

Трансформация микобиоты под влиянием сельскохозяйственного освоения почв в тундровой зоне

© 2010. Ф. М. Хабибуллина, д.б.н., с.н.с., А. Н. Панюков, к.б.н., н.с.,
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
e-mail: fluza@ib.komisc.ru

В данной статье приведены результаты исследований по влиянию сельскохозяйственного освоения тундровых почв на количественный состав микроорганизмов, на соотношение их физиологических групп, а также на видовой состав микромицетов. Установлено, что при сельскохозяйственном освоении тундровых территорий в соответствии с изменением типа экосистемы изменяется количественная и качественная характеристика микроорганизмов, теряется зональная специфика почвенной микобиоты.

The article presents the results of long-term research of the influence of tundra soils agricultural use on microorganisms' structure, ratio of different physiological groups of microorganisms and species structure of microbiocenosis. It is stated that in course of agricultural use of tundra soils quantitative and qualitative characteristics of microbiota transform in line with changing of ecosystem type; zonal specificity of soil microbiota is lost.

Ключевые слова: тундровые почвы, сеяный луг, комплекс микромицетов,
биомасса микроорганизмов

Key words: tundra soils, sieved meadow, micromycets,
microorganisms biomass

Результатом процесса сельскохозяйственного освоения земель является замена природных экосистем на культурные моноили маловидовые, что сопровождается преобразованием почвы и соответственно почвенного микробного сообщества. Исследуемым воркутинским лугам около 50 лет. Уничтожение целинной тундровой растительности, обработка почвы, посев многолетних трав мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) и лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis* L.), влияние антропогенного режима, включающего в себя внесение удобрений и уборку трав, полностью преобразили верхние горизонты тундровой почвы. Вместо целинной торфянисто-поверхностно-слабоглеевой суглинистой образовалась тундровая задернованная окультуренная поверхностно-глеевая почва, хотя минеральные горизонты глубже 30 см, характерные для целинной тундровой почвы, в профиле почвы луговой экосистемы остаются морфологически и по свойствам практически без изменений. Состав травостоя в последние 38–40 лет отличается относительным постоянством – около 40 видов высших растений с доминированием высеянных мятлика и лисохвоста [1]. Для выявления изменений в сообществах почвенных микроскопических грибов, трансформации их видового разнообразия и количественных показателей

были проведены исследования микобиоты сеяных лугов тундровой зоны.

Образцы почв для микробиологического анализа отбирали с соблюдением стерильности из верхних горизонтов двух почв – подстилки (A0A1) целинной торфянисто-поверхностно-слабоглеевой суглинистой почвы ивняково-ерниковой тундры и дернового горизонта Адер. многолетнего сеяного луга. Органогенный горизонт целинной почвы характеризовался довольно низкой кислотностью почвенного раствора (рН_{вод.} 5,8), максимальным, по отношению к расположенным ниже почвенным горизонтам, содержанием элементов-биогенов (содержание органического углерода – 13,7%, гидролизующего азота – 12,3 мг на 100 г в.с.п.). В дерновом горизонте сеяного луга отмечено уменьшение кислотности почвенного раствора (рН_{вод.} 6,22), увеличение содержания углерода – 18,9% и гидролизующего азота – 20,2 мг на 100 г в.с.п.).

Для анализов использовали смешанные образцы из 10 индивидуальных с каждого участка. Количество микроорганизмов разных физиологических групп определяли методом разведения почвенной суспензии с последующим высевом её на агаризованные питательные среды [2]. Численность аммонификаторов в образцах учитывали на мясо-

пептонном агаре (МПА), микроорганизмов, усваивающих минеральные формы азота, – на крахмал-аммиачном агаре (КАА), грибов-сахаролитиков – на среде Чапека, целлюлозолитиков – на среде Гетчинсона (с целлюлозой на поверхности среды), олигокарбофилов – на среде Виноградского, олигонитрофилов – на среде Эшби. Идентификацию микроскопических грибов проводили по определителям для различных таксономических групп [3–7]. Комплексы микромицетов почв характеризовали с использованием показателей (в %) относительного обилия и частоты встречаемости видов [8, 9]. На основании частоты встречаемости выделяли типичные виды с высокой частотой встречаемости – доминанты (Д), частые (Ч) и редкие (Р), а также виды, встречаемость которых ниже 25%, – случайные (С).

