

УДК 631.461:574.2

doi: 10.31140/j.vestnikib.2016.4(198).1

**МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПОЧВЫ ПОСТАГРОГЕННОГО БИОГЕОЦЕНОЗА В ТУНДРОВОЙ ЗОНЕ****В.А. Ковалева, С.В. Денева, А.Н. Панюков***Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар  
E-mail: kovaleva@ib.komisc.ru*

*Аннотация.* Постагрогенная экосистема, представленная в долине р. Воркуты (подзона южных тундр), при прекращении посевов однолетних культур трансформируется через стадию залежи в многолетнее разнотравно-злаковое сообщество, под пологом которого происходит направленное преобразование почвы. Показано, что в почвах постагрогенной экосистемы сохраняются основные закономерности профильного распределения микроорганизмов: для верхних горизонтов почвы характерна высокая численность бактерий и микромицетов с абсолютным доминированием в структуре микробной биомассы мицелиальных грибов. На их долю приходится около 80% общей микробной биомассы. В аллювиальной постагрогенной почве выявлено относительно невысокое видовое разнообразие микромицетов при доминировании грибов рода *Penicillium*. По обилию и частоте встречаемости ведущие позиции занимают виды рода *Cladosporium* и стерильные формы мицелия. Преобладание в верхних горизонтах почвы живых клеток бактерий (85-86% от общего числа клеток) свидетельствует о высокой активности бактериального компонента микробиоценоза в постагрогенной экосистеме, сформировавшейся в долинном ландшафте тундровой зоны на месте бывшего пахотного угодья.

*Ключевые слова:* тундровая почва, постагрогенная экосистема, микробиоценоз, микробная биомасса

**Введение**

Современный этап развития сельского хозяйства в России характеризуется значительным сокращением площади сельскохозяйственных угодий. На заброшенных землях начинается постагрогенная сукцессия, которая представляет собой совокупность естественных природных процессов, проявляющихся в «стремлении» экосистемы вернуться в исходное, ненарушенное состояние. Основная часть исследований, опубликованных в последние годы, посвящена демутиациям на заброшенных пахотных угодьях таежной зоны России (Гузель, 1999; Естественное восстановление..., 2005; Динамика некоторых..., 2009; Динамика сельскохозяйственных..., 2010; Телеснина, 2015). В тундровой зоне уникальным опытом сельскохозяйственного преобразования ландшафтов, не имеющим аналогов ни в России, ни за рубежом, являются агроэкосистемы, созданные во второй половине XX в. в Воркутинском районе Республики Коми (Хантимер, 1974, 1985). После прекращения в конце 90-х гг. прошлого столетия их сельскохозяйственного использования участки пашни, где высевали однолетние культуры (овес, горох) и многолетние травы, стали удобным объектом для изучения постагрогенной трансформации пахотных угодий в тундровой зоне (Экологические основы..., 1991).

Динамика процессов, происходящих в постагрогенной экосистеме, связана с динамикой биологического круговорота, важной составляющей которого является почвенный микробиоценоз. В настоящее время процесс трансформации микробно-

го сообщества постагрогенных почв в тундре остается практически неизученным. Вместе с тем, изменения таких показателей, как состав микробной биомассы и характер ее распределения по почвенному профилю являются важными характеристиками для выявления основных закономерностей трансформации микробных комплексов почв, этапов постагрогенной сукцессии, оценки устойчивости наземных экосистем в тундровой зоне.

Цель настоящей работы – дать общую характеристику комплекса почвенных микроорганизмов постагрогенной экосистемы, формирующейся на месте возделывания однолетних культур в долинных ландшафтах тундровой зоны европейского Северо-Востока. В соответствии с поставленной целью определены следующие задачи: выявить закономерности профильного распределения численности и биомассы основных групп микроорганизмов; оценить соотношение живых и мертвых клеток бактерий; определить видовое разнообразие микромицетов и выделить доминирующие виды.

**Объекты и методы**

Исследования проведены в 2014 г. на бывшем пахотном участке, расположенном на юго-востоке Большеземельской тундры в 2 км к северо-западу от г. Воркуты в пределах правобережной пойменной террасы р. Воркуты (Республика Коми, подзона южной тундры). Пробы почв для физико-химических и микробиологических исследований отобраны в августе, характеризовавшемся теплой погодой с ливневыми дождями.

