

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ В ПОЧВАХ И ГРУНТАХ АРКТИЧЕСКИХ ГОРНЫХ СИСТЕМ

И.Ю. Кирцидели

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: microfungi@mail.ru

Статья поступила в редакцию 25.07.2015; принята к печати 25.01.2016

Изучено распространение микроскопических грибов в первичных почвах и грунтах арктических горных систем. Отмечено, что изменение интегральных показателей происходит на региональном уровне, когда для различных горных систем в почвах прослеживается снижение численности микроскопических грибов, связанное с широтной зональностью, и на локальном уровне, например, тенденция снижения мозаичности в пределах растительных сообществ в ряду почв от разреженных к климаксовым растительным сообществам. В пределах одной локальной горной системы интегральные показатели зависят в первую очередь от растительных сообществ, которые могут рассматриваться еще и как стадии сукцессии. В разреженных растительных сообществах эти показатели коррелируют с площадью проективного покрытия, а в климаксовых интразональных сообществах на первое место по значимости выходят экологические условия. В пределах одного растительного сообщества особую значимость приобретают микронши. При сравнении комплексов микроскопических грибов на контрастных горных породах не отмечено существенного влияния подстилающей горной породы на интегральные показатели. Если сравнивать изменение интегральных показателей на высотном градиенте в горах и зональном градиенте в равнинных высокоширотных ландшафтах (зоны полярных пустынь, арктические тундры – типичные тундры – южные тундры), то увеличение в ряду каменистые пустыни – травянистые–кустарничковые – кустарничковые растительные сообщества в пределах одной горной системы происходит строго монотонно, в отличие от наблюдаемого в зональных плакорах, и менее похоже на «экспоненциальное». Видовой состав микроскопических грибов горных систем северных территорий имеет сходство с таковыми как в альпийских, так и в тундровых местообитаниях. На контрастных горных породах влияние материнской породы прослеживается на уровне комплексов микромицетов на начальных стадиях сукцессии. В отличие от наблюдаемого в зонах полярных пустынь, для комплексов микроскопических грибов разреженных растительных группировок и каменистых горных пустынь не показано наличие явления субдоминирования видов. В данных сообществах отмечена внутробиогеоценотическая горизонтальная неоднородность комплексов почвенных микромицетов. Таким образом, в отличие от зональных растительных сообществ Арктики, комплексы микроскопических грибов в горных системах не демонстрируют правило компенсации.

Ключевые слова: микроскопические грибы, экосистемы, адаптация, горные системы, Арктика.

MICROSCOPIC FUNGI IN SOILS AND EARTHS OF ARCTIC MOUNTAIN SYSTEMS

I.Yu. Kirtsideli

V.L. Komarov Botanical Institute, Saint Petersburg, Russia

E-mail: microfungi@mail.ru

The results of studying the distribution of microscopic fungi in the primary soils and earths of Arctic mountain systems are presented. It is concluded that, at the regional level, changes in the integral parameters, e.g. decreases in the counts of microscopic fungi in the soils of mountain systems, occur depending on the latitudinal zoning, whereas, at the local level, a trend to, e.g., decreased mosaicism of fungal communities in soils is observed in series from thinned to climax plant communities. Within a defined mountain system, the integral parameters of fungal communities depend primarily on plant communities, which may be also viewed as the stages of a succession. In thinned communities, the parameters correlate with the projective cover, whereas in climax intrazonal communities the environmental condition take the lead role. Within a defined vegetation community, micro-niches become especially significant. Upon comparing the complexes of microscopic fungi on contrasting rocks, no significant impact of underlying rock on their integral parameters is evident. Upon making comparisons along the altitudinal gradients in mountains or zonal gradients in high-latitude landscapes (polar desert–arctic tundra–typical tundra–southern tundra), increments in the series ranging from stony desert to grassy bushes and bushes within a mountain system are strictly monotonous, at difference from what is observed in zonal “plakors”, and a less reminiscent of exponential increases. The species composition of microscopic fungi found in the mountain systems of northern territories is somewhat similar to that in alpine and tundra habitats. On contrasting rocks, the impact of maternal rock is traced to micromycete complexes at the initial stages of succession. At difference from what is observed in polar deserts, no species subdomination is found in the complexes of microscopic fungi associated with thinned plant communities and stony mountain deserts. In such communities, there was noticed intrabiogeocenic horizontal heterogeneity of the complexes of soil micromycetes. On a whole, the complexes of microscopic fungi do not manifest the compensation rule in Arctic mountain systems, at difference from zonal systems.

Keywords: *microfungi, ecosystems, adaptation, mountains, Arctic.*

Введение

Грибы контролируют широкий спектр биосферных функций и встречаются практически повсюду. Они представляют собой неотъемлемый компонент есте-

ственных и антропогенных наземных и водных биоценозов. Почвенные грибы относятся к самой крупной экологической группе грибов, участвующих в минерализации органических остатков и в образо-

вании гумуса. В процессе метаболизма они образуют и выделяют в среду органические кислоты, что способствует растворению и извлечению труднодоступных элементов, в том числе из минералов. Многие почвенные грибы образуют мицелий, окрашенный в темный цвет в результате синтеза и аккумуляции меланин-подобных пигментов, которые после гибели организмов накапливаются в составе почвенного гумуса [3].

Биоценозы горных массивов представляют собой систему, которая сформировалась в особых экстремальных условиях. Значительная, хотя и далеко не полная аналогия между равнинными зонами и высотными поясами неоднократно отмечалась в литературе, причем в северных широтах горный тундровый пояс рассматривается как аналог тундровой зоны [26, 27, 44, 45].

Грибам в экосистемах отводится роль посредников между живым и косным веществами биосферы [18]. Горные системы, где почвообразующая порода находится непосредственно под тонким слоем почвы, который в некоторых случаях почти полностью отсутствует, представляют особый интерес в рассмотрении этого вопроса. Материнская горная порода, являясь материальной основой почвы, передает ей свой механический, минералогический и химический состав, а также физические и химические свойства [10–12]. В горных системах ее влияние не может не сказаться на всех компонентах экосистемы, в том числе на комплексах почвенных микроскопических грибов.

Еще Е.Н. Мишустин [35] обосновал географический подход в исследованиях микробиоты почв. Изучая микробные сообщества из разных природно-климатических условий, он показал, что видовой состав микромицетов из разных широт существенно различается, и их распространение соответствует закону географической зональности.

Формирование комплексов микромицетов в почвах зависит, с одной стороны, от многочисленных факторов – климатических условий, характера растительно-

сти и почвообразовательных процессов, типа почвы и т. д., а с другой – от многих биологических особенностей грибов, в частности, от их способности к заселению и использованию субстрата [31, 32]. Оценка функциональной активности этих комплексов и выявление природного разнообразия микромицетов – важные задачи почвенной микробиологии [43].

Исследования биоразнообразия почвенных микроорганизмов горных систем ведутся уже в течение длительного времени, и на настоящий момент ими охвачены различные регионы мира [28, 29, 42, 60, 62, 64, 65, 69, 78, 80].

Но эти местообитания нельзя считать изученными, особенно если принять во внимание характерное для горных районов многообразие ландшафтов. К тому же некоторая часть таких исследований проводилась относительно давно, то есть при недостаточном, по современным меркам, уровне таксономических знаний. До начала наших работ исследования комплексов микромицетов в почвах Арктических горных систем практически не проводилось.

