

ПОЧВЕННЫЕ ГРИБЫ КАК КОМПОНЕНТЫ ПОСТАГРОГЕННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ В ТУНДРЕ

В.А. Ковалева, С.В. Денева, А.Н. Панюков, Е.М. Лаптева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар
E-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

Аннотация. Изучены количественные показатели и качественные характеристики микобиоты в почвах зонального биогеоценоза и разновозрастных постагрогенных экосистем в подзоне южной кустарниково-тундры (Воркутинский район, Республика Коми). Исследования микробной биомассы в почвах свидетельствуют о доминировании в ней грибов. Для почвы 14-летней постагрогенной экосистемы характерны более высокие показатели длины и биомассы мицелия в отличие от почв ерниково-ивняковой моховой тундры и почвы 46-летней постагрогенной экосистемы, где на долю спор приходится до 40% всей грибной биомассы. Комплекс микромицетов исследованных почв представлен 34 видами из 11 родов отделов Zygomycota и Ascomycota. Микобиота всех рассмотренных почв характеризуется обилием стерильного мицелия, преобладанием видов рода *Penicillium*, постоянным присутствием вида *Geotrichum pannorum*. Наибольшим видовым разнообразием отличается близкий к климаксному микоценоз почвы 46-летней постагрогенной экосистемы, что отражает классическую схему постагрогенной сукцессии почвенных микоценозов. Отличия в видовом составе растительных сообществ зональной экосистемы и 14-летней постагрогенной экосистемы обуславливают специфичность почвенной микобиоты последней.

Ключевые слова: почвенные микромицеты, постагрогенная экосистема, тундровая зона, Республика Коми

Введение

Тундровые биогеоценозы формируются в суровых природно-климатических условиях. Им свойственна особая, отличающая их от других природных зон, ритмичность процессов, что обуславливает специфику их динамики (Паринкина, 1989; Ley, 2002; Seasonal dynamics..., 2003; Structure and function..., 2005). Для тундровых почв характерно переувлажнение верхних минеральных горизонтов, на фоне которого развиваются процессы оглеения и вымораживания (Атлас почв..., 2010). Оглеение, тиксотропность, низкое плодородие, неблагоприятные физико-химические условия для произрастания растений определили своеобразие развития земледелия в тундровой зоне, которое длительное время носило очаговый характер (Котелина, 1985). Однако, с развитием угольной промышленности на Крайнем Севере и необходимостью обеспечения населения местной продукцией молочного животноводства в конце 50-х гг. прошлого столетия началось активное сельскохозяйственное освоение тундровых ландшафтов (Хантимер, 1974, 1985). В 1990-х гг. в связи с экономическим кризисом в стране хозяйственное использование агроэкосистем в тундре было прекращено, что способствовало их последующей постагрогенной трансформации.

В ходе постагрогенной сукцессии в почве сельскохозяйственного угодья меняются направление и интенсивность протекания физических, химических и микробиологических процессов, которые включены в круговорот органического вещества, связывающего все компоненты экосистемы в единое целое (Динамика некоторых..., 2009). Изменение экологических условий в процессе демулационной сукцессии оказывает соответствующее

воздействие и на структурно-функциональное состояние почвенной микробиоты. Для понимания механизмов постагрогенеза, определения хода и направления этого процесса в тундровой зоне необходимо иметь данные не только об изменении растительного сообщества и почвенного покрова, но и о составе и структуре почвенных микробных сообществ, одним из важнейших компонентов которых являются почвенные микромицеты (Мирчинк, 1988). В связи с тем, что в настоящее время комплекс микроскопических грибов в постагрогенных почвах тундры исследован мало, актуальным является изучение численности, биомассы микромицетов, их видового состава и таксономической структуры.

Цель данного исследования – дать сравнительную характеристику сообществ почвенных микроскопических грибов, функционирующих в разновозрастных постагрогенных экосистемах (ПАЭ) тундровой зоны.

Объекты и методы

Исследования проводили в Воркутинском районе Республики Коми, который приурочен к юго-восточной части Большеземельской тундры. Рельеф территории представляет собой полого-холмистую равнину, покрытую возвышенными моренными грядами – мусюрами. Мусюры чередуются с понижениями, занятыми различными типами кустарниковых тундр и плоскобугристыми болотами.

Климат района исследования отличается суровостью и континентальностью. Средняя годовая температура $-4.0...-7.6$ °С, средняя температура июля $+8...+13$ °С, января -20 °С. Абсолютный минимум температуры воздуха достигает

–50 °С. В летний период возможны аномально жаркие дни с абсолютным максимумом температуры до +33 °С. За год выпадает в среднем около 500 мм осадков.

Отбор образцов почв для изучения состава и структуры микоценозов проводили в летний период 2014 г. на трех участках, расположенных в пределах водораздельного холма Нерусовой-Мусюр (67°31' с.ш., 64°07' в.д.). Выбранные ключевые участки образуют следующий ряд: типичный тундровый ерниково-ивняковый моховый биогеоценоз (контроль) → 46-летняя ПАЭ → 14-летняя ПАЭ.