Описание растительности выполнено с использованием общепринятых в геоботанике методов (Жорчагин, 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). Аналитическая обработка образцов почв выполнена в Центре коллективного пользования «Хроматография», экоаналитической лаборатории, а также в отделе почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Величина кислотности почв ( $pH_{водн.}$ ) определена потенциометрически в водной вытяжке, массовая доля органического углерода ( $\omega(C_{общ.})$ ) и общего азота ( $\omega(N_{общ.})$ ) – на CHNS-элементном анализаторе EA 1110 (Carlo Erba, 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 ICP Spectro Ciroc CCD.

Отбор образцов почв для микробиологического анализа выполнен с учетом стерильности из генетических горизонтов почвы. Общее количество клеток бактерий и спор грибов, длина грибного мицелия определены методом люминесцентной микроскопии (Полянская, 1988; Методы..., 1991; Головченко, 1996), численность сахаролитических грибов – 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.indexfungorum.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

Участок поймы в долине р. Воркуты был включен в сельскохозяйственное производство в 50-х гг. прошлого столетия. Строительство ТЭЦ, возведение водохранилища и плотины выше по течению реки от рассматриваемого участка, осуществленное в эти же годы, способствовало выходу пойменной террасы в окрестностях г. Воркуты из режима ежегодного затопления, что благоприятствовало возможности создания пахотного угодья на аллювиальных пойменных почвах. На рассматриваемом участке поймы в течение 40 лет возделывали преимущественно однолетние куль-

туры – овес (*Avena sativa* L.) и овсяно-гороховую смесь (*Avena sativa* + *Pisum sativum* L.) (Хантимер, 1974, 1985). Его хозяйственное использование в качестве пашни было прекращено в 2001 г. (Панюков, 2009).

В первые годы после снятия агрорежима на участке массово развились трехреберник Гукера (*Tripleurospermum hookeri* L.) с проективным покрытием до 90%, а также некоторые виды, обычные для посттехногенных территорий – лютик северный (*Ranunculus propinquus* L.), жерушник болотный (*Rorippa palustris* L.), злаки мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* L.). На 5-6 годы бывший пахотный участок характеризовался наличием практически сомкнутого травостоя с общим проективным покрытием до 90%. В травостое доминирующее положение занимали щучка дернистая (*Deschampsia cespitosa* L.), лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.) и кострец безостый (*Bromopus inermis* (Leyss) Holub). К концу первого десятилетия постагрогенной сукцессии на участке оформился крупнозлаковый луг с доминированием костреца безостого, который сохраняется до настоящего времени без явных изменений. Следует отметить, что в формировании травостоя на участке значимую роль играют виды, приуроченные в данном районе именно к пойме. Кроме костреца безостого необходимо выделить лисохвост луговой и виды разнотравья: веронику длиннолистную (*Veronica longifolia* L.), толстореберник альпийский (*Pachyleurum alpinum* L.), дудник лекарственный (*Angelica archangelica* L.) и ряд других. Их присутствие в травостое придает «пойменную» специфику формирующейся постагрогенной экосистеме.

Под оформившимся разнотравно-злаковым сообществом в настоящее время формируется аллювиальная гумусовая глееватая постагрогенная почва, развитая на песчано-супесчаных аллювиальных отложениях, залегающих с глубины 45 см. Строение профиля такой почвы может быть выражено формулой:

$$W \frac{0-2}{2} AY \frac{2-6}{4} AYpa \frac{6-20}{14} AYpa, g \frac{20-30}{10} \\ Bg \frac{30-45}{15} C \frac{45-111}{66} Cg \frac{111-170}{58}.$$

В соответствии с потенциалом природных факторов почвообразования ранее однородный пахотный горизонт почвы в процессе постагрогенной трансформации дифференцируется на серию подгоризонтов. В верхней гумусо-аккумулятивной части профиля выделяется слой ветоши крупнотравянистых (W), накапливающийся вследствие замедленной в биоклиматических условиях тундры минерализации растительного субстрата. Следующий за ним поверхностный подгоризонт AY мощностью около 4 см пронизан корнями травянистых растений, содержит значитель-

ное количество полуразложившихся органических остатков. Нижележащий подгоризонт АУра сохраняет черты былой агрогенной преобразованности: характеризуется высокой пористостью и хорошо выраженной мелкокомковато-зернистой структурой. Его нижняя часть АУра, g, отличающаяся от вышележащей толщи наличием четких морфологических признаков оглеения, сменяется переходным по гумусу горизонтом Вg с сизыми и ржавыми пятнами на буром фоне, свидетельствующими о частой смене окислительно-восстановительных условий. Срединная часть профиля представлена чередованием прослоек песка и супеси (горизонт С<sup>~</sup>), под которым залегает оглеенный слой песка (горизонт Сg<sup>~</sup>).

