

ОРИГИНАЛЬНЫЕ  
СТАТЬИ

УДК 630\*114.351

**РОЛЬ МИКРОМИЦЕТОВ В ФОРМИРОВАНИИ  
ЛЕСНОЙ ПОДСТИЛКИ ЛИСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ  
СРЕДНЕЙ ТАЙГИ**

© 2012 г. Т. А. Пристова, Ф. М. Хабибуллина, Ю. А. Виноградова

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28  
E-mail: pristova@ib.komisc.ru  
Поступила в редакцию 30.06. 2010 г.*

Исследования проводились в березово-еловом молодняке и средневозрастном осиново-березовом насаждении средней тайги Республики Коми, возникших после рубки на месте ельника. Установлено, что ежегодное количество наземного древесного опада, поступающего на поверхность почвы в березово-еловом молодняке составляет  $1.3 \pm 0.1$  т га<sup>-1</sup>, запасы подстилки  $46 \pm 9$  т га<sup>-1</sup>, в осиново-березовом насаждении –  $2.8 \pm 0.4$  и  $40 \pm 11$  т га<sup>-1</sup>, соответственно. Более 80% годовичного древесного опада составляет лиственный опад. В течение первого года более половины годовичного опада разлагается. Разложение опада и подстилки в осиново-березовом насаждении происходит наиболее интенсивно. Установлено, что в составе микромицетов рассмотренных сообществ насчитывается более 30 видов, что в 1.4 раза выше, чем в среднетаежных ельниках. Особенностью березово-елового молодняка является сплошной рост целлюлозоразрушителей рода *Chaetomium*, связанный с разложением порубочных и корневых остатков в почве после рубки.

*Средняя тайга, лиственные насаждения, лесная подстилка, микромицеты.*

Формирование смешанных лиственно-хвойных насаждений на значительных площадях сплошных вырубок в XX в. стало особенностью северных лесов. В верхнем ярусе вторичных лесов преобладают осина и береза, под их пологом появляется ярус теневыносливых хвойных пород, преимущественно ели. Воздействие рубки и последующее естественное лесовозобновление существенно влияет на состав и структуру биогеоценоза. Изучение сукцессионных процессов в смешанных лиственно-хвойных лесах важно для понимания динамики таежных лесов в целом. Смешанные лиственные насаждения на территории Республики Коми остаются малоизученными. В настоящее время изучается динамика лесовосстановительных процессов [4], флористический состав [3] и биологический круговорот [13] вторичных лиственных насаждений Республики Коми, однако, микробный комплекс этих сообществ исследован слабо, за исключением старовозрастных березняков и осинников [15]. Поэтому изучение микробиоты производных насаждений на современном этапе является актуальным. Цель

настоящей работы – комплексное исследование процессов формирования подстилки, с определением в нем роли микромицетов.

**ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ**

Исследования смешанных лиственных насаждений проводились в 2004–2009 гг. на постоянных пробных площадях, заложенных в 2001 г. сотрудниками отдела лесобиологических проблем Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН под руководством доктора биологических наук, профессора К.С. Бобковой, расположенного в Княжпогостском р-не Республики Коми, в окрестностях д. Кылтово. Изучение формирования лесной подстилки в процессе естественного лесовозобновления проводилось в березово-еловом молодняке и осиново-березовом насаждении разнотравного типа, на торфянисто-подзолисто-глеватой почве. Таксационная характеристика объектов исследования представлена в табл. 1. До рубки на месте исследуемых насаждений произрастал ельник долгомошный.

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев

Тип леса	Состав древостоя	Вид	Число деревь-ев, экз га <sup>-1</sup>		Воз-раст, лет	Сумма площа-дей сече-ний, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>	Запас древеси-ны, м <sup>3</sup> га <sup>-1</sup>		Средние	
			расту-щих	сухих			расту-щих	сухих	высо-та, м	диа-метр, см
Березово-еловый разнотравный**	8Б2Е ед. С	Ель	255	11	12	2.50	12	0.1	7	11
		Береза	233	–	12	1.56	7	–	8	9
		Всего	488	11	–	4.06	19	0.1	–	–
Осиново-березо- вый разнотрав- ный**	5Ос4Б1Е ед.Пх	Осина	524	55	40	11.77	85	4	13	6
		Береза	2032	33	40	12.25	69	1	11	9
		Ель	699	–	37	4.09	18	–	8	9
		Пихта	11	–	*	0.03	0.1	–	*	6
Ельник долго- мошный (до руб- ки)***	8Е2Б Подрост 10Е	Ель	*	*	190	*	100	*	14	16
		Береза	*	*	–	*	*	*	14	16
		Ель (под- рост)	3000	*	40	*	*	*	2	–

\* Показатель не определяли.

