

Влияние ландшафтных условий на функционирование микробных сообществ постагрогенных почв тундровой зоны

© 2022. В. А. Ковалева, м. н. с., С. В. Денева, к. б. н., н. с.,
Ю. А. Виноградова, к. б. н., н. с., А. Н. Панюков, к. б. н., н. с.,
Е. М. Лаптева, к. б. н., доцент, зав. отделом,
Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения
Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

Исследованы микробные сообщества постагрогенных почв тундровой зоны Республики Коми. Установлено влияние ландшафтных условий на количественные и качественные показатели микробиоценозов 13–16-летних залежей, занимающих разное положение в ландшафте. Выявлено, что в ряду водораздел → надпойменная терраса → пойма в постагрогенных почвах наблюдается незначительное изменение численности бактерий при существенном увеличении числа грибных propagул. В исследованном ряду постагрогенных почв наблюдается возрастание запасов микробной биомассы от 2,20 до 8,44 т/га, в структуре которой во всех почвах доминирует биомасса микромицетов (мицелия и спор грибов). В постагрогенных экосистемах надпойменной и пойменной террас основные запасы микроорганизмов сосредоточены в гумусово-аккумулятивных горизонтах почв (48 и 57% соответственно), на водоразделе – в минеральных (70,5%). Основная часть функционально активных микроорганизмов представлена в органогенных и гумусово-аккумулятивных горизонтах постагрогенных почв. В них на долю живых бактерий приходится 62–84% от общего числа клеток. Наиболее благоприятные условия для развития грибного мицелия складываются в почвах постагрогенных экосистем, функционирующих в условиях пойменной террасы. Здесь в почве залежного участка доля (до 100%) функционально активного мицелия выше по сравнению с аналогичными участками, расположенными на вершине водораздела (до 85%) и надпойменной террасе (до 70%).

Ключевые слова: тундра, постагрогенные экосистемы, постагрогенные почвы, бактерии, грибы, микробная биомасса.

The influence of landscape conditions on the functioning of microbial communities of postagrogenic soils of the tundra zone

© 2022. V. A. Kovaleva ORCID: 0000-0001-5465-6134, S. V. Deneva ORCID: 0000-0002-1812-7799,
Yu. A. Vinogradova ORCID: 0000-0003-4891-4904, A. N. Panjukov ORCID: 0000-0002-4693-5835,
E. M. Lapteva ORCID: 0000-0002-9396-7979

Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural
Branch of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167000,
e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

Microbial communities of postagrogenic soils of the tundra zone of the Komi Republic were studied. It has been established that the main part of functionally active microorganisms is concentrated in organogenic and humus-accumulative horizons of postagrogenic soils. In the upper horizons of postagrogenic soils, the number of living bacterial cells is 62–84%. The influence of landscape conditions on the quantitative and qualitative indicators of microbiocenoses of 13–16-year-old fallows occupying different positions in the landscape, is shown. It was revealed that in the series of postagrogenic soils, the watershed → the terrace above the floodplain → the floodplain, the number of bacteria changes slightly, and the number of fungi increases. Micromycetes dominate in the microbial biomass of the analyzed soils. The proportion of mycelium in the total microbial biomass in organic and humus-accumulative horizons varies from 36 to 71%. In mineral horizons, where fungal mycelium is not found, the main components of microbial biomass are fungal spores – up to 99% of the total microbial biomass. The proportion of living functionally active mycelium in the soil of the floodplain fallow (up to 100%) is higher than in the fallows located at the top of the watershed (up to 85%) and the terrace above the floodplain (up to 70%). In the series of postagrogenic soils, the watershed → the floodplain terrace →

the floodplain, an increase in the reserves of microbial biomass from 2.20 to 8.44 t/ha was established. In the soils of the above-floodplain terrace and floodplain, the main share in the distribution of microorganism stocks belongs to the humus-accumulative soil horizons: 48 and 57%, respectively. In the postagrogenic soil at the top of the watershed, the main reserves of microbial biomass are concentrated in mineral horizons (70%).

Keywords: tundra, post-agrogenic ecosystems, post-agrogenic soils, bacteria, fungi, microbial biomass.

Традиционное землепользование в арктических и субарктических регионах России связано с развитием оленеводства. Однако, начиная с середины XX в. в России большое внимание было уделено сельскохозяйственному освоению тундровой зоны, в первую очередь, вблизи промышленных центров и городских агломераций. Так, в Воркутинском районе Республики Коми с целью обеспечения населения свежей сельскохозяйственной продукцией в 40–50-х гг. прошлого столетия была проведена распашка тундры как на водоразделах, так и в долине р. Воркута (на надпойменной и пойменной террасах) для создания кормовой базы местного животноводства [1]. В конце 90-х гг. эти угодья забросили, они перешли в залежные участки, на которых начался процесс постагрогенной трансформации бывших многолетних и однолетних лугов [2–4]. Такие экосистемы, приуроченные к арктической зоне России, представляют собой уникальные объекты, позволяющие раскрыть специфику функционирования и трансформации различных компонентов экосистем в процессе постагрогенной сукцессии в жёстких условиях Крайнего Севера. Учитывая слабую изученность почвенных микробных сообществ агро- и постагрогенных экосистем тундровой зоны [5], при исследовании закономерностей восстановления растительного покрова на бывших пахотных угодьях Воркутинской тундры особое внимание

было обращено на оценку состава и состояния почвенной микробиоты.