Выявленные особенности морфологического строения почвы свидетельствуют о дифференциации профиля по условиям увлажнения. Благодаря хорошей дренированности исследуемого участка поймы и легкому гранулометрическому составу аллювиальных отложений уровень почвенно-грунтовых вод находится за пределами 170-сантиметровой толщи почвенного профиля. Однако за счет капиллярного поднятия в его нижней части отмечается избыточное увлажнение, что обуславливает развитие здесь восстановительных процессов. Недостаток тепла, слабая испаряемость, отсутствие интенсивного иссушения профиля в летний период и уплотнение подгоризонтов АУра, g (20-30 см) и Вg способствуют созданию условий для избыточной влажности, развития процессов оглеения и, следовательно, неблагоприятного газообмена, о чем свидетельствуют грязно-сизые пятна, ржаво-охристые прожилки, приуроченные к этим горизонтам (глубина 20-45 см).

Сравнительно большая для аллювиальных почв Севера мощность гумусированной толщи профиля (около 30 см) обусловлена как длительным сельскохозяйственным использованием данного пойменного участка, связанным с применением технологических приемов возделывания однолетних трав (дискование, регулярное внесение удоб-

рений и известковых материалов), так и биологическими процессами трансформации в постагрогенный период остатков травянистых растений, богатых биогенными элементами. Как видно из табл. 1, именно в новообразованных в процессе реградации пахотного горизонта слоях почвенного профиля (подгоризонты W и АУ) отмечается аккумуляция органического вещества и основных биогенных элементов. Высокие значения отношения С:N в гумусо-аккумулятивном горизонте (табл. 1) свидетельствуют о низкой обогащенности почвенного органического вещества азотом и слабой степени его разложения (Орлов, 1990). С глубиной содержание основных биогенных элементов резко снижается (табл. 1), что позволяет сделать вывод о замкнутости биологического круговорота в постагрогенный период функционирования аллювиальной пахотной почвы в верхних горизонтах профиля.

Нейтральная и близкая к нейтральной реакция среды верхних горизонтов, нехарактерная для целинных пойменных почв, формирующихся в долине р. Воркуты (Почвы..., 1958), является следствием многолетнего внесения известковых материалов в почву пахотного угодья. Даже спустя 15 лет после снятия агрорегима почвенно-поглощающий комплекс постагрогенной почвы сохраняет кислотно-основные свойства, созданные за 40 лет формирования насыщенного катионами кальция и магния пахотного горизонта в процессе окультуривания аллювиальной почвы. Однако, в верхней части профиля (глубина 0-6 см), где в настоящее время идут современные процессы трансформации растительного опада и гумификации, наблюдается тенденция некоторого снижения величины рН водной вытяжки при сохранении достаточно высокого содержания обменных катионов кальция и магния (табл. 1).

Результаты микробиологических исследований показали, что в аллювиальной пахотной почве в постагрогенный период ее функционирования сохраняются основные закономерности профильного распределения микроорганизмов, характер-

Таблица 1

Агрохимические показатели почвы постагрогенной экосистемы

Горизонт	Глубина, см	рН <sub>водн.</sub>	Подвижные формы		ω(С <sub>общ.</sub> ), %	ω(N <sub>общ.</sub> ), %	С:N	Обменные катионы	
			P <sub>2</sub> O <sub>5</sub>	K <sub>2</sub> O				Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>
W	0-2	6.1	178.4	157.3	24.1	0.88	27.4	35.1	4.2
АУ	2-6	6.7	136.1	56.9	4.2	0.30	14.0	22.4	2.5
АУра	6-20	7.3	42.7	14.45	2.6	0.15	17.4	17.1	1
АУра, g	20-30	6.9	40.3	7.3	2.6	0.19	13.7	16.5	1
Вg	30-45	6.8	17.6	5.3	0.79	0.082	9.6	9.7	0.9
С <sup>~</sup>	45-111	6.9	20.6	6.2	0.43	0.045	9.6	7.6	0.9
Сg <sup>~</sup>	111-128	6.8	24.7	7.3	0.30	0.035	8.6	4.9	1.6
-"	129-170	6.8	26.5	8.1	0.35	0.038	9.2	3.1	1.4

Примечание: в.с.п. – воздушно-сухая почва.