\*\* Перечет на пробных площадях проведен сотрудниками отдела лесобиологических проблем Севера и автором.

\*\*\* По данным Кылтковского участкового лесничества ГУ РК “Железнодорожное лесничество”.

Прочерк – показатель отсутствует.

Напочвенный покров березово-елового молодняка отличается высокой мозаичностью. На месте трелевочных волоков развивается моховой покров, преимущественно из сфагновых мхов (до 80%), в связи с небольшим переувлажнением. Среди кустарничков доминируют черника и брусника, среди трав – злаки (полевица тонкая и ситник нитевидный); мхов – кукушкин лен и сфагнум. Общее проективное покрытие (ОПП) растений напочвенного покрова составляет 90–100%. Осиново-березовое насаждение отличается доминированием черники и трав, моховой покров менее развит (ОПП 70–80%). Ведущая роль принадлежит травам.

Подстилки исследуемых лиственных насаждений характеризуются довольно высокой актуальной кислотностью почвенного раствора: в березово-еловом молодняке  $3.69 \pm 0.10$ , в осиново-березовом насаждении –  $4.15 \pm 0.10$ .

В 2009 г. весна характеризовалась контрастной погодой, в мае наблюдались кратковременные похолодания. Вторая половина июня и начало июля были холодными. Осень была теплой с превышением среднемесячных температур. Количество осадков в летние и осенние месяцы превысили норму.

Количество опада растений древесного яруса определяли 20 опадоуловителями размером

$50 \times 50$  см. Опад собирали дважды (осенью и весной) и разделяли на фракции. Подстилку отбирали металлическим шаблоном, площадью  $878.9 \text{ см}^2$  в 20-кратной повторности [5]. Скорость разложения растительного опада изучали с использованием капроновых мешочков размером  $20 \times 25$  см, с размером ячейки 1 мм. Растительный опад закладывали в верхний слой лесной подстилки в 5–10-кратных повторностях. Исследование процессов разложения растительного опада проводили в течение 2004–2007 гг., в различные периоды: с октября по май, с мая по октябрь и весь год. Убыль в массе растительных остатков и их химический состав учитывали по истечении 6 и 12 месяцев.

Оценка содержания азота и углерода в растительных и почвенных образцах проводилась методом газовой хроматографии на автоматическом анализаторе азота ANA-1500 производства фирмы “Карло Эрба” (Италия). Химические анализы проведены в аккредитованной экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН по метрологически аттестованным методикам количественного химического анализа (РОСС RU.0001.511257).

Образцы для микробиологического анализа отбирали из верхних горизонтов почв – подстилки (А0). Использовали смешанные образцы из 10 ин-

дивидуальных проб, отобранных с каждого участка. Видовой и количественный состав микромицетов определяли методом посева почвенной вытяжки на специализированные среды в 3-кратной повторности [8]. Использовали подкисленную среду Чапека, Чапека – Докса, мясо-пептонный агар (МПА), ср. Гетчинсона (с целлюлозой на поверхности среды). Данные по общей численности микроорганизмов, полученные методом посева, выражали в колониеобразующих единицах на 1 г абсолютно-сухой почвы (КОЕ/г а.с.п.). Идентификацию микроскопических грибов после выделения их в чистую культуру проводили с использованием определителей для различных таксономических групп [7, 9, 17, 18]. Комплексы микромицетов почв характеризовали на основе относительного обилия и встречаемости видов [2, 11]. При характеристике комплекса микроскопических грибов были использованы такие показатели, как частота встречаемости: случайные виды (частота встречаемости 1–25%), редко встречающиеся (26–50%), часто встречающиеся (56–75%) и доминирующие (76–100%), коэффициент сходства Серенсена – Чекановского [10]. Статистическая обработка данных проводилась на персональном компьютере. Для большинства показателей применена стандартная ошибка ( $\sigma_x$ ). Обработку результатов проводили с использованием компьютерной программы “GRAPHS” [12].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование лесной подстилки включает в себя несколько этапов: поступление растительного опада на поверхность почвы, его разложение и накопление растительных остатков непосредственно в подстилке. Важной характеристикой опада является его количество и состав. Количество наземного растительного опада, поступающего ежегодно на поверхность почвы в березово-еловом молодняке, составляет  $2020 \pm 150 \text{ кг га}^{-1}$ , в том числе древесного опада  $1290 \pm 73 \text{ кг га}^{-1}$ , в осиново-березовом насаждении –  $3162 \pm 167$  и  $2842 \pm 43 \text{ кг га}^{-1}$ , соответственно. Состав древесного опада определяется доминирующим положением лиственных пород в древостое исследуемых насаждений. Более 80% наземного опада представлено его легкоразлагающейся частью – листьями и хвоей. Доминирующим компонентом в листовом опаде исследуемых сообществ являются листья березы. Количество ветвей в древесном опаде не превышает 10%.