Описание растительности выполнено с использованием общепринятых в геоботанике методов (Корчагин, 1964). Названия сосудистых растений даны в соответствии с системой, предложенной С.К. Черепановым (1995). Основной метод изучения опорных разрезов – традиционный морфологический анализ вертикального профиля почв. Диагностика горизонтов и почв проведена в соответствии с классификацией почв России (Классификация..., 2004; Полевой..., 2008). Физико-химические исследования образцов почв выполнены в Центре коллективного пользования «Хромография», экоаналитической лаборатории, а также в отделе почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Величина актуальной кислотности почв ($pH_{\text{водн.}}$) определена потенциометрически в водной вытяжке; массовая доля органического углерода ($\omega(C_{\text{общ.}})$) и общего азота ($\omega(N_{\text{общ.}})$) – на CHNS-элементном анализаторе EA 1110 (CarloErba, Италия); подвижные формы фосфора и калия – по Кирсанову в модификации ЦИНАО; обменные катионы – по Гедройцу с вытеснением 1 н NH_4Cl и последующим атомно-эмиссионным определением на спектрометре ICP Spectro Ciros CCD.

Отбор образцов почв для микробиологических исследований выполнен с соблюдением стерильности из генетических горизонтов почв. Общее количество клеток бактерий и спор грибов, длина грибного мицелия определены методом люминесцентной микроскопии (Методы..., 1991; Головченко, 1996), численность сахаролитических грибов учтена на среде Чапека, целлюлозолитических – на среде Гетчинсона с добавлением целлюлозы (Методы..., 1991). Видовая идентификация выделенных штаммов грибов проведена по определителям (Ramirez, 1982; Domsh, 2007). Названия микроскопических грибов даны в соответствии с международной базой данных (<http://www.indexfun-gorum.org>). Для характеристики структуры комплексов грибов, выявления доминирующих, частых, редких и случайных видов использован показатель частоты встречаемости (Кураков, 2001). Полученные данные обработаны стандартными методами статистического анализа с использованием программ Microsoft Excel и STATISTIKA 6.0.

Результаты и обсуждение

Ведущую роль в сложении растительного покрова зональной ерниково-ивняковой моховой тундры играют *Betula nana* L., а также бореальные и гипоарктические ивы *Salix glauca* L., *S. lanata* L., *S. lapponum* L. и *S. phylicifolia* L. В составе травяно-кустарничкового яруса преобладают *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium uliginosum* L., значительно участие также *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. Ex Steud., *Arctous alpina* L. и *Vaccinium vitis-idaea* L. Из травянистых растений заметны *Carex globularis* L., *Solidago virgaurea* L., *Euphrasia frigida* L., *Festuca ovina* L., *Veratrum lobelianum* Bernh. и *Rubus arcticus* L. Мохово-лишайниковый ярус сплошной или почти сплошной, мощный, сложен зелеными и политриховыми мхами, пятнами присутствуют кустистые лишайники.

46-летняя ПАЭ сформировалась на месте заброшенного сеяного лисохвостно-мятликового луга. Данный участок был освоен в 1965 г. с использованием метода «залужения», разработанного сотрудниками Института биологии в 50-х гг. XX в. (Хантимер, 1974). После уборки крупных кустарников и многократного дискования почвы участок засеяли местными видами многолетних трав *Poa pratensis* L. и *Alopecurus pratensis* L. с внесением минеральных удобрений. Через три года после освоения сеяный луг в связи со строительством водовода с р. Усы был заброшен, после чего травостой на нем ни разу не скашивали. На участке началось постепенное восстановление тундровой экосистемы, стадии формирования которой описаны в ряде работ (Арчегова, 1996; Особенности природопользования..., 1998; Биологическое разнообразие..., 2005). Последние наблюдения, проведенные на данном участке, показали, что в настоящее время здесь сформировалось тундровое ивняково-ерниковое кустарничково-моховое сообщество, близкое по составу к зональному. Проективное покрытие кустарников составляет 80-95%. В сложении яруса практически равное участие принимают ивы и *Betula nana*. Проективное покрытие кустарничкового яруса 15%, наиболее обильны в нем типичные представители зональных ивняково-ерниковых тундр: *Empetrum hermaphroditum*, *Ledum decumbens*, *Vaccinium uliginosum*. Изреженный травянистый ярус представлен также видами, характерными для естественных тундровых сообществ – это *Festuca ovina*, *Rubus arcticus*, *Calamagrostis lapponica* (Wahlenb.) Hartman, *Luzula multiflora* (Ehrh.) Lej. и др. Оформление кустарничкового яруса обусловило появление в травостое видов, предпочитающих затененные участки – *Geranium albiflorum* L., *Veratrum lobelianum*. Отмечается постепенное развитие мохового покрова. На начальных этапах вторичной сукцессии были отмечены всего два представителя мохообразных (пионерные ви-

ды родов *Bryum*, *Polytrichum*), в последующие годы покрытие и количество видов существенно возросли. К отмеченным добавились виды рода *Brachythecium*, а также виды *Drepanocladus aduncus* (Hedw.) C.F. Warnstorf, *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, произрастающие на уплотненной почве и нижних частях стволов кустарников. Появляются пионерные лишайники, однако полноценный мохово-лишайниковый ярус еще не оформлен.