Общее количество микроорганизмов определяли с помощью метода люминесцентной микроскопии [10, 11].

Известно, что почвы тундры и почвы средней и северной тайги характеризуются сходным распределением микроорганизмов по почвенному профилю [11]. Подавляющее количество их сосредоточено в самой верхней части профиля – органогенном горизонте. При переходе к минеральной части количество микроорганизмов резко падает и продолжает уменьшаться с глубиной. «Прижатость» биологически активного слоя к самой поверхности почвы характерна для целинных почв Севера, сохраняется эта особенность и в освоенных почвах тундры [12].

Из аккумулятивного слоя целинной почвы было выделено 27 видов микромицетов (табл. 1), включая представителей *Mycelia sterilia*.

Аскомицеты представлены только одним видом *Chaetomium globosum*, отмеченным единичными находками. Зигомицеты насчитывают 7 видов из родов *Mucor* и *Mortierella*, которые являются типичными для тундровых экосистем [13].

Наибольшее количество среди выделенных видов приходится на несовершенные грибы с доминирующим положением рода *Penicillium* (9 видов), среди которых преобладают виды секции *Asymmetrica*, что характерно для комплексов почвенных микромицетов тундровых почв [14–17]. Наиболее часто отмечались *Penicillium camemberti*, *P. kapuscinskii*, *P. simplicissimum*, *P. lanosum*. Род *Aspergillus* представлен видом *A. versicolor*. Высоким обилием характеризовались *Geomyces pannorum* и белая пушистая форма стерильного мице-

лия, которые входят по частоте встречаемости в разряд часто встречающихся (табл. 2). Другие светлоокрашенные микромицеты немногочисленны.

Темноцветные микромицеты представлены всего 3 видами из 3 родов – *Cladosporium herbarum*, *Humicola fusco-atra* и *Aureobasidium pullulans*. *Cladosporium herbarum* входит в разряд доминирующих, а остальные виды немногочисленны по обилию и частоте встречаемости.

Комплекс типичных видов микромицетов включает 3 доминирующих, 7 частых и 13 редких видов. Среди доминирующих и частых видов представлены как типичные для тундры *Geomyces pannorum* и *P. lanosum*, так и виды космополиты (табл. 2).

Почва сеяного луга по сравнению с целинной характеризуется более богатой в видовом отношении микобиотой (табл. 1). Выделены и идентифицированы в луговом сообществе 32 вида микромицетов, принадлежащих к 12 родам из отделов *Zygomycota*, *Ascomycota* и формального класса *Anamorphic fungi*. Наибольшее видовое разнообразие обнаружено среди анаморфных грибов (восемь родов) и зигомицетов (два рода).

Из анаморфных грибов, как и в целинной тундровой почве, наиболее представительным является род *Penicillium* (пять видов). При довольно большом разнообразии обилие *Penicillium*, однако, невелико, несколько значительнее обилие видов рода *Trichoderma*, которые нехарактерны для природных тундровых биогеоценозов. Наибольшим обилием (11,2%) среди несовершенных грибов характеризуется условный патоген *Fusarium oxysporum*, характерный для окультуренных почв, который также не был обнаружен в целинной почве.

Зигомицеты представлены восемью видами из родов *Mucor* и *Mortierella*, широко распространёнными в целинных и сельскохозяйственного использования почвах в разных географических зонах. Обилие видов родов *Mucor* и *Mortierella* существенно выше, чем анаморфных грибов. *Mucor globosum*, *Mortierella verticillata*, *M. schmuckeri* были выделены только из окультуренной почвы, тогда как *Mortierella isabellina*, наоборот, был характерен только для целинной.

Наибольшее обилие отмечено у сумчатых грибов, представленных видами рода *Chaetomium* – *Ch. globosum*, *Ch. spirale*, *Ch. spiralliform*, которые наряду с актиномицетами являются основными целлюлозолитиками в данной почве.