В период с мая по октябрь на поверхность почвы березово-елового молодняка поступает 67% от среднегодового опада. За это время (по отноше-

нию к годовому количеству фракции опада) поступает 78% листового опада, 20% – опада ветвей, 5% семян и шишек. В этот же период в осиново-березовом насаждении поступает 79% от среднегодового опада, при этом опад листьев и хвой 96%, ветвей 47, семян и шишек 5% от годового количества фракции опада. Следовательно, легкоразлагаемая часть опада поступает в подстилку в основном с мая по октябрь, а трудноразлагаемая – с октября по май, поэтому наиболее благоприятный период для жизнедеятельности микробиоты май–октябрь.

Разложение растительного опада происходит под действием большого количества факторов биотического и абиотического характера. К биотическим можно отнести жизнедеятельность беспозвоночных (диплоподы, моллюски, изоподы, личинки жуков, дождевые черви и т.д.) и позвоночных животных, микроорганизмов. Среди абиотических факторов к наиболее существенным можно отнести выщелачивание атмосферными осадками. Высокая доля участия лиственных древесных пород в составе древостоя и трав увеличивает скорость разложения опада и подстилки. Интенсивность разложения также определяется содержанием углерода и азота, величиной соотношения C/N в растительном опаде [1, 16]. Концентрация азота отдельных фракций растительного опада  $0.59 \pm 0.09 - 1.45 \pm 0.22\%$ . Низкой концентрацией азота характеризуется древесный опад, особенно ветви деревьев (0.5–0.8%), высокой – травянистые растения (1.0–2.3%). Поскольку концентрация азота в древесном опаде не превышает 1.3%, большая часть азота, высвобождаемого в процессе разложения связывается микроорганизмами и оказывается “законсервированной” в их биомассе.

Величина соотношения C/N в различных компонентах древесного опада изменяется от 38 до 81. Для листьев березы и ивы этот показатель составляет около 50 в обоих рассматриваемых насаждениях, рябины 62 – в березово-еловом молодняке и 49 – в осиново-березовом насаждении (рис. 1). Различия в содержании углерода и азота в компонентах листового опада связано с условиями произрастания, видом древесного растения и возрастом древостоев [1]. Соотношение C/N в древесном опаде превышает 20, поэтому минерализации азота при формировании подстилки в исследуемых фитоценозах не происходит.

Разложение растительного опада, поступающего на поверхность почвы в течение года происходит лишь частично. Высокой скоростью разложения среди компонентов древесного опада в

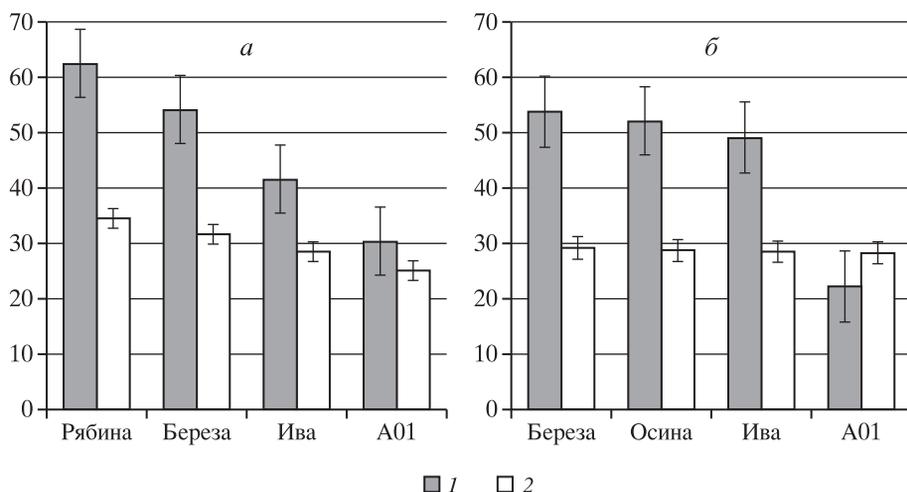


Рис. 1. Величина соотношения C/N в листовом опаде и верхнем подгоризонте подстилки (A01) до разложения (1) и через 1 год после разложения (2) в березово-еловом молодняке (а) и осиново-березовом насаждении (б).

