

УДК: 631.466.1 : 633.2.03(282.247.133)

© *Е. М. Лаптева, Ф. М. Хабибуллина, Ю. А. Виноградова*

РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОМИЦЕТОВ В ПОЧВАХ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ

LAPTEVA E. M., KHABIBULLINA F. M., VINOGRADOVA Yu. A. DIVERSITY OF SOIL MICROMYCETES IN FLOOD PLAINS

Выявление природного разнообразия микромицетов, оценка их функциональной активности — важные задачи почвенной микробиологии (Терехова, 2007). Это обусловлено как значимой ролью почвенных микроскопических грибов в функционировании наземных экосистем (Kjoller, Struwe, 1982; Мирчинк, 1988; Туев, 1989; Rayner, 1992; Полянская, 1996), так и возможностью использования микологических показателей в биоиндикационных целях при оценке антропогенной трансформации природных сред (Марфенина, 1994; Терехова, 1994). Поэтому в условиях активного антропогенного преобразования ландшафтов особое внимание обращается на изучение биоразнообразия микромицетов ненарушенных местообитаний (Терехова и др., 1999; Павлова и др., 2000). В этом аспекте почвы пойменных ландшафтов сравнительно мало исследованы. Можно отметить только одну крупную работу, посвященную микромицетам аллювиальных почв, формирующихся в долинах рек Полесья, лесостепной и степной зон (Билай и др., 1984). Некоторые сведения о видовом разнообразии и профилемном распределении микроскопических грибов в аллювиальных почвах таежных рек (в основном южная и северная тайга) представлены в работах И. П. Бабьевой (1962) и В. А. Тереховой (Терехова и др., 1999; Терехова, 2007).

Цель данной работы заключалась в выявлении особенностей качественного и количественного состава микобиоты основных типов аллювиальных почв, формирующихся в биоклиматических условиях средней тайги.

Образцы почв для исследований отбирали и определяли в августе 1998 г. из основных генетических горизонтов аллювиальных почв, формирующихся на пойменной террасе в долине нижнего течения р. Вычегды, притока р. Северной Двины (Республика Коми, Усть-Вымский район, окрестности с. Айкино). Исследуемая территория представлена сенокосными угодьями, на которых сохранена естественная злаково-разнотравная растительность. Почвы не распахивали, однако вплоть до конца 80-х годов XX в. на этом участке поймы периодически вносили известковые материалы и минеральные удобрения. Начиная с 90-х годов прошлого столетия на этой территории (в связи с проблемами экономического характера) минеральные удобрения и известковые материалы не вносятся, а сеноуборочные работы проводятся нерегулярно, что приближает ее к режиму естественного биологического круговорота веществ.

Для изучения видового разнообразия почвенных грибов были выбраны шесть участков, представляющих наиболее типичные местообитания. В прирусловой части поймы: 1 — вершина высокой гривы, обедненный психромезофильный мелкозлаково-разнотравный луг, почва аллювиальная дерновая слоистая; 2 — межгрядное понижение, гигромезофитный остроосоково-лисохвостниковый луг, почва аллювиальная

луговая слоистая; в центральной пойме: 3 — вершина гривы, мезофильный мелкоразнотравно-тимофеечниковый луг, почва аллювиальная дерновая; 4 — склон гривы, эумезофильный мелкоразнотравно-луговоовсяничниковый луг, почва аллювиальная дерново-луговая; 5 — межгрядное понижение, сырой гигромезофитный болотномятликово-луговолисохвостниковый луг, почва аллювиальная луговая; в притеррасной пойме: 6 — глубокое межгрядное понижение, типичный сырой болотистый (гигромезофильный) остроосоково-канареечниковый луг, почва аллювиальная лугово-болотная. Детальная характеристика участков и физико-химических свойств почв представлена в работе Е. М. Лаптевой с соавторами (1999).