В высоких широтах Арктики прослеживается как географическая зональность, так и высотная поясность в горных массивах. Несмотря на то что микроскопические грибы в большинстве своем считаются космополитами, их видовой состав имеет специфику, общую для полярных регионов и высокогорий [28, 42]. В высоких широтах формируется единый комплекс аркто-альпийских видов.

Целью данной работы было изучение комплексов почвенных микромицетов Арктических горных систем в наиболее распространенных биогеоценозах тундрового (гольцового) пояса и пояса гольцовых пустынь.

Материалы и методы

Нами были исследованы комплексы микроскопических грибов в почвах горных массивов, расположенных в Арктическом регионе за полярным кругом. В зоне северной тайги и лесотундры это горы Хибин-

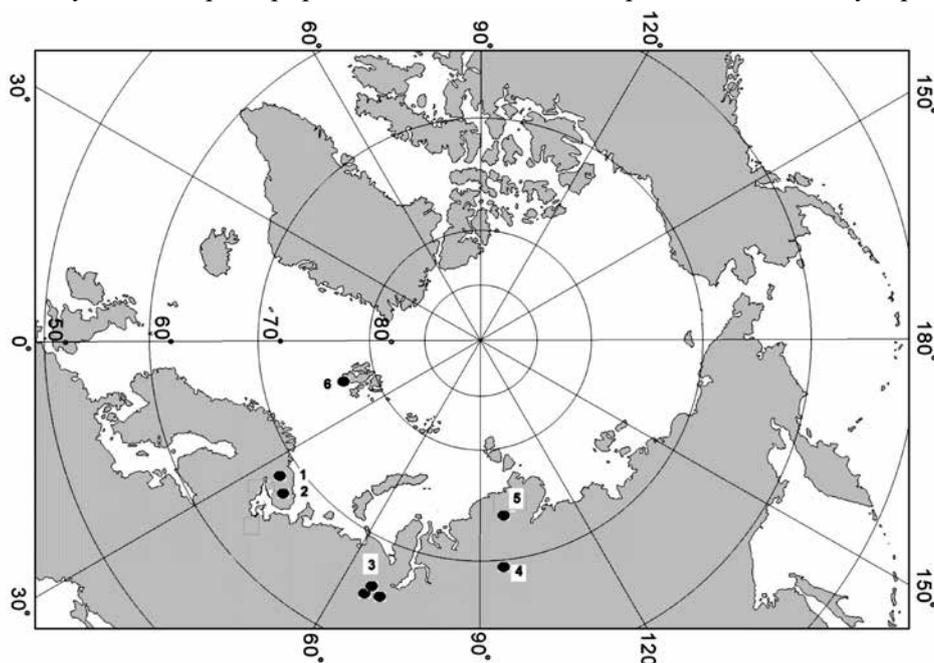


Рис. 1. Карта районов исследования:

1 – Хибинь; 2 – Кейвы; 3 – Полярный Урал; 4 – плато Путарана; 5 – горы Бырранга; 6 – Шпицберген

ны и возвышенность Кейва на Кольском полуострове, а также горы Полярного Урала и горное плато Путорана; в зоне типичной тундры это горы Шпицбергена и горы Бырранга на п-ове Таймыр (рис. 1). Кроме того, нами были изучены биоценозы на высотном градиенте от пояса северной тайги до горных арктических тундр и пустынь, смена которых часто наблюдается на очень коротких расстояниях...

Растительные высотные пояса в горных массивах Арктики представлены: 1) таежным поясом (включая низинные тундры); 2) тундровым (горнотундровым, или гольцовым, или альпийским) поясом, включает кустарниковые (ерники), кустарничковые, лишайниковые, каменисто-травяные тундры и т. д.; 3) поясом высокогорных каменистых тундр, или каменистых пустынь, или гольцовых пустынь [2, 8, 9, 13, 25, 37].

В горных тундрах вследствие контрастных экологических условий почвенный покров отличается значительной неоднородностью [46]. Для вертикальной зональности характерна смена типов горных почв. В поясе горных тундр, рассмотренных в данной работе, представлена гамма переходов от начальной стадии почвообразования (примитивные аккумулятивные почвы) до относительно плодородных почв нижней части гольцового пояса, где формируются горно-тундровые глеевые, слабо оторфованные почвы, иногда сильно щебнистые, общей мощностью 20–40 см [30]. В связи с хорошим дренажом, обусловленным крутизной склонов и сильной каменистостью, особенностью почв является слабо дифференцированный на генетические горизонты профиль, не имеющий признаков оподзоливания и оглеения, характерных для равнинных тундровых почв. Изредка встречаются дерновые, горнолуговые почвы. Почвы, сформированные на разных горных породах, отличаются по кислотности и содержанию химических элементов [49].

Отбор образцов почв проводили в течение более двух десятков лет в растительных сообществах, характеризующихся эколого-ценотическим и биоморфологическим единством. В исследованных горных массивах, как правило, рассматривались 5 групп растительных сообществ:

- 1) разреженные растительные группировки пояса высокогорных каменистых пустынь (с проективным покрытием от 1–2 до 10–12%);
- 2) растительные сообщества травянисто-моховых и лишайниковых горных тундр (гольцовый пояс);
- 3) растительные сообщества кустарничковых тундр (гольцовый пояс);
- 4) растительные сообщества кустарниковой тундры, преимущественно ерники (гольцовый пояс);
- 5) интразональные растительные сообщества луговин, лугов и злаковых влажных (низинных) тундр (гольцовый или лесной пояс).

В работе использовали стандартные методы, применяемые в почвенной микологии [33]. Названия и таксономическое положение таксонов унифицировали с использованием базы данных CBS (www.index-fungorum.org/Names/fungic.asp) и 9-го издания «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» [50].

Для характеристики микобиоты использовали как интегральные показатели, так и различные частные структурные индексы (разнообразии по Шеннону, выравненность видового обилия по Пиелу и Марга-

лефу, специфичность ценозов) [36, 54]. Также в работе использовали показатели встречаемости и плотности популяции [34]. Статистическую обработку проводили при помощи программ Excel, Statistica и EstimateS [55].

Для оценки ожидаемого числа видов в районах изучения, а также полноты исследования нами использовался подход, разработанный Готелли, Колуэллом и Чао (Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J.) [56, 61] на основе алгоритма генерации выборок. В основе этого подхода лежит конструирование кривой разрежения (rarefaction curve) с помощью специального алгоритма случайной многократной перестановки данных в пределах наборов данных (выборок) из числа обнаруженных изолятов. Данная кривая является функцией математического ожидания видовой насыщенности $S(N)$ при увеличении численности сообщества. Разрежение дает возможность найти предполагаемое число видов для любой промежуточной совокупности из N особей, считая ее случайной и независимой выборкой из всей генеральной совокупности. Эмпирические данные о числе видов при построении этой кривой сглаживаются параметрической модельной зависимостью с последующей экстраполяцией к некоторой асимптоте «насыщения» [47].

При анализе данных был применен метод главных компонент, англ. Principal component analysis, PCA [14, 40]. В качестве объектов сравнения мы рассматривали отдельные виды, в качестве признаков – обилие каждого вида в каждой пробе, 0–100%.