березово-еловом молодняке отличаются листья рябины –  $46.6 \pm 7.4\%$  в год, ивы –  $39.3 \pm 10.2\%$  в год и березы –  $36.5 \pm 9.7\%$  в год. Скорость разложения этих же компонентов опада в осиново-березовом насаждении, как правило, выше: листьев березы на 26%, листьев ивы на 32%. Это различие может быть связано с численностью микроорганизмов. Установлено, что численность микромицетов в осиново-березовом насаждении выше, чем в березово-еловом молодняке (табл. 2). Скорость разложения в различные годы исследований отличается. Например, в березово-еловом молодняке скорость разложения листьев ивы в 2004–2005 гг.  $39.31 \pm 10.24\%$  в год, в 2005–2006 гг.  $22.7 \pm 4.3\%$

в год, а в 2006–2007 гг.  $46.9 \pm 12.4\%$  в год. Наиболее высокой скоростью разложения отличается лесное разнотравье (от 70 до 80% в год), наименьшей – ветви деревьев и мхи (от 18 до 23% в год).

Изменения также касаются качественного состава опада. Величина соотношения C/N в листовом опаде и верхнем подгоризонте подстилки через год разложения значительно снижается. Например, величина соотношения C/N в листьях березы изменяется с 54 в опаде до 30 через год после его разложения. Это свидетельствует об активном участии в процессе разложения опада микроорганизмов (рис. 1). В подстилке березово-

Таблица 2. Количественная характеристика почвенной микробиоты подстилки лиственных насаждений

Дата отбора (2009 г.)	Численность микроорганизмов, в КОЕ/г абсолютно-сухой почвы			
	МПА (аммонификаторы), $\times 10^6$	Среда Чапека-Докса (рН 6.7) (актиномицеты), $\times 10^6$	Среда Чапека (рН 4.5) (сахаролитики), $\times 10^4$	Среда Гетчинсона (целлюлозолитики), $\times 10^4$
Березово-еловый молодняк				
17.05	<u>7.41</u> 3.18–12.7	<u>1.55</u> 1.30–1.81	<u>14.82</u> 9.52–22.23	Сплошной рост грибов рода <i>Chaetomium</i>
17.09	<u>9.64</u> 8.68–11.57	<u>2.33</u> 2.14–2.43	<u>58.82</u> 52.07–66.53	Сплошной рост грибов рода <i>Chaetomium</i>
Осиново-березовое насаждение				
17.05	<u>11.72</u> 5.86–23.45	<u>3.76</u> 2.6–4.92	<u>6.84</u> 2.93–11.72	<u>3.81</u> 3.52–4.10
17.09	<u>14.93</u> 13.78–17.22	<u>0.77</u> 0.20–1.34	<u>25.26</u> 20.66–31.00	<u>30.99</u> 27.55–34.44

Примечание. В числителе – средние значения, в знаменателе – пределы колебаний.

елового молодняка величина соотношения C/N составляет 30 в верхнем подгоризонте (A01) и 21 в нижнем подгоризонте подстилки (A02), в осиново-березовом насаждении – 22 и 17, соответственно.

Анализ показателей соотношения C/N в древесном опаде, через 1 год после его разложения и в подстилке показал, что минерализации азота в течение первого года деструкции в растительных остатках не происходит. Азот, высвобождающийся в процессе разложения, в основном связывается микроорганизмами. Высокой частотой встречаемости в подстилочном горизонте отличаются грибы-аммонификаторы – *Aureobasidium pullulans*, *Mycelia sterilia*, *Penicillium* sp., а в березово-еловом молодняке, где величина соотношения C/N в растительном опаде выше, дополнительно отмечены актиномицеты из рода *Streptomyces*. Минерализация азота происходит в нижнем подгоризонте подстилки (A02) березово-осинового насаждения, так как величина соотношения C/N здесь менее 20.

Уровень накопления подстилки может служить показателем скорости процессов разложения растительного опада в почве [1]. Запасы лесной подстилки в березово-еловом молодняке составляют  $46 \pm 9$  т га<sup>-1</sup>, в осиново-березовом насаждении –  $40 \pm 12$  т га<sup>-1</sup>. В верхнем подгоризонте подстилки исследуемых сообществ аккумулируется около 38% органического вещества. Опадо-подстилочный коэффициент (отношение массы подстилки к массе опада) для березово-елового молодняка составляет 22.8, что в 1.7 раза выше, чем в осиново-березовом насаждении (13.2). Таким образом, процессы разложения растительного опада и подстилки в осиново-березовом насаждении протекают более интенсивно, чем в молодняке.