Цель исследования – выявить закономерности изменения численности, биомассы и функциональной активности микробных сообществ в постагрогенных почвах тундровой зоны Европейского Северо-Востока России.

Материалы и методы исследования

Исследования проводили в юго-восточной части Большеземельской тундры (Республика Коми, Воркутинский район). Объектами исследования послужили постагрогенные тундровые экосистемы, занимающие разные элементы ландшафта – водораздел, надпойменную и пойменную террасы долины р. Воркута (рис. 1).

Первый участок (В; 14-летняя залежь) расположен на плоской вершине водораздельного холма Нерусовой-Мусюр (67°53' с. ш., 64°11' в. д.). В 1965 г. на месте ерниково-ивняковой кустарничково-моховой тундры методом «залужения» был создан многолетний мятликовый луг, который использовали в течение длительного времени в качестве сенокосного угодья с внесением минеральных и органических удобрений для поддержания урожайности травостоя [1]. В 2000 г. участок

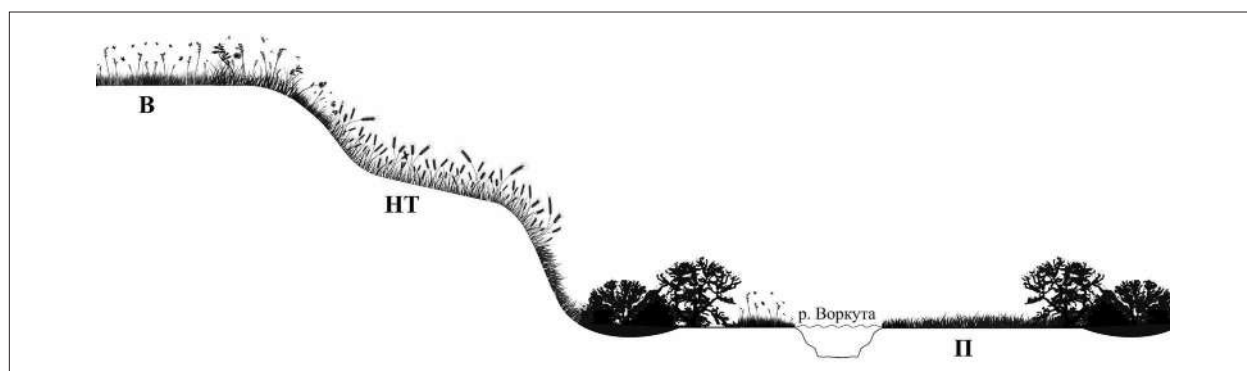


Рис. 1. Положение постагрогенных экосистем в ландшафте: В (вершина водораздельного холма) – разнотравно-мятликовый луг (14-летняя залежь), НТ (надпойменная терраса) – лисохвостно-мятликовый луг (16-летняя залежь), П (пойма) – пойменный разнотравно-костровый луг (13-летняя залежь)
Fig. 1. The position of post-agrogenic ecosystems in the landscape: В (top of the watershed hill) – forb-grass meadow (14-year-old fallow), НТ (above-floodplain terrace) – foxtail-bluegrass meadow (16-year-old fallow), П (floodplain) – floodplain forb-bonfire meadow (13-year-old fallow)

вывели из режима сельскохозяйственного использования.

Второй участок (НТ; 16-летняя залежь) расположен на надпойменной террасе в долине р. Воркута (67°53' с. ш., 64°05' в. д.). Это первый сеяный луг в Заполярье, который создали в 1958 г. путём посева *Poa pratensis* и *Alopecurus pratensis* после распашки тундры [1]. Как и на участке В, здесь ежегодно производили сенокосшение, вносили минеральные и органические удобрения [6]. Хозяйственное использование луга прекратили в 1998 г. [2].

Третий участок (П; 13-летняя залежь) приурочен к пойменной террасе р. Воркута (67°53' с. ш., 64°03' в. д.). Включение этого участка в сельскохозяйственное производство способствовало зарегулированию стока реки и выход пойменной террасы из режима ежегодного затопления в связи со строительством в 50-х гг. XX века ТЭЦ, возведением плотины и водохранилища выше по течению. На участке П возделывали однолетние культуры – овёс (*Avena sativa*) и овсяно-гороховую смесь (*A. sativa* + *Pisum sativum*) [1]. Участок переведен в залежь в 2001 г. [2, 6].