Растительный покров 14-летней ПАЭ представлен в настоящее время разнотравно-злаковым лугом, сформировавшимся на месте многолетнего сеяного мятликового луга. Рассматриваемый участок был освоен также в 1965 г. с применением аналогичной схемы земледелия, что и на участке 46-летней ПАЭ. В 2000 г., спустя 35 лет сельскохозяйственного использования, данный сеяный луг был выведен из агрорежима. В результате его самозарастания по фону мятликового травостоя, доля которого в общей фитомассе составляет 62%, отмечены многочисленные кочки *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv и небольшие пятна *Alopecurus pratensis* и *Calamagrostis neglecta* (Ehrh.) Gaertn. Из разнотравья наиболее обильны *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop, *Veronica longifolia* L., а также комплекс мелкотравья: *Equisetum pratense* Ehrh., *Amoria repens* (L.) C. Presl., *Taraxacum ceratophorum* (Ledeb.) DC, *Achillea millefolium* L. и др. Большими пятнами появляется моховой покров, сложенный пионерными зелеными мхами, редко встречаются лишайники.

После прекращения сенокосения в луговое сообщество активно стали внедряться различные виды ивы. На 15-й год демулационной сукцессии сомкнутость формирующегося кустарникового яруса местами достигла 0.3-0.4. В результате снятия агрорежима на поверхность почвы ежегодно поступает значительное количество растительных остатков отмирающего травяного яруса (порядка 400-420 г/м²), скорость разложения которых в условиях тундры чрезвычайно низка.

Морфологическое строение почв исследованных ключевых участков отражает историю их формирования. Черты агрогенной трансформации наиболее четко сохранены в виде реградированного пахотного горизонта в почве 14-летней ПАЭ, проходящей в настоящее время стадию постагрогенной трансформации. В почве 46-летней ПАЭ следы бывшего агрогенного этапа сохранены фрагментарно в виде отдельных гумусированных пятен в верхней части профиля. По химическим свойствам рассмотренные почвы в целом близки (табл. 1). Они характеризуются кислой и слабокислой реакцией среды, низким содержанием питательных веществ, особенно азота. Биогенные элементы (азот, углерод, соединения калия, фосфора, кальция) аккумулярованы в верхних ор-

ганогенных горизонтах. Высокие показатели соотношения C:N в почвах указывают на замедленные процессы разложения органического вещества, что наиболее выражено в почве зонального биогеоценоза.

Микологический анализ позволил выделить из почв рассмотренных ключевых участков 34 вида микроскопических грибов из 11 родов, включая две формы (светло- и темноокрашенная) стерильного мицелия (табл. 2). Большинство видов, выделенных из исследуемых почв, принадлежит к анаморфным грибам, имеющим аскомицетный аффинитет. К зигомицетам относится только 25% от общего количества выделенных видов. Наличие в почвах стерильного мицелия, не имеющего конидиального спороношения, – характерная черта микромицетных комплексов почв высоких широт. Утрата спорообразования для некоторых видов грибов является физиологической адаптацией к низким температурам (Кирцидели, 2002; Евдокимова, 2013; Комплексы микроскопических..., 2014).

Микромицетный комплекс почвы ерниково-ивняковой моховой тундры представлен 21 видом грибов, принадлежащих к восьми родам, и двумя формами стерильного мицелия. Подавляющее число видов (16) относится к анаморфным грибам из родов *Geomyces*, *Cladosporium*, *Geomyces*, *Penicillium*, *Trichoderma*; зигомицеты насчитывают пять видов, относящихся к родам *Mortierella*, *Mucor*, *Umbelopsis*; сумчатые грибы представлены одним видом *Chaetomium globosum*. Доминирующее положение по числу видов занимает род *Penicillium*, остальные роды представлены в основном одним-двумя видами.

Из почвы 46-летней ПАЭ выделено несколько большее число микромицетов – 24 вида из девяти родов, половина из них принадлежит к анаморфным грибам рода *Penicillium*. Комплекс микроскопических грибов почвы 14-летней ПАЭ включает 19 видов из шести родов с преобладанием в таксономической структуре анаморфных аскомицетов, а в их составе – представителей рода *Penicillium*.

Следует отметить, что род *Penicillium* доминирует и по количеству, и по общему обилию видов во всех рассмотренных нами почвах. В ерниково-ивняковой тундре и 46-летней ПАЭ высоким обилием характеризовались также такие типичные представители тундровых почв, как *Geomyces pannorum* и стерильный мицелий. В почве 14-летней ПАЭ, кроме перечисленных выше видов, значительным обилием отличались виды рода *Cladosporium*, что обусловлено здесь спецификой напочвенного покрова. Вид *Cladosporium cladosporioides* – типичный компонент подстилочного комплекса травянистых экосистем.