Результаты и обсуждения

Особенности морфологического строения почв, приуроченность к определенным элементам рельефа, различия в гидрологическом режиме, физических и химических свойствах, в том числе и в содержании органического вещества, обусловили определенные различия в структуре комплексов микроскопических грибов в почвах. Вместе с тем выраженное сходство зональных растительных сообществ и связанных с ними факторов в формировании сходных типов почв определяет ряд сходных черт и общих закономерностей в распределении грибов в почвах различных растительных сообществ.

Общая характеристика разнообразия микромитозов в почвах горных систем

Анализ таксономической структуры комплексов микромитозов показал, что почвы исследуемых биоценозов характеризуются довольно широкими видовыми спектрами. В результате многолетних наблюдений был составлен список, включающий 140 видов из 55 родов. Из почв Полярного Урала нам удалось выделить 121 вид микроскопических грибов, что составляет 86% всего видового состава. Комплексы микромитозов в почвах Хибинского горного массива и Кейвы включали 62 и 65 видов соответственно, что составляло 44 и 46% видового состава. Комплексы микроскопических грибов в почвах горных массивов плато Путорана и гор Бырранга (п-ов Таймыр) насчитывали соответственно 52 и 34 вида, что составляло 37 и 24%. Из горных каменистых тундр Шпицбергена было выделено 28 видов, то есть 20% от общего числа видов (табл. 1).

Таксономическая структура (количество видов) микроскопических грибов, выявленных в почвах горных систем

	Пол. Урал	Хибины	Кейвы	Путораны	Быранга	Шницберген	Всего
<i>Absidia</i>	3		2	1			4
<i>Acremonium</i>	5	3	4	1	2	3	6
<i>Acrostalagmus</i>	1						1
<i>Alternaria</i>	2	1	2	1	1	1	2
<i>Aspergillus</i>	8	4	4	3	1	1	9
<i>Aureobasidium</i>	2	1	1	1	1	1	1
<i>Candida</i>	1						1
<i>Chaetomium</i>	2	2	1	2	1	1	3
<i>Chrysosporium</i>	1						1
<i>Cladosporium</i>	4	2	3	3	2	2	4
<i>Coniochaeta</i>	1						1
<i>Epicoccum</i>	1		1				1
<i>Exophiala</i>	1	1	1	1	1	1	2
<i>Fusarium</i>	1						1
<i>Geomyces</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Geotrichum</i>	1						1
<i>Gibberella</i>	1						1
<i>Gilmaniella</i>	1						1
<i>Gymnoascus.</i>			1	1			1
<i>Gliomastix</i>	1						1
<i>Haematonectria</i>	1						1
<i>Humicola</i>	2	2	2	1	1		2
<i>Isaria</i>	1				1	1	2
<i>Lecanicillium</i>	1						1
<i>Leptosphaeria</i>	1						1
<i>Lichtheimia</i>	1						1
<i>Memmoniella</i>		1					1
<i>Monodictys</i>	1						1
<i>Monosporium</i>	1						1
<i>Mortierella</i>	5	2		2			5
<i>Mucor</i>	5	2		3			6
<i>Nigrospora</i>	1		1				1
<i>Oidiodendron</i>	3		2		1	1	4
<i>Penicillium</i>	26	24	24	20	14	11	33
<i>Paecilomyces</i>	3		2	1	1		3
<i>Pestalotia sp.</i>	1	1	1	1			1
<i>Phialophora</i>	2						2
<i>Phoma</i>	4	1	3	2	2	2	4
<i>Pochonia</i>	1						1
<i>Rhizopus</i>	2	1		1			2
<i>Rhodotorula</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Sagenomella</i>	1						1
<i>Sarocladium</i>	1	1		1			1
<i>Sclerotinia</i>		1					1
<i>Scopulariopsis</i>	2	2					2
<i>Sordaria</i>	1						1
<i>Sporothrix</i>	1						1
<i>Stachybotrys</i>	1		1				1
<i>Taifanglania</i>	1						1
<i>Torula sp.</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Trichoderma</i>	3	3	2	1	1		4
<i>Trichocladium</i>	1	1		1			1
<i>Trichosporiella</i>	1	1					1
<i>Ulocladium</i>	3	1	2	1	1		3
<i>Umbelopsis</i>	3	2	2	1			3
<i>Mycelia sterilia</i> (dark color)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mycelia sterilia</i> (light color)	+	+	+	+	+	+	+

Расширение видового состава в исследованных почвах Полярного Урала по сравнению с другими горными массивами можно, по-видимому, объяснить большим объемом исследованного материала, а также разнообразием подстилающих горных пород, исследованных ландшафтов и растительных сообществ. Объемы исследований микромицетов в почвах всех остальных горных массивов можно считать сопоставимыми. При этом горные массивы Полярного Урала и Хибин, плато Путорана и возвышенность Кейвы находятся в зоне северной тайги и лесотундры, что, по-видимому, приводит к некоторому увеличению видового состава за счет видов, адаптированных к данным климатическим условиям и мигрирующих из зональных лесных

растительных сообществ. Горные массивы Бырранга и горы Шпицбергена расположены в тундровой зоне, где видовой состав равнинных комплексов микроскопических грибов крайне ограничен. В условиях высотной поясности, в гольцовых пустынях число видов микроскопических грибов заметно снижается.

Как видно из графика накопления видов (рис. 2) и значений максимального среднего индекса $Chao1$, нами была выявлена большая часть ожидаемых видов в регионе Полярного Урала ($Chao1 = 122,0 \pm 2,15$; 121 таксон, 99% от числа всех ожидаемых видов). Эти же данные подтверждаются расчетом индекса Тьюринга, который указывает, что видовой состав в регионе в целом выявлен на 99%.

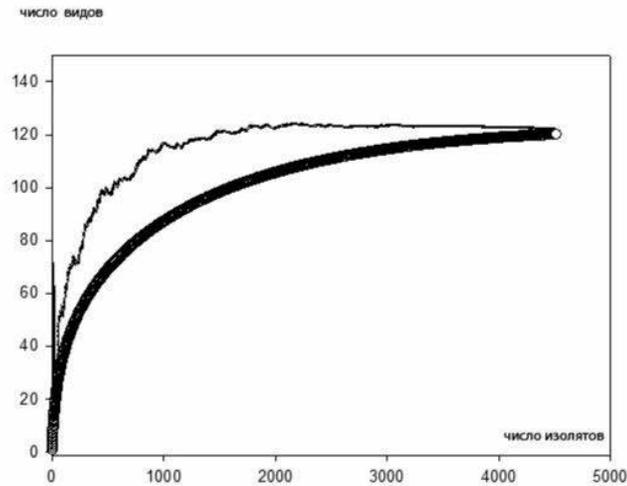


Рис. 2. Результаты бутстреп-анализа, показывающие зависимость видового богатства микроскопических грибов в почвах Полярного Урала от числа исследованных изолятов. Тонкие линии показывают средние значения индекса $Chao1$ (ожидаемое число видов) по мере увеличения числа исследованных изолятов, сплошные линии – сглаженные кривые накопления видов в зависимости от числа изолятов (по оси абсцисс – число изолятов, по оси ординат – число видов)