Пробы почв для физико-химических исследований отбирали из опорных разрезов по генетическим горизонтам, для микробиологических исследований – с учётом стерильности. Анализировали почвы в лаборатории отдела почвоведения и экоаналитической лаборатории ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН в соответствии с общепринятыми методами. Численность бактерий, спор грибов и длину их мицелия в образцах почв определяли методом прямого микроскопирования с использованием флуорохромных красителей и последующим расчётом микробной биомассы (МБ) [7, 8]. Препараты для оценки жизнеспособности мицелия (гиф) грибов окрашивали флуоресцеин диацетатом (ФДА) согласно методике [9], бактерий – с использованием красителя L7012 (LIVE/DEAD BacLight Bacterial Viability Kits) [10].

Результаты и обсуждение

Общая характеристика растительности и почв постагрогенных участков. В настоящее время на участке В (водораздел; 14-летняя залежь) отмечено снижение доли мятлика в травостое до 62%, зафиксированы многочисленные синузии *Deschampsia cespitosa*, небольшие пятна *Alopecurus pratensis* и *Calamagrostis neglecta*. Из разнотравья наиболее обильны *Chamaenerion angustifolium*, *Veronica*

longifolia, *Equisetum pratense*, *Amoria repens*, *Taraxacum ceratophorum*, *Achillea millefolium* и др. В последние годы луг активно зарастает ивняком. В некоторых местах сомкнутость *Salix phylicifolia* достигает 30–40%. Большими пятнами появляется моховой покров, сложенный пионерными видами зелёных мхов, редко встречаются лишайники.

В растительном сообществе участка НТ (надпойменная терраса; 16-летняя залежь) доминируют *Poa pratensis* и *Alopecurus pratensis*. Процессы демулационной сукцессии проявляются в увеличении неоднородности травянистого сообщества – внедряющиеся в травостой *Deschampsia cespitosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Achillea millefolium*, *Equisetum arvense* образуют злаковые и разнотравно-злаковые синузии. Отмечено внедрение в травостой единичных особей *Salix phylicifolia*.

Растительное сообщество участка П (пойменная терраса; 13-летняя залежь) характеризуется наиболее однородным составом. Здесь на месте пашни за 14-летний период после прекращения сельскохозяйственного использования сформировался разнотравно-злаковый луг с доминированием *Bromopsis inermis*, из разнотравья наиболее значимы *Veronica longifolia*, *Pachipleurum alpinum*, *Angelica archangelica*.

Почвы постагрогенных экосистем рассматриваемого ряда: водораздел → надпойменная терраса → пойменная терраса имеют разное классификационное положение. Почва участка В отнесена нами к глеезёмам криометаморфическим постагрогенным, участка НТ – глеезёмам криотурбированным постагрогенным, участка П – аллювиальным гумусовым глееватым постагрогенным. На водоразделе и надпойменной террасе почвы сформированы на суглинистых почвообразующих породах, в пойме – на аллювиальных отложениях супесчано-песчаного гранулометрического состава. На всех участках почвы сохранили признаки и свойства, сформировавшиеся в период их активного сельскохозяйственного использования. Во всех профилях чётко выражен гумусово-аккумулятивный горизонт АУ – бывший пахотный горизонт, который в настоящее время дифференцирован по уровню аккумуляции органического вещества на подгоризонты О_в (ветошь), АУ_{гз,ао} (дерновый горизонт с обилием слабо разложившихся растительных остатков), АУ_{ра,г} (бывший пахотный горизонт с признаками оглеения) (табл. 1). Максимальной мощностью горизонта АУ отличается почва участка П – до 40–45 см (для

Таблица 1 / Table 1

Агрохимические показатели постагрогенных тундровых почв
 Agrochemical indicators of postagrogenic tundra soils

Горизонт Horizon	Глубина, см Depth, cm	pH _{KCl}	C _{общ.} C _{total}	N _{общ.} N _{total}	C/N	Подвижные формы Mobile forms		Обменные катионы Exchange cations	
			%	%		P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca ²⁺	Mg ²⁺
						мг/кг / mg/kg	мг/кг / mg/kg	смоль/кг / cmol/kg	смоль/кг / cmol/kg
Участок В, вершина водораздела, 14-летняя залежь Site B, the top of the watershed, 14-year-old fallow									
Ov	0–3	5,6	37,4	1,3	28,8	304	2724	33,1	5,5
AУrz,ao	3–6	5,4	31,1	1,9	16,4	402	1878	33,6	4,4
AУao	6–7	5,3	13,4	1,0	13,3	343	631	10,7	1,2
AУpa,g	7–17	4,7	3,5	0,3	12,1	154	395	6,2	0,6
Bg	17–36(39)	4,8	0,6	0,05	11,1	34	134	2,2	0,5
CRM1	36(39)–55(57)	5,0	0,3	0,04	7,5	58	157	4,6	1,4
CRM2g	55(57)–110	5,5	0,3	0,04	7,5	116	134	11,5	3,2
CRM3g	110–135	5,9	0,3	0,04	6,8	154	136	13,5	3,5
Участок НТ, надпойменная терраса, 16-летняя залежь Site AFT, above-floodplain terrace 16-year-old fallow									
Ov	0–1	5,8	28,9	1,5	18,8	1956	2093	40,8	4,7
AУrz,ao	1–5,5	6,1	23,7	1,5	15,6	2906	1233	44,7	4,6
AУpa, g	5,5–13(26)	5,6	3,0	0,2	13,6	645	335	28,4	3,4
G1@	13(26)–39	6,1	0,2	0,04	4,8	190	151	16,2	2,5
G2	39–77	6,6	0,2	0,04	5,3	241	230	15,6	4,1
G3	77–88	6,9	0,2	0,04	5,3	151	188	17,9	4,0
CG	88–132	6,9	0,2	0,04	5,3	240	194	14,7	3,0
Участок П, пойменная терраса, 13-летняя залежь Site F, floodplain of the river, 13-year-old fallow									
Ov	0–2	6,1	27,4	0,9	24,1	1784	1573	35,1	4,2
AУrz	2–6	6,7	14,0	0,3	4,2	1361	569	22,4	2,5
AУpa	6–20	7,3	17,4	0,2	2,6	427	145	17,1	1,0
AУpa,g	20–30	6,9	13,7	0,2	2,6	403	73	16,5	1,0
AУg/Cg~~	30–45	6,8	9,6	0,08	0,8	176	53	9,7	0,9
C1~~	45–111	6,9	9,6	0,04	0,4	206	62	7,6	0,9
C2~~	111–128	6,8	8,6	0,04	0,3	247	73	4,9	1,6
C3g~~	128–170	6,8	9,2	0,04	0,3	265	81	3,1	1,4