Сезонные колебания и погодные условия оказывают существенное влияние на плотность бактерий, актиномицетов и грибных популяций в подстилках и, в меньшей степени, – в нижележащих горизонтах почвы [15]. Численность микромицетов, выделенных из подстилочного горизонта почвы березово-елового молодняка и осиново-березового насаждения в осенний период, значительно превышает весенние показатели (табл. 2). Избыточная влажность, низкие температуры почвы, похолодания в мае, по-видимому, стали причиной низкой численности почвенных грибов в весенний период, а теплая и влажная осень, напротив, вызвала увеличение их численности. Изменение доминирующих видов в осенний и весенний периоды также связано с особенностью лиственных насаждений. В исследуемых

насаждениях основная масса листового опада поступает в подстилку в сентябре – октябре. “Свежий” растительный материал активизирует и способствует увеличению численности целлюлозоразрушителей (в 8 раз) и аммонификаторов (в 1.3 раза).

За период наблюдений в березово-еловом молодняке из подстилочного горизонта выделено 33 вида микромицетов, относящихся к 14 родам из четырех классов, а также три формы стерильного мицелия. Подавляющее число видов относится к несовершенным грибам – 24 вида из 10 родов; зигомицеты представлены 3 видами рода *Mortierella*, сумчатые грибы – 3 видами рода *Chaetomium*, класс *Coelomycetes* – 1 видом рода *Phoma*. По видовому разнообразию в подстилке березово-елового молодняка преобладают пенициллы (6 видов) и триходермы (5 видов).

Значительные различия в обилии почвенных микромицетов наблюдаются в зависимости от сезона (табл. 3). По обилию комплекс типичных грибов [6] в подстилке березово-елового молодняка, отобранной в мае, включает 5 доминирующих видов, 10 часто встречающихся, 4 редко встречающихся, 6 случайных видов. В число доминантов входят стерильный мицелий с пружками *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomium globosum*, *Trichoderma sympodianum*, *T. viride*, *Mycelia sterilia*; среди часто встречающихся – *Chaetomium indicum*, *Chaetomium spirale*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium raciborskii*, *P. Purpurescens*, *Trichoderma album*, *T. Koningii*, *Trichoderma* sp. и неидентифицированные роды, представленные светло- и темноокрашенным стерильным мицелием. Осенью в комплексе микромицетов произошли существенные изменения. Такие виды грибов как *Acremonium strictum*, *Alternaria tenuis*, *Paecilomyces lilacinus*, *P. variotii*, *Cladosporium herbarum* из проб не выделялись, появились новые виды: *Mortierella alpina*, *Gliocladium* sp., *Penicillium camemberti*, *Penicillium* sp., *Phoma* sp. За данный период некоторые грибы с высокой частотой встречаемости перешли в разряд редко встречающихся: *Trichoderma album*, *T. koningii*, *T. sympodianum*, *Trichoderma* sp., темноокрашенный стерильный мицелий.

Основными целлюлозоразрушителями в березово-еловом молодняке являются представители рода *Chaetomium*, которые на поверхности питательной среды Гетчинсона, при использованных разведениях, образовывали сплошной рост клейстотециев. Благоприятной средой для развития грибов этого рода в молодняке является наличие большого количества разлагающихся

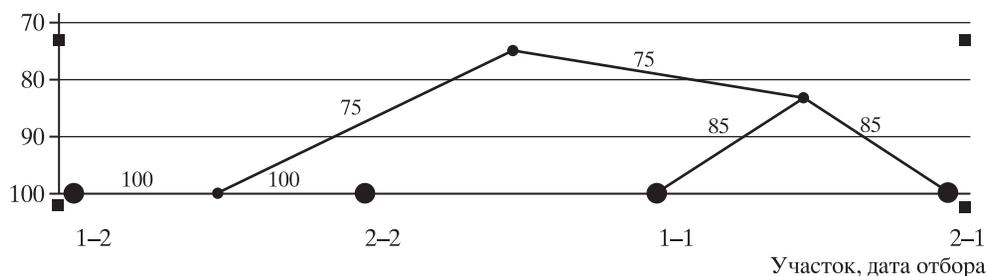
**Таблица 3.** Видовой состав почвенных грибов в подстилке (А0) лиственных насаждений

