

APHYLLOPHOROID FUNGI ECOLOGY OF THE NORTHERN PART OF THE VOLGA-AKHTUBA FLOODPLAIN

Summary. This article presents the inventory data on the aphylloroid fungi biodiversity of the nature Park «Volga-Akhtuba floodplain» asso-

ciated with the main forest-forming species (*Quercus robur*, *Populus nigra*) and exotic tree species.

А. В. Кураков

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
г. Москва, Россия
e-mail: kurakov57@mail.ru

РОЛЬ ГРИБОВ В ЦИКЛЕ АЗОТА В ЭКОСИСТЕМАХ ВТОРИЧНОЙ СУКЦЕССИИ*

Грибы способны осуществлять ключевые процессы круговорота азота (N) в биосфере (иммобилизацию и формирование пула стабильных N-содержащих органических соединений в почвах, деполимеризацию N-соединений, аммонификацию, нитрификацию, восстановление окисленных форм азота при гипоксии и аноксии до закиси азота и аммония, а в условиях коденификации – и до молекулярного азота), обеспечивать снабжение бактерий – азотфиксаторов легкодоступными углеводами за счет гидролиза полимерных соединений. В регуляции процессов азотного цикла в экосистемах важное значение играют взаимодействия грибов (сапротрофных, микоризных, патогенных, хищных) с другими организмами, не только с бактериями, ключевыми игроками азотного цикла, но и с водорослями, растениями и животными.

Рассмотрено изменение роли грибов в цикле азота в дерново-подзолистой почве (южная тайга) в ходе вторичной сукцессии после прекращения использования картофельного поля и затем косьбы разнотравного луга.

Площадки для отбора образцов располагались на: 1) картофельном поле, удобряемом навозом (ежегодно осенью – 10–15 т/га); 2) косимом разнотравном лугу, который используется в этом качестве десятки лет (раннее была паш-

ня); 3) молодом лесу (береза, ольха, ива, ель), формирующийся с 1990-х гг. (более 20 лет) по длительно косимому лугу; 4) смешанном лесу (береза, ольха, ель, клен), возраст которого 60–70 лет (ранее на этом месте было поле и луг); 5) зрелом ельнике-кисличнике (100–120 лет). Биоценозы расположены в непосредственной близости друг от друга, максимальное расстояние между ними – не более 5 км (Центрально-Лесной государственный биосферный заповедник, Тверская область).

Видовое богатство травяного яруса имеет максимальное значение на косимом лугу. Молодой лес и старовозрастный ельник имеют сходные значения видового богатства (34 и 36 видов соответственно), но видовой состав их сильно различается, преобладают разные эколого-ценотические группы. При этом наибольшее число видов в древостое отмечено в средневозрастном смешанном лесу – 6 видов. Наиболее богат подлесок в ельнике неморально-кисличном – 6 видов. В лесных ценозах больше мохообразных (8–10 видов), чем в луговых (1–2 вида).

Число видов сапротрофных микромицетов, выявленных в образцах почв площадок биоценозов вторичной сукцессии и на живых растениях не менее 53, из них 22 вида выявлено на поверхности живых растений, 43 – на раз-

лагающихся растительных остатках и в подстилках, 42 – в верхних гумусовых горизонтах (Апах, Адер и А1). Видовое богатство и разнообразие микроскопических грибов в почвах увеличиваются от поля к косимому лугу и молодому лесу, достигают наибольших значений в предклимаксовой стадии в смешанном лесу и затем снижаются в зрелом ельнике, что сходно с изменением видового богатства растений. С учетом предварительных данных по числу выявленных на этих площадках видов агарикоидных (28 видов) и афиллофороидных грибов (17 видов), эта закономерность сохранилась – максимальное разнообразие грибов было в 70-летнем смешанном лесу, затем следовал ельник-кисличник и молодой лес, затем – косимый луг и картофельное поле. Более высокое разнообразие грибов разных эколого-трофических групп на поздних стадиях сукцессии обуславливает их большие возможности для участия в азотном цикле.

В верхних горизонтах почв изучаемой сукцессии фитоценозов растет содержание органического углерода, в меньшей мере – органического азота, возрастает гидролитическая кислотность, снижаются значения рН, суммы обменных оснований.