сравнения на участках В и НТ мощность горизонта АУ составляет не более 26 см). Это связано как с условиями формирования почвы на участке П (аллювиальная пойменная почва), так и с его длительным сельскохозяйственным использованием (спецификой технологических приёмов возделывания однолетних трав).

Окультуривание тундровых почв, внесение в течение длительного времени минеральных удобрений и известковых материалов обусловили слабокислую и близкую к нейтральной реакцию среды, высокое содержание биогенных элементов в верхних горизонтах почв агроэкосистем [6], сохраняющиеся и на постагрогенном этапе их функционирования (табл. 1). Некоторые различия в уровне

аккумуляции органического вещества (C_{общ.}, N_{общ.}), подвижных форм биофильных элементов (P₂O₅ и K₂O), обменных катионов (Ca²⁺ и Mg²⁺) в верхних горизонтах (Ov, AУrz,ao, AУpa,g) могут быть обусловлены спецификой состава растительного покрова [11], различиями в скорости разложения ветоши (старика) и особенностями аккумуляции органического вещества в различных микроклиматических условиях рассматриваемых позиций ландшафта (водораздел, надпойменная терраса, пойма реки). Минеральная часть профилей, залегающая глубже органогенных и гумусово-аккумулятивных горизонтов, соответствует по своим свойствам целинным тундровым почвам [6].

Таблица 2 / Table 2

Численность и биомасса прокариот, спор грибов и длина грибного мицелия в постагрогенных тундровых почвах
 The number of prokaryotes, fungal spores and the length of the fungal mycelium in postagrogenic tundra soils

