & Krumbein, W. E. (1997). Änderungen der physikalischen Eigenschaften von Marmor durch Pilzbewuchs. *Int J Restor Build Monu.*, 3, 441–456.
40. Duc, L., Noll, M., Meier, B., Burgmann, H., & Zeyer, J. (2009). High diversity of diazotrophs in the forefield of a receding alpine glacier. *Microb. Ecol.*, 57, 179–190. <https://doi.org/10.1007/s00248-008-9408-5>
41. Dumig, A., Hausler, W., Steffens, M., & Kogel-Knabner, I. (2012). Clay fractions from a soil chronosequence after glacier retreat reveal the initial evolution of organo-mineral associations. *Geochim. Cosmochim. Acta.*, 85, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2012.01.046>
42. Dumig, A., Smittenberg, R., & Kogel-Knabner, I. (2011). Concurrent evolution of organic and mineral components during initial soil development after retreat of the Damma glacier, Switzerland. *Geoderma*, 163, 83–94. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.04.006>
43. Edwards, I. P., Burgmann, H., Miniaci, C., & Zeyer, J. (2006). Variation in microbial community composition and culturability in the rhizosphere of *Leucanthemopsis alpina* (L.) heywood and adjacent bare soil along an alpine chronosequence. *Microb. Ecol.*, 52 (4), 679–692. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9097-x>
44. Egli, M., Wernli, M., Burga, C., Kneisel, C., Mavris, C., Valboa, G. ... Haerberli, W. (2011). Fast but spatially scattered smectite-formation in the proglacial area Morteratsch: An evaluation using GIS.

Geoderma, 164, 11–21. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2011.05.001>

45. Elbert, W., Weber, B., Burrows, S., Steinkamp, J., Büdel, B., Andreae, M. O., & Pöschl U. (2012). Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. *Nat. Geosci.*, 5, 459–462. <https://doi.org/10.1038/ngeo1486>

46. Erktan, A., Cécillon, L., Graf, F., Roumet, C., Legout, C., & Rey, F. (2016). Increase in soil aggregate stability along a Mediterranean successional gradient in severely eroded gully bed ecosystems: combined effects of soil, root traits and plant community characteristics. *Plant Soil*, 398, 121–137. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2647-6>

47. Esperschütz, J., Perez-de-Mora, A., Schreiner, K., Welzl, G., Buegger, F., Zeyer, J. ... Schlotter, M. (2011). Microbial food web dynamics along a soil chronosequence of a glacier forefield, *Bio-geosciences*, 8, 3283–3294. <https://doi.org/10.5194/bg-8-3283-2011>

48. Etienne, S., & Dupont, J. (2002). Fungal weathering of basaltic rocks in a cold oceanic environment (Iceland): comparison between experimental and field observations. *Earth Surface Proc Landforms*, 27, 737–748. <https://doi.org/10.1002/esp.349>

49. Fitter, A. H. (1985). Functional significance of root morphology and root system architecture. In A. H. Fitter, D. Atkinson, D. J. Read, M. B. Usher (Eds.). *Ecological interactions in soil*. Blackwell, Oxford.

50. Franklin, J. F. (1993). Preserving biodiversity: species, ecosystems, or landscapes? *Ecol Appl.*, 3, 200–205.

51. Frey, B., Rieder, S. R., Brunner, I., Plotze, M., Koetzsch, S., Lapanje, A. ... Furrer, G. (2010). Weathering-associated bacteria from the Damma glacier forefield: physiological capabilities and impact on granite dissolution. *Appl. Environ. Microbiol.*, 76, 4788–4796. <https://doi.org/10.1128/AEM.00657-10>

52. Gehrman, C., Krumbein, W. E., & Petersen, K. (1988). Lichen weathering activities on mineral and rock surfaces. *Stud Geobotan*, 8, 33–45. <http://hdl.handle.net/10077/15127>

53. Giri, B., Giang, P. H., Kumari, R., Prasad, R., & Varma, A. (2005). Microbial Diversity in Soils. *Soil Biology, Vol. 3. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Buscot, F., Varma, A. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 19–55. https://doi.org/10.1007/3-540-26609-7_2

54. Gonzalez-del Valle, M., Dorransoro, C., Irastorza, A., Duenas, M., Velasco, S., Ibarburu, I., & Saiz-Jimenez, C. (2003). Microbial communities in black crusts. In C. Saiz-Jimenez (Ed). *Molecular biology and cultural heritage*. Balkema, Lisse. 219–223.