ные для почв наземных экосистем. Согласно данным люминесцентной микроскопии (табл. 2), максимум численности прокариот, спор микроскопических грибов и их мицелия приходится на верхние слои почвы, где сосредоточена основная масса корней травянистых растений (АУ) и их опад (W). На глубине ниже 6 см от поверхности почвы численность бактерий и спор микромикетов снижается на порядок и более, при этом мицелий микроскопических грибов глубже 20 см не встречается.

Полученные данные по численности бактерий, спор и длины мицелия микромикетов отражают особенности распределения органического вещества в профиле почвы, условий увлажнения и развития глеевых процессов. Благодаря аккумуляции питательных веществ и оптимальной аэрированности основная масса почвенных микроорганизмов сосредоточена в верхней толще корнеобитаемого слоя (до глубины 20 см), где при достаточных запасах продуктивной влаги складываются наиболее благоприятные условия газообмена с атмосферным воздухом. Ухудшение условий функционирования микроорганизмов в переувлажненных горизонтах почв, характеризующихся уплотнением и развитием процессов оглеения, даже при достаточно высоком содержании органических веществ (содержание гумуса около 4.5%), обуславливает не только снижение численности микроорганизмов, но и снижение в составе бактериальной составляющей микробных комплексов доли живых, функционально активных клеток прокариот. В верхних хорошо аэрируемых горизонтах почвы (глубина 0-20 см) доля мертвых клеток не превышает 15% от общего числа бактерий, в оглееных горизонтах АУра, g и Bg она составляет уже 30-33%, а в нижележащей толще слоистого аллювия – 50%.

Распределение микробной биомассы по профилю почвы согласуется с распределением численности микроорганизмов. Основную роль в структуре микробной биомассы верхних горизонтов почвы играют микроскопические грибы

(табл. 3). На долю их спор и мицелия в слое ветоши (горизонт W), где идут основные процессы трансформации растительного опада, приходится до 80.8% общей микробной биомассы. Вниз по профилю вклад микроскопических грибов в суммарную биомассу микроорганизмов снижается, составляя на глубине 6-20 см 74.9%, а в нижней части гумусированной толщи, где вследствие застоя влаги складываются анаэробные условия и интенсифицируется глеевый процесс, – 42.6-57.1%. В подстилающем слоистом аллювии, микробные комплексы которого характеризуются низкими величинами суммарной биомассы (2.8-3.5 мг/г а.с.п.), на первый план выходят прокариоты, доля которых определяется величинами порядка 48.6-57.1% общей суммарной биомассы микроорганизмов, второй составляющей являются споры микромикетов. Присутствие последних в нижних горизонтах профиля аллювиальной почвы может объясняться возможностью их нисходящей миграции с током влаги по поровому пространству песчано-супесчаной толщи аллювиальных почв, отличающейся значительной порозностью (Лаптева, 2000).

Показатели численности и биомассы микроорганизмов в почве рассмотренной постагрогенной экосистемы, формирующейся в биоклиматических условиях тундры, близки к микробиологическими показателями почв более южных широт (Распределение численности..., 1995; Широких, 2001; Добровольская, 2005; Микробные сообщества..., 2014). По всей видимости, особенности ландшафтных условий – расположение постагрогенного участка в долине реки, специфика растительного сообщества – формирование злаково-разнотравного фитоценоза, хоть и редкое (в годы с максимальным уровнем подъема паводковых вод), но дополнительное поступление элементов питания с паводковым аллювием, близкая к нейтральной реакция среды, а также общий тренд повышения в последние десятилетия среднегодовых температур в регионе (Kaverin, Pastukhov, 2016) способствовали развитию в аллю-

Таблица 2

Численность прокариот, спор грибов и длина грибного мицелия в почве постагрогенной экосистемы,  $X \pm \Delta^*$