В почве ерnikово-моховой тундры наиболее часто встречались *Geomyces pannorum*, *Penicillium*

Химические показатели почв исследуемых экосистем

Горизонт	Глубина, см	рН водн.	N _{общ.}	C _{общ.}	C/N	Подвижные формы		Обменные катионы	
						P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca ²⁺	Mg ²⁺
			%			мг/100 г в.с.п		ммоль/ 100 г в.с.п	
Ерниково-ивняковая моховая тундра (почва – глеезем криометаморфический)									
O1	0-5	4.7	1.0	40.8	41.2	18.3	178.0	35.1	4.2
O2	5-8	5.2	1.2	27.7	22.5	23.5	89.4	40.5	3.2
O3ao	8-12	5.5	0.8	15.9	18.7	20.7	70.2	31.2	2.5
Bg(G)	12-33	4.7	0.04	0.2	7.1	13.3	55.3	4.1	1.2
CRM	33-51	5.0	0.05	0.5	9.1	10.0	10.7	7.0	2.1
CRM/C1g	51-125	6.0	0.04	0.2	5.6	6.8	15.5	12.2	3.2
CRM/C2g	125-142	6.1	0.05	0.3	6.1	8.1	9.2	14.8	3.3
Dg	142-155	6.5	0.06	0.4	6.3	9.3	11.6	14.2	3.5
46-летняя ПАЭ (почва – глеезем криометаморфический постагрогенный криогенно-ожелезненный)									
O1	0-4	5.8	1.5	37.4	24.8	50.5	201.0	40.8	4.7
O2	4-7	5.1	1.1	21.9	19.4	29.1	67.4	44.7	4.6
O3[ay-pa]mr	7-14	4.6	1.2	17.6	14.2	5.5	21.8	28.4	3.4
O4[ay-pa]mr	14-16	4.6	0.6	8.4	14.5	4.3	14.4	16.7	1.9
Gcf, hi	16-39	4.9	0.04	0.4	10.8	8.8	12.6	16.2	2.5
CRM	39-86	5.2	0.04	0.2	5.7	12.7	12.02	15.6	4.1
CRM1/Cg	86-117	5.4	0.04	0.2	5.5	6.4	12.6	17.9	4.0
CRM2/Cg	117-132	5.6	0.05	0.3	5.9	4.0	12.3	14.7	3.0
14-летняя ПАЭ (почва – глеезем криометаморфический постагрогенный)									
W	0-3	5.6	1.3	37.4	28.6	30.4	272.4	33.1	5.5
AY1ao	3-6	5.4	1.9	31.1	16.4	40.2	187.8	33.6	4.4
AY2ao	6-7	5.3	1.0	13.4	13.3	34.3	63.1	10.7	1.2
AY3pa, g	7-14	4.7	0.3	3.5	12.1	15.4	39.5	6.2	0.6
Bg(G)	14-36	4.8	0.05	0.6	10.6	3.4	13.4	2.2	0.5
CRM	36-57	5.0	0.04	0.3	7.0	5.8	15.7	4.6	1.4
CRM1/Cg	57-110	5.5	0.04	0.3	6.8	11.6	13.4	11.5	3.2
CRM2/Cg	110-135	5.9	0.04	0.3	6.6	15.4	13.6	13.5	3.5

kapuscinskii, *P. tardum*, *P. lanosum* и стерильный мицелий. В почве 46-летней ПАЭ по частоте встречаемости кроме *Geomyces pannorum* и *Penicillium kapuscinskii* доминировали виды *P. camemberti* и *P. thomii*. Комплекс типичных видов микромицетов почвы 14-летней ПАЭ представлен в основном случайными и редкими видами, что может свидетельствовать о перестройке сообщества микромицетов в ходе сукцессионной смены растительности. В этом сообществе доминировал только один вид – *Penicillium lanosum*.

Виды *Mucor hiemalis*, *Cladosporium cladosporioides*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium camemberti*, *P. canescens*, *P. kapuscinskii*, *P. lanosum*, *P. raciborskii*, *P. tardum*, *P. thomii*, *Penicillium sp.*, *Trichoderma sp.* и стерильный мицелий относятся к видам с широкой экологической амплитудой. Они представлены в почвах всех рассмотренных ключевых участков. Виды *Umbelopsis ramaniana*, *Chaetomium globosum*, *T. sympodianum* наиболее четко диагностируют почвенные условия ненарушенных зональных фитоценозов. Они отмечены нами только в почве ерниково-ивняково-

вого мохового сообщества. Виды *Mucor sp.*, *M. racemosus*, *Aspergillus fumigatus*, *Trichoderma polysporum* более характерны для постагрогенной экосистемы (14-летняя ПАЭ), в которой еще сохранен гумусированный пахотный горизонт. Почвенные микоценозы наземной экосистемы, прошедшей более длительный период постагрогенной трансформации (46-летняя ПАЭ), отличались присутствием видов *Umbelopsis isabellina*, *U. vinacea*, *Trichoderma piluliferum*, *Spicaria decumbens*, *Verticillium sp.*

Целлюлозоразрушающие микромицеты в почвах рассмотренных нами биогеоценозов представлены небольшой группировкой видов из родов *Trichoderma*, *Cladosporium*, *Mucor* и *Penicillium*. Вид *Chaetomium globosum* – активный целлюлозолитик – обнаружен только в почве ерниково-ивнякового мохового биогеоценоза. Преобладание сахаролитических грибов в почвах Воркутинской тундры было отмечено и ранее (Биологическое разнообразие..., 2005; Экологические основы..., 2006; Хабибуллина, 2009). Очевидно, что экологические функции микромицетов в условиях тунд-

Таблица 2

Видовой состав микромицетов и относительное обилие видов (%) в почвах исследуемых экосистем