55. Goransson, H., Olde Venterink, H., & Bath, E. (2011). Soil bacterial growth and nutrient

limitation along a chronosequence from a glacier forefield. *Soil Biol. Biochem.*, 43, 1333–1340. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.03.006>

56. Gorbushina, A. A., Diakumaku, E., Muller, L., & Krumbein, W. E. (2003). Biocide treatment of rock and mural paintings. Problems of application, molecular techniques of control and environmental hazards. In C. Saiz-Jimenez (Ed.). *Molecular biology and cultural heritage*. Swets and Zeitlinger, Lisse. 61–72.

57. Gorbushina, A. A., & Krumbein, W. E. (2000). Subaerial Microbial Mats and Their Effects on Soil and Rock. In R. E. Riding, S. M. Awramik (Eds.) *Microbial Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg. 161–170. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04036-2_18

58. Gorbushina, A. A., & Krumbein, W. E. (2005). Role of Microorganisms in Wear Down of Rocks and Minerals. *Soil Biology, Vol. 3. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Buscot, F., Varma, A. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 59–80. https://doi.org/10.1007/3-540-26609-7_3

59. Hansen, J. P., & Skjeltorp, A. T. (1988). Fractal pore space and rock permeability implications. *Physical Rev B.*, 38, 2635–2638. <https://doi.org/10.1103/PhysRevB.38.2635>

60. Hamilton, W. E., & Dindal, D. L. (1983). The vermisphere concept: earthworm activity and sewage sludge. *Biocycle*, 24, 54–55.

61. Harper, K. T., & Belnap, J. (2001). The influence of biological soil crusts on mineral uptake by associated vascular plants. *J. Arid Environ.*, 47, 347–357. <https://doi.org/10.1006/jare.2000.0713>

62. Harrison, R. B., & Strahm, B. (2008). Soil Formation. *Encyclopedia of Ecology*, 3291–3295. <https://doi.org/10.1016/B978-008045405-4.00297-4>

63. Hartmann, A., Rothballer, M., & Schmid, M. (2008). Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant Soil.*, 312 (1), 7–14. <https://www.jstor.org/stable/24124116>

64. Hodkinson, I. D., Coulson, S. J., & Webb, N. R. (2003). Community assembly along proglacial chronosequences in the High Arctic: vegetation and soil development in north-west Svalbard. *J Ecol.*, 91, 651–663. <http://www.jstor.org/stable/3599578>

65. Jackson, C. R. (2003). Changes in community properties during microbial succession. *Oikos*, 101, 444–448. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12254.x>

66. Jenkinson, D. S. (1977). The soil microbial biomass. *New Zealand Soil News*, 25, 213–218.

67. Johnson, S. L., Neuer, S., & Garcia-Pichel, F. (2007). Export of nitrogenous compounds due to incomplete cycling within biological soil crusts of arid lands. *Environ. Microbiol.*, 9, 680–689. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01187.x>