Видовой и количественный состав микромицетов в почвах сеяного луга и ивняково-ерниковой тундры

Виды микромицетов	Ивняково-ерниковая тундра, А0А1		Многолетний сеяный луг, АдерА1	
	Количество микромицетов тыс. КОЕ/г в.с.п.	Обилие видов, %	Количество микромицетов тыс. КОЕ/г в.с.п.,	Обилие видов, %
Отдел Zygomycota				
<i>Mucor globosum</i> A. Fisher	–	–	10	3,8
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	10	2,6	10	4
<i>M. plumbeus</i> Bon.	10	2,6	10	3,8
<i>M. racemosus</i> Fres	8	2,2	3	1,2
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	40	10,4	10	3,8
<i>Mortierella isabellina</i> Oudem.	1	0,26	–	–
<i>M. ramanniana</i> (Moller) Linnem. (= <i>Umbelopsis ramanniana</i>)	10	2,6	10	4
<i>M. verticillata</i> Linnem.	–	–	40	16
<i>M. vinacea</i> Dixon (= <i>Umbelopsis vinacea</i>)	3	0,78	1	0,4
<i>M. schmuckeri</i> Linnem.	–	–	1	0,4
Отдел Ascomycota				
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze.	1	0,26	30	11,4
<i>Ch. spirale</i> Zopf	–	–	20	8
<i>Ch. spiralliform</i> Bain.	–	–	25	9,5
Anamorphic fungi				
<i>Aspergillus fumigatus</i> Fres.	–	–	2	0,8
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	30	7,8	1	0,4
<i>Geomyces</i> (= <i>Chrysosporium</i>) <i>pannorum</i> Huges	100	26	10	3,8
<i>Penicillium camemberti</i> Thom	1	0,26	1	0,4
<i>P. canescens</i> Sopp	1	0,26	1	0,4
<i>P. cyclopium</i> Westling	–	–	1	0,4
<i>P. lanosum</i> Westl.	40	10,4	1	0,4
<i>P. kapuscinskii</i> Zaleski; Raper a. Thom	17	4,4	–	–
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	1	0,26	–	–
<i>P. frequentans</i> Westling	1	0,26	1	0,4
<i>P. herquei</i> Bain. Et Sart.	3	0,8	–	–
<i>P. implicatum</i> Biourge	1	0,26	–	–
<i>P. roqueforti</i> Thom	1	0,26	–	–
<i>P. verrucosum</i> var. <i>cyclopium</i> Abe	2	0,6	–	–
<i>Trichoderma album</i> Preuss	–	–	7	2,7
<i>T. viride</i> Persoon ex Fries	–	–	6	2,3
<i>T. koningii</i> Oudemans	–	–	6	2,3
<i>Paecilomyces variotii</i> Bain.	–	–	0,4	0,1
<i>Humicola fusco-atra</i> Traaen	1	0,26	–	–
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arand	1	0,26	4	0,4
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fres.) de Vries	1	0,26	1	0,4
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Lk.	–	–	1	0,4
<i>Phoma</i> sp.	2	0,5	6	2,3
<i>Fusarium oxysporum</i>	–	–	31	11,2
<i>Mycelia sterilia</i>				
Неидентифицированный род (<i>Moniliac.</i>)	100	26	10	4
Неидентифицированный род 1 и 2 (<i>Dematiac.</i>)	2	0,5	1	0,4

В целом микобиота сеяного луга 50-летнего возраста характеризуется значительным видовым разнообразием, в которой обильно представлены зигомицеты и аскомицеты.

Использование для характеристики структуры комплекса грибов исследуемых экосистем такого общеэкологического показателя, как частота встречаемости вида, позволило установить, что комплекс типичных видов микромицетов сеяного луга включает в органогенном слое три доминирующих, три частых и восемь редких видов. К доминирующим и частым видам комплекса относятся, с одной стороны, типичные тундровые микромицеты *Penicillium lanosum*, *Mycelia sterilia*, а с другой – *Fusarium oxysporum*, «южный» представитель в почвах агроценозов (табл. 2).