Горизон Horizon	Глубина, см Depth, cm	Численность бактерий, $\times 10^9$ кл./г The number of bacteria, $\times 10^9$ cells/g		Численность спор грибов, $\times 10^6$ кл./г The number of spores, $\times 10^6$ cells/g	Длина мицелия грибов, м/г Mycelium length of fungi, m/g	Биомасса, мкг/г / Biomass, $\mu\text{g/g}$				
		общая total	живые клетки live cells			мёртвые клетки dead cells	бактерии bacteria	споры грибов spores of fungi	мицелий грибов mycelium of fungi	общая total
Участок В, вершина водораздела, 14-летняя залежь / Site В, the top of the watershed, 14-year-old fallow										
Ov	0-3	2,20	1,8 \pm 0,4	0,40 \pm 0,11	32 \pm 12	352 \pm 23	44	697	1483	2224
AУгz,ao	3-6	4,33	1,4 \pm 0,5	0,22 \pm 0,06	29 \pm 5	163 \pm 14	26	580	985	1591
AУao	6-7	0,76	0,63 \pm 0,08	0,13 \pm 0,03	18 \pm 2	71 \pm 4	14	360	247	621
AУpa,g	7-17	0,18	0,13 \pm 0,04	0,053 \pm 0,012	16 \pm 1	48 \pm 2	3	200	112	315
Bg	17-36(39)	0,16	0,12 \pm 0,03	0,034 \pm 0,011	8,2 \pm 1,2	0	1	164	0	165
CRM1	36(39)-55(57)	0,065	0,032 \pm 0,011	0,033 \pm 0,010	6,4 \pm 0,8	0	1	128	0	129
CRM2g	55(57)-110	0,075	0,043 \pm 0,011	0,032 \pm 0,011	5,2 \pm 0,6	0	2	104	0	106
CRM3g	110-135	0,071	0,042 \pm 0,009	0,029 \pm 0,008	5,3 \pm 0,7	0	2	106	0	108
Участок НТ, надпойменная терраса, 16-летняя залежь / Site АFT, above-floodplain terrace 16-year-old fallow										
Ov	0-4	2,32	1,9 \pm 0,6	0,43 \pm 0,11	29 \pm 8	490 \pm 37	46	619	1896	2561
AУгz,ao	1-5,5	1,69	1,4 \pm 0,4	0,32 \pm 0,09	26 \pm 7	351 \pm 21	34	553	1292	1878
AУpa, g	5,5-13(26)	0,64	0,51 \pm 0,11	0,1 \pm 0,04	22 \pm 6	119 \pm 13	14	482	925	1421
G1@	13(26)-39	0,16	0,13 \pm 0,05	0,032 \pm 0,011	10 \pm 4	0	2	222	0	224
G2	39-77	0,083	0,052 \pm 0,011	0,031 \pm 0,009	4,4 \pm 1,2	0	2	84	0	86
G3	77-88	0,453	0,23 \pm 0,13	0,23 \pm 0,10	4,2 \pm 1,5	0	8	88	0	96
CG	88-132	0,590	0,34 \pm 0,12	0,21 \pm 0,10	8,6 \pm 3,1	0	11	172	0	183
Участок П, пойменная терраса, 13-летняя залежь / Site F, floodplain of the river, 13-year-old fallow										
Ov	0-2	2,05	1,7 \pm 1,2	0,34 \pm 0,10	60 \pm 13	501 \pm 46	40,8	1301,0	1258	2600
AУгz	2-6	1,32	1,1 \pm 0,3	0,21 \pm 0,08	54 \pm 12	456 \pm 12	46,3	1080,0	1124	2250
AУpa	6-20	0,75	0,63 \pm 0,11	0,12 \pm 0,05	37 \pm 11	165 \pm 15	26,3	720,0	985	1731
AУpa,g	20-30	0,34	0,21 \pm 0,05	0,13 \pm 0,05	21 \pm 9	87 \pm 4	14,8	424,0	452	891
AУg, Cg~~	30-45	0,10	0,07 \pm 0,05	0,028 \pm 0,011	23 \pm 7	0	6,2	462,0	0	468
C1~~	45-111	0,080	0,048 \pm 0,012	0,032 \pm 0,009	18 \pm 6	0	2,1	370,0	0	372
C2~~	111-128	0,097	0,051 \pm 0,010	0,046 \pm 0,011	8,3 \pm 1,7	0	1,7	172,0	0	174
C3g~~	128-170	0,096	0,049 \pm 0,011	0,047 \pm 0,012	8,3 \pm 1,4	0	1,6	172,0	0	174

Численность и профильное распределение микроорганизмов в постагрогенных почвах. Распределение микроорганизмов в почвах постагрогенных экосистем, занимающих различные ландшафтные позиции, имеет однотипный характер – максимум численности бактерий, спор грибов и длины грибного мицелия приходится на верхние органогенные горизонты (Ov, AYrz,ao), где сосредоточена основная часть слаборазложившихся растительных остатков и корней травянистых растений (табл. 2). Ниже по профилю наблюдается закономерное снижение параметров численности основных групп микроорганизмов.

В отличие от распределения бактерий и спор грибов, которые встречаются на всех глубинах рассмотренных профилей почв, мицелий грибов приурочен только к верхним горизонтам. На участке В глубина их проникновения в почву ограничена 17 см, участка НТ – 13 (26) см, участка П – 30 см, что обусловлено неблагоприятными физико-химическими свойствами почв, особенно на участке В, поскольку для минеральной части профиля тундровых почв характерны: переувлажнение, недостаток кислорода, развитие процессов оглеения, низкие температуры [6]. В постагрогенных экосистемах надпойменной (НТ) и пойменной (П) террас длина грибного мицелия в почвах в 1,4–2,8 раза выше по сравнению с почвой водораздельного участка.

Во всех рассмотренных почвах соотношение бактерий с ненарушенной (живые) и нарушенной (мёртвые) клеточной стенкой, которое определяет жизнеспособный пул прокариот в почвах и их функциональную активность, имеет близкий характер. В верхних горизонтах почв залежей сконцентрирована не только основная масса прокариот, но и её функционально активная часть – на долю живых клеток в горизонтах Ov и AYrz,ao приходится 81–84% от общего числа бактерий. В нижележащих горизонтах увеличивается доля мёртвых, функционально неактивных клеток, постепенно снижаясь в бывших пахотных горизонтах (AYra,g) до 62–72%, а в минеральной части профиля – до 49–60%.

Некоторое увеличение численности бактерий в почве участка НТ на глубине 77–135 см (табл. 2) может быть обусловлено наличием мерзлоты на глубине ниже 135 см (для сравнения, на двух других участках мерзлота в пределах 2-метровой толщи профиля отсутствовала). Возрастание численности микроорганизмов в надмерзлотных горизонтах характерно

для криогенных почв [12, 13]. Это может быть обусловлено аккумуляцией микроорганизмов, вымываемых из верхних горизонтов гравитационной влагой и перемешиванием слоёв в результате криотурбационных процессов [14, 15]. Примерно половина всех бактериальных клеток (42–50%) в надмерзлотных слоях представлена функционально не активными (мёртвыми или повреждёнными) клетками.