В почве биоценозов сукцессии значительно возрастает биомасса грибов. В верхних гумусовых горизонтах (А1) почв под естественной растительностью биомасса мицелия в 2,5–3,5 раза выше, чем в пахотном горизонте почвы. С учетом более высокого содержания мицелия в дерновых горизонтах луговых биоценозов и подстилках лесных биоценозов, особенно в ельнике-кисличнике, рост биомассы грибов при переходе от почвы поля к почвам из-под луга составил не менее, чем в 5–6 раз, а к почвам лесных биоценозов – в 10–16 раз. Биомасса бактерий в почвах, по-видимому, из-за роста их кислотности, существенно в ходе сукцессии биоценозов не менялась.

Грибная биомасса представляет важнейший источник устойчивых к деградации гетероциклических азотсодержащих веществ (комплексов меланопротеинов с хитином). Грибные меланины являются одними из наиболее близких по структуре и составу соединений к гуминовым кислотам почв. Установлено увеличение содержания мицелия темноокрашенных, мела-

нинсодержащих грибов в почвах при вторичной сукцессии, что обуславливает повышенное поступление устойчивых азотсодержащих органических соединений. Количество азота, закрепленное в грибных меланинах в почвах, составляет 0,002–0,2 % от общего азота, причем в дерново-подзолистых почвах под ненарушенными лесными экосистемами – 0,04–0,2 %, в почвах под луговой растительностью в 1,5 раза ниже и на порядок меньше в полевой почве [1].

Грибы образуют активные оксидазы (пероксидазы, лакказы) и гидролазы и разлагают лигноцеллюлозы до различных стабильных фенолпропановых, ароматических соединений, которые служат блоками новых устойчивых N-содержащих комплексов (гуминовых кислот, белок-лигниновых структур). Это обеспечивают базидиальные афиллофороидные и агарикоидные грибы, отсутствующие на начальных стадиях сукцессии, но становящиеся ключевым блоком микобиоты в лесных биоценозах. Далее, при разрушении трутовыми грибами валежа содержание азота в его древесине постепенно растет и приближается к величинам, близким к таковым в плодовых телах, что ведет к обогащению и удержанию азота в почве [1]. Это обусловлено транслокацией азота по мицелиальной сети из почвы и способностью к хищничеству ряда грибов-ксилотрофов, активизацией азотфиксации.

Основной прирост запасов микробной биомассы, преимущественно грибной, и иммобилизованного в ней азота происходит в течение первых 50 лет сукцессии, когда на месте заброшенного косимого луга формируется смешанный лес (предклимаксовая стадия).

Скорость аммонификации при добавлении аргинина или пептона была в 2–3 раза ниже в почве из-под леса (гор. А1), чем в почве агроценозов (Апах.). На основе ингибиторного подхода установлено, что в почве лесного биоценоза (ельника) в аммонификации доминируют грибы, их вклад достигает 70–80 %. В почвах под пашней и косимого луга участие грибов и бактерий в этом процессе близкое – по 40–50 % [1].

Скорость образования нитратов падает при переходе от почв из-под поля и косимого луга к лесным ценозам. Она минимальна в почве под климаксовым ельником, что связано с более низкой (на 2–4 порядка) нитрифициру-

Таблица 1

Запасы азота, иммобилизованного в грибах и бактериях в дерново-подзолистых почвах биоценозов вторичной сукцессии в южной тайги

Биомасса грибов и бактерий в почвах и содержание N	Биоценоз				
	поле	луг	молодой лес	смешанный лес	ельник
Длина мицелия в А ₀ или А _д , м/г в.-с. почвы (ЛМ ^{**})		900*	1060	2400	2800
Длина мицелия в А _{пах} и А ₁ , м/г в.-с. почвы, (ЛМ)	150	390	410	510	490
Численность клеток бактерий, $\times 10^6/\text{г}$	240	260	265	202	204
Длина мицелия в А _{пах} и А ₁ (МФ)	170	250	320	390	1060
Доля мицелия темноокрашенных грибов от общего мицелия, % (МФ)	20	35	55	70	55
N в грибах, мкг N /г почвы (гор.А _д или А ₀ и А _{пах} /А ₁) (ЛМ)	20	185	210	412	470
N в грибах, мкг N/г почвы (А _{пах} /А ₁) (МФ)	24	35	45	55	150
N в бактериях, мкг N/г почвы (А _{пах} /А ₁) (ЛМ)	2,6	3	3	2	2
N в микробной биомассе, мкг N /г почвы мкг N/г почвы (А _д и А ₀) (ФЭ)		–	–	260–280	340–350
N в микробной биомассе, мкг N/г почвы (А _{пах} и А ₁) (ФЭ)	30–40	70–80	–	100	110

Примечание: * – коэффициент вариации данных – 20–40 %; ** – данные получены на основе методов: люминесцентной микроскопии с калькофлюором белым для грибов и флюоресцеин диацетатом для бактерий (ЛМ), световой микроскопии (метода мембранных фильтров – МФ) и фумигации-экстракции (ФЭ).