Качественный и количественный состав микроорганизмов определяли методом посева почвенной вытяжки на специализированные среды в трехкратной повторности. Использовали подкисленную среду Чапека, Гетчинсона и голодный агар. Подсчет колоний проводили через две недели культивирования при комнатной температуре. Данные по общей численности микроорганизмов, полученные методом посева, выражали в колониеобразующих единицах на 1 г абсолютно-сухой почвы (КОЕ/г). Таксономическую принадлежность микромицетов идентифицировали после выделения их в чистую культуру на среде Чапека—Докса с использованием наиболее распространенных определителей, при этом по возможности были учтены таксономические изменения, отраженные в новых руководствах (Ramirez, 1982; Егорова, 1986; Ainsworth and Bisby's..., 1995; Саттон и др., 2001; Александрова и др., 2006а, и др.). В некоторых случаях были использованы электронные интерактивные «ключи» и информационные сайты интернет-ресурсов (<http://www.indexfungorum.org>; <http://biodiversity.bio.uno.edu/~fungi/>; www.cbs.knaw.nl и др.). При характеристике комплекса микроскопических грибов были использованы такие показатели, как частота встречаемости, коэффициент сходства Сёренсена—Чекановского и индекс видового разнообразия Шеннона (Мэгарран, 1992). Обработку результатов проводили с использованием компьютерной программы «GRAPHS» (Новаковский, 2004).

В результате проведенных исследований составлен общий таксономический список микроскопических грибов, выделенных из аллювиальных почв долины р. Вычегды. Он включает 71 вид из 22 родов, относящихся к двум отделам *Zygomycota*, *Ascomycota* и анаморфным грибам (в том числе и два «вида» стерильных форм мицелия). Таксономический состав микоценозов вне зависимости от типа почвы характеризуется обилием представителей рода *Penicillium* (7—10 видов), *Mortierella* (4—5 видов), *Mucor*, *Fusarium*, *Trichoderma* (по 3 вида), в то время как остальные роды представлены 1—2 видами.

Основная масса микроскопических грибов в аллювиальных почвах р. Вычегды сосредоточена в органогенных горизонтах (Ад, А1). Вниз по профилю численность грибных пропагул резко снижается (рис. 1), что в принципе характерно для пойменных почв (Павлова и др., 2000; Терехова, 2007). Однако глубина распространения микромицетов в аллювиальных почвах исследованного региона в первую очередь определяется особенностями гидрологического режима почв и генетической областью поймы. Максимальная глубина встречаемости микроскопических грибов отмечена в почвах прирусловой части поймы. И в дерновых слоистых почвах, занимающих вершины гряд прирусловой поймы, и в луговых слоистых почвах межгрядных понижений микроскопические грибы обнаружены на глубине до 100—120 см в количестве не менее 2 тыс. КОЕ/г. В то же время в дерновых почвах центральной поймы глубина проникновения микромицетов ограничивается 80 см, в луговых — 50—65, в лугово-болотных — 25 см. Усиление степени увлажненности аллювиальных почв (при переходе от дерновых к луговым почвам) сопровождается также уменьшением численности микромицетов в дерновом горизонте и более резким ее снижением в гумусоаккумулятивных горизонтах. Эта тенденция отмечена для почв и прирусловой, и центральной частей поймы, но наиболее отчетливо она проявляется в лугово-болотных почвах притеррасной части поймы, характеризующейся выраженной переувлажненностью почвенного профиля.

Значительная вытянутость микологического профиля почв прирусловой части поймы связана, по всей видимости, с более ярко выраженным нисходящим током