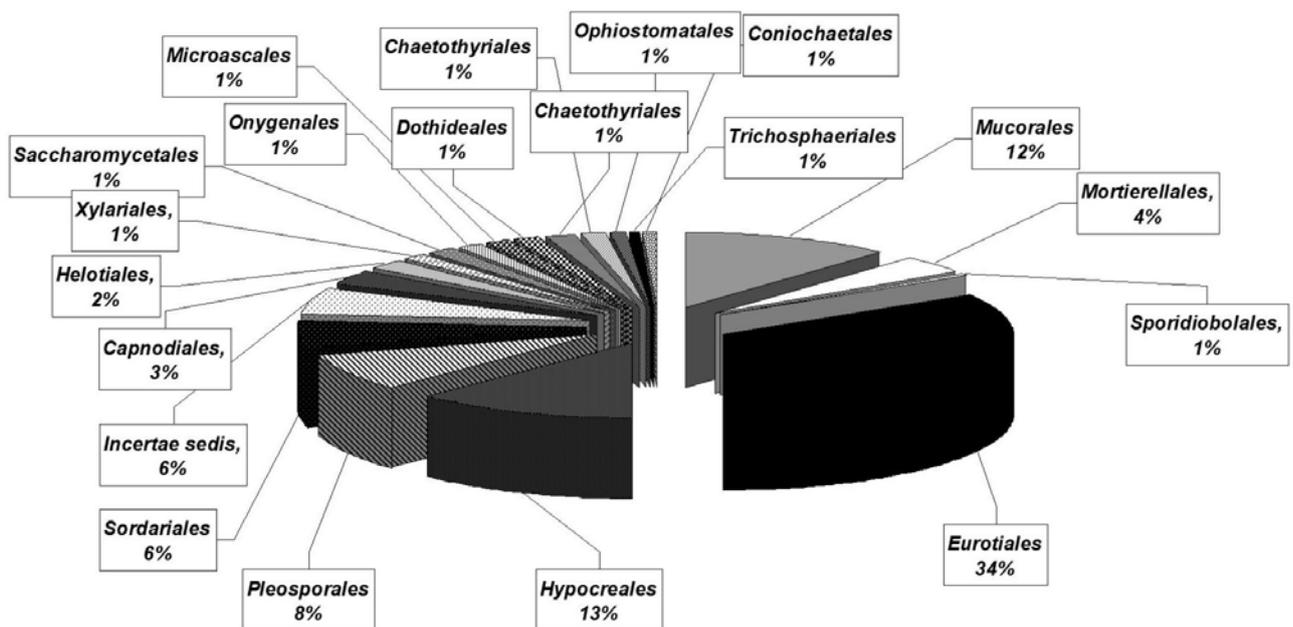


Рис. 3. Соотношение основных порядков микроскопических грибов в почвах горных систем

Основные роды почвообитающих грибов представлены различным числом видов – от одного до тридцати трех. Процентное соотношение видов основных порядков показано на рис. 3.

Zygomycota включает 21 вид из родов *Absidia*, *Lichtheimia*, *Mortierella*, *Mucor*, *Rhizopus* и *Umbelopsis*. Род *Mucor* представлен 6 видами, и 5 видов отмечено для рода *Mortierella*. Виды родов *Mortierella*, *Mucor* и *Umbelopsis* входили в комплекс доминантных видов в некоторых растительных сообществах.

Basidiomycota и виды базидиального аффинитета были представлены отдельными находками изолятов стерильного мицелия с характерными пряжками, а также видами рода *Rhodotorula*. Микроскопические дрожжевые грибы данного рода не входили в комплексы доминантных видов.

Телеоморфы *Ascomycota* (в границах исследований изолятов, образующих аскоспоры в культуре) включают три вида рода *Chaetomium* и по одному виду родов *Gymnoascus*, *Pochonia*, *Sordaria*, *Coniochaeta* и *Pseudogymnoascus* (анаморфа *Geomyces pannorum*). Практически все представители этой группы, за исключением *Chaetomium globosum* и *Pseudogymnoascus roseum*, отмечены единичными находками, а виды рода *Chaetomium*, известные как деструкторы целлюлозы, обычно выделялись на селективные среды с целлюлозой или на приманки. Изоляты, образующие в культуре телеоморфу *Pseudogymnoascus roseum*, в дальнейшем рассматривались совместно с анаморфой *Geomyces pannorum*.

Таким образом, преобладающими являются микроскопические грибы преимущественно аскомицетного аффинитета. Подавляющая часть из них – типичные сапротрофы, гифомицеты с конидиальным спороношением. Преобладающим по внутриродовому разнообразию является род *Penicillium*, который насчитывает 33 вида, что составляет примерно 23% от всех выделенных видов. По мнению ряда авторов, виды этого рода занимают доминирующее положение в почвах полярных и альпийских регионов [68, 75]. Однако, как правило, только виды *P. canescens*, *P. glabrum*, *P. lanosum*, *P. purpurescens*, *P. raistrickii* входили в состав доминантного комплекса, а большая часть видов была отмечена единичными находками.

На втором месте по внутриродовому разнообразию находится род *Aspergillus* (9 видов). Виды этого рода отмечались во всех горных системах, но только *Aspergillus niger* был отмечен в почвах большинства исследованных горных массивов. Как правило, виды этого рода были отмечены единичными находками.

Большинство родов было представлено одним-двумя видами.

В почвах всех горных систем также отмечены представители родов *Alternaria*, *Aureobasidium*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Exophiala*, *Geomyces*, *Phoma*, *Rhodotorula*, *Torula* и стерильный мицелий (изоляты мицелиальных грибов, не образующие спор и конидий в условиях культуры, – *Mycelia sterilia*). Стерильный мицелий мог иметь различную пигментацию, а в некоторых случаях было зафиксировано образование пряжек, в этом случае можно было говорить о принадлежности данных изолятов к базидиомицетам.

Вид *Alternaria alternata* является доминантом в низинных тундрах Хибин и в травянисто-моховых тундрах Полярного Урала и отмечен отдельными находками в остальных горных системах. Виды рода

Aureobasidium (в первую очередь *A. pullulans*) известны как обитатели каменных субстратов и доминировали в почвах разреженных растительных сообществ, то есть первичных почв и материнских пород. Виды рода *Cladosporium* (*C. herbarum* и *C. cladosporioides*) также отмечались во всех горных системах и доминировали в почвах разреженных растительных сообществ. Существует мнение, что виды рода *Cladosporium* какой-либо географической приуроченности, будучи распространенными от полярных пустынь до экваториальной зоны [58]. Эти грибы также являются одними из наиболее часто и массово выделяемых из атмосферных потоков [16, 23, 41, 73].

Для *Humicola grisea* была отмечена высокая частота встречаемости как в разреженных растительных группировках, так и в травянисто-моховых, кустарничковых и кустарниковых тундрах.

Интересно отметить, что в почвах горного массива Хибин и возвышенности Кейв микромицеты *Geomyces pannorum* отмечались в качестве единичных изолятов, в то время как в почвах Полярного Урала, Путаран, Бырранга и Шпицбергена они относились к видам-доминантам. Высокая представленность (доля изолятов) микроскопических грибов данного вида в горных системах отмечалась в ряде работ [21, 24, 42]. Виды рода *Torula* также отмечались во всех горных системах и доминировали в почвах разреженных растительных сообществ.