ющей активностью грибов, чем у автотрофных нитрифицирующих бактерий, и не компенсировалась большим пулом грибной биомассы. Активность эмиссии (N_2 и N_2O) из почв также снижается в этом сукцессионном ряду. Вместе с тем уровень продукции закиси азота из кислых почв из-под ельника может не падать, что обусловлено не только активностью грибов, но подавлением бактерий-денитрификаторов, восстанавливающих N_2O до N_2 (N_2O -редуктаза ингибируется при $\text{pH} < 6,0$).

Одним из механизмов лучшего удержания азота в природных экосистемах является микотрофность растений. Посредством микоризных грибов у растений не только возрастает возможность успешно конкурировать с почвенными микроорганизмами за минеральные формы азота, но и использовать азот органических соединений почвы. Возможность азотного питания растений за счет органического азота с помощью микоризы представляет принципиальный механизм их адаптации к условиям почв бореальных и альпийских зон с высоким содержанием органического вещества и низкой активностью минерализации.

Такой способ получения азота устраняет или снижает довольно напряженную конкуренцию их с микроорганизмами за минеральный азот и делает круговорот азота более закрытым.

О возрастании закрытости цикла азота в биогеоценозах в ходе вторичной сукцессии свидетельствует обнаруженное последовательное уменьшение содержания тяжелого изотопа ^{15}N в гумусовых горизонтах почв. В почве косимого луга $\delta^{15}\text{N}$ составляет $6,0 \pm 0,3 \text{ ‰}$, почве из-под заросшего молодого леса – $3,5 \pm 0,4 \text{ ‰}$, смешанного 70-летнего леса – $3,9 \pm 0,6 \text{ ‰}$ и ельника-кисличника (110-летнего) – $1,6 \pm 0,5 \text{ ‰}$. Системы с открытым азотным циклом характеризуются активной трансформацией соединений азота. Это почвы агроэкосистем или недавно вышедшие из сельскохозяйственного использования, имеющие большие потери азотсодержащих газов и нитратов, которые обеднены ^{15}N , и это обуславливает более высокое содержание в них тяжелого изотопа азота. Почвы климаксных и предклимаксных стадий сукцессии, характеризуются более низкой активностью денитрификации и нитрификации, соответственно, содержали меньше ^{15}N , что

указывает на большую закрытость цикла азота, большую эффективность его оборота.

Грибы выработали разнообразные механизмы адаптации для ассимиляции и сохранения азота при развитии в почве и других компонентах экосистем. Большинство из них усваивают разнообразные азотсодержащие соединения, растут в широком диапазоне концентраций азота и содержание азота в их мицелии может существенно варьировать в зависимости от его наличия в окружающей среде. Многие из них синтезируют ферменты, необходимые для гидролиза растительных субстратов и резистентных к разложению азотсодержащих соединений (гуминовых кислот, танин-белковых комплексов). Грибы, благодаря гифальному строению, а у некоторых групп мицелиальным тяжам и ризоморфам, имеют возможность вести широкий поиск азота в почвах и других эконишах и перераспределять его в зоны роста и репродуктивные органы или другие области, где доступного азота недостаточно. Транслокация грибами азотных соединений в наземных экосистемах способствует повышению эффективности его использования и предотвращению потерь из системы. Для некоторых грибов показана способность к реутилизации азота посредством автолиза части старых гиф и использования собственных азотсодержащих соединений для синтеза новых клеточных структур. В природных местообитаниях широко распространено развитие грибов в ассоциациях с азотфиксирующими микроорганизмами и хищничество, благодаря чему они могут получать дополнительные источники азота. Грибы обладают уникальными возможностями эффективно использовать аммиак из атмосферы.

При высоком содержании азота они способны, хотя в значительно меньших масштабах, чем углерод, запасать азот в форме мочевины и нерастворимых белковых включений.