Виды грибов	Березово-еловый молодняк		Осиново-березовое насаждение	
	17.05.2009	17.09.2009	17.05.2009	17.09.2009
<b>Отдел Zygomycota</b>				
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	–	Р	Р	Р
<i>Mortierella ramanniana</i> (Moller) Linnem.(= <i>Umbelopsis ramanniana</i> )	–	Р	Р	Д
<i>M. vinacea</i> Dixon-Stewart (= <i>Umbelopsis vinacea</i> )	–	–	Р	С
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	–	–	Р	Н
<i>M. racemosus</i> Fresen.	–	–	С	Д
<b>Отдел Ascomycota</b>				
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze et Fr.	Д	Д	Д	Д
<i>Ch. indicum</i> Corda	Ч	Ч	С	С
<i>Ch. spirale</i> Zopf.	Ч	Ч	–	С
<b>Anamorphic fungi</b>				
<i>Acremonium strictum</i> Gams.	С	–	–	–
<i>Alternaria tenuis</i> Nees ex Fries	С	–	–	–
<i>Aureobasidium pullulans</i> var. <i>pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud	Д	Д	Д	Д
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	Р	С	Р	С
<i>Cl. herbarum</i> (Person) Link ex Fries	Р	–	–	–
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler & Carmich	Ч	Ч	Ч	Ч
<i>Gliocladium</i> sp.	–	С	–	С
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier	Р	–	–	–
<i>Paecilomyces lilacinus</i> (Thorn) Samson	Р	–	С	–
<i>Paecilomyces</i> sp.	С	С	С	С
<i>Penicillium camemberti</i> Thorn	–	С	–	С
<i>P. herquei</i> Bainier & Sartory	С	С	С	С
<i>P. purpurescens</i> Raper & Thorn	Ч	Ч	Ч	Ч
<i>P. kapuscinskii</i> Zalessky (= <i>Penicillium canescens</i> )	С	Р	С	Р
<i>P. raciborskii</i> var. <i>raciborskii</i> Zalessky	Ч	Ч	Ч	Ч
<i>Penicillium</i> sp.	–	С	–	С
<i>Stachybotrys alternans</i> Bonord.	–	С	–	С
<i>Stachybotrys parvispora</i> S. Hughes	–	С	–	С
<i>Trichoderma album</i> Preuss (= <i>Hypocrea citrina</i> )	Ч	Р	Р	Ч
<i>T. koningii</i> Oudemans	Ч	Р	С	Ч
<i>T. sympodianum</i> Kulik	Д	Р	Ч	Р
<i>T. viride</i> Persoon ex Fries	Д	Р	Р	Д
<i>Trichoderma</i> sp.	Ч	Р	Р	Ч
<i>Verticillium lateritium</i> Berk.	С	С	С	С
<i>Phoma</i> sp.	–	С	Ч	С
<b><i>Mycelia sterilia</i></b>				
Неидентифицированный род ( <i>Dematiac.</i> )	Ч	Р	Р	Р
Неидентифицированный род ( <i>Moniliac.</i> )	Ч	Ч	Ч	Ч
Неидентифицированный род ( <i>Basid.</i> )	Д	Д	Д	Д

Примечание. Д – доминирующий вид, Ч – часто встречающийся вид, Р – редко встречающийся вид, С – случайный вид.

порубочных и корневых остатков, оставшихся после рубки. На среде Гетчинсона довольно часто наблюдались светлоокрашенные представители стерильного мицелия, виды рода *Trichoderma*, *Phoma*, *Stachybotrys*, а также северный вид

*Geomyces pannorum*. На питательной среде МПА часто встречающимися были грибы-аммонификаторы – *Aureobasidium pullulans*, *Mycelia sterilia*, *Penicillium* sp. и актиномицеты из рода *Streptomyces*. Остальные виды микромицетов –



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства комплексов микроскопических грибов в подстилках различных лиственных насаждений. По оси абсцисс – номер участка с соответствующим типом леса и датой отбора проб: 1-1 – березово-еловый молодняк (дата отбора май 2009 г.); 1-2 – березово-еловый молодняк (дата отбора сентябрь 2009 г.); 2-1 – осиново-березовое насаждение разнотравного типа (дата отбора май 2009 г.); 2-2 – осиново-березовое насаждение разнотравного типа (дата отбора сентябрь 2009 г.).

случайные и редко встречающиеся, главным образом, питающиеся легкодоступными органическими веществами.

В осиново-березовом насаждении из лесной подстилки были выделены три представителя *Mycelia sterilia* и 31 вид микромицетов, из них 23 вида относятся к анаморфным грибам, 5 – к зигомицетам из родов *Mucor* и *Mortierella* и 3 вида – к сумчатым из рода *Chaetomium*.