Горизонт	Глубина, см	Численность бактерий, млрд./г а.с.п.**			Численность спор грибов, млн./г а.с.п.	Длина мицелия грибов, м/г а.с.п.
		Общая	Живые клетки	Мертвые клетки		
W	0-2	2.0±0.2	1.7±1.2	0.3±0.1	22.3±1.3	98.6±22.3
АУ	2-6	1.3±0.2	1.1±0.3	0.2±0.1	18.8±1.2	45.6±11.6
АУра	6-20	0.7±0.2	0.6±0.1	0.1±0.05	3.6±1.1	16.5±5.2
АУра, g	20-30	0.3±0.07	0.2±0.05	0.1±0.05	1.2±0.1	Не обнар.
Bg	30-45	0.1±0.05	0.07±0.05	0.03±0.01	1.2±0.2	Не обнар.
С <sup>~</sup>	45-111	0.1±0.03	0.05±0.01	0.03±0.01	0.8±0.1	Не обнар.
Сg <sup>~</sup>	111-128	0.1±0.02	0.05±0.01	0.05±0.01	0.8±0.07	Не обнар.
“-	129-170	0.1±0.02	0.05±0.01	0.05±0.01	0.5±0.04	Не обнар.

Примечание: здесь и далее \*X – среднее значение, Δ – стандартное отклонение; \*\*а.с.п. – абсолютно сухая почва.

Таблица 3

Распределение биомассы микроорганизмов по почвенному профилю, Х<sub>±Δ</sub>

Горизонт	Глубина, см	Биомасса, мкг/г а.с.п.			
		Бактерии	Споры грибов	Мицелий грибов	Общая
W	0-2	40.8±12.3	45.3±19.6	126.6±22.3	212.7±21.3
AУ	2-6	26.3±13.5	36.7±14.2	65.6±11.6	128.6±14.6
AУра	6-20	14.8±11.4	17.6±2.3	26.6±5.2	59.0±6.3
AУра,g	20-30	6.2±2.1	4.6±1.2	0	10.8±1.2
Bg	30-45	2.1±0.7	2.8±0.8	0	4.9±1.2
C <sup>~</sup>	45-111	1.7±0.5	1.8±0.5	0	3.5±1.2
Cg <sup>~</sup>	111-128	1.6±0.3	1.2±0.4	0	2.8±0.8
-"	129-170	1.6±0.3	1.2±0.3	0	2.8±0.6

Таблица 4

Видовой состав и обилие видов микромицетов в почве постагрогенной экосистемы

Виды	Обилие вида, %
Zygomycota	
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	0.5
<i>Mortierella</i> sp.	0.5
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	0.9
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	1.4
<i>M. racemosus</i> Fresen.	2.3
<i>Mucor</i> sp.	0.5
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	3.6
<i>U. ramanniana</i> (Moller) W. Gams	7.7
<i>U. vinacea</i> (Dixon.) W. Gams	0.5
Ascomycota	
<i>Aspergillus candidus</i> Link	0.9
<i>Aspergillus ochraceus</i> G. Wilh	0.5
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary & Lowenthal) G. Arnaud	0.5
<i>Botrytis pyramidalis</i> (Bonord.) Sacc.	1.8
<i>Cephalosporium</i> sp.	1.4
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	20.5
<i>Cl. herbarum</i> (Pers.) Link	13.6
<i>Fusarium</i> sp.	0.5
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & J.W. Camich	4.1
<i>Monocillium</i> sp.	0.5
<i>Penicillium camemberti</i> Thom	5.0
<i>P. dierckxii</i> Biourge	0.5
<i>P. funiculosum</i> Thom	0.9
<i>P. implicatum</i> Biourge	1.4
<i>P. kapuscinskii</i> Zaleski; Raper a. Thom	4.6
<i>P. raistrickii</i> G. Sm.	0.5
<i>P. tardum</i> Thom	0.5
<i>P. thomii</i> K.M. Zaleski	1.4
<i>Penicillium</i> sp.	5.5
<i>Torula</i> sp.	0.5
<i>Trichoderma piluliferum</i> J. Webster & Rifai	0.5
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	0.5
<i>Trichoderma</i> sp.	4.1
Неидентифицированные виды	
<i>Mycelia sterilia</i> светлоокрашенный	8.6
<i>Mycelia sterilia</i> темноокрашенный	3.6

виальной постагрогенной почве функционально активного (с преобладанием живых клеток бактерий), богатого по величине микробной биомассы комплекса микроорганизмов. Избыточный пул микроорганизмов, который, как правило, увеличивается в экосистемах с экстремальными условиями обитания (Звягинцев, 1987), является одной из главных причин устойчивости почвы к неблагоприятным воздействиям как природного, так и антропогенного характера (Полянская, 1997).