Состав, структура и запасы микробной биомассы в постагрогенных почвах. В структуре МБ всех анализируемых почв доминируют грибы (табл. 2). В верхней части профиля (органогенные и гумусово-аккумулятивные горизонты) ведущую роль в грибной биомассе играет мицелий (40,7–75,4%), в нижней минеральной – споры грибов (100%). На долю бактерий приходится всего 0,6–2,3% от суммарной МБ. Исключением являются надмерзлотные слои (глубина 77–135 см) почвы участка НТ, где за счёт надмерзлотной аккумуляции клеток бактерий наблюдается повышение доли их биомассы в структуре общей МБ до 6,0–8,4%.

Органопродуценты рассмотренных почв достаточно чётко различаются как по профильному распределению биомассы грибного мицелия, так и по соотношению в ней функционально активных (живых) и неактивных (мёртвых, с нарушенной клеточной стенкой) гиф (рис. 2). Наиболее ярко выраженной концентрацией грибного мицелия (985–1483 мкг/г почвы) вблизи поверхности почвы (глубина 0–6 см) отличается постагрогенный участок В, расположенный на водоразделе. В этой почве глубже 6 см биомасса мицелия снижается в 6–13 раз с возрастанием в ней до 57% функционально неактивных гиф (для сравнения, в поверхностных горизонтах на долю живого мицелия приходится 70–85%). В направлении от водораздела к пойме реки наблюдается увеличение мощности слоя, в котором сконцентрирована биомасса мицелия (до 20 см от поверхности почвы). Однако, если на участке НТ соотношение живых и мёртвых гиф на всех глубинах бывшего пахотного горизонта имеет относительно близкие показатели (56–70% живых, 30–44% мёртвых гиф), то в пойме р. Воркута на всех глубинах бывшего пахотного горизонта постагрогенной почвы доминирует биомасса живого мицелия – с уменьшением от 100% в его верхней части до 77% – в нижней части. Последнее свидетельствует о более благоприятных условиях для развития мицелия почвенных грибов в постагрогенных экосистемах, формирующихся

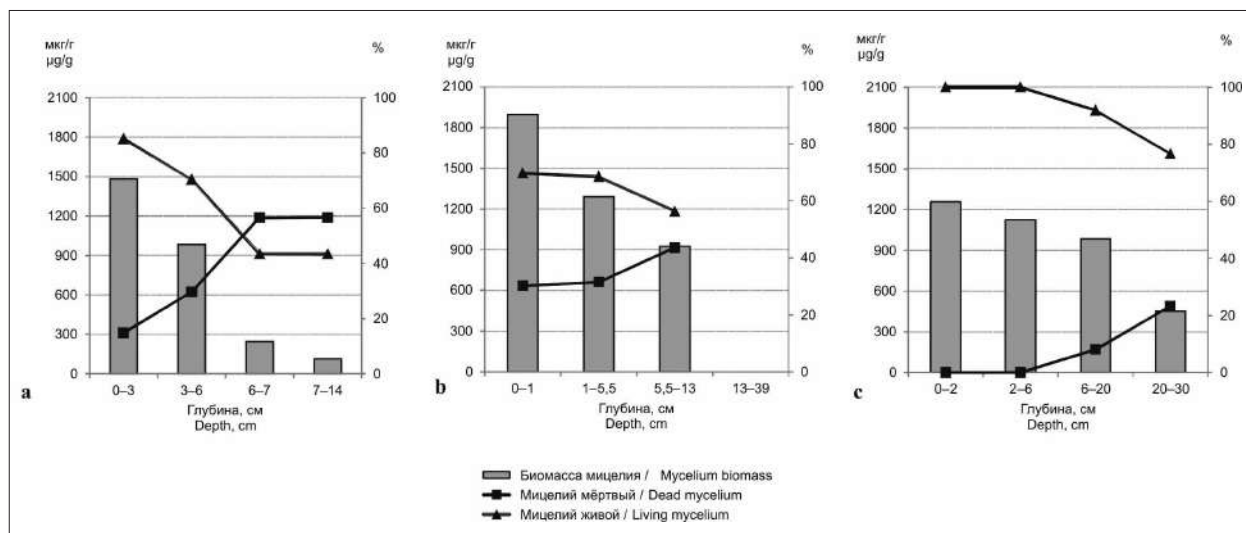


Рис. 2. Доля (в %) живого мицелия в общей биомассе мицелия грибов в почвах постагрогенных экосистем, занимающих разные позиции в ландшафте: а – участок В, водораздел; б – участок НТ (надпойменная терраса); с – участок П, пойменная терраса р. Воркута
Fig. 2. The proportion (in %) of living mycelium in the total biomass of the mycelium of fungi in soils of post-agrogenic ecosystems: а – site В, watershed; б – site НТ (above-floodplain terrace); с – site П, floodplain terrace of Vorkuta river