Таким образом, часть видов, постоянно встречающихся в почвах и грунтах всех горных систем, известны как литобионты и экстремофилы [57, 66, 74, 76], а часть – как обитатели почв и грунтов высоких широт (равнинной тундровой зоны и зоны полярных пустынь Арктики и Антарктики) [7, 20, 22, 67]. Все виды, обнаруживаемые в горных системах, известны и для равнинных почв Арктики. Это свидетельствует о том, что мы не можем говорить о наличии строго альпийских видов почвенных микромицетов, что подтверждается данными ряда авторов [51].

Индекс специфичности комплексов микроскопических грибов в почвах горных систем колеблется от 1,9 до 29,7 (табл. 2).

Табл. 2

Число видов и специфичность комплексов в исследованных горных системах

Горные системы	Число видов	Число родов	Среднее число видов в роде	Специфичность комплексов микромицетов
Хибиньы	62	25	2,5	9,2
Кейвы	65	24	2,7	4,6
Путораны	52	25	2,1	1,9
Бырранга	34	18	1,9	8,8
Шпицберген	28	14	2,0	3,5
Полярный Урал	121	52	2,3	29,7
Всего:	140	55	2,5	

Наибольший индекс был отмечен для горных систем Полярного Урала, а наименьший – в почвах пла-

то Путорана. Индекс специфичности для комплексов микромицетов Полярного Урала, возможно, определялся большей выборкой (большей долей изолятов, отмеченных единичными находками, то есть случайными видами).

Таким образом, видовой состав микроскопических грибов горных систем северных территорий имеет сходство с видовым составом как микромицетов альпийских местообитаний, так и зон тундры и полярных пустынь. Его состав отличается от такового в равнинных биогеоценозах лесной (таежной) зоны. Это проявляется в доминировании *Pseudogymnoascus roseus* и видов рода *Mortierella* и *Umbelopsis* (особенно в климаксовых сообществах), низкой представленности видов родов *Penicillium* и *Aspergillus* (за исключением *Penicillium canescens*, *P. glabrum*, *P. lanosum*, *P. purpurescens*, *P. raistrickii*). Однако в составе описанных комплексов не выявлены строго стенотопные для горных систем виды микромицетов.

В то же время для комплексов микромицетов горных систем не отмечено наличие видов родов *Antarctomyces*, *Cladophora*, *Thelebolus*, которые широко представлены в почвах высоких широт. Для арктических равнинных территорий, напротив, не характерно доминирование микромицетов родов *Aureobasidium*, *Humicola*, *Gilmaniella*, *Trichosporiella*, доминирующих в почвах северных горных систем.

Интегральные показатели численности микроскопических грибов в почвах горных систем

Общая численность микроскопических грибов исследованных горных систем колебалась в очень широких пределах – от десятков и сотен пропагул до десятков и сотен тысяч в 1 г воздушно-сухой почвы. Данный интегральный показатель, по-видимому, в

большей степени зависел от расположения горной системы, чем от растительного сообщества или подстилающей горной породы и связанного с ним химизма почв (рН, содержание катионов, соотношение Ca/Mg) (рис. 4). Так, численность микроскопических грибов в растительных сообществах горных массивов Шпицбергена колебалась от 150 до 500 колониеобразующих единиц (КОЕ) на 1 г почвы (грунта), в почвах Бырранга этот диапазон сдвигался к увеличению от 250 до 700 КОЕ. В почвах плато Путорана численность колебалась от 350 до 1100 КОЕ. В почвах и грунтах Полярного Урала – от 900 до 4900 КОЕ, а в почвах горного массива Хибин и возвышенности Кейв достигала 200 тыс. КОЕ на 1 г почвы. При этом наиболее обильное развитие грибов характерно для верхних горизонтов почвы и подстилок во всех исследованных растительных сообществах.

Колебания численности микромицетов в пределах одной горной системы были менее значимы и, по-видимому, в первую очередь зависели от растительного покрова и типа почвы. Так, показатель численности микромицетов в почвах тундр Полярного Урала увеличивался в ряду растительных сообществ: разреженные растительные группировки → травянисто-моховые тундры → кустарничковые тундры → кустарничковые тундры. Данная закономерность прослеживалась для комплексов микромицетов, развивающихся в почвах всех горных систем и сформированных на всех типах контрастных горных пород.

В интразональных растительных сообществах лугов интегральные показатели численности могли сильно колебаться и зависеть от экологических параметров, в первую очередь от уровня влажности. Например, численность комплексов микроскопических грибов нивальных луговин и злаковых влажных тундр была значительно ниже, чем в злаково-разно-

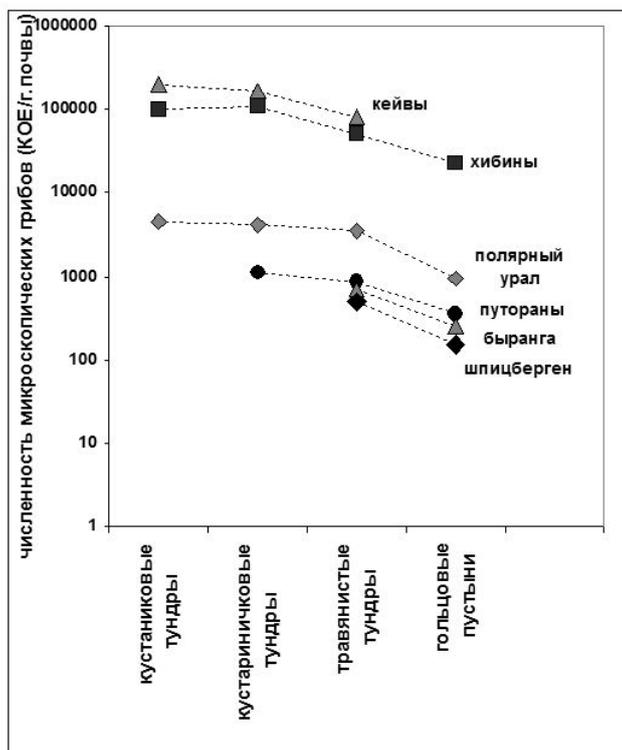


Рис. 4. Изменение численности микроскопических грибов в почвах различных горных систем

травных лугах, что, возможно, объясняется их переувлажненностью. Все данные растительные сообщества находились в границах одного сукцессионного статуса (климаксовые растительные сообщества).

Кроме того, отмечены сравнительно высокие коэффициенты корреляции (Пирсона) между численностью микромицетов и проективным покрытием высших растений в растительном сообществе исследуемых почв. Наибольшие коэффициенты корреляции отмечены в верхних горизонтах (до 0,96). По глубине почвенного профиля влияние растительного покрова на этот показатель, естественно, несколько снижается. Однако это практически не наблюдается в разреженных растительных сообществах, возможно, в связи с отсутствием в данных растительных сообществах сформированной структуры почвы и более равномерным распределением органического вещества в субстрате. В табл. 3 представлены коэффициенты корреляции между численностью микромицетов и проективным покрытием сосудистых растений и лишайников в растительных сообществах, сформированных на кислых горных породах Полярного Урала.

Табл. 3

Коэффициенты корреляции между численностью микромицетов и проективным покрытием в растительном сообществе, сформированных на кислых горных породах полярного Урала

Почвенный горизонт	Разреженные растительные группировки*	Травянисто-моховые тундры	Кустарничковые тундры	Кустарниковые тундры	Луга (Интразональные растительные сообщества)
A0	0,91	0,84	0,74	0,78	0,96
A1	0,87	0,74	0,75	0,86	0,87
B	0,87	0,58	0,68	0,55	0,43

* Для разреженных растительных группировок исследовали образцы с глубины грунта, соответствующей почвенным горизонтам.