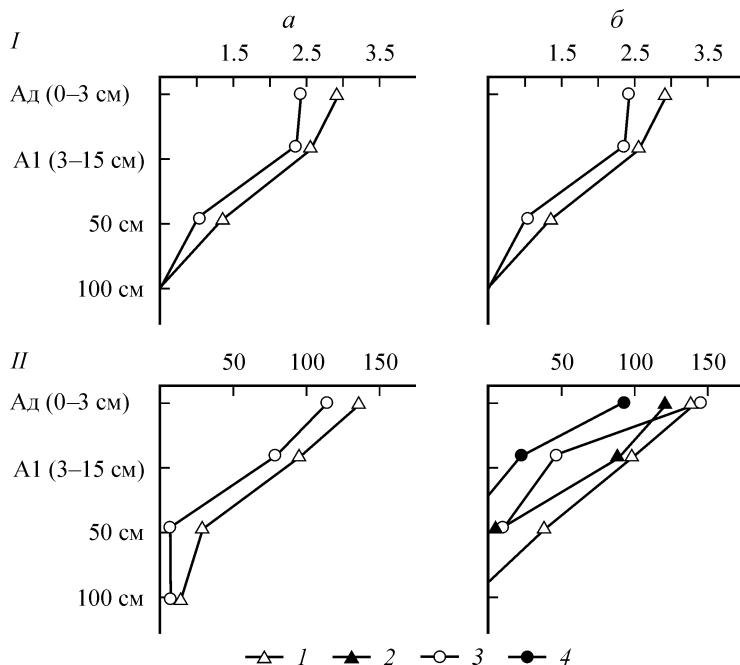


Рис. 1. Изменение видового разнообразия (*I*) и численности микроскопических грибов (*II*) по горизонтам почв прирусловой (*a*) и центральной (*б*) части пойменной террасы долины нижнего течения р. Вычегды. По горизонтали: *I* — индекс видового разнообразия Шеннона, \bar{N} ; *II* — численность грибов, КОЕ тыс./г. Почвы: 1 — дерновые, 2 — дерново-луговые, 3 — луговые, 4 — лугово-болотные.

влаги в послепагодковый период, что обуславливает миграцию вниз по профилю спор грибов. На этой глубине встречаются единичные виды, хотя основная масса грибов также сосредоточена в органогенных горизонтах. Перемещение грибных спор в поровом пространстве почв прирусловой части поймы, возможно, облегчается меньшей мощностью суглинистых отложений, перекрывающих песчано-супесчаный аллювий (в дерновых слоистых — 10—15 см, в луговых слоистых — 45—65 см, в центральной пойме мощность суглинистых отложений — соответственно 25—35 и 120—140 см). На возможность переноса биомассы спор вниз по профилю в почвах легкого гранулометрического состава указывают О. С. Павлова с соавторами (2000).

Общее число видов, формирующих микромицетный комплекс в почвах долины р. Вычегды, также тесно связано с геоморфологической областью пойменной террасы. Минимальное количество видов отмечено в почвах прирусловой части поймы (с учетом разных форм стерильного и неидентифицированного мицелия в них выявлено 26—27 видов), максимальное — в почвах центральной поймы (32—42 вида в зависимости от типа почвы). Наибольшим видовым разнообразием мицелиальных грибов характеризуются почвы центральной части пойменной террасы. Индекс Шеннона в почвах прирусловой части поймы — 2.4—2.9, в почвах центральной поймы — 2.7—3.2 (рис. 1). При этом в почвах центральной поймы, которые по сравнению с почвами прирусловой части пойменной террасы в эволюционном плане считаются более «зрелыми» (Добровольский, 1968; Балабко, 1991), максимум видового разнообразия микромицетов смещается в гумусоаккумулятивный горизонт A1, в то время как максимальная численность микроскопических грибов приходится на дерновый горизонт (рис. 1). Аналогичная зависимость отмечена для микромицетных комплексов лесных биогеоценозов (Звягинцев и др., 1993). В ряду поверхностных растений → лесная подстилка → почва нарастает число видов микроскопических грибов, однако численность

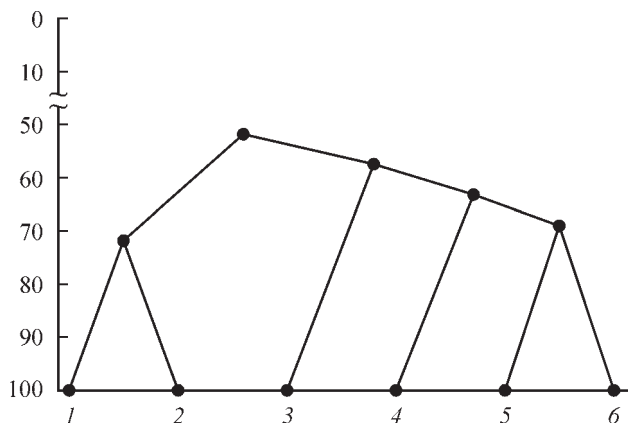


Рис. 2. Дендрограмма сходства комплексов микроскопических грибов в аллювиальных почвах долины р. Вычегды.

По оси абсцисс — номер участка с соответствующим типом почвы: дерновая слоистая (1) и луговая слоистая (2) почвы прирусловой поймы; дерновая (3), дерново-луговая (4), луговая (5) почвы центральной поймы и лугово-болотная (6) притеррасной поймы; по оси ординат — коэффициент Сёренсена—Чекановского, % сходства.