68. Jorgensen, B. B. (1982). Ecology of the bacteria of the sulfur cycle with special reference to anoxic-oxic interface environments. *Philos Trans R Soc Lond.*, 298, 543–561. <https://doi.org/10.1098/rstb.1982.0096>
69. Jorgensen, B. B. (1994). Sulfate reduction and thiosulfate transformations in a cyanobacterial mat during a diel oxygen cycle. *FEMS Microbiol Ecol.*, 13 (4), 303–312. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.1994.tb00077.x>
70. Kandeler, E., Deiglmayr, K., Tscherko, D., Bru, D., & Philippot, L. (2006). Abundance of narG, nirS, nirK, and nosZ genes of denitrifying bacteria during primary successions of a glacier foreland. *Appl Environ Microb.*, 72, 5957–5962. <https://doi.org/10.1128/AEM.00439-06>
71. Kastovska, K., Stibal, M., Sabacka, M., Cerna, B., Santruckova, H., & Elster, J. (2007). Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA. *Polar Biol.*, 30, 277–287. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0181-y>
72. Knelman, J. E., Legg, T. M., O'Neill, S. P., Washenberger, C. L., Gonz'alez, A., Cleveland, C. C., & Nemergut, D. R. (2012). Bacterial community structure and function change in association with colonizer plants during early primary succession in a glacier forefield. *Soil Biol. Biochem.*, 46, 172–180. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2011.12.001>
73. Kohls, S. J., van Kessel, C., Baker, D. D., Grigal, D. F., & Lawrence, D. B. (1994). Assessment of N₂ fixation and n cycling by Dryas along a chronosequence within the forelands of the Athabasca glacier, Canada. *Soil Biol Biochem.*, 26 (5), 623–632. [https://doi.org/10.1016/0038-0717\(94\)90251-8](https://doi.org/10.1016/0038-0717(94)90251-8)
74. Korner, C. (2004). Mountain biodiversity, its causes and function. *Ambio*, 13, 11–17. <https://doi.org/10.1007/0044-7447-33.sp13.11>
75. Kowalchuk, G. A., & Stephen, J. R. (2001). Ammonia-oxidizing bacteria: A model for molecular microbial ecology. *Annu. Rev. Microbiol.*, 55, 485–529. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.485>
76. Krohn, C. E. (1988). Fractal measurements of sandstones, shales, and carbonates. *J Geophys Res.*, 93 (B4), 3297–3305. <https://doi.org/10.1029/JB093iB04p03297>
77. Krumbein, W. E. (1969). Über den Einfluß der Mikroflora auf die exogene Dynamik (Verwitterung und Krustenbildung). *Geol Rundsch*, 58, 333–363.
78. Krumbein, W. E., & Gorbushina, A. A. (1996). Organic pollution and rock decay. In R. Pancella (Ed.) *Preservation and restoration of cultural heritage. Proceedings of the 1995 LPC Congress*. EPFL, Lausanne. 277–284.
79. Krumbein, W. E., Paterson, D. M., & Zavarzin, G. A. (Eds.). (2003). Fossil and recent biofilms, a natural history of life on earth. Kluwer, Dordrecht. 495. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0193-8>