В то же время даже в почвах одного растительного сообщества отмечена мозаичность интегральных показателей численности микромицетов грибов. Особенно ярко эта закономерность проявляется в почвах и грунтах разреженных растительных группировок и каменистых пустынь. Показано, что численность микромицетов в почвах гольцовых пустынь в горах Хибин составляет от 1300 до 41000 КОЕ на 1 г воздушно-сухой почвы. В почвах без растительного покрова этот показатель был минимальным, в почвах под лишайниковым покровом достигал 28000 в верхнем горизонте и падал до 14000 в нижних почвенных горизонтах. Наибольшая численность отмечена в почвах под моховыми дернинами, где в верхних слоях почвы численность достигала 41000 КОЕ га 1 г, что практически соответствовало интегральным показателям численности в каменисто-травяных тундрах. Кроме того, на данных участках показатели численности не так значительно снижались в нижних по-

чвенных горизонтах. По-видимому, изменение численности микромицетов обусловлено накоплением питательных веществ под куртинами растений и его распределением по почвенным профилям. Изменение интегральных показателей численности микромицетов грибов в других растительных сообществах с более высоким проективным покрытием не проявляется так рельефно.

По-видимому, при низких коэффициентах проективного покрытия на осыпях и в каменистых тундрах жизнедеятельность микромицетов грибов приурочена к отдельным куртинам сосудистых растений и лишайников. Это связано с накоплением органического вещества при отмирании наземных частей растения и корневыми выделениями. В процессе сукцессии и зарастания поверхности горных склонов происходит накопление органического вещества и биомассы растений, что приводит к его более равномерному распределению в почве и снижению мозаичности распределения микромицетов грибов в почвах горных тундр.

Изменение интегральных показателей численности микромицетов грибов при увеличении проективного покрытия высших растений в разреженных растительных группировках на ультраосновных породах Полярного Урала приведено на рис. 5.

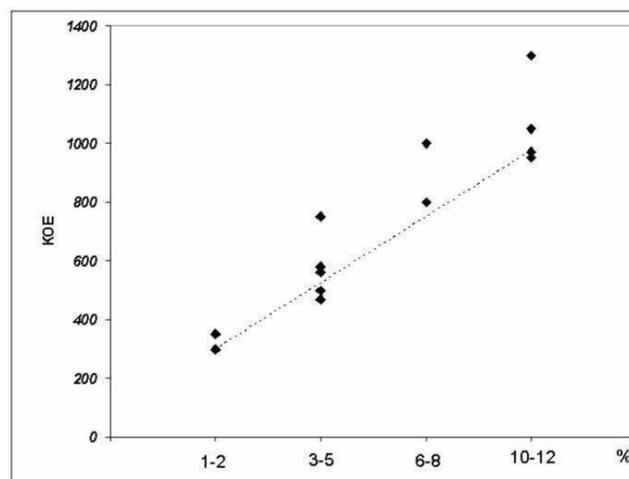


Рис. 5. Изменение численности микромицетов в растительных сообществах разреженных растительных группировок на ультраосновных горных породах Полярного Урала. По оси абсцисс – численность микромицетов (КОЕ/ г почвы); по оси ординат – процент проективного покрытия сосудистых растений и лишайников в разреженных растительных группировках

Показатель кислотности ($pH_{(KCl)}$) исследованных почв и грунтов Полярного Урала [19] менялся от слабых (5,5–6,5) до слабощелочных (7,5–8,5) значений на ультраосновных породах. Сравнительно слабое изменение кислотности почв (в наших исследованиях) приводило к отсутствию высоких коэффициентов корреляции между интегральными показателями численности микромицетов и показателями кислотности исследованных почв. Сравнительно невысокой была корреляция между численностью комплексов почвенных микромицетов и высотой расположения растительного сообщества, что, возможно, связано с относительно небольшими изменениями

абсолютной высоты. Аналогичные особенности в распространении микроорганизмов отмечены для комплексов почвенных дрожжей [4].

Для всех типов почв характерна существенная изменчивость в вертикальном распределении спор и фрагментов мицелия. Распределение органического вещества по профилю почвы четко выражено, соответственно этому изменяется по органогенным и минеральным почвенным горизонтам численность микромицетов. С большой определенностью можно говорить о тенденциях снижения пропагул микромицетов по глубине.

Во всех горных системах и исследованных растительных сообществах численность микромицетов последовательно снижалась по профилю почвы от подстилки до минерального горизонта и подстилающей горной породы. В некоторых образцах из минеральных горизонтов пропагулы грибов не отмечены. Эта закономерность была выражена слабее в разреженных растительных сообществах на осыпях, где при очень низкой общей численности микромицеты концентрируются в зоне корней растений, проникающих на значительную глубину. Увеличение численности микромицетов в нижних горизонтах почв не было отмечено ни в одном из исследованных растительных сообществ и горных массивов, возможно, это связано с близким залеганием материнских пород или крутыми склонами и соответственно высокой дренированностью почв.

На примере горных пород Полярного Урала было проанализировано влияние подстилающих горных пород на численность комплексов микроскопических грибов. Данные приведены в табл. 4. Практически только в почвах растительных сообществ разреженных растительных группировок отмечено достоверное влияние кислых горных пород на увеличение численности комплексов микромицетов (по сравнению с основными и ультраосновными горными породами). Увеличение численности микроскопических грибов в почвах интразональных сообществ, скорее всего, должно быть объяснено различиями экологических факторов.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о постоянном присутствии микромицетов в грунтах и почвах, сформированных на горных породах, даже в случае полного отсутствия растительности и слабой структурированности почвы (в разреженных растительных группировках). Кроме того, отмечены сравнительно высокие коэффициенты корреляции между численностью почвенных микромицетов и проективным покрываем.

Пространственное распределение почвенных микромицетов на уровне биогеоценозов и основных типов контрастных горных пород

Богатый и четко дифференцированный петрографический и геохимический состав горных массивов Полярного Урала позволяет на сравнительно небольшом отрезке (60–70 км) вдоль осевой части Уральского хребта отметить по крайней мере 3 геохимических типа магматических горных пород, в том числе ультраосновные (серпентиниты), основные (габбро) и кислые горные породы. Почвы, сформированные на контрастных горных породах, отличаются по кислотности и содержанию химических элементов [1, 49], поскольку эти породы богаты магнием, железом и другими элементами и, в то же время, бедны кремнеземом (SiO_2), его содержание составляет менее 52%. Этот показатель и служит критерием для подразделения пород на группы [5, 38, 39]. Формирование горных почв Урала, образующихся на разных породах, рассмотрено в ряде работ [15, 46]. Влияние горных пород на комплексы микроорганизмов [52, 53, 59, 60] изучено значительно меньше по сравнению с влиянием на видовой состав и ценотическую структуру высших растений [17, 48, 63, 70–72, 79].

Результаты предшествующих исследований по изучению сообществ микроскопических грибов в почвах горных пород позволили выявить определенные различия в пространственном распределении микромицетов в растительных сообществах [21, 24].