Виды	Ерничково-ивняковая моховая тундра	Постагрогенные экосистемы	
		46-летняя	14-летняя
Zygomycota			
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	0.2	0.6	–
<i>Mortierella sp.</i>	0.6	1.8	–
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	0.4	1.0	0.9
<i>M. racemosus</i> Fresen.	–	–	1.4
<i>Mucor sp.</i>	–	–	0.3
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W.Gams	–	1.6	–
<i>U. ramanniana</i> (Muller) W. Gams	0.2	–	–
<i>U. vinacea</i> (Dixon.) W.Gams	–	0.6	–
Ascomycota			
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fres.	–	–	1.2
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze.	0.2	–	–
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	3.5	3.3	12.1
<i>Cl. herbarum</i> (Pers.) Link	1.5	–	5.2
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & J.W. Carmich	10.2	12.5	6.1
<i>Penicillium camemberti</i> Thom	0.8	12.0	7.5
<i>P. canescens</i> Sopp	0.4	2.7	1.2
<i>P. chrysogenum</i> Thom.	2.1	2.0	–
<i>P. decumbens</i>	–	0.4	0.6
<i>P. kapuscinskii</i> Zaleski; Raper a. Thom	25.9	10.4	12.1
<i>P. lanosum</i> Westl.	7.5	6.7	12.7
<i>P. raciborskii</i> K.M. Zalesky	7.7	1.6	2.6
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	–	0.2	2.6
<i>P. tardum</i> Thom	7.3	1.6	5.2
<i>P. thomii</i> K.M. Zaleski	9.1	12.9	0.6
<i>P. verrucosum var. cyclopium</i> (Westling) Samson, Stolk & Hadlok	0.2	0.6	–
<i>Penicillium sp.</i>	3.5	4.1	0.6
<i>Trichoderma piluliferum</i> J. Webster & Rifai	–	0.6	–
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	–	–	1.2
<i>T. sympodianum</i> Kulik	1.4	–	–
<i>T. viride</i> Persoon ex Fries	3.5	1.0	–
<i>Trichoderma sp.</i>	0.2	1.2	0.6
<i>Verticillium sp.</i>	–	0.2	–
<i>Spicaria decumbens</i> Oudem.	–	0.6	–
Неидентифицированные виды			
<i>Mycelia sterilia</i> светлоокрашенный	11.4	9.0	13.5
<i>Mycelia sterilia</i> темноокрашенный	2.3	11.0	5.2

ры сводятся в основном к иммобилизации и трансформации легкодоступных соединений в короткий период вегетации растений (Роль почвы..., 2011).

В целом видовое разнообразие почвенных микромицетов в ерничково-ивняковой моховой тундре незначительно уступает 14-летней и 46-летней ПАЭ (индекс Шеннона соответственно 2.4, 2.6, 2.7). Полученные данные подтверждают классическую схему постагрогенной сукцессии: обедненность видами окультуренной почвы, их накопление в промежуточных залежных сообществах с максимумом в предклимаксовом сообществе и некоторое снижение в климаксовом целинном микоценозе (Кураков, 2016). По видовому составу микроскопических грибов более близки почвы ерничково-ивняковой моховой тундры и 46-летней ПАЭ (коэффициент Серенсена составляет 76%). Комплекс микромицетов почвы 14-летней ПАЭ характеризуется более выраженной специфичностью видового состава: коэффициент сходства с ерничково-ивняковой моховой тундрой, как и с 46-летней ПАЭ, составил 65%. Очевидно, что на почвенный микоценоз 14-летней ПАЭ существенное влияние оказывает сохранение общего облика агроценоза по видовому составу растительного сообщества и особенностям строения верхней части профиля почвы.

Результаты учета численности грибов методом прямого микроскопирования показали, что распределение спор и мицелия по почвенному профилю изучаемых экосистем практически идентично (табл. 3). Максимум численности бактерий и спор грибов приурочен к органическим горизонтам почв с резким снижением их при переходе к минеральным горизонтам. Мицелий грибов обнаружен только до глубины 8 см в почве ерничково-ивняковой моховой тундры и 14 см – в постагрогенных почвах. Следует отметить, что в почвах ерничково-ивняковой тундры и 46-летней ПАЭ общее количество спор грибов выше, чем в почве 14-летней ПАЭ, однако в последней выявлены самые высокие показатели длины грибного мицелия (табл. 3).

Для почвенных грибов наиболее информативным является соотношение биомассы спор и ми-

целия, позволяющее оценить не только их суммарную биомассу, но и состояние грибов в почве. Биомасса спор дает представление о пуле (покоящемся запасе) грибов (Полянская, 1995). Изменение биомассы мицелия грибов может отражать в целом условия развития грибов в почве, способствующие активизации или ингибированию роста мицелия (Регуляторная роль почвы..., 2002). Как видно (табл. 3), в исследованных нами почвах благоприятные условия для развития грибного мицелия складываются только в верх-

Численность и биомасса почвенных микроорганизмов в исследуемых экосистемах ($\bar{x} \pm \sigma$)