80. Krumbein, W. E., & Swart, P. (1983). The microbial carbon cycle. In W. E. Krumbein (Ed.) *Microbial geochemistry*. Blackwell, Oxford. 5–62.
81. Lapanje, A., Wimmersberger, C., Furrer, G., Brunner, I., & Frey, B. (2012). Pattern of elemental release during the granite dissolution can be changed by aerobic heterotrophic bacterial strains isolated from Damma Glacier (central Alps) deglaciated granite sand. *Microb. Ecol.*, 63, 865–882. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9976-7>
82. Lavelle, P., Barois, I., Martin, A., Zaidi, Z., & Schaefer, R. (1989). Management of earthworm populations in agro-ecosystems: a possible way to maintain soil quality? In M. Clarholm, I. Bergstrom (Eds.). *Ecology of arable land*. Kluwer, Dordrecht. <https://api.semanticscholar.org/CorpusID:127590161>
83. Lazzaro, A., Abegg, C., & Zeyer, J. (2009). Bacterial community structure of glacier forefields on siliceous and calcareous bedrock. *Eur J Soil Sci.*, 60, 860–870. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2009.01182.x>
84. Lee, K. E., & Foster, R. C. (1991). Soil fauna and soil structure. *Aust J Soil Res.*, 29, 745–775. <https://doi.org/10.1071/SR9910745>
85. Li, Y., Liu, X., Yin, Z., Chen, H., Cai, X., & Xie, Y. (2021). Changes in soil microbial communities from exposed rocks to arboreal rhizosphere during vegetation succession in a karst mountainous ecosystem. *J. Plant Interact.*, 16, 550–563. <https://doi.org/10.1080/17429145.2021.2002955>
86. Liu, Y., Lu, M., Zhang, X., Sun, Q., Liu, R., & Lian, B. (2019). Shift of the microbial communities from exposed sandstone rocks to forest soils during pedogenesis. *Int. Biodeterior. Biodegrad.*, 140, 21–28. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2019.03.006>
87. Lombard, N., Prestat, E., van Elsas, J. D., & Simonet, P. (2011). Soil-specific limitations for access and analysis of soil microbial communities by metagenomics. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 78, 31–49. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01140.x>
88. Miniaci, C., Bunge, M., Duc, L., Edwards, I., Burgmann, H., & Zeyer, J. (2007). Effects of pioneering plants on microbial structures and functions in a glacier forefield. *Biol. Fert. Soils.*, 44, 289–297. <https://doi.org/10.1007/s00374-007-0203-0>
89. Nemergut, D. R., Anderson, S. P., Cleveland, C. C., Martin, A. P., Miller, A. E., Seimon, A., & Schmidt, S. K. (2007). Microbial community succession in an unvegetated, recently deglaciated soil. *Microb. Ecol.*, 53, 110–122. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9144-7>
90. Nyiri, A., Gauss, M., & Klein, H. (2010). Transboundary data by main pollutants (S, N, O₃) and PM. *Country reports*. MSC-W Data Note 1/2010. ISSN 1890-0003.