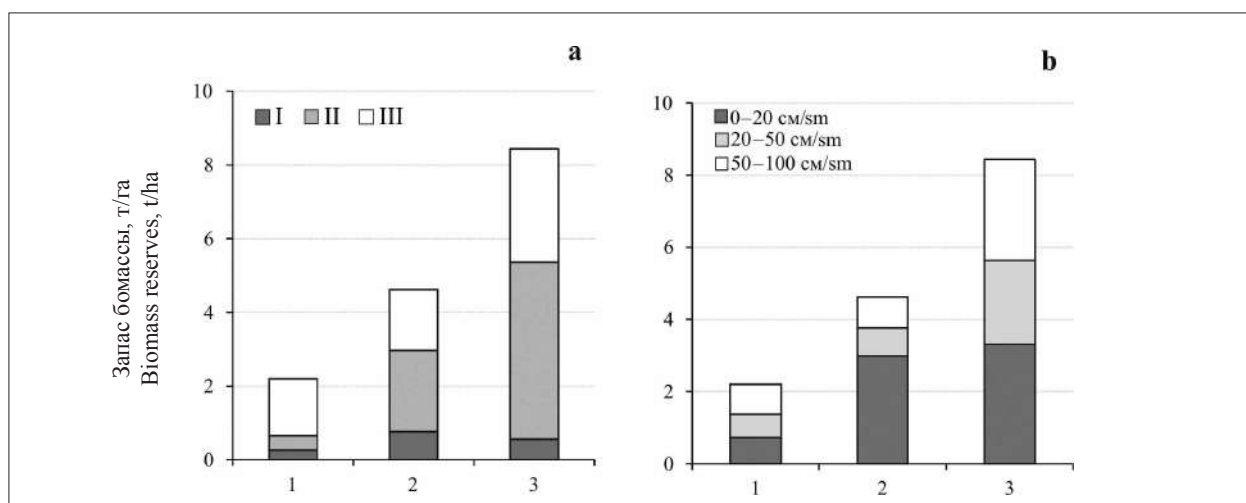


Рис. 3. Распределение запасов микробной биомассы по профилю постагрогенных почв: 1 – участок В, водораздел; 2 – участок НТ, надпойменная терраса; 3 – участок П, пойменная терраса р. Воркута; I – органогенный горизонт (Ov + AYrz,ao); II – гумусово-аккумулятивный горизонт (AYao + AYpa,g); III – минеральный горизонт до глубины 100 см
Fig. 3. Distribution of microbial biomass reserves according to the profile of post-agrogenic soils: 1 – site В, watershed; 2 – site НТ, above-floodplain terrace; 3 – site П, floodplain terrace of Vorkuta river; I – organogenic horizon (Ov + AYrz,ao); II – humus-accumulative horizon (AYao + AYpa,g); III – mineral horizon up to a depth of 100 cm

в долине р. Воркута, особенно на территории пойменной террасы (П).

Расчёт запасов МБ с учётом мощности горизонтов (рис. 3а) и слоёв почвы (рис. 3б) в пределах метровой толщи профиля выявил чёткий тренд увеличения этого параметра в направлении от водораздела к пойме реки, соответственно 2,20 (В), 4,63 (НТ) и 8,44 т/га (П). На водоразделе (В) основную роль в аккумуляции МБ играют минеральные горизон-

ты, в них сосредоточено 70,5% от суммарных запасов МБ. В почвах постагрогенных экосистем, расположенных в долине р. Воркута, возрастает роль органогенных и гумусово-аккумулятивных горизонтов – соответственно 47,6 (НТ) и 56,9% (П).

Общей закономерностью для всех рассмотренных почв является преимущественное накопление запасов МБ в первом полуметре профиля – соответственно 62,5 (В), 81,4

(НТ) и 66,8% (П) от суммарных запасов МБ. Несмотря на возрастание запасов МБ в постагрогенных почвах долинных ландшафтов по сравнению с водоразделом, присутствие мерзлоты во втором метре почвы участка НТ и соответственно меньшая численность в её минеральной части спор грибов (табл. 2) обусловили более ярко выраженное концентрирование запасов МБ как в первом полуметре профиля (81,4%), так и в верхнем 0–20 см слое почвы (64,5%). Для сравнения в слое 0–20 см почв участков В и П сосредоточено 32,7 и 39,5% от суммарной величины МБ в метровом слое почвы. «Прижатость» микроорганизмов к поверхностным слоям почвы и «укороченность» микробного профиля является характерной чертой тундровых экосистем [12].

Заключение

Таким образом, впервые для тундровой зоны европейского северо-востока России (Большеземельская тундра, Республика Коми) установлены закономерности распределения численности микроорганизмов в постагрогенных почвах, оценены структура и запасы в них микробной биомассы. Впервые определено функциональное состояние микробных сообществ в постагрогенных почвах южной тундры. Показано, что основной пул функционально активных бактерий сосредоточен в бывших пахотных горизонтах (глубина 0–20 см), где на их долю приходится до 62–84%. В минеральных горизонтах при снижении общей численности бактерий возрастает доля (до 49–60%) клеток с нарушенной клеточной мембраной. В структуре микробной биомассы доминирующее положение занимают микроскопические грибы – в бывших пахотных горизонтах основной вклад в биомассу грибов вносит мицелий (40,7–75,4%), в минеральных – споры грибов (100%). Наличие мерзлоты в профиле постагрогенной почвы определяет более выраженную «прижатость» микробных сообществ к поверхностным горизонтам почвенного профиля и некоторое увеличение численности бактерий в надмерзлотных горизонтах.