В результате детального микологического анализа из почвы исследованной постагрогенной экосистемы выделено 32 вида микроскопических грибов. Большинство из них относится к сахаролитическим грибам. К целлюлозолитикам принадлежит небольшая группа микромицетов, представленная видами рода *Trichoderma* и *Geomyces pannorum*. Большинство зарегистрированных видов относится к анаморфным грибам, которые имеют аскомицетный аффинитет. Среди них доминирующее положение занимает род *Penicillium*, насчитывающий 9 видов. Зигомицеты представлены 9 видами, относящимися к родам *Mucor* (4 вида), *Umbelopsis* (3) и *Mortierella* (2). Остальные роды насчитывают в основном 1-2 вида (табл. 4).

При относительно большом видовом разнообразии рода *Penicillium* обилие их представителей невелико (табл. 4). Наиболее представлены виды *Penicillium camemberti* и *P. kapuscinskii*, которые часто регистрируют в северных почвах. Значительным обилием отличаются также виды рода *Cladosporium*, прежде всего – *Cl. cladosporioides* и *Cl. herbarum*, которые приурочены к почвам, формирующимся под сообществами травянистых растений. Из зигомицетов наибольшим обилием характеризуются виды рода *Umbelopsis*. Обилиен также *Mycelia sterilia*, который является типичным доминирующим компонентом тундровых почв (Паринкина, 1989; Кирцидели, 1997; Хабибуллина, 2009).

Большинство обнаруженных видов микромицетов по частоте встре-

Таблица 5

Структура комплекса типичных видов микромицетов почвы постагрогенной экосистемы

Виды		
Доминирующие (ЧВ* >60%)	Частые (ЧВ 30-60%)	Редкие (ЧВ 10-30%)
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	<i>Cladosporium herbarum</i>	<i>Penicillium kapuscinskii</i>
<i>Umbelopsis ramanniana</i>	<i>Penicillium camemberti</i>	<i>Geomyces pannorum</i>
<i>Penicillium</i> sp.	<i>Mycelia sterilia</i> (темноокрашенный)	<i>Cephalosporium</i> sp.
<i>Mycelia sterilia</i> (светлоокрашенный)		<i>Mucor hiemalis</i>
		<i>M. racemosus</i>
		<i>Mucor</i> sp.

Примечание: \*ЧВ – частота встречаемости (доля, % числа образцов, в которых был обнаружен данный вид, в общем числе образцов).

чаемости относятся к редким и случайным видам (табл. 5). Доминирующие по обилию виды имели также наибольшую частоту встречаемости, составляя основу комплекса типичных видов микромицетов исследуемой почвы. К доминантам принадлежат *Cladosporium cladosporioides*, *Umbelopsis ramanniana*, *Penicillium* sp. и светлоокрашенная форма стерильного мицелия. К часто встречающимся видам отнесены *Cladosporium herbarum*, *Penicillium camemberti* и темноокрашенный стерильный мицелий. Все эти грибы являются космополитами, обильно спорулирующими и быстрорастущими видами.

Вероятно, именно эти свойства обуславливают их перевес в формировании грибных комплексов в сопоставлении с другими таксонами микроскопических грибов.

В целом, анализ данных видового состава микромицетов показал, что их качественное разнообразие по сравнению с микробными комплексами почв таежной зоны Республики Коми невелико. Микоценозы почв, формирующиеся под пологом хвойных лесов, значительно богаче по видовому составу микроскопических грибов (Биологическое разнообразие..., 2005; Экологические принципы..., 2009; Хабибуллина, 2009).

### Заключение

В условиях тундровой зоны при прекращении хозяйственного использования «однолетняя» агроэкосистема (посев овса, овсяно-горохой смеси), созданная в пойме р. Воркуты, преобразовалась через стадию залежи в многолетнее разнотравно-злаковое сообщество, под влиянием которого трансформировалась и почва. Установлено, что наибольшая численность микроорганизмов характерна для верхних горизонтов почвы. Численно бактерии преобладают над грибами в сотни раз. Анализ соотношения живых и мертвых клеток бактерий показал, что в верхних горизонтах численность живых клеток выше, что свидетельствует об активности бактериального компонента микробоценоза в почве постагрогенной экосистемы. На количество микробной биомассы влияет не только питательный, но и водно-воздушный режим почвы. В верхних горизонтах почвы доминируют микроскопические грибы, на долю которых приходится около 80% общей микробной биомассы, в нижних – прокариоты. В гумусоаккумулятивном горизонте (глубина 0-20 см) мицелий грибов преобладает над спорами, в более глубоких горизонтах морфобиологическая структура биомассы микромицетов представлена только спорами.

