

УДК 582.288.4: 581.5

Екологія

Ю.М. Чернобай\*, О.Б. Вовк\*, В.М. Борисова\*\*

### ЕКОЛОГІЧНІ СУКЦЕСІЇ МІКРОМІЦЕТНИХ УГРУПОВАНЬ В АНТРОПОГЕННИХ ҐРУНТАХ

*Ю.Н. Чернобай, О.Б. Вовк, В.Н. Борисова* **Экологические сукцессии микромицетных сообществ в антропогенных почвах** // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2005. – Вып. 21. – С. 119-128.

Проведена комплексная оценка экологических функций антропогенных почв и соответствующих им микромицетных сообществ с целью определения механизма их структурно-функциональной перестройки. Установлено, что направленность экологических сукцессий подчиняется как эндогенным закономерностям изменения численности и значимости таксонов гифомицетов, так и экзогенным факторам, например, привнесением органических субстратов.

*Chornobay, Y., Vovk, O., Borysova, V.* **Ecological successions of micromycetic communities in anthropogenic soils** // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2005. – 21. – P. 119-128.

A complex evaluation of the ecological functions of anthropogenic soils and corresponding micromycetic communities aiming at finding a mechanism of their structural and functional modification has been conducted. It has been proved that the direction of ecological successions follows both the endogenous mechanism (change in numbers and significance of the hyphomycetes taxa) and exogeneous factors (input of the organic substrata).

В не порушених природних екосистемах комплекси міцеліальних грибів (гіфоміцетів) домінують в сапротрофних блоках підстилки і гумусовому шарі ґрунту. Основною функцією цієї групи гетеротрофів є швидке заселення рослинного опаду, інтенсивне споживання неспецифічних органічних сполук і нарощування міцеліальної маси, яку споживають багаточисельні види мікроартропод і аптеригот [12]. Через тісний зв'язок гіфоміцетів з рослинним опадом їх відносять до функціональної групи децидуофілів (від грецького “децідо” – опад). Ця функція поширюється не лише на листяну, але й на кореневу відмерлу фітомасу та інші органічні рештки у ризосфері.

Поверхня антропогенних ґрунтів, як правило, позбавлена підстилки, а гумусовий шар знаходиться на початку формування або взагалі відсутній. За таких умов органічні сполуки набувають значення лімітуючого чинника і формують прості за структурою екологічні ніші, де поведінку угруповань та кореляційну спряженість з мінливими умовами відносно просто описати.

Багаторічні дослідження в різних природних екосистемах привели до встановлення невідомої раніше закономірності – спряженої структурно-функціональної перебудови децидуофільного комплексу гіфоміцетів відповідно до змін стану екосистем [4]. Ця закономірність є засадничою мотивацією інтегрального прогнозу наступних перетворень для всього ценозу на підставі синекологічних параметрів одної з обов'язкових складових детриту – міцеліальних грибів. Вони ж, очевидно, присутні всюди, де є негуміфікований органічний субстрат (листя, стебла, коріння, водорості тощо).

Метою дослідження було виявлення згаданої закономірності на девастрованих землях, де децидуофільна ніша дуже звужена, а тому індикаційні кореляції між структурою мікроміцетного населення та загальним станом біотопу мають бути детермінованими. Відповідно до таких припущень, було проведено спряжену оцінку екологічних функцій антропогенних ґрунтів та властивих для цих едафотопів мікроміцетних угруповань, як інтегруючих рецепторів кожного з етапів техногенної сукцесії.

### **Об'єкти та методи досліджень**

Об'єктами досліджень були едафотопи техногенних комплексів відвального та безвідвального виробництва Розточчя та Опілля, які в межах кожного з кар'єрів формують трансекту за ступенем наростання техногенного пресингу. Контрольним обрано едафотоп дерново-слабопідзолистого ґрунту грабово-дубово-соснового лісу заповідника "Розточчя". Для кожної дослідної ділянки визначали водно-фізичні та фізико-хімічні властивості ґрунтового субстрату та фізіолого-функціональні властивості ґрунтової біоти (структурно-функціональні особливості угруповань гіфоміцетів, дихальна активність мікробіоти, запаси та структура фітомаси рослинних угруповань).