Особенности органического вещества, поступающего в почву в виде опада, морфологического строения почв, приуроченность к определенным элементам рельефа, различия в гидрологическом режиме, физических и химических свойствах почвы, в том числе и варибельность общих запасов углерода, обусловили существенные различия в структуре комплексов микромицетов в почвах этого ряда.

Для оценки и сравнения видového разнообразия почвенных микромицетов исследованных ценозов различных горных систем были использованы индексы видového разнообразия по Шеннону и выравненность видového обилия Пислу (E).

Существенным образом менялось распределение числа видов в почвах различных растительных сообществ. Индексы видového богатства в зависимости от растительного сообщества изменялись в пределах (от 1,12 до 4,62). Более высокие их значения относились к климаксовым растительным сообществам, более низкие – к разреженным растительным сообществам.

Табл. 4

Численность микромицетов (КОЕ/г воздушно-сухой почвы) в почвах, сформированных на контрастных горных породах Полярного Урала

Растительные сообщества	Почвы, сформированные на		
	основных горных породах	ультраосновных горных породах	кислых горных породах
Разреженные группировки	1158 ± 396	800 ± 196	1487 ± 757
Травянисто-моховые горные тундры	3920 ± 1184	3200 ± 756	2266 ± 470
Кустарничковые тундры	4205 ± 350	3850 ± 323	3853 ± 1473
Кустарниковые тундры	4900 ± 1469	4250 ± 1045	4766 ± 1711
Интразональные растительные сообщества	3500 ± 2300	2500 ± 1054	4950 ± 1051

Самыми высокими индексами разнообразия характеризуются комплексы микромицетов в почвах горных систем Хибин и Кейв, для комплексов микромицетов Полярного Урала он несколько снижался, самые низкие показатели для исследованных комплексов микроскопических грибов отмечались для горных систем Бырранга и Шпицбергена (табл. 5.)

Согласно полученным данным, в процессе растительной сукцессии в горных системах в рассматриваемом ряду растительных сообществ разреженные растительные группировки → травянисто-моховые тундры → кустарничковые тундры → кустарниковые тундры с продвижением от более низкого сукцессионного статуса сообщества к более высокому (климаксовому) происходит постепенное возрастание коэффициентов видового разнообразия микромицетов.

При рассмотрении комплексов микромицетов в почвах, сформированных на контрастных горных породах, отмечено некоторое увеличение данных показателей на ультраосновных горных породах, где наибольшие значения отмечены для кустарничковых и кустарниковых тундр. Злаковые влажные тундры характеризуются снижением числа видов и видового разнообразия. На основных и кислых породах самыми высокими индексами разнообразия характеризуются комплексы микромицетов в почвах кустарниковых тундр и интразональных растительных сообществ, для которых отмечено хотя и не самое большое число видов, но самая высокая выравненность видового обилия.

Наименьшие индексы отмечены для комплексов микромицетов разреженных растительных группировок, что не зависело от типа материнской породы. По нашим данным, в рассматриваемом ряду растительных группировок (от разреженных растительных группировок до кустарниковых тундр) в процессе растительной сукцессии на горных породах происходит постепенное увеличение коэффициентов видового разнообразия микромицетов в почвах. Его показатели также последовательно увеличиваются в рассмотренном ряду растительных сообществ, что

может свидетельствовать о некотором увеличении стабильности комплексов почвенных микромицетов. По-видимому, увеличение доли и числа случайных видов по мере формирования комплексов микромицетов в почвах климаксовых растительных сообществ способствует большей стабильности системы в случае изменения экологических условий. То есть увеличение индекса видового разнообразия в комплексах микромицетов в зависимости от сукцессионного статуса растительного сообщества отмечалось для всех горных систем и не зависело от подстилающей горной породы.

Для интразональных растительных сообществ (сообщества, выпадающие из сукцессионного ряда, луговые сообщества), хотя они и могли быть отнесены к климаксовым растительным сообществам, данные показатели несколько различались, что можно объяснить неоднородностью условий в данных сообществах.

Видовое распределение грибов может зависеть от приуроченности некоторых микромицетов к определенным условиям и специфическими потребностями. Особого внимания заслуживает видовой состав микромицетов в почвах лугов и травянистых растительных сообществ, сформированный на контрастных горных породах Полярного Урала. Только из почвы данных растительных сообществ выделялись в качестве специфических обитателей виды рода *Fusarium* (*F. oxysporum*), *Giberella* (*F. moniliforme*) и *Haematonectria haematococca* (*Fusarium solani*), приуроченные к богатым органическим веществам почвам. Кроме того, микромицеты рода *Fusarium*, хотя и не являются доминантными видами, были выделены только из почв растительных сообществ с высоким участием злаков или осок. Известно, что микроскопические грибы этого рода имеют приуроченность к почвам под группировками злаков [6].

В процессе зарастания горных пород отмечено последовательное изменение состава доминантных видов. В табл. 6 приведен список доминантов комплексов микромицетов почв контрастных горных пород Полярного Урала.

Табл. 5

Изменение индекса видового разнообразия (индекса Шеннона) для комплексов микроскопических грибов в растительных сообществах горных систем

		Растительные сообщества				
		Разреженные растительные группировки	Травянисто-моховые тундры	Кустарничковые тундры	Кустарниковые тундры	Интразональные растительные сообщества
Полярный Урал	Кислые горные породы	2,39	2,79	3,04	3,05	3,10
	Основные горные породы	2,64	2,66	3,09	3,12	3,12
	Ультраосновные горные породы	2,67	3,02	3,33	3,17	2,78
Хибиньы		2,92	3,65	4,33	4,62	3,24
Кейвы		–	3,23	4,25	4,43	–
Путораны		1,22	2,01	2,24	–	–
Бырранга		1,12	1,64	–	–	–
Шпицберген		1,14	1,53	–	–	–

Число видов, выделенных из одного образца, составляло от 5 до 15. Не отмечено высокой положительной корреляции между численностью микромицетов и видовым разнообразием (числом видов в образце). Увеличение числа видов в ряду разреженные растительные группировки → травянисто-моховые тундры → кустарничковые тундры обусловлено возрастанием разнообразия микроклиматических и экологических условий.

Снижение общей численности по профилю (глубине) почвы приводит к закономерному снижению видового разнообразия. Как правило, в нижних горизонтах число видов значительно сокращается. Среди выделенных микромицетов не отмечены виды, которые присутствовали бы только в нижних горизонтах (материнской породе) и не встречались бы в верхних почвенных горизонтах. Исключение составляют только единичные находки случайных видов. Возможно, это объясняется сравнительно небольшой глубиной почвенных горизонтов и незавершенным процессом формирования структуры почвы из материнской породы.

При проведении анализа структуры комплексов микромицетов показаны различия в частоте встречаемости и обилии видов и родов микроскопических грибов в сравниваемых местообитаниях. Так, доля темноцветных микромицетов последовательно снижалась (от 37 до 17%) от разреженных растительных группировок до кустарничковых тундр. Доля светлоокрашенных микромицетов колебалась от 47 до 61%. Доля микромицетов *Zygomycotina* последовательно увеличивалась от разреженных растительных группировок (1%) до кустарничковых тундр (12%), а затем сохранялась на постоянном уровне. Отмечено

некоторое увеличение доли базидиомицетов в почвах лугов.