В данном насаждении наблюдались значительные сезонные различия в обилии почвенных микромицетов. Весной к наиболее часто встречающимся относятся: *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomium globosum*, *Ch. Indicum*, *Ch. spirale*, *Geomyces pannorum*, *Penicillium purpureescens*, *P. raciborskii*, *Trichoderma album*, *T. koningii*, *T. sympodianum*, *T. viride*, *Trichoderma sp.* Обилие остальных родов и стерильного темноокрашенного мицелия *Mycelia sterilia* невысокое. Осенью также обильны *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomium globosum*, *Mortierella ramanniana*, *Mucor racemosus*, *Trichoderma viride* из разряда случайных перешел в разряд доминантов, остальные весенние доминанты осенью высоким обилием не отличались.

В подстилке, отобранной в осиново-березовом насаждении наибольшим обилием обладали *Mycelia sterilia* (59%) и *Cladosporium* (20%), обилие остальных родов невелико. Осенью максимального обилия достигает род *Mortierella* (49%), уменьшается обилие *Mycelia sterilia* (25%). Довольно высоко обилие рода *Penicillium* (25%), обилие остальных родов незначительно.

Наиболее обильны из физиологических групп среди целлюлозолитиков были *Geomyces pannorum*, *Mycelia sterilia*, *Chaetomium globosum*, *Ch. spirale*, а в осенний период – *Chaetomium globosum*, *Phoma sp.* Необходимо отметить, среди целлюлозолитиков с высокой частотой и обилием

как в весенний, так и в осенний периоды отбора проб выделялись актиномицеты.

Интересным является тот факт, что по видовому составу грибов исследуемые подстилки двух лиственных насаждений, несмотря на различие в составе и возрасте древостоя, близки между собой (рис. 2). Уровень сходства зависит от сезона. Как видно из рис. 2, совокупность микромицетов делится на два кластера, в которых объединены виды грибов различных исследуемых участков. Наиболее близкое сходство (100%) наблюдается между березово-еловым молодняком и осиново-березовым насаждением в сентябре, тогда как в мае оно ниже (85%).

Численность видов микромицетов в подстилке исследуемых лиственных насаждений в 1.4 раза выше, чем в ельнике чернично-зеленомошном [14] и в 1.5 раз ниже, чем в старовозрастных березняках [15]. Увеличение видового разнообразия микромицетов в лиственных насаждениях, по сравнению с ельниками является результатом комплексного влияния лиственных пород. Как известно, опад лиственных пород разлагается быстрее опада хвойных, так как в нем содержится меньше трудноразлагаемых соединений и бактерицидных веществ, он богаче легкодоступными веществами [1]. Лиственные насаждения способствуют созданию более благоприятных для развития микромицетов, чем в ельниках, экологических условий (температура воздуха, теплообеспеченность почвы, освещенность) [4].

**Заключение.** Формирование лесной подстилки в березово-еловом молодняке и средневозрастном осиново-березовом насаждении происходит на месте вырубке ельника чернично-долгомошного. Ежегодное количество наземного древесного опада, поступающего на поверхность почвы в березово-еловом молодняке, составляет  $1.3 \pm 0.1 \text{ т га}^{-1}$ , запасы подстилки –  $46 \pm 9 \text{ т га}^{-1}$ , в осиново-березовом насаждении –  $2.84 \pm 0.4$  и  $40 \pm 12 \text{ т га}^{-1}$ ,

соответственно. Более 80% годовичного древесного опада составляет лиственный опад. В течение первого года более половины годовичного опада разлагается. Разложение опада и подстилки в осиново-березовом насаждении происходит наиболее интенсивно. Поскольку величина соотношения C/N в опаде и через 1 год после разложения выше 20, можно заключить, что основная масса азота закрепляется в биомассе микроорганизмов. В подстилке осиново-березового насаждения насчитывается 31 вид микромицетов, из них 23 – анаморфные грибы, 5 – зигомицеты из родов *Mucor* и *Mortierella* и 3 вида – сумчатые грибы из рода *Chaetomium*. В березово-еловом молодняке 33 вида микромицетов, из них 24 вида – несовершенные грибы, 3 – зигомицеты рода *Mortierella* и 4 вида сумчатых грибов из родов *Chaetomium* и *Phoma*. Установлено, что количество видов микромицетов обследованных сообществ в 1.4 раза выше, чем в среднетаежных ельниках. Выявлены различия в обилии и численности почвенных микромицетов в зависимости от сезона. Осенью численность микромицетов выше, чем весной. Особенностью березово-елового молодняка является сплошной рост целлюлозоразрушителей рода *Chaetomium*. Их развитие в молодняке по всей видимости, является результатом разложения порубочных и корневых остатков в почве после рубки.