Ґрунтові зразки відбирали з глибини біотично активного, гумусово-аккумулятивного шару ґрунтів. Аналітичні роботи проводили згідно з методиками ґрунтових та біогеоценологічних досліджень, адаптованими до особливостей об'єкта досліджень [2, 14, 15]. Мікробіотичну активність ґрунту оцінювали за показниками швидкості базального (чистого) дихання ґрунту ( $V_{\text{basal}}$ ) та субстрат-індукованого дихання ґрунту, збагаченого глюкозо-мінеральною сумішшю ( $V_{\text{sir}}$ ), а також за величиною коефіцієнту мікробного дихання ( $Q_r = V_{\text{basal}}/V_{\text{sir}}$ ). Параметри  $V_{\text{basal}}$  і  $V_{\text{sir}}$  ґрунту визначали в лабораторних умовах, наближених до природних [1, 9] із перерахунком на  $Q_r$  [3]. Мікологічні проби відбирались у вигляді стерильних ватних тампонів, протертих на свіжому зрізі досліджуваного ґрунту. Підготовку проб до визначення проводили методом "нагромадження культур" на природному субстраті за М.М. Підоплічко [1]. На основі даних мікологічних досліджень розраховано загальне заселення ґрунту міцелієм (КЗЗ) та коефіцієнт значущості (Кзн) [5, 6]. Структуру та запаси фітомаси рослинних угруповань визначали методом "кубів" [7]. Статистичне опрацювання отриманого матеріалу проводили з використанням програмних пакетів "Statistica, 5" та "Excel, 2000" [10].

### **Результати досліджень та їх обговорення**

Антропогенні ґрунти кар'єрних екосистем утворились внаслідок потужних механічних турбацій ґрунтового матеріалу в специфічних умовах ґрунтоутворення. Особливістю таких ґрунтів є, з одного боку, велике різноманіття азональних едафотопів, чим створюється значний потенціал щодо біотичного різноманіття, а з іншого – специфічні водно-фізичні та фізико-хімічні властивості ґрунтового субстрату, які в більшості випадків виступають лімітуючими чинниками виконання провідних екологічних функцій, зокрема продуктивності та кругообігу речовин.

Антропогенні ґрунти техногенних комплексів Розточчя-Опілля представлені переважно техноґрунтами, рідко техноземами та природно-антропогенними ґрунтами [8]. Порівнюючи функціональний стан кар'єрних техноґрунтів, розташованих в різних фізико-географічних районах (Розточчя та Опілля), але які зазнали однотипних техногенних трансформацій, відзначимо, що власне фізичні чинники є лімітуючими для діяльності ґрунтової біоти. Найбільше ущільнення верхнього шару спостерігається в днищі кар'єру та на ділянках постійної експлуатації з зародковим ґрунтовим субстратом (дрібнозем опоки та уламки вапняку). Значення щільності будови такого субстрату змінюється від 1,5 до 1,7 г·см<sup>-3</sup>.

Доволі сприятливі для ґрунтоутворення фізичні властивості техноґрунту спостерігаються на ділянках помірного використання, що спонтанно заростають, де значення щільності будови зменшується до 1,0-1,2 г·см<sup>-3</sup>. Зі зменшенням техногенного навантаження покращуються водно-фізичні властивості техноґрунту, на його поверхні нагромаджується первинна органічна речовина, яка за сприятливого кислотно-лужного балансу (на сьогодні рН техноґрунтів перевищує 8,0) трансформується в гумусові речовини. Намивні техноґрунти гідровідвалу та зон підземної виплавки сірки формуються на чужорідних або токсичних (рН намивного техноґрунту на місці підземної виплавки сірки – 1,6) породних субстратах, які фактично блокують відновлення первинної рослинності та мікробіотичної активності (рис. 1).