91. Oades, J. M. (1993). The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma*, 56, 377–400. [https://doi.org/10.1016/0016-7061\(93\)90123-3](https://doi.org/10.1016/0016-7061(93)90123-3)
92. Oades, J. M., & Waters, A. G. (1991). Aggregate hierarchy in soils. *Aust J Soil Res.*, 29, 815–828. <http://dx.doi.org/10.1071/SR9910815>
93. Paine, S. G., Lingood, F. V., Schimmer, F., & Thrupp, T. C. (1933). The relation of micro-organisms to the decay of building stones. *Philos Trans R Soc B*. 222. 97–127. (*Item MS 50/4/29 — The relation of micro-organisms to the decay of stone*, by S. G. Paine, F. V. Lingood, Freda Schimmer and T. C. Thrupp. Reprinted from *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, vol. 222)
94. Paterson, E., & Sim, A. (2000). Effect of nitrogen supply and defoliation on loss of organic compounds from roots of *Festuca rubra*. *J. Exp. Bot.*, 51, 1449–1457. <https://doi.org/10.1093/jxb/51.349.1449>
95. Patyka, N. V., & Kaminsky, V. F. (2014). Agrobiology of Rhizosphere. *Agricultural Science and Practice*, 1 (3), 69–73. <https://doi.org/10.15407/agrispl.03.069>
96. Paul, E. A., & Clark, F. (1996). Soil Microbiology and Biochemistry. 2nd Edition. Paul, E. A. (Ed.). Academic Press, New York.
97. Perry, R. S. (1979). Chemistry and structure of desert varnish. Ms. Sc. Thesis, Univ Washington, Seattle.
98. Pointing, S. B., & Belnap, J. (2012). Microbial colonization and controls in dryland systems. *Nat. Rev. Microbiol.*, 10, 551–562. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2831>
99. Prescott, L. M., Harley, J. P., & Klein, D. A. (1996). The diversity of the microbial world. In L. M. Prescott, J. P. Harley, D. A. Klein (Eds.). *Microbiology*. WCB Publishers, Dubuque, Iowa.
100. Ragot, S., Zeyer, J., Zehnder, L., Reusser, E., Brandl, H., & Lazzaro, A. (2013). Bacterial community structures of an alpine apatite deposit. *Geoderma*, 202–203, 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.03.006>
101. Rajendhran, J., & Gunasekaran, P. (2008). Strategies for accessing soil metagenome for desired applications. *Biotechnol. Adv.*, 26, 576–590. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2008.08.002>
102. Reid, J. B., & Goss, J. M. (1981). Effects of living roots of different plant species on the aggregate stability of two arable soils. *J Soil Sci.*, 52, 521–541. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.1981.tb01727.x>
103. Reynolds, R., Belnap, J., Reheis, M., Lamothe, P., & Luiszer, F. (2001). Aeolian dust in Colorado Plateau soils: Nutrient inputs and recent change in source. *P. Natl. Acad. Sci.*, 98, 7123–7127. <https://doi.org/10.1073/pnas.121094298>
104. Riveras-Muñoz, N., Seitz, S., Witzgall, K., Rodríguez, V., Kühn, P., Mueller, C. W. ... Scholten, T. (2022). Biocrust-linked changes in soil aggregate stability along a climatic gradient in the Chilean Coastal Range. *SOIL*, 8, 717–731, <https://doi.org/10.5194/soil-8-717-2022>
105. Rogers, S. L. & Burns, R. G. (1994). Changes in aggregate stability, nutrient status, indigenous microbial populations, and seedling emergence, following inoculation of soil. *Biol. Fert. Soils*, 18 (3), 209–215. <https://doi.org/10.1007/bf00647668>
106. Saiz-Jimenez, C. (1999). Biogeochemistry of weathering processes in monuments. *Geomicrobiol J.*, 16, 27–37. <https://doi.org/10.1080/014904599270721>
107. Sawstrom, C., Mumford, P., Marshall, W., Hodson, A., & Laybourn-Parry, J. (2007). Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA. *Polar Biol.*, 30, 277–287.
108. Schulz, S., Brankatschk, R., Dümig, A., Kögel-Knabner, I., Schloter, M., & Zeyer, J. (2013). The role of microorganisms at different stages of ecosystem development for soil formation. *Biogeosciences.*, 10, 3983–3996. <https://doi.org/10.5194/bg-10-3983-2013>
109. Seitz, S., Nebel, M., Goebes, P., Käppler, K., Schmidt, K., Shi, X. ... Scholten, T. (2017). Bryophyte-dominated biological soil crusts mitigate soil erosion in an early successional Chinese subtropical forest. *Biogeosciences*, 14, 5775–5788. <https://doi.org/10.5194/bg-14-5775-2017>
110. Shaw, C., Pawluk, S. (1986). The development of soil structure by *Octolasion tyrtaeum*, *Aporrectodea turgida* and *Lumbricus terrestris* in parent materials belonging to different textural classes. *Pedobiologia*, 29, 327–339.
111. Singh, R., Rani, A., Kumar, P., Shukla, G., & Kumar, A. (2017). Cellulolytic activity in microorganisms. *Bull. of Pure and Appl. Sc.*, 36 (1), 28–37. <https://doi.org/10.5958/2320-3196.2017.00004.0>
112. Singh, B. K., Millard, P., Whiteley, A. S., & Murrell, J. C. (2004). Unravelling rhizosphere-microbial interactions: opportunities and limitations. *Trends Microbiol.*, 12, 386–393. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2004.06.008>
113. Sigler, W. V., & Zeyer, J. (2002). Microbial diversity and activity along the forefields of two receding glaciers. *Microb. Ecol.*, 43, 397–407. <https://doi.org/10.1007/s00248-001-0045-5>
114. Smith, J. M., & Ogram, A. (2008). Genetic and functional variation in denitrifier populations along a short-term restoration chronosequence. *Appl Environ Microb.*, 74, 5615–5620. <https://doi.org/10.1128/AEM.00349-08>