Сопоставление видового состава почвенных грибов целинной тундры и сеяных лугов выявило невысокое сходство по Жаккару: 40% – для доминирующих, 12,5 и 22% для частых и редких соответственно.

Для характеристики соотношения основных физиологических групп микроорганизмов органогенного слоя в самый пик вегетационного периода (25 июля) нами проведён микробиологический анализ образцов органогенных горизонтов почв ивняково-ерниковой тундры и многолетнего сеяного луга (табл. 3).

Все показатели, кроме численности сахаролитиков, были значительно выше в пробах почвы многолетнего сеяного луга. Преобладание в обеих почвах микроорганизмов, использующих органический азот, связано, вероятно, с насыщенностью этих горизонтов слабо разлагающимися моховыми остатками в целинной почве и накоплением отмершей травы в луговом сообществе. Меньшее количество бактерий, растущих на среде с минеральным азотом, может быть связано с торможением процессов минерализации, особенно в переувлажнённых почвах. Резкое отличие имело место в численности целлюлозолитиков на среде Гетчинсона и условных аэробных

Таблица 2

Структура комплекса типичных видов микромицетов почвы многолетнего сеяного луга и целинной тундры (по частоте встречаемости)

Доминирующие	Частые
Многолетний сеяный луг	
<i>Cladosporium herbarum</i>	<i>Geomyces pannorum</i>
<i>Mycelia sterilia</i> (светлоокрашенный)	<i>Mortierella verticillata</i>
<i>Penicillium lanosum</i>	<i>Mycelia sterilia</i> (тёмноокрашенный)
<i>Fusarium oxysporum</i>	
Целинная тундра	
<i>Geomyces pannorum</i>	<i>Mortierella alpina</i>
<i>Mycelia sterilia</i> (светлоокрашенный)	<i>Mortierella isabellina</i>
<i>Cladosporium herbarum</i>	<i>Penicillium camemberti</i>
	<i>P. kapuscinskii</i>
	<i>P. simplicissimum</i>
	<i>P. lanosum</i>
	<i>Mycelia sterilia</i> (тёмноокрашенный)

Таблица 3

Характеристика почвенной микробиоты сеяного луга и ивняково-ерниковой тундры

Горизонт, глубина, см	Количество микроорганизмов, вырастающих на средах, тыс. КОЕ/г в.с.п.					
	МПА	КАА	Виноградского	Эшби	Гетчинсона	Чапека
Целинная тундра						
А0А1 0-4(6)	502±56	150±18	890±58	34±5	62±5	391±32
Многолетний сеяный луг						
Адер.А1 0-3(6)	2400±130	444±51	352±28	472±37	160±17	252±19

Таблица 4

Количественная характеристика почвенной микробиоты природной и луговой экосистем

Глубина взятия образца, см	Мицелий актиномицетов, м/г	Бактерии, млрд. клеток/г	Мицелий грибов, м/г	Споры грибов, млн. спор/г
Целинная тундровая почва				
0-10	128,2–256,4	0,45–3,78	76,8–128,1	0,2–0,6
Сеяные луга (нижняя часть склона)				
0-10	245,3	26,11	2459,7	150

Таблица 5

Биомасса почвенной микробиоты сеяного луга и ивняково-ерниковой тундры, мг/г (%)

Глубина, см	Актиномицеты	Бактерии	Грибы		Итого
			Мицелий	Споры	
Ивняково-ерниковая тундра					
0-10	0,005–0,01 (1,57–1,6)	0,01–0,076 (3,15–12,6)	0,3–0,5 (83,3–94,6)	0,002–0,006 (0,6–1)	0,317–0,592 (100)
Многолетний сеяный луг					
0-10	0,63 (5,14)	0,52 (4,24)	9,6 (78,4)	1,5 (12,25)	12,25 (100)

азотфиксаторов с олигонитрофилами на среде Эшби. Олигонитрофилы относятся к так называемой «микрофлоре рассеяния» [18] и способны довольствоваться ничтожным содержанием в среде азота [17].