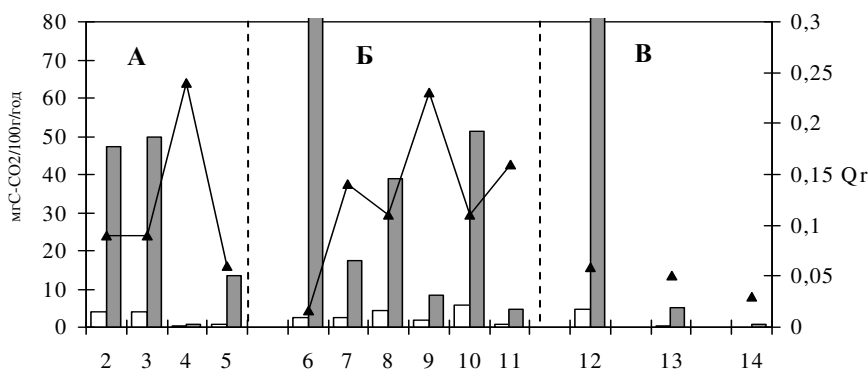


Рис. 1. Мікробіотична активність природно-антропогенних та антропогенних едафотопів в сукцесійних рядах техногенних комплексів (червень 1998 р.)

Умовні позначення:  $\square$  V<sub>basal</sub>  $\blacksquare$  V<sub>sir</sub>

—▲— Q<sub>r</sub> – для едафотопів, об'єднаних в трансект; ▲ Q<sub>r</sub> – для окремих техногенних едафотопів; **A** – кар'єр опоки (с. Потелич, Розточчя): 2 – днище кар'єру; 3 – тераса кар'єру; 4 – бурти родючого шару ґрунту; 5 – чагарниково-лісові зарослі поблизу кар'єру; **B** – кар'єр будівельних матеріалів (с. Суха Долина, Опілля): 6 – оголена гірська порода; 7 – дрібнозем пісковику з глинистим наповнювачем; 8 – бурти родючого шару ґрунту; 9 – рілля в зоні впливу кар'єру; 10 – пасовище в зоні впливу кар'єру; 11 – чагарниково-деревна рослинність; **V** – техногенні комплекси сірчаних

розробок: 12 – відвал сірчаного кар'єру (м. Новий Розділ, Опілля); 13 – гідровідвал сірчаного виробництва (с. Тернавиця, Розточчя); 14 – ділянка підземної виплавки сірки (с. Новий Яр, Розточчя).

Техногрунти та техноземи через свої фізико-хімічні властивості забезпечують лише мінімально можливі умови для функціонування ґрунтової біоти. Переуціління, нестача доступної вологи через відсутність ґрунтової структури, вихідна лужна та сильно лужна реакція середовища, яка ускладнює засвоєння поживних речовин, виступають лімітуючими чинниками для розвитку біотичних угруповань. Особливості функціонування мікробних угруповань в антропогенних ґрунтах оцінювали через їхню дихальну активність, яка відображає потенційну біогенність молодих ґрунтів. Стабільність мікробних угруповань зростає в напрямку зменшення техногенного навантаження, що відповідає покращенню фізико-хімічних властивостей техногрунтів та характеризує відповідні стадії сукцесійного відновлення ґрунтового покриву (рис. 1).

Піонерні стадії розвитку рослинних угруповань, після техногенного знищення природного біогеоценозу, мають незначні запаси фітомаси (табл. 1).

Таблиця 1

Структура та запаси фітомаси рослинних угруповань кар'єрних та техногенних комплексів (повітряно-суха речовина, кг·м<sup>-3</sup>)

Параметри первинної продукції	Дослідні ділянки*											
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
загальна фітомаса	6,2	7,3	15,8	5,9	6,1	8,4	13,0	11,8	14,9	13,1	13,0	8,1
надземна фітомаса	3,8	5,1	6,1	1,1	0,9	1,5	5,2	5,1	0,2	6,4	4,1	4,8
підземна фітомаса (в шарі ґрунту 0–10 см)	2,4	2,2	9,7	4,8	5,2	6,9	7,8	6,7	14,7	6,7	8,9	3,3
співвідношення надземної та підземної фітомаси	1,6:1	2,3:1	1:1,6	1:4,4	1:5,7	1:4,6	1:1,5	1:1,3	1:14,5	1:1,1	1:2,2	1,5:1

\* – описи дослідних ділянок подано в умовних позначеннях до рис.1.

У межах піщаного добре зволоженого гідровідвалу для структури фітомаси властиве домінування надземної частини над підземною (співвідношення 1,5:1). На ксеротизованих відвалах третинних порід та в кар'єрах співвідношення надземної та кореневої частин змінюється на користь останньої (в середньому 1:2). Такі контрастні відміни по утворенню та структурі розподілу фітомаси спричинені передусім водно-фізичними особливостями субстрату.