115. Sollas, W. J. On the action of a lichen on a limestone. Report, British Association for the Advancement of Science. (1880). 586 p. (quote by Gorbushina, A. A., Krumbein, W. E. (2005). *Role of Microorganisms in Wear Down of Rocks and Minerals. Soil Biol. 3. Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions*. Buscot, F., Varma, A. (Eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. P. 59–80.)
116. Staley, J. T., Palmer, F. E., & Adams, J. B. (1982). Microcolonial fungi: common inhabitants on desert rocks? *Science*, 215, 1093–1095. <https://doi.org/10.1126/science.215.4536.1093>
117. Sterflinger, K. (2000). Fungi as geological agents. *Geomicrobiol J.*, 17(2), 97–124. <https://doi.org/10.1080/01490450050023791>
118. Stibal, M., Tranter, M., Benning, L. G., & Rehak, J. (2008). Microbial primary production on an Arctic glacier is insignificant in comparison with allochthonous organic carbon input. *Environ. Microbiol.*, 10, 2172–2178. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01620.x>
119. Stockdale, E. A., & Murphy, D. V. (2017). Managing Soil Microbial Biomass for Sustainable Agro-Ecosystems. In K. R. Tate (Ed.). *Microbial Biomass: A Paradigm Shift in Terrestrial Biogeochemistry*. London: World Scientific. 67–101. https://doi.org/10.1142/9781786341310_0003
120. Tamburini, F., Bernasconi, S. M., Angert, A., Weiner, T., & Frossard, E. (2010). A method for the analysis of the d18O of inorganic phosphate in soils extracted with HCl. *Eur. J. Soil Sci.*, 61(6), 1025–1032. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2389.2010.01290.x>
121. Torsvik, V., & Øvreas, L. (2002). Microbial diversity and function in soil: from genes to ecosystems. *Curr. Opin. Microbiol.*, 5, 240–245. [https://doi.org/10.1016/s1369-5274\(02\)00324-7](https://doi.org/10.1016/s1369-5274(02)00324-7)
122. Towe, S., Albert, A., Kleineidam, K., Brankatschk, R., Dumig, A., Welzl, G. ... Schlotter, M. (2010). Abundance of microbes involved in nitrogen transformation in the rhizosphere of *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood grown in soils from different sites of the Damma glacier forefield. *Microb. Ecol.*, 60, 762–770. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9695-5>
123. Tscherko, D., Rustemeier, J., Richter, A., Wanek, W., & Kandeler, E. (2003). Functional diversity of the soil microflora in primary succession across two glacier forelands in the Central Alps. *Eur. J. Soil. Sci.*, 54, 685–696. <https://doi.org/10.1046/j.1351-0754.2003.0570.x>
124. Turcotte, D. L. (1989). Fractals in geology and geophysics. *PAGEOPH.*, 131, 171–196. <https://doi.org/10.1007/BF00874486>
125. Ward, B. B., Courtney, K. J., & Langenheim, J. H. (1997). Inhibition of *Nitrosomonas europaea* by monoterpenes from coastal redwood (*Sequoia sempervirens*) in whole-cell studies. *J. Chem. Ecol.*, 23, 2583–2598.
126. Warscheid, T., Oelting, M., & Krumbein, W. E. (1991). Physico-chemical aspects of biodegradation processes on rocks with special regard to organic pollutants. *Int J Biodeterioration.*, 28, 37–48.
127. Winogradsky, S. (1890). Sur les organismes de la nitrification. *Ann. Inst. Pasteur.*, 4, 215–231.
128. Wolters, V. (1991). Soil invertebrates — effects on nutrient turnover and soil structure: a review. *Z Pflanzenern Bodenkd.*, 154, 389–402. <https://doi.org/10.1002/jpln.19911540602>
129. Wong, P. Z., & Howard, J. (1986). Surface roughening and the fractal nature of rocks. *Phys Rev Lett.*, 57, 637–641. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.57.637>
130. Vannier, G. (1987). The porosphere as an ecological medium emphasized in Professor Gilarov's work on soil animal adaptations. *Biol Fertil Soil.*, 3, 39–44.
131. van Elsas, J. D., Costa, R., Jansson, J., Sjöling, S., Baile, M., Nalin, R. ... van Overbeek, L. (2008). The metagenomics of disease-suppressive soils — experiences from the METACONTROL project. *Trends Biotechnol.*, 26, 591–601. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2008.07.004>
132. Yeager, C. M., Kornosky, J. L., Housman, D. C., Grote, E. E., Belnap, J., & Kuske, C. R. (2004). Diazotrophic community structure and function in two successional stages of biological soil crusts from the Colorado Plateau and Chihuahuan Desert. *Appl. Environ. Microbiol.*, 70, 973–983. <https://doi.org/10.1128/AEM.70.2.973-983.2004>
133. Yu, J., Yin, Q., Niu, J., Yan, Z., Wang, H., & Wang, Y. (2022). Consistent effects of vegetation patch type on soil microbial communities across three successional stages in a desert ecosystem. *Land Degrad. Dev.*, 33, 1552–1563. <https://doi.org/10.1002/ldr.4194>
134. Yoshitake, S., Uchida, M., Koizumi, H., Kanda, H., & Nakatsubo, T. (2009). Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland. *New Phytol.*, 186(2), 451–460. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03180.x>
135. Zehr, J. P., Jenkins, B. D., Short, S. M., & Steward, G. F. (2003). Nitrogenase gene diversity and microbial community structure: a cross-system comparison. *Environ Microbiol.*, 5, 539–554. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00451.x>
136. Zumsteg, A., Luster, J., Goransson, H., Smittenberg, R., Brunner, I., Bernasconi, S. ... Frey, B. (2012). Bacterial, Archaeal and Fungal Succession in the Forefield of a Receding Glacier. *Microb. Ecol.*, 63, 552–564. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9991-8>

Received 16.04.2024