\* \* \*

Выражаем глубокую благодарность и признательность докт. биологических наук, проф. К.С. Бобковой за любезно предоставленные данные по таксационной характеристике исследуемых древостоев, сотруднику экоаналитической лаборатории Института биологии Коми НЦ УрО РАН А.Г. Естафьевой за проведение химического анализа растительных и почвенных образцов.

Работа выполнена при поддержке проекта программы инициативных фундаментальных исследований УрО РАН “Закономерности ландшафтно-зонального распределения почвенных микромицетов в природных экосистемах Северо-Востока европейской части России” (12-у-4-1005).

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. С. 189–185.
2. Билай В.И., Элланская И.А., Кириленко Т.С., Бухало А.С., Павленко В.Ф. Микромицеты почв. Киев: Наукова думка, 1984. 264 с.
3. Дегтева С.В. Лиственные леса подзон южной и средней тайги Республики Коми. Автореф. дис. ... докт-ра биол. наук: 03.00.05. Сыктывкар. 2002. 37 с.
4. Ильчуков С.В. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2003. 120 с.
5. Карпачевский Л.О., Киселева Н.К. О методике учета опада и подстилки в смешанных лесах // Лесоведение. 1968. № 3. С. 73–80.
6. Кураков А.В. Методы выделения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: Учебно-методическое пособие. М.: МАКС Пресс, 2001. 92 с.
7. Литвинов М.А. Определитель микроскопических почвенных грибов. Л.: Наука, 1967. 303 с.
8. Литвинов М.А. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л.: Наука, 1969. 118 с.
9. Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наукова думка, 1974. 303 с.
10. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во Московского университета, 1988. 220 с.
11. 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.
12. Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля “GRAPHS”. Сыктывкар, 2004. 28 с. (препринт Коми НЦ УрО РАН, вып. 27).
13. Пристова Т.А. Биологический круговорот веществ во вторичном лиственно-хвойном насаждении средней тайги // Экология. 2008. № 3. С. 189–195.
14. Хабибуллина Ф.М., Творожникова Т.А. Роль микромицетов в трансформации растительных остатков в ельнике чернично-зеленомошном средней подзоны тайги // Лесн. журн. 2007. № 4. С. 40–46.
15. Хабибуллина Ф.М., Лиханова И.А., Творожникова Т.А., Ибатуллина И.З. Микробиота органогенного слоя почв послерубочных лиственных насаждений средней тайги // Теоретическая и прикладная экология. 2008. № 2. С. 86–91.
16. Szanser M. The effect of shelterbelts on litter decomposition and fauna of adjacent fields: *in situ* experiment // Polish Journal of Ecology. 2003. Т. 51. № 3. Р. 309–321.
17. Ramirez C. Manual and atlas of the Penicillia. Amsterdam; New York; Oxford: Elsevier Biomedical Press, 1982. 874 p.
18. Raper B., Thom C., Fennell D.I. A manual of Penicillia. New York; London: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.

## **The Role of Micromycetes in Forest Litter Formation in Deciduous Stands of the Middle Taiga**

**T. A. Pristova, F. M. Khabibullina, Yu. A. Vinogradova**

The forest litter formation and micromycetes were studied in a young birch-spruce forest and a middle-aged aspen-birch forest in the middle taiga (Republic of Komi). The deciduous stands are a product of natural forest regeneration after cutting of the bilberry-long moss forest. In the young birch-spruce forest, the annual amount of wood falloff is  $1.3 \pm 0.7$ ; that of the litter,  $46.1 \pm 19.3 \text{ t ha}^{-1}$ . In the aspen-birch forest, these reserves are  $2.8 \pm 0.4$  and  $40.0 \pm 0.1 \text{ t ha}^{-1}$ , respectively. The leaf falloff amounts to more than 80% of the total annual one. During the first year, more than half of the annual falloff is decomposed. The most intense decomposition of the falloff and litter is in the aspen-birch forest. As the C/N ratio in the litter is  $> 20$  after the one-year decomposition, the main nitrogen amount accumulates in the microbial biomass. The species composition of micromycetes consists of 30 species (by 1.4 times as high as in the spruce forests of the middle taiga). A distinguishing feature of the young birch-spruce forest is abundant cellulose-destroying fungi of the *Chaetomium* genus. Their development in the young forest is related to the decomposition of forest residues in the soil.