Першим кроком до мікоіндикації ступеня порушеності екосистем є визначення придатності ґрунту до загального заселення міцелієм. Для цього був використаний коефіцієнт загального заселення (КЗЗ), який вираховується через відношення [4]:

$$КЗЗ = \frac{\mu \cdot 100\%}{N},$$

де:  $\mu$  – кількість проб, у яких виявлено певні таксони (роди);  $N$  – максимальна кількість імовірних варіантів трапляння грибів обраної групи (роду).

Через вказану формулу було оцінено ступінь заселеності ґрунтових субстратів сукупністю родів міксоміцетів (рис. 2). Міцеліальні гриби, будучи яскраво вираженими убіквістами, трапляються повсюдно, змінюючи лише співвідношення родових груп. Тому, цілком достатньо оцінювати співвідношення родів гіфоміцетів, наведених раніше [5].

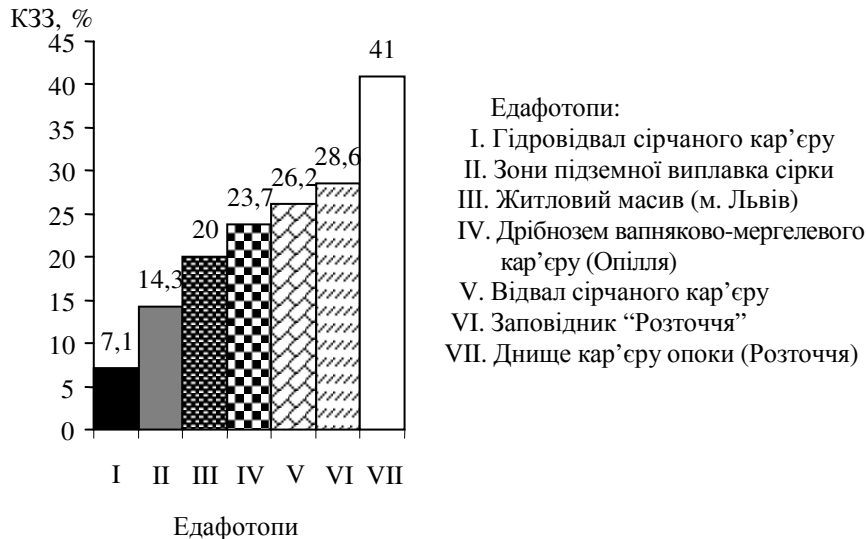


Рис. 2. Заселення техногенних едафотопів міцелієм в урботехноекосистемах Розточчя-Опілля.

Отриманий спектр величин виявився розширеним стосовно еталонної величини К33 в лісових ґрунтах заповідника "Розточчя" як в напрямку пригнічення, так і стимуляції освоєння субстратів. Внаслідок стресу величина К33 для мікроміцетів знижується, а в ході самовідновлення зростає, значно перевищуючи природний рівень заселення, якщо відсутні вибагливіші до середовища конкуренти (едафотоп VII, рис. 2).

Поряд з визначенням мікологічної диференціації змінених екотопів, доцільно охарактеризувати угруповання мікроміцетів, виходячи з показників значущості грибного населення (чисельність – N) та родового складу (число родів – S). Якщо просте відношення  $S/N$  свідчить про компонентне розмаїття, то зворотнє відношення тих самих величин певним чином характеризує реакцію міконаселення на умови середовища, оскільки лімітовані ресурси зменшують кількість рідкісних таксонів і спричиняють ріст чисельності убіквістів, тобто відбувається "концентрація" домінування, за визначенням Ю. Одума [13]. Отже, поряд з індексом різноманіття  $K_{рз} = S/N$ , ми вводимо коефіцієнт чисельності, або індекс значущості  $K_{зн} = N/S$ , через який вдалося оцінити стан урбо- і техногенних екосистем Розточчя-Опілля. Для еталонного ґрунту заповідних лісів Розточчя властивий індекс  $K_{зн} = 3,6$ . Усі значення  $K_{зн} < 3,6$  відносяться до екотопів, що перебувають під впливом стресу, тоді як  $K_{зн} > 3,6$  притаманні екотопам, що позбавлені стресу і перебувають у стані самовідновлення.