Оценено влияние ландшафтных условий на формирование микробных сообществ в постагрогенных почвах тундры. Наиболее благоприятные условия для функционирования комплекса микроорганизмов, в первую очередь, микромицетов, складываются в долинных ландшафтах тундры. В ряду постагрогенных почв «водораздел – надпойменная терра-

са – пойма» возрастают показатели численности спор, длины мицелия грибов, глубина его проникновения в почву, и соответственно увеличиваются запасы микробной биомассы от 2,20 т/га на водоразделе до 8,44 т/га в постагрогенной почве пойменной террасы. При этом основная доля биомассы грибного мицелия в пойменной постагрогенной почве представлена живыми гифами (77–100%), тогда как в почвах залежей на водоразделе и надпойменной террасе эта доля составляет 43–85% и 56–70% соответственно. В постагрогенной почве на водоразделе основные запасы микробной биомассы сосредоточены в минеральных горизонтах (70,5%), в почвах надпойменной террасы и поймы – в гумусово-аккумулятивных горизонтах (47,6 и 56,9% соответственно).

Работа выполнена в рамках темы НИР «Криогенез как фактор формирования и эволюции почв арктических и бореальных экосистем европейского Северо-Востока в условиях современных антропогенных воздействий, глобальных и региональных климатических трендов» (регистрационный номер: 122040600023-8).

References

1. Hantimer I.S. Agricultural development of the tundra. Leningrad: Nauka, 1974. 227 p. (in Russian).
2. Panyukov A.N., Kotelina N.S., Archegova I.B., Khabibullina F.M. Biological diversity and productivity of anthropogenic ecosystems of the Far North. Ekaterinburg, 2005. 120 p. (in Russian).
3. Panyukov A.N., Archegova I.B. Transformation of postagrogenic ecosystems in the Far North // Zemledelie. 2011. No. 5. P. 3–5 (in Russian).
4. Novakovskiy A.B., Panyukov A.N. Analysis of the succession dynamics of a seeded meadow using the Ramensky – Grime system of life strategies // Ekologiya. 2018. No. 2. P. 110–118 (in Russian). doi: 10.7868/S036705971802004X
5. Kovaleva V.A., Deneva S.V., Lapteva E.M. Microbiological characteristics of postagrogenic and virgin tundra soils (Vorkuta district of the Komi Republic) // Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN. 2020. No. 5. P. 5–16 (in Russian). doi: 10.17076/eco1162
6. Ecological foundations of productivity management of agrophytocenoses of the Eastern European tundra / Ed. I.B. Archegova. Leningrad: Nauka, 1991. 152 p. (in Russian).
7. Methods of soil microbiology and biochemistry / Ed. D.G. Zvyagintsev. Moskva: MGU, 1991. 304 p. (in Russian).
8. Polyanskaya L.M., Zvyagintsev D.G. The content and structure of microbial biomass as indicators of the

ecological state of soils // *Pochvovedenie*. 2005. No. 6. P. 706–714 (in Russian).

9. Tsuji T., Kawasaki Y., Seriya T., Tanaka S. A new fluorescence staining assay for visualizing living microorganisms in soil // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. P. 3415–3421. doi: 10.1128/aem.61.9.3415-3421.1995

10. Lysak L.V., Lapygina E.V., Konova I.A., Zvyagintsev D.G. Abundance and taxonomic composition of ultramicrobacteria in soils // *Mikrobiologiya*. 2010. V. 79. No. 3. P. 428–432 (in Russian).

11. Biogeocenological studies on seeded meadows in the East European tundra / Eds. I.B. Archegova, N.S. Kotelina. Leningrad: Nauka, 1979. 192 p. (in Russian).

12. Spirina E.V., Fedorov-Davydov D.G. Microbiological characteristics of permafrost soils of the Kolyma lowland // *Pochvovedenie*. 1998. No. 12. P. 1462–1475 (in Russian).

13. Ivanova T.I., Kuzmina N.P., Savvinov D.D. Microbiocenoses of permafrost soils of the Tuimaada Valley of Central Yakutia // *Izvestiya RAN. Seriya Biologicheskaya*. 2014. No. 6. P. 573–585 (in Russian). doi: 10.7868/S0002332914060034

14. Lysak L.V., Dobrovolskaya T.G. Bacteria in tundra soils of Western Taimyr // *Pochvovedenie*. 1982. No. 39. P. 74–77 (in Russian).

15. Parinkina O.M. Microflora of tundra soils: Ecological and geographical features and productivity. Leningrad: Nauka, 1989. 159 p. (in Russian).