грибных зародышей и биомасса их грибного мицелия достигают максимальных значений в подстилке и значительно снижаются в почве, где многие виды находятся в неактивном состоянии (преимущественно в виде спор). Возможно, именно такая структура вертикально-ярусного распределения микроскопических грибов является отличительной (характерной) чертой стабильно функционирующих зрелых экосистем.

Интересным является тот факт, что на видовой состав большее влияние оказывает геоморфологическая область поймы (прирусловая, центральная, притеррасная), а не тип почвы и не условия их увлажненности. Как видно из рис. 2, вся совокупность грибов четко разделяется на два кластера, в которых объединены комплексы микромицетов почв прирусловой части поймы и почв центральной и притеррасной областей поймы. Наиболее близки по видовому составу микоценозов дерновые слоистые и луговые слоистые почвы, формирующиеся на территории прирусловой части почвы и относящиеся к генетически разным типам почв, резко различающимся по условиям увлажнения. Более того, микромицетный комплекс луговой слоистой почвы существенно отличается по видовому составу от почв лугового и лугово-болотного типа, расположенных в центральной и притеррасной частях поймы, формирование которых, как и в луговых слоистых, протекает в более гидроморфных условиях по сравнению с дерновыми и дерново-луговыми почвами.

Детальный анализ таксономической структуры микоценозов, приуроченных к различным типам и подтипам аллювиальных почв, позволил выявить широко распространенные виды (встречающиеся практически во всех типах пойменных почв и, следовательно, характеризующиеся высокой экологической пластичностью) и виды, характерные для определенных типов почв (т. е. обитающие в наиболее приемлемых для них гидротермических и физико-химических условиях среды). Из видов, приуроченных к конкретным экологическим условиям, четко выявляется *Mucor circinelloides* Tiegh., который входит в структуру микоценозов только аллювиальных дерновых почв. В гидроморфных почвах (луговых и лугово-болотных) преимущественно встречаются *Stemphylium* sp., *Chaetomium spirale* Zopf, *Ch. spiralliform* Bainier (= *Ch. spirilliferum*), *Monilia koningii* Oudem. (= *Scopulariopsis koningii*), *Trichoderma koningii* Oudem.

Отличительной особенностью почв центральной поймы является участие в структуре комплекса мицелиальных грибов видов рода *Chaetomium* и темноцветных дейтеромицетов. Для этих же почв в большей мере характерно и присутствие видов, встречающихся в зональных подзолистых почвах (*Penicillium paxilli* Bainier, *P. sartoryi* Thom, *Dematium* sp., *Cladosporium epiphyllum* (Pers.) Nees). Последнее может быть

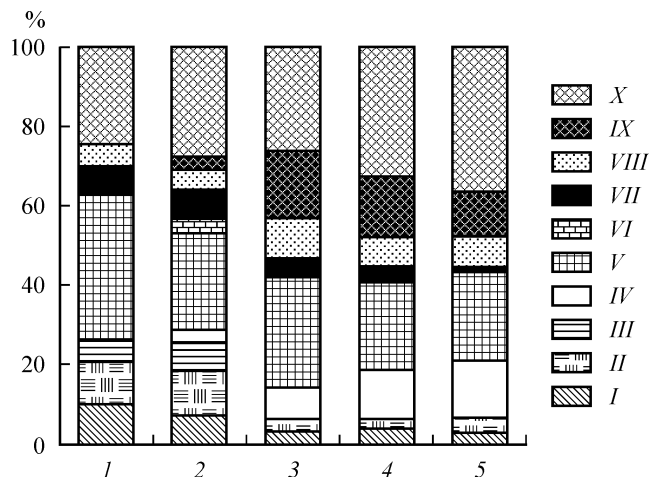


Рис. 3. Видовая насыщенность ведущих родов микромицетов в структуре микоценозов некоторых почв.

I — типичная подзолистая (средняя тайга, бассейн р. Вычегды); пойменные почвы: 2 — средняя тайга (долина р. Вычегды); 3 — Полесье (реки Днепр, Десна, Тетерева); 4 — лесостепная зона (реки Ворскла, Днепр, Рось); 5 — степная зона (реки в Херсонской и Крымской областях). Сводные списки микромицетов, выделенных из пойменных почв Полесья лесостепной и степной зон, использованы из работы В. И. Билай с соавторами (1983).