Сообщество почвенных микромицетов характеризуется относительно невысоким видовым разнообразием при доминировании аскомицетов с ведущим положением представителей рода *Penicillium*. По обилию и частоте встречаемости доминируют виды рода *Cladosporium* и стерильные формы мицелия. Комплекс типичных видов представлен видами-космополитами, которые часто встречаются в северных почвах.

Анализируя опыт изучения многолетних сеяных лугов на Крайнем Севере (Особенности природопользования..., 1998; Биологическое разнообразие..., 2005; Экологические принципы..., 2009), можно предположить, что сформированный в процессе постагрогенной сукцессии фитоценоз будет достаточно устойчивым. В сочетании с относительной консервативностью почв как компонентов наземных экосистем это будет препятствовать внедрению видов, типичных для зональной растительности, на последующих этапах постагрогенной сукцессии. Не исключено, что микробное сообщество, находясь в достаточно стабильных почвенных условиях, будет сохранять свои характеристики в течение длительного времени в рамках данной конкретной экосистемы.

Известно, что микробоценозы постагрогенных почв при демуляции теряют признаки «окультуривания» и приобретают признаки, характерные для микробных комплексов ненарушенных почв. Микробиологические характеристики почвы меняются согласно классической схеме восстановительной сукцессии. Для окультуренных почв типичны низкие значения численности, биомассы и видового разнообразия микроорганизмов. В микробоценозах залежей эти показатели возрастают, а в климаксовых сообществах вновь несколько снижаются (Сорокина, 2007; Особенности изменения..., 2012; Телеснина, 2015). Однако схема демуляции, выявленная для таежной зоны, может не соответствовать условиям тундры. В связи с тем, что изучение этого вопроса в тундровой

зоне только начинается, необходимо продолжение исследований почвенных микробных сообществ в постагрогенных экосистемах юго-востока Большеземельской тундры.

*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

Биологическое разнообразие и продуктивность антропогенных экосистем Крайнего Севера / А. Н. Панюков, 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.

Гузэль, Н. И. Изменения почвенного покрова при зарастании бывших сельскохозяйственных земель на Карельском перешейке / Н. И. Гузэль // Материалы по изучению русских почв. – 1999. – № 1. – С. 10-13.

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

Динамика сельскохозяйственных земель России в XX веке и постагрогенное восстановление растительности и почв / Д. И. Люри, С. В. Горячкин, Н. А. Каравая, Е. А. Денисенко, Т. Г. Нефедова. – М. : ГЕОС, 2010. – 412 с.

Добровольская, Т. Г. Особенности таксономического состава бактериальных комплексов торфяников разного генезиса / Т. Г. Добровольская, О. С. Кухаренко, А. В. Головченко // Болота и биосфера : материалы 4-й научной школы. – Томск, 2005. – С. 169-174.

Естественное восстановление микробиологических свойств дерново-подзолистой почвы в условиях залежи / С. Н. Сазанов, Н. А. Манучарова, М. В. Горленко, М. М. Умаров // Почвоведение. – 2005. – № 5. – С. 575-580.

Звягинцев, Д. Г. Почва и микроорганизмы / Д. Г. Звягинцев. – М. : Наука, 1987. – 245 с.

Кирцидели, И. Ю. Почвенные микромицеты архипелага Северная Земля / И. Ю. Кирцидели // Микология и фитопатология. – 1997. – Т. 34. – Вып. 6. – С. 1-6.

Классификация и диагностика почв России. – Смоленск : Ойкумена, 2004. – 343 с.

Корчагин, А. А. Полевая геоботаника / А. А. Корчагин. – М.-Л. : Наука, 1964. – 532 с.

Кураков, А. В. Методы определения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: учебно-методическое пособие / А. В. Кураков. – М. : Макс Пресс, 2001. – 92 с.