Горизонт	Глубина, см	Численность бактерий, млрд. кл./г а.с.п.	Численность спор грибов, млн. кл./г а.с.п.	Длина мицелия грибов, м/г а.с.п.	Биомасса мкг/г а.с.п.		
					Бактерий	Спор грибов	Грибного мицелия
Ерниково-ивняковая моховая тундра							
O1	0-5	1.4±0.3	44.8±12.7	58.4±23.4	27.2±6.4	68.4±24.8	146.7±14.6
O2	5-8	0.7±0.1	20.5±4.8	31.8±11.6	14.4±1.3	33.3±1.4	60.9±4.8
O3ao	8-12	0.5±0.05	14.5±1.5	Не обнару.	10.5±0.9	31.1±4.2	0
Bg(G)	12-33	0.2±0.03	4.5±0.5	Не обнару.	3.9±0.6	15.2±8.8	0
CRM	33-65	0.2±0.06	1.2±0.2	Не обнару.	4.0±0.8	5.2±1.2	0
CRM/C1g	65-125	0.1±0.05	0.6±0.1	Не обнару.	2.1±0.2	3.2±0.4	0
46-летняя ПАЭ							
O1	0-4	1.6±0.3	47.8±1.8	76.4±8.0	31.3±5.3	60.2±1.8	136.0±25.5
O2	4-7	1.3±0.1	40.5±1.2	57.7±8.7	26.8±1.9	44.9±3.1	100.6±10.7
O3[ay-pa]mr	7-14	1.1±0.1	28.5±0.6	12.5±4.4	12.9±0.8	16.5±3.7	25.0±0.8
O4[ay-pa]mr	14-16	0.2±0.05	4.5±0.3	Не обнару.	4.2±0.5	10.2±2.2	0
Gcf, hi	16-39	0.2±0.03	2.3±0.5	Не обнару.	4.0±0.5	5.2±1.3	0
CRM	39-86	0.1±0.03	1.5±0.2	Не обнару.	2.0±0.6	3.2±0.8	0
CRM2/Cg	117-132	0.1±0.03	0.8±0.2	Не обнару.	2.0±0.6	2.7±0.5	0
14-летняя ПАЭ							
W	0-3	2.2±0.6	25.4±2.1	112.3±22.8	44.3±4.5	50.9±11.2	216.6±35.6
AY1ao	3-6	1.3±0.2	19.2±2.7	62.9±14.3	26.4±5.1	25.6±4.5	98.5±21.3
AY2ao	6-7	0.7±0.1	3.1±1.2	21.7±4.2	14.2±3.2	7.2±3.1	47.3±11.6
AY3pa, g	7-14	0.15±0.05	1.6±1.1	4.8±1.6	3.2±1.2	3.5±1.1	12.1±5.1
Bg(G)	14-36	0.1±0.03	0.8±0.2	Не обнару.	1.7±0.8	2.4±0.6	0
CRM	36-57	0.1±0.03	0.6±0.2	Не обнару.	1.7±0.5	2.2±0.3	0
CRM1/Cg	57-110	0.1±0.02	0.5±0.1	Не обнару.	1.8±0.5	2.3±0.3	0
CRM2/Cg	110-135	0.1±0.03	0.5±0.1	Не обнару.	1.6±0.4	2.1±0.4	0

Примечание: \bar{x} – среднее значение, σ – стандартное отклонение

них горизонтах. В почвах зонального тундрового сообщества и в 46-летней ПАЭ эти условия затрагивают только верхнюю часть органогенного горизонта (оторфованной подстилки). Здесь мицелий доминирует над спорами и составляет 56-60% общей биомассы. Величина соотношения биомассы мицелия к спорам составляет 2:1. Биомасса бактерий почти на порядок ниже биомассы грибов и составляет 11-13% общей биомассы.

Относительно высокими показателями микробной биомассы характеризуются органогенные горизонты почвы 14-летней ПАЭ, причем мицелий грибов концентрируется не только в органогенном горизонте, но и проникает в гумусированную часть минеральной толщи профиля. В сохранившемся пахотном горизонте, равно как и в формирующемся на поверхности постагрогенной почвы органогенном горизонте, мицелий микромицетов доминирует над спорами и составляет до 70% общей биомассы. На долю спор в верхних горизонтах почвы 14-летней ПАЭ приходится 10-18%, бактерий – 14-20% общей микробной биомассы. С глубиной доля спор в общей биомассе значительно возрастает, достигая 66%.

Несмотря на высокое содержание элементов питания в верхних горизонтах всех рассмотрен-

ных почв (табл. 1), общая биомасса микроорганизмов возрастает в ряду: ненарушенный биогеоценоз → 46-летняя ПАЭ → 14-летняя ПАЭ. Важным фактором, лимитирующим развитие микроскопических грибов, определяющих пул микробной биомассы во всех исследованных почвах, может быть избыточная влажность поверхностных горизонтов, что особенно характерно для почвы ерниково-ивняковой моховой тундры. Не исключено, что на развитие микромицетов в почве ерниково-ивняковой моховой тундры определенное влияние оказывает и меньшая величина порозности верхних минеральных горизонтов по сравнению с почвами постагрогенных экосистем, что существенно ограничивает рост гифов грибов и обуславливает уменьшение их диаметра.