Итак, роль грибов в цикле азота возрастает в биогеоценозах вторичной сукцессии, что обуславливает его более высокий уровень запаса и удержания в системе. Роль бактерий выше в почвах агроэкосистем, что интенсифицирует круговорот азота, и растения получают возможность ассимилировать минеральный азот в короткий период вегетации. Более высокая удельная метаболическая активность бактерий, особенно в окислении и восстановлении азотных соединений, обуславливает высокий уровень потерь азота из этих почв в форме нитратов, закиси азота и молекулярного азота. Этот вывод находится в соответствии с общим принципом стратегии изменения сообществ, если бактерии и грибы рассматривать в контексте *r-K*-континуума, а агроценозы как хронически молодые нестабильные экосистемы в сравнении с климаксными экосистемами. Восстановление природных экосистем (снижение нарушенности почв, сжигания и безвозвратного удаления растительных остатков, контроль за поступлением соединений азота из-за загрязненности атмосферы, прекращение вырубок) ведет к повышению роли грибов в круговороте основных биофильных элементов в глобальном масштабе. Это, несомненно, уменьшает поток лабильных органических соединений азота и нитратов (NO_3^-) из почв в водоемы и подпочвенные грунты, а закиси азота (N_2O) в атмосферу, что позитивно для сдерживания потепления климата.

Список литературы

1. Кураков А. В. Роль грибов в глобальном круговороте азота // Микология сегодня : в 2-х т. / ред. Ю. Т. Дьяков, А. Ю. Сергеев. М.: Национальная академия микологии, 2011. Т. 2. С. 58–88.

FUNGAL ROLE IN NITROGEN CYCLE IN THE ECOSYSTEMS OF SECONDARY SUCCESSION

Summary. The role of fungi in the nitrogen (N) cycle increases in the ecosystems of secondary succession in south taiga. Predominance of fungal biomass under bacterial and participation of fungi in ammonification, nitrification and denitrification elevated from soddy-podzolic soils of abandoned field and mowed meadow to mixed and climax spruce forest. It leads for higher N level storage and retention in the ecosystems and makes N cycle more closed in last stages of succession. The role of bacteria is higher in the soils of initial stage of succession, which intensifies the nitrogen

cycle, because higher specific metabolic activity of the bacteria, than fungal activity, especially in the oxidation and reduction of nitrogen compounds. It causes of high losses of nitrogen in the form of nitrate, nitrous oxide and molecular nitrogen from soils of the field and recently abandoned agricultural lands. This conclusion is in the accordance with general principle of the strategy of change of communities, if bacteria and fungi to consider in the context of the r-K continuum and succession from unstable young ecosystems to the climax ecosystems.

О. Л. Лазарева

Ярославский государственный педагогический
университет им. К. Д. Ушинского
г. Ярославль, Россия
e-mail: ollazar71@mail.ru

К ИЗУЧЕНИЮ БИОТЫ АГАРИКОИДНЫХ И ГАСТЕРОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ БОТАНИЧЕСКОГО САДА ЯРОСЛАВСКОГО ПЕДУНИВЕРСИТЕТА

Приоритетное значение в изучении разнообразия грибов имеют охраняемые территории, а также территории с возможным проявлением «островного эффекта», где охраняемые зоны вкраплены в антропогенно трансформированные ландшафты [4]. К таким территориям в полной мере можно отнести Ботанический сад Ярославского государственного педагогического педагогического университета им. К. Д. Ушинского (далее Ботанический сад), расположенный в центре крупного промышленного города.

Предметом изучения явилась биота агарикоидных и гастероидных базидиомицетов Ботанического сада. Полевые исследования проводились нами в 2007–2014 гг.

Сбор, описание, фиксацию и микроскопирование плодовых тел проводили по стан-

дартным методикам [1, 2]. Для определения грибов использовали определители М. Мозера [6], «Nordic Macromycetes» [7], П. Е. Сосина [3], привлекая монографии и статьи по отдельным семействам и родам.

Составлен аннотированный список видов грибов. Таксоны расположены в соответствии с системой, приведенной в 8-м издании Словаря грибов Айнсворта и Бисби [5]. В настоящей статье список видов приводится в алфавитном порядке.

Ниже приводится список агарикоидных и гастероидных базидиомицетов Ботанического сада:

1. *Agaricus arvensis* Schaeff. Hu. Повсеместно. Сезон: лето-осень. Съедобен.