Лаптева, Е. М. Микробиота аллювиальных почв средней тайги / Е. М. Лаптева, Ф. М. Хабибуллина,

Ю. П. Пелихова. – Сыктывкар, 2000. – 32 с. – (Сер. науч. докл. Коми науч. центр УрО РАН, Вып. 426).

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. – М. : МГУ, 1991. – 304 с.

Микробные сообщества подзолистых почв на вырубках среднетаежных еловых лесов / Ю. А. Виноградова, Е. М. Лаптева, Е. М. Перминова, С. С. Анисимов, А. Б. Новаковский // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16. – № 5. – С. 74-80.

Орлов, Д. С. Гумусовые кислоты почв и общая теория гумификации / Д. С. Орлов. – М. : МГУ, 1990. – 325 с.

Особенности изменения структуры микробной биомассы почв в условиях залежи / Л. М. Полянская, Н. И. Суханова, К. В. Чакмазян, Д. Г. Звягинцев // Почвоведение. – 2012. – № 7. – С. 792-798.

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.

Панюков А. Н. Однолетние агрофитоценозы в тундровой зоне – создание и трансформация / А. Н. Панюков // Аграрная наука Евро-Северо-Востока. – 2009. – № 4(15). – С. 39-42.

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

Полевой определитель почв. – М. : Почвенный ин-т им. В. В. Докучаева, 2008. – 182 с.

Полянская, Л. М. Изменение состава микробной биомассы в почве при окультуривании / Л. М. Полянская, С. М. Лукин, Д. Г. Звягинцев // Почвоведение. – 1997. – № 2. – С. 206-212.

Почвы Коми АССР. – М. : Изд-во АН СССР, 1958. – 199 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.

Сорокина, О. А. Влияние сосняков разного возраста на биологическую активность залежных почв среднего Приангарья / О. А. Сорокина, Н. Д. Сорокин // Почвоведение. – 2007. – № 5. – С. 627-634.

Телеснина, В. М. Постагрогенная динамика растительности и свойств почвы в ходе демулационной сукцессии в южной тайге / В. М. Телеснина // Лесоведение. – 2015. – № 4. – С. 293-306.

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. – М. : Наука, 1985. – С. 115-133.

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

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

Широких, А. А. Профильное распределение численности и биомассы микроорганизмов в дерново-подзолистых почвах Кировской области / А. А. Широких, И. Г. Широких, Л. М. Полянская // Почвоведение. – 2001. – № 7. – С. 845-851.

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

Экологические принципы природопользования и природовосстановления на Севере / И. Б. Арчегова, Е. Г. Кузнецова, И. А. Лиханова, А. Н. Панюков, Ф. Х. Хабибуллина, Г. Г. Осадчая. – Сыктывкар, 2009. – 176 с.

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

Kaverin, D. Ground temperature and active layer monitoring at southern permafrost limit (Northeast European Russia) [Электронный ресурс] / D. Kaverin, A. Pastukhov // XI International Conference on Permafrost: Book of Abstracts. – Potsdam, 2016 – Режим доступа: <https://www.conftool.pro/icop2016/index.php?page=adminPapersBro>.

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

## MICROBIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SOIL OF POSTAGROGENIC BIOGEOCOENOSIS IN TUNDRA

V. A. Kovaleva, S.V. Deneva, A. N. Panjukov

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

*Summary.* In the tundra zone, the post-agrogenic ecosystem transformed to a fallow after the annual crops cultivation was stopped. After 10 years period, forb-grass meadow with specific soil and microbial community occurred at the model site. The authors studied number of microorganisms in the soil and soil microorganisms community composition and structure in the post-agrogenic ecosystems. The results showed that the most of microorganisms occurred in the upper soil horizons. The number of bacteria was hundred times higher than fungi. Analysis of the bacteria live/dead cells ratio showed that the most of bacteria is in active state. Fungi biomass was higher than bacteria; soil fungi represented 80% of the total biomass. Mycelium was found only down to 20 cm depth. Below this depth, only fungal spores were found. The genus *Penicillium* dominated in the species composition of fungi. By abundance and frequency of occurrence, species of the genus *Cladosporium* and sterile forms of mycelium dominated. Complex of typical soil fungi species was represented by cosmopolite species common in the northern soils.

*Key words:* tundra soil, post-agrogenic ecosystem, microbial community, microbial biomass