Общее количество микроорганизмов в органогенных горизонтах исследуемых почв определяли с помощью метода люминесцентной микроскопии. Как и предполагалось, количество микроорганизмов резко отличается от значений, полученных посевным методом, по-видимому, в связи с присутствием в местообитаниях значительной доли некультивируемых вообще или не растущих на используемых средах микроорганизмов. Например, количество бактерий, отмеченное в подстилке ивняково-ерниковой тундры, составило 450–3780 млн./г в.с.п., что гораздо выше данных, полученных методом посева на твёрдые питательные среды.

По данным прямого счёта, количество актиномицетов, бактерий, грибов луговой почвы по сравнению с их содержанием в целинной почве, было на несколько порядков больше (табл. 4).

Было установлено, что как в природных, так и в луговых тундровых почвах преобладает грибная биомасса (табл. 5). Биомасса спор грибов в целинной почве незначительна, а в почве сеяного луга этот показатель больше на два-три порядка (более 12%). Процентное соотношение бактерий и актиномицетов в общей биомассе микроорганизмов в луговой почве было значительно выше показателя в целинной тундровой почве. Общая биомасса микроорганизмов в условиях луговой

экосистемы больше, чем в целинной тундре в 20–40 раз.

Это свидетельствует о высокой биологической активности почвы сеяного луга, а значительное количество микроорганизмов – благоприятных для них условиях в луговой почве.

Проведённый микробиологический анализ органогенного (продуктивного) слоя почвы показывает, что в составе микробиоты, как и в растительном сообществе, при значительном видовом разнообразии обильны лишь некоторые группы видов, играющих главную роль в биологических процессах. Луговая экосистема характеризуется более богатым родовым и видовым составом микромицетов (рис. 1).

Различаются в исследуемых экосистемах и основные деструкторы органики – в условиях агроценоза основными целлюлозоразрушителями являются виды *Chaetomium*, тогда как в целинной тундре – актиномицеты и микромицет *Geomyces pannorum* (табл. 6).

Таким образом, под влиянием сельскохозяйственного освоения в тундровых почвах происходят изменения количественного и качественного состава микроорганизмов, структуры их биомассы, зональных комплексов микромицетов и формирование специфической микробиоты. Микробиота многолетних сеяных лугов в условиях Крайнего Севера характеризуется преобладанием представителей родов *Trichoderma*, *Chaetomium*, большим видовым разнообразием зигомицетов, уменьшением в количественном и видовом отношении пенициллов, появлением нехарактерных для тундры видов родов *Aspergillus*, *Fusarium*. Сре-

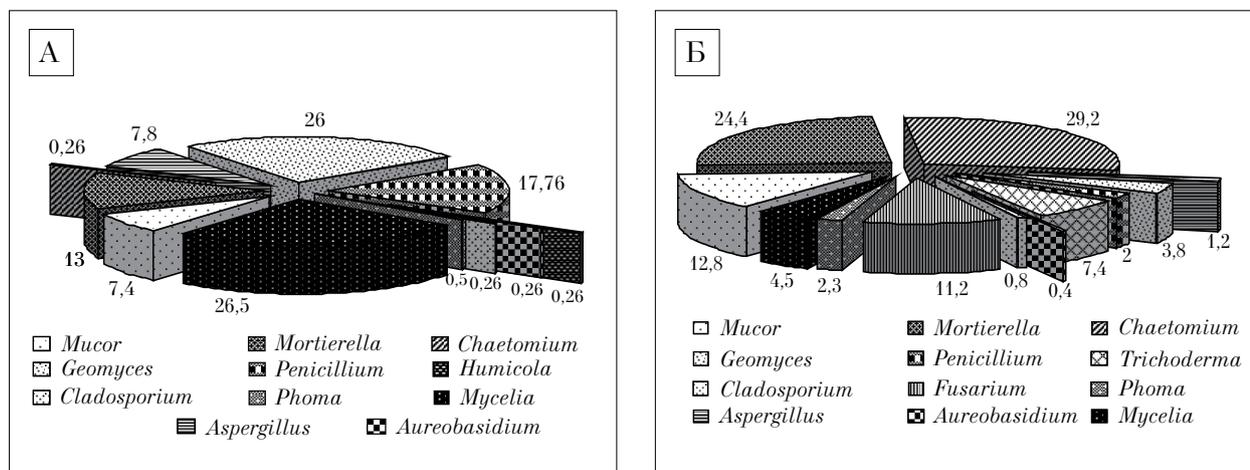


Рисунок. Распределение микромицетов по родам и их обилие, %:
 А – ивняково-ерниковая тундра, Б – многолетний сеяный луг