Проте для едафотопів з невеликими відхиленнями від еталонних характеристик дуже важко визначити напрямок подальшого розвитку, чи у бік деградації, чи у бік відновлення.

Вектор змін вдалося виявити в ординаційній системі “різноманіття – чисельність”, де коефіцієнти за ектопами значного стресового пригнічення зосередились у лівій нижній частині ординат, а ті, що перебувають у стані самовідновлення та флуктуаційного зростання, зосереджені у правій верхній частині ординат (рис. 3) [16]. Точкою розділу вказаних груп є ординаційне положення ґрунту лісового заповідника “Розточчя”.

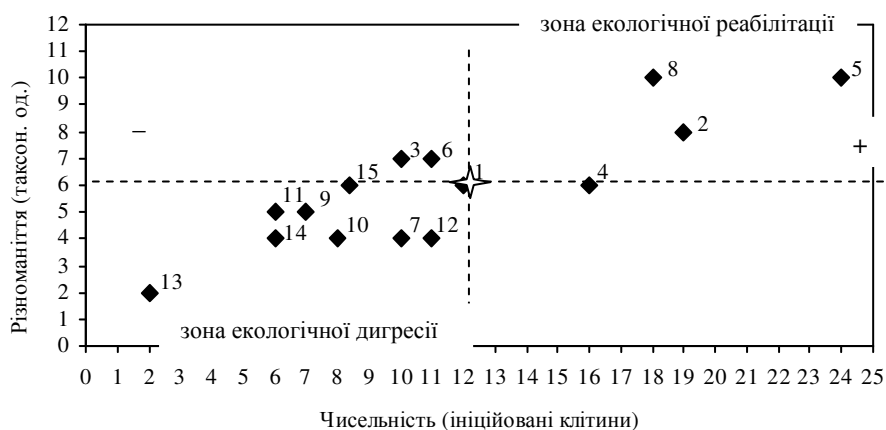


Рис. 3. Розподіл едафотопів за ступенем значущості комплексів гіфоміцетів. Умовні позначення: 1 – заповідник “Розточчя”; 15 – сучасний житловий масив (м. Львів); решта умовних позначень на рис. 1.

Повторні дослідження підтвердили виявлені закономірності. Проте з’ясувалося, що індекси значущості  $K_{zn}$  не відбивають різниці у чисельності мікроміцетів, яка суттєво впливає на положення ектопу у системі ординат “різноманіття-чисельність”. Для посилення контрастності індексів  $K_{zn}$  (табл. 2) нами введено додатковий коефіцієнт диференціації значущості  $Z$ , який дорівнював:

$$Z = \frac{N + S}{10},$$

де  $N$  – чисельність, а  $S$  – кількість родів.

Модифікована формула індексу значущості набула вигляду:

$$K_{zn(+)} = \frac{N}{S} \cdot Z$$

Таблиця 2

Параметри різноманіття та значущості угруповань мікроміцетів техногенних комплексів

Дослідні ділянки	Червень 1998 р.			Липень 1999 р.		
	Чисельність, N	Число родів, S	Коефіцієнт значущості, $K_{zn(+)*}$	Чисельність, N	Число родів, S	Коефіцієнт значущості, $K_{zn(+)*}$
Розточчя			Розточчя			
2	19	8	6,4	5	3	1,3
3	10	7	2,4	7	6	1,5
4	16	6	5,7	8	4	2,4
5	24	10	8,2	8	6	1,9
13	2	2	0,4	6	4	1,5
14	6	4	1,5	12	8	3,0
1	12	6	3,6	–	–	–
Опілля			Опілля			
6	11	7	2,8	13	6	4,1
7	10	4	3,5	–	–	–
8	18	10	5,0	15	10	3,8
9	7	5	1,7	16	11	3,9
10	8	4	2,4	22	12	6,2
11	6	5	1,3	14	9	3,6
12	11	4	4,1	11	7	2,8

\*  $K_{zn(+)} = N/S \cdot Z$ ;  $Z = (N+S)/10$

Процедура сепарації параметрів значущості дозволила моделювати перебіг процесу змін угруповань мікроміцетів у часі. Сама величина  $K_{zn(+)}$  набула при цьому певного енергетичного змісту. Адже позитивний вектор значущості свідчить про достатнє енергозабезпечення комплексів гіфоміцетів і подолання функціональних бар'єрів у напрямку зростання біорізноманіття. Від'ємний вектор свідчить про енергетичну деградацію мікокомплексу і подальше спрощення його різноманітності.