Заключение

В результате детального исследования комплексов микроскопических грибов выявлены основные закономерности профильного распределения их биомассы и количественных показателей таксономического состава микоценозов в тундровых почвах типичного для подзоны южной тундры ерниково-ивнякового сообщества и разновозрастных постагрогенных экосистем. Выявлено

преобладание в структуре микробной биомассы верхних горизонтов почв грибов (80%). В почвах ерничково-ивняковой моховой тундры доля спор грибов составляет 32-35%, в почвах постагрогенных экосистем – соответственно 31-40 (46-летняя ПАЭ) и 13-22% (14-летняя ПАЭ). Подтверждена выявленная ранее приуроченность физиологически активной микобиоты преимущественно к верхней части профиля тундровых почв. Отмечено более глубокое проникновение грибного мицелия вниз по профилю почв постагрогенных систем, обусловленное соответствующей трансформацией верхних минеральных горизонтов почв в процессе их сельскохозяйственного использования и сохранения в них благоприятного для микроскопических грибов водно-воздушного режима на стадии постагрогенной сукцессии.

Установлено, что видовое разнообразие почвенных микромицетов, выявленное на основании идентификации колоний грибов при посеве почвенных суспензий на стандартные среды Чапека и Гетчинсона, не коррелирует с величиной их биомассы, определяемой методом люминесцентной микроскопии. Комплекс микромицетов исследованных почв представлен 34 видами из 11 родов, относящихся к отделам *Zygomycota* и *Ascomycota*. Максимальным видовым разнообразием отличается близкий к климаксному микоценозу почвы 46-летней постагрогенной экосистемы, что отражает классическую схему постагрогенной сукцессии почвенных микоценозов. Различия в видовом составе растительных сообществ зональной экосистемы и 14-летней постагрогенной экосистемы обуславливают специфичность почвенной микобиоты последней.

Особенностями микоценозов тундровых целинных и постагрогенных почв являются доминирование стерильного мицелия, преобладание в составе микоценозов представителей рода *Penicillium*, постоянное присутствие в почвах вида *Geotrichum pannorum*. Состав растительности лугового сообщества, характерного для 14-летней ПАЭ, обусловил высокое обилие в ее почве наряду с пенициллами и стерильным мицелием видов рода *Cladosporium*.

Проведенные исследования показали, что в пятом десятилетии постагрогенной сукцессии (46-летняя ПАЭ) комплекс почвенных микроскопических грибов по качественным и количественным характеристикам приближается к почве зональной ерничково-ивняковой моховой тундры. Сходство видового состава, показателей численности и биомассы почвенных грибов в этих экосистемах свидетельствует о завершающем этапе постагрогенеза. Между 14-летней ПАЭ и ерничково-ивняковой моховой тундрой существуют более значимые различия во флористическом составе растительных сообществ, что обусловило соответствующие различия в численности, био-

массе микромицетов, а также специфичность видового состава грибов почвы луга. Это свидетельствует о слабой выраженности процессов восстановления агрогенно преобразованной почвы, находящейся в состоянии залежи в течение первых 14 лет.

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта Комплексной программы УрО РАН № 15-12-4-45 «Функционирование и эволюция экосистем криолитозоны европейского северо-востока России в условиях антропогенных воздействий и изменения климата».

ЛИТЕРАТУРА

Арчегова, И. Б. Возобновление биологического разнообразия на техногенных территориях севера в процессе ускоренного природовосстановления / И. Б. Арчегова, Н. С. Котелина, Л. П. Турубанова // Биологическое разнообразие антропогенных трансформированных ландшафтов европейского Северо-Востока. – Сыктывкар, 1996. – С. 46–59. – (Труды Коми НЦ УрО РАН ; № 149).

Атлас почв Республики Коми. – Сыктывкар, 2010. – 356 с.

Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера / А. Н. Пянюков, Н. С. Котелина, И. Б. Арчегова, Ф. М. Хабибуллина. – Екатеринбург, 2005. – 120 с.

Головченко, А. В. Сезонная динамика численности и биомассы микроорганизмов по профилю почвы / А. В. Головченко, Л. М. Полянская // Почвоведение. – 1996. – № 10. – С. 1227–1233.

Динамика некоторых свойств постагрогенных почв южной тайги в связи с особенностями смены растительности / А. С. Владыченский, В. М. Телеснина, К. А. Румянцева, С. И. Филимонова // Вестник Московского ун-та. Серия 17, Почвоведение. – 2009. – № 1. – С. 3–11.

Евдокимова, Г. А. Трансформация растительных остатков в почве в зоне воздействия аэротехногенных выбросов алюминиевого завода / Г. А. Евдокимова, В. Н. Переверзев, Н. П. Мозгова // Почвоведение. – 2013. – № 8. – С. 1005.

Кирцидели, И. Ю. Дифференциация комплексов почвенных микромицетов Арктических территорий / И. Ю. Кирцидели // Современная микология в России : тезисы докладов I съезда микологов России. – Москва : Национальная академия микологии, 2002. – С. 57.

Классификация почв России. – Москва, 2004. – 341 с.

Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий ЦИК (Карское море) / И. Ю. Кирцидели, Д. Ю. Власов, Е. П. Баранцевич, В. А. Крыленков, В. Т. Соколов // Микология и фитопатология. – 2014. – Т. 48, № 6. – С. 365–371.

Корчагин, А. А. Полевая геоботаника / А. А. Корчагин. – Москва ; Ленинград : Наука, 1964. – 532 с.