Таблица 6

Сравнительная характеристика комплексов микробиоты целинной и освоенной тундры (сеяный луг)

Показатель	Экосистема	
	Сеяный луг	Целинная тундра
Разнообразие микромицетов: родов видов	12	11
	32	27
Основные целлюлозолитики	<i>Chaetomium globosum</i> , <i>Ch. spirale</i> , <i>Ch. spiralliform</i>	<i>Geomyces pannorum</i> , актиномицеты
Биомасса, мг/г в.с.п. грибов бактерий	11,1	0,5
	1,12	0,08
Соотношение биомассы мицелий грибов:споры грибов: бактерии	78,4:12,3:9,3	90:1:9
Сходство состава грибов по Жаккару, % для доминирующих частых редких видов	40	
	12,5	
	22	

ди доминирующих и частых видов выявлены как типичные для тундровых почв *Penicillium lanosum*, так и формы, представленные стерильным мицелием, и *Fusarium oxysporum*, характерные для почв под сельскохозяйственными культурами.

При сельскохозяйственном освоении тундровых территорий в соответствии с изменением типа экосистемы (изменяются растительность и почва) теряется зональная специфика почвенной микробиоты. Изменяются состав и обилие, в заметных количествах отмечаются более «южные» виды. Антропогенное влияние проявляется не только на уровне растительности, о чём широко известно, но и на уровне микробного пула, т. е. затрагивает все основные компоненты экосистемы.

Литература

1. Экологические принципы природопользования и природовосстановления на Севере. Сыктывкар. 2009. 176 с.
2. Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1991. 303 с.
3. Егорова Л. Н. Почвенные грибы Дальнего Востока. Л.: Наука, 1986. 207 с.
4. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. 8th ed. / Eds. D. L. Hawksworth et al. CABI Bioscience. 1995. 540 p.
5. Domsh K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag Eching. 2007. 672 p.
6. Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew. 1971. 608 p.
7. Ramirez C. Manual and atlas of the Penicillia. Amsterdam-N.-Y.-Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.

8. Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е. Способы выявления типичных для определенных условий комплексов микроскопических грибов на основе характеристики их структуры // Биологические науки. 1982. Вып. 20. С. 198–226.
9. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
10. Князева И.Н., Полянская Л.М., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г. Учет почвенных микроорганизмов с помощью микроскопии при низкой численности объектов // Вестник МГУ. Сер. Почвоведение. 1985. Т. 2. С. 62–70.
11. Паринкина О.М. Микрофлора тундровых почв: Эколого-географические особенности и продуктивность. Л.: Наука, 1989. 159 с.
12. Стенина Т.А. Биологическая активность некоторых почв Коми АССР // Материалы по почвам Коми АССР. Сыктывкар. 1974. С. 35–42.
13. Егорова Л.Н. Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 207 с.
14. Бабьева Е. Н., Сизова Т. П. Микромицеты в почвах арктоундровых экосистем // Почвоведение. 1983. № 10. С. 98–101.
15. Кирцидели И.Ю. Изменение комплексов микромицетов при смене условий в некоторых почвах района озера Левинсон-Лессинга (п-ов Таймыр) // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. Вып. 3.
16. Кирцидели И. Ю. Почвенные микромицеты полярных пустынь острова Элlef-Рингнес (Канадский арктический архипелаг) // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41. Вып. 3. С. 217–225.
17. Гришкан И.Б. Микобиота и биологическая активность почв верховий Колымы. Владивосток: Дальнаука, 1997. 136 с.
18. Заварзин Г.А. Заповедники для микробов // Природа. 1990. № 2. С. 39–45.