Перебіг відновно-деградаційних процесів під час гіфоміцетних сукцесій можна представити у вигляді двоспіральної дивергентної моделі (рис. 4) переходів від стабільного стану до флуктуаційних зростань чи деградаційних редуцій. По правій частині спіралі розташувалися  $K_{zn(+)}$  з позитивним енергетичним вектором. Енергетичний відновлювальний потенціал зростає до значень  $K_{zn(+)} = 7,5$  та  $8,5$ . Відтак має місце стадійне падіння до нормального значення ( $K_{zn(+)} = 2$ ) та ще нижчого енергетичного рівня. Але на кожному витку деградації мікроміцетний комплекс завжди має шанс до відродження. Таким пульсуючим перебігом розвитку піонерних біокомплексів характеризується весь складний процес реабілітації зруйнованої екосистеми. Початкова флуктуація за рахунок внутрішнього ресурсу мікроміцетів змінюється падінням значущості внаслідок вичерпання ендогенної енергії. Нове піднесення відбувається вже на іншому енергетичному рівні внаслідок появи додаткових субстратів.

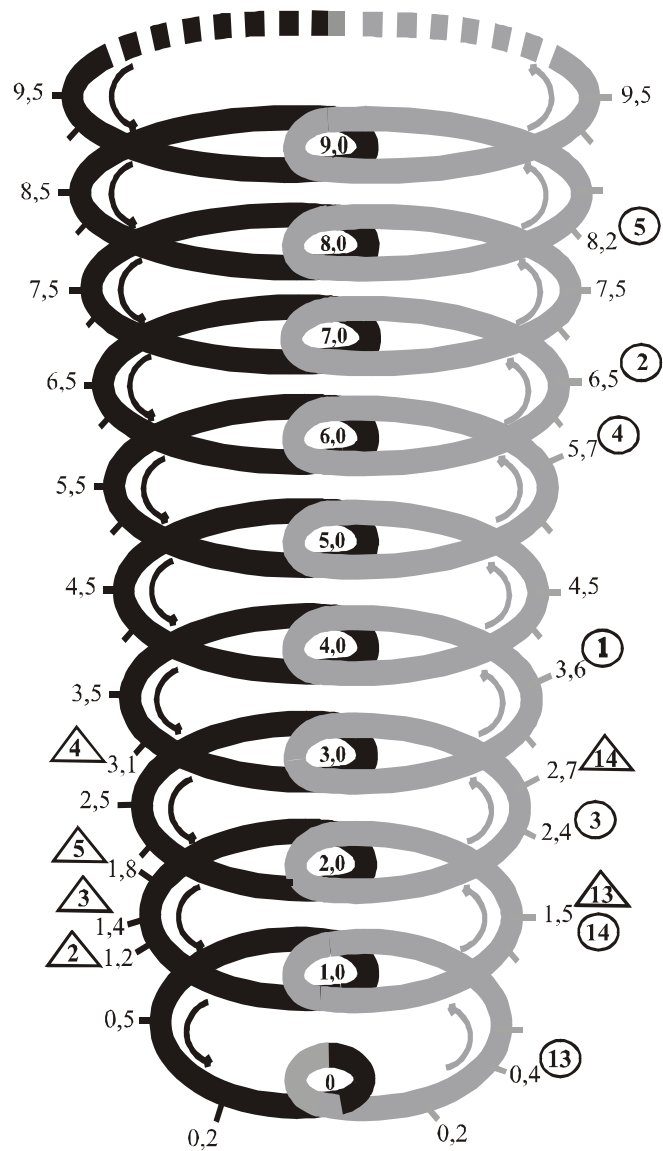


Рис. 4. Мікологічна індикація екологічних сукцесій в техногенних комплексах Розточчя (на основі коефіцієнту значущості).