Котелина, Н. С. Производство кормов в условиях Крайнего Севера / Н. С. Котелина, И. Б. Арчегова, В. А. Иванов // Аграрная наука. – 1985. – № 7. – С. 37–44.

Кураков, А. В. Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России / А. В. Кураков, Т. А. Семенова // Микология и фитопатология. – 2016. – Т. 50, № 6. – С. 367–378.

Кураков, А. В. Методы определения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных

экосистем : учебно-методическое пособие / А. В. Кураков. – Москва : Макс Пресс, 2001. – 92 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. – Москва : Изд-во МГУ, 1991. – 304 с.

Мирчинк, Т. Г. Почвенная микология / Т. Г. Мирчинк. – Москва : Изд-во МГУ, 1988. – 220 с.

Особенности природопользования и перспективы природовосстановления на крайнем севере России / Н. С. Котелина, И. Б. Арчегова, Г. Г. Романов, Л. П. Турубанова. – Екатеринбург : УрО РАН, 1998. – 148 с.

Паринкина, О. М. Микрофлора тундровых почв / О. М. Паринкина. – Ленинград : Наука, 1989. – 159 с.

Полевой определитель почв. – Москва : Почвенный институт им. В. В. Докучаева, 2008. – 182 с.

Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилям зональных типов почв / Л. М. Полянская, В. В. Гейдебрект, А. Л. Степанов, Д. Г. Звягинцев // Почвоведение. – 1995. – № 3. – С. 322–328.

Регуляторная роль почвы в функционировании таежных экосистем. – Москва : Наука, 2002. – 364 с.

Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 273 с.

Хабибуллина, Ф. М. Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем северо-востока европейской части России : дис. ... доктора биол. наук: 03.00.16 / Ф. М. Хабибуллина. – Сыктывкар, 2009. – 364 с.

Хантимер, И. С. Залужение – основа обеспечения кормами молочного животноводства в тундре / И. С.

Хантимер // Сообщества Крайнего Севера и человек. – Москва : Наука, 1985. – С. 115–133.

Хантимер, И. С. Сельскохозяйственное освоение тундры / И. С. Хантимер. – Ленинград : Наука, 1974. – 227 с.

Черепанов, С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств / С. К. Черепанов. – Санкт-Петербург : Мир и семья-95, 1995. – 992 с.

Экологические основы управления продуктивностью агрофитоценозов восточно-европейской тундры / И. Б. Арчегова, Н. С. Котелина, Л. К. Грунина, Г. Г. Романова, Л. П. Турубанова, Е. С. Братенкова. – Ленинград : Наука, 1991. – 152 с.

Domsh, K. H. Compendium of soil fungi / K. H. Domsh, W. Gams, T.-H. Anderson // IHW-Verlag Eching. – 2007. – 672 p.

Ley, R. E. Fungal and bacterial responses to phenolic compounds and amino acids in high altitude barren soils / R. E. Ley, S. K. Schmidt // Soil. Biol. Biochem. – 2002. – N 34. – P. 989–995.

Ramirez, C. Manual and atlas of the Penicillia / C. Ramirez // Amsterdam ; N.-Y. ; Oxford : Elsevier Biomedical Press. – 1982. – 874 p.

Seasonal dynamics of previously unknown fungal lineages in tundra soils / C. W. Schadt, A. P. Martin, D. A. Lipson, S. K. Schmidt // Science. – 2003. – N 301. – P. 1359–1361.

Structure and function of alpine and arctic microbial communities / D. R. Nemergut, E. K. Costello, A. F. Meyer, M. Y. Pescador, M. N. Weintraub, S. K. Schmidt // Microbiology. – 2005. – N 156. – P. 775–784.

SOIL FUNGI AS COMPONENTS OF POSTAGROGENIC BIOGEOCOENOSES IN TUNDRA

V.A. Kovaleva, S.V. Deneva, A.N. Panyukov, E.M. Lapteva

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar

Summary. Direction and intensity of physical, chemical and microbiological processes are changed during postagrogenic succession in soil of abandoned arable lands. Changes in ecological conditions affect also structural-functional state of soil microbiota. To reveal the mechanisms of the postagrogenesis and to determine the direction of this process in the tundra zone, we should get data not only on soil and vegetation changes, but also on composition and structure of soil microbiota and soil micromycetes are one of its main components. We studied quantitative indicators and qualitative characteristics of microbiota in soils of the zonal biocenosis and postagric ecosystems of different age in the southern bush tundra (Vorkuta area, the Komi republic). Our studies demonstrated the prevalence of fungi in soil microbial biomass. Soil at 14-year site demonstrated higher values of length and weight of mycelium than soil in dwarf birch-salix-moss tundra and soil at 46-year site where spores count 40 % of total fungal biomass. 32 species of micromycetes from 11 genera from *Zygomycota* and *Ascomycota* divisions were recorded from the studied soils. Mycobiota of all the soils under study has limited species diversity and abundance of different forms of sterile mycelium. Genus *Penicillium* was dominant and the species *Geomyces pannorum* was constant species in the study. The highest species diversity was found at 46-year site closed to climax ecosystem that reflects the classical scheme of postagrogenic succession of soil microbial communities. The differences between zonal community and 14-year site were caused by the specificity of soil mycobiota of the latter.

Key words: soil micromycetes, postagric ecosystem, tundra zone, Komi republic