I — *Mucor*, II — *Mortierella*, III — *Chaetomium*, IV — *Aspergillus*, V — *Penicillium*, VI — *Spicaria*, VII — *Trichoderma*, VIII — *Cladosporium*, IX — *Fusarium*, X — остальные роды.

связано с поступлением пропагул указанных видов микромицетов с поверхностным стоком талых вод с водораздельных территорий в долину реки и оседание их в первую очередь на той части пойменной террасы, которая расположена ближе к склону речной долины. Не исключено, что этим может объясняться и большее видовое разнообразие микроскопических грибов в почвах центральной и притеррасной частях поймы, которое обусловлено повышенной долей в составе микоценозов этих почв редких и случайных видов. Некоторые исследователи считают, что именно редкие и случайные виды обеспечивают устойчивость сообществ микроорганизмов в меняющихся условиях среды (Александрова и др., 2006б), что наряду с другими факторами может объяснять высокую устойчивость аллювиальных почв центральной поймы (почв лугового типа) к антропогенному воздействию (Лаптева, Балабко, 1999).

Такие виды, как *Mortierella isabellina* Oudem. (= *Umbelopsis isabellina*), *Chaetomium caprinum* Bainier, *Cephalosporium terricola* Kamyschko, *Penicillium nigricans* Bainier ex Thom (= *Penicillium jaczewskii*), *P. vesiculosum* Bainier, не проявляли четкой приуроченности к какому-либо конкретному типу почвы и могли встречаться в почвах, резко различающихся по своим экологическим условиям.

Сравнение полученных нами данных с данными литературы (Билай, 1984; Структурно-функциональная..., 2001) свидетельствует о том, что по качественному составу микроскопических грибов пойменные почвы долины р. Вычегды, формирующиеся под травянистыми ценозами, более близки к зональным подзолистым почвам (коэффициент Сёренсена—Чекановского — 46 %), чем к пойменным почвам южных регионов европейской части России (коэффициент Сёренсена—Чекановского — 22—26 %). При этом в структуре микоценозов пойменных почв, формирующихся под луговой растительностью в лесостепной и степной зонах, выше доля аспергиллов, видов родов *Fusarium*, *Cladosporium*, меньше участие представителей родов *Mucor*, *Mortierella*, *Trichoderma* и отсутствуют виды родов *Chaetomium* и *Spicaria*, встречающиеся в почвах бассейна р. Вычегды (рис. 3).

Таким образом, впервые для среднетаежной подзоны составлен общий список микромицетов, обитающих в пойменных почвах, формирующихся под луговой растительностью. Выявлен комплекс толерантных (с широкой экологической амплитудой)