Умовні позначення: ① дослідні ділянки (червень 1998 р.); △ дослідні ділянки (липень 1998 р.). Описи дослідних ділянок на рис. 1 та 3.



Поступове нагромадження у межах системи енергетичного матеріалу створює можливість розвитку розширеного спектра розмаїття мікроорганізмів, які створюють і нагромаджують новий енергетичний ресурс для більш високих рівнів розвитку ґрунтового профілю і екосистеми в цілому.

### Висновки

1. Екологічні сукцесії угруповань децидуофільного комплексу мікроміцетів в антропогенних ґрунтах підпорядковані ендогенним механізмам коливальних змін чисельності і значущості таксонів нижчих грибів.
  2. Показники екологічних функцій ґрунтів є підставою для визначення ординаційного положення антропогенних едафотопів відповідно до еталонного едафотопу та векторного напрямку сукцесії.
  3. Флуктуації чисельності і значущості гіфоміцетів здатні перевищувати нормальний (актуальний) енергетичний потенціал угруповання у 3-4 рази. Число флуктуацій зумовлене екзогенними чинниками, зокрема привнесенням органічних субстратів.
  4. Індeksi екологічних сукцесій мікроміцетних угруповань в системі фонового моніторингу антропогенних ґрунтів є важливим інтегральним параметром, який дає підстави для прийняття рішень щодо режиму підтримки, охорони та господарських заходів на девастрованих землях.
1. Ананьева Н.Д., Благодатская Е.В., Орлинский Д.Б., Мякшина Т.Н. Методические аспекты определения скорости субстрат-индуцированного дыхания почвенных микроорганизмов // Почвоведение. – 1993. – № 11. – С. 72-77.
  2. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. – М.: Изд-во МГУ, 1970. – 487 с.
  3. Благодатская Е.В., Ананьева Н.Д., Мякшина Т.Н. Характеристика состояния микробного сообщества почв по величине метаболического коэффициента // Почвоведение. – 1995. – № 2. – С. 205-210.
  4. Борисова В.Н. Сукцессии гифомицетов в лесной подстилке и их значение в процессах деструкции // Разложение растительных остатков в почве. – М.: Наука, 1985. – С. 74-90.
  5. Борисова В.Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. – К.: Наук. думка, 1988. – 250 с.
  6. Борисова В.Н., Чернобай Ю.Н. Микологическая индикация детритных звеньев экосистем // VIII съезд Укр. ботан. общ-ва: Тез. докл. – К.: Наук. думка, 1987. – С. 59.
  7. Быстрый В.А. О методах изучения корневых систем растений // Почвоведение. – 1974. – № 4. – С. 155-158.
  8. Вовк О.Б. Оцінка екологічного стану ґрунтів урботехноекосистем Розточчя та Опілля // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2000. – Т. 15. – С. 139-146.
  9. Иванникова Л.А. Применение абсорбционного метода для определения естественного потока CO<sub>2</sub> из почвы // Почвоведение. – 1992. – № 6. – С. 133-139.
  10. Комп'ютерні методи в сільському господарстві та біології / Царенко О.М., Злобін Ю.А., Скляр В.Г., Панченко С.М. – Суми: Вид-во "Університетська книга", 2000. – 203 с.
  11. Кучерявий В.П. Урбоекологія. – Львів: Світ, 1999. – 360 с.
  12. Марчик Т.Г. Почвенная микология. – М.: Изд-во МГУ, 1988. – 220 с.
  13. Одум Ю. Экология: В 2-х т. – М.: Мир, 1986. – Т. 1. – 328с.; Т. 2. – 376 с.
  14. Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. – М.: Изд-во МГУ, 1989. – 304 с.
  15. Практикум по почвоведению / Под ред. И.П. Гречина. – М.: Колос, 1964. – 423 с.

16. Чернобай Ю.М., Борисова В.М., Вовк О.Б. Мікологічна індикація стану ґрунтового середовища // Матеріали міжнар. конф. "Розточанський збір-2000". – Львів: Меркатор, 2001. – С. 176-181.

\* Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів;

\*\* Інститут мікробіології і вірусології ім. Д.К. Заболотного НАН України, м. Київ.