и экологически узковалентных видов. Установлено, что таксономическая структура, глубина распространения микромицетов тесно связаны с условиями формирования основных типов аллювиальных почв: геоморфологической частью пойменной террасы и гидрологическим режимом почв. На качественный состав микроскопических грибов в пойменных почвах долины р. Вычегды значительное влияние оказывают зональные климатические факторы: по видовому составу микромицетов они, несмотря на формирование под луговыми сообществами, близки к зональным подзолистым почвам. При этом эволюционно «зрелые», обладающие высоким потенциальным плодородием луговые почвы центральной части пойменной террасы (по сравнению с «молодыми» почвами прирусловой поймы) характеризуются более богатым видовым составом микроскопических грибов и вертикально-ярусной структурой микоценозов, сходной с лесными экосистемами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александрова А. В., Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Ключ для определения видов рода *Trichoderma* // Микология и фитопатология. 2006а. Т. 40, вып. 6. С. 457—468.
- Александрова А. В., Заяц А. Л., Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Разнообразие почвенных микромицетов в лесных экосистемах Тверской области // Микология и фитопатология. 2006б. Т. 40, вып. 1. С. 3—12.
- Балабко П. Н. Микроморфология, диагностика и рациональное использование пойменных почв Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1991. 32 с.
- Бабьева И. П. К микробиологической характеристике почв пойм реки Клязьмы в районе Чашникова // Пойменные почвы русской равнины. М.: МГУ, 1962. С. 196—218.
- Билай В. И., Элланская И. А., Кириленко Т. С. и др. Микромицеты почв / Под ред. В. И. Билай. Киев: Наук. думка, 1984. 264 с.
- Добровольский Г. В. Почвы речных пойм центра русской равнины. М.: МГУ, 1968. 109 с.
- Егорова Л. Н. Почвенные грибы Дальнего Востока. Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 207 с.
- Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Добровольская Т. Г., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Мирчинк Т. Г. Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных биогеоценозов // Микробиология. 1993. Т. 62, вып. 1. С. 5—36.
- Лаптева Е. М., Балабко П. Н. Особенности формирования и использования пойменных почв долины р. Печора. Сыктывкар, 1999. 204 с.
- Лаптева Е. М., Хабибуллина Ф. М., Пелихова Ю. А. Микробиота аллювиальных почв средней тайги. Сыктывкар, 2000. 32 с. (Науч. докл. / Коми научный центр УрО РАН; Вып. 426).
- Марфенина О. Е. Микологический почвенный мониторинг: Возможности и перспективы // Почвоведение. 1994. № 1. С. 75—80.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.
- Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля «GRAPHS». Сыктывкар, 2004. 28 с. (Автоматизация научных исследований / Коми научный центр УрО РАН; Вып. 27).
- Павлова О. С., Полянская Л. М., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е. Особенности микробных сукцессий в почвах окского заповедника // Почвоведение. 2000. № 3. С. 320—328.
- Полянская Л. М. Микробная сукцессия в почве: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 96 с.
- Саттон Д., Фотергильд А., Ринальди М. Определитель патогенных и условно патогенных грибов. М.: Мир, 2001. 468 с.
- Структурно-функциональная организация почв и почвенного покрова европейского Северо-Востока / Отв. ред. Ф. Р. Зайдельман, И. В. Забоева. СПб.: Наука, 2001. 224 с.

- Терехова В. А. Биоиндикационное значение микроскопических грибов // Биоиндикация: теория, методы, приложения / Под ред. Г. С. Розенберга. Тольятти, 1994. С. 25—38.
- Терехова В. А. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука, 2007. 215 с.
- Терехова В. А., Трофимов С. Я., Семенова Т. А., Дорофеева Е. И. Структурно-функциональные особенности микобиоты в связи с динамикой органического вещества в ненарушенных почвах южной тайги // Почвоведение. 1999. № 4. С. 461—467.
- Туев Н. А. Микробиологические процессы гумусообразования. М.: Агропромиздат, 1989. 239 с.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi / Eds D. L. Hawksworth et al. 8th ed. CABI Bios., 1995. 540 p.
- Kjoller A., Struwe S. Microfungi in ecosystems: fungal occurrence and activity in litter and soil // Oikos. 1982. Vol. 39. P. 389—422.
- Rayner A. D. M. Introduction // The fungal community: its organization and role in the ecosystem / Eds G. C. Carroll et al. N. Y., 1992. P. 17—24.
- Ramirez C. Manual and atlas of the Penicillia. Amsterdam; New York; Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.

Институт биологии
Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар
lapteva@ib.komisc.ru

Поступила 25 IX 2008

РЕЗЮМЕ

Впервые представлены данные по таксономическому составу, видовому разнообразию и профильному распределению микроскопических грибов в различных генетических типах аллювиальных почв долины нижнего течения р. Вычегды. Показана связь качественного и количественного состава микобиоты с генезисом почв. Установлено, что по мере нарастания степени гидроморфизма аллювиальных почв происходит изменение видового состава, уменьшается численность микромицетов. На качественный состав микроскопических грибов пойменных почв значительное влияние оказывают зональные климатические факторы: по видовому составу микромицетов они близки к зональным подзолистым почвам.

Ключевые слова: микромицеты, пойменные почвы, наземные экосистемы.

SUMMARY

The data on taxonomical content, species diversity and profile distribution of microscopic fungi in different genetic types of alluvia-soils of Vycheгда River are represented in the work. The connection of quantitative and qualitative content of micro biota with the soil genesis is shown. It was established that during the ocrease of hydromorphism level the species content changes and the quantity of micromycetes decreases. The zone climatic factors directly influence the qualitative content of microscopic fungi in water-meadow soils: the species content here is close to one of podzol soils.

Key words: micromycetes, alluvia-soils, terrestrial ecosystems.