Комплексы микромицетов (на кислых горных породах) разделяются на два кластера. В состав первого входят микромицеты почв растительных сообществ лугов и кустарничковой тундры; второй кластер составляют комплексы почвенных микромицетов травянисто-моховые тундры и разреженных растительных группировок (рис. 6). Комплексы микромицетов разреженных растительных сообществ и травянисто-моховых тундры имеют наибольшие отличия от комплексов микромицетов сформировавшихся растительных ценозов. Интересно, что комплексы микромицетов в почвах растительных ценозов кустарничковой тундры и лугов являются наиболее близкими, несмотря на различия в видовом составе сосудистых растений.

По-видимому, при формировании комплексов почвенных микромицетов большое влияние на них оказывает сукцессионный статус растительного сообщества, то есть принадлежность к климаксовым растительным сообществам, а не только конкретный видовой состав сосудистых растений и набор экологических условий (влажность, структура почвенного покрова и т. д.). Для комплексов микромицетов, сформировавшихся на основных и ультраосновных горных породах, отмечена аналогичная картина.

Таким образом, полученные данные свидетельствуют о различиях в комплексах микроскопических грибов, характерных для различных ценозов (как стадий сукцессионного процесса зарастания горных склонов). В ходе последовательной смены растительных сообществ увеличиваются индексы видового разнообразия и выравниваются и происходит смена

Табл. 6

Доминантные виды микроскопических грибов в почвах растительных сообществ, сформированных на контрастных горных породах Полярного Урала

	Растительные сообщества				
	Разреженные растительные группировки	Травянисто-моховые тундры	Кустарничковые тундры	Кустарниковые тундры	Интразональные растительные сообщества
Кислые горные породы	<i>Aureobasidium microstictum</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Trichoderma viride</i> <i>Torula sp.</i>	<i>Aureobasidium microstictum</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Gilmaniella sp.</i> , <i>Geomyces pannorum</i>	<i>Acremonium strictum</i> <i>Geomyces pannorum</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>P. canescens</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> , <i>P. lanosum</i> Westling, <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Gilmaniella sp.</i> , <i>Penicillium lanosum</i> <i>Trichosporiella cerebriiformis</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>
Основные горные породы	<i>Aureobasidium pullulans</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Phoma sp.</i>	<i>Alternaria alternata</i> <i>Gilmaniella sp.</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium canescens</i> <i>Penicillium raistrickii</i> .	<i>Acremonium strictum</i> <i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>P. raistrickii</i> <i>Geomyces pannorum</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>P. lanosum</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Penicillium lanosum</i> <i>P. raistrickii</i> <i>Trichosporiella cerebriiformis</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>
Ультраосновные горные породы	<i>Cladosporium cladosporioides</i> <i>Phoma sp. 1</i> <i>Phoma sp. 2</i>	<i>Humicola grisea</i> <i>Fusarium oxysporum</i> <i>Penicillium raistrickii</i>	<i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>Penicillium raistrickii</i> <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Humicola grisea</i> <i>Penicillium glabrum</i> <i>P. lanosum</i> <i>P. raistrickii</i> . <i>Umbelopsis vinacea</i>	<i>Cladosporium cladosporioides</i> <i>Geomyces pannorum</i> <i>Phialophora sp.</i> <i>Umbelopsis ramanniana</i>

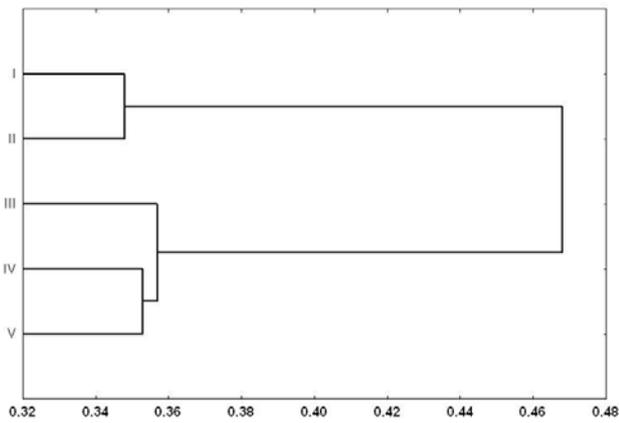


Рис. 6. Дендрограмма сходства комплексов микромицетов почв, сформированных на кислых горных породах Полярного Урала.

По оси абсцисс – коэффициенты различия (коэффициент Чао-Серенсена);

по оси ординат – растительные сообщества:

- I – разреженные растительные группировки;
- II – травянисто-моховые тундры;
- III – кустарничковые тундры;
- IV – кустарниковые тундры;
- V – луга (интразональные растительные сообщества)

видов доминантного комплекса, что, по-видимому, может свидетельствовать о некотором увеличении стабильности комплексов почвенных грибов к различным экологическим условиям. Суровые условия горной системы арктических территорий приводят к формированию комплексов микромицетов со сравнительно низкой специфичностью.

По результатам анализа методом главных компонент с использованием в объектно-признаковых матрицах показателей обилия видов в разных пробах в непретворенном виде было показано, что первая компонента не позволяет разделить пробы на какие-либо группы. На рис. 7 приведены 2 и 3 главные компоненты. Общие черты взаимного расположения меток биогеоценозов, наблюдаемых на графике ординации, заключаются в разделении меток на группы: разреженные растительные группировки (I) и травянисто-моховые растительные сообщества (II), которые можно объединить по признаку подстилающей горной породы (A – основные; b – ультраосновные; c – кислые).

С помощью ординации было выявлено обособленное положение комплексов микроскопических грибов, сформированных в почвах климаксовых растительных сообществ на ультраосновных горных породах. Несколько обособленное положение имеют интразональные растительные сообщества основных горных пород.

Заключение

Вопрос о сходстве состава микроскопических грибов почв и грунтов горных систем с таковым из плакорных сообществ тундровой зоны и полярных пустынь Арктики – один из основных, а термин арктоальпийские виды или сообщества прочно вошел в научную и научно-популярную литературу.

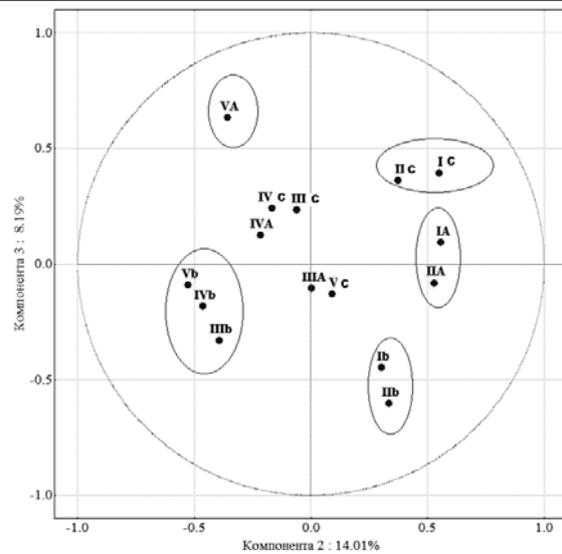


Рис. 7. Анализ сходства состава и обилия видов грибов. Ординация субстратов (признаков) в пространстве 2 и 3 главных компонент:

- I – разреженные растительные группировки;
- II – травянисто-моховые тундры;
- III – кустарничковые тундры;
- IV – кустарниковые тундры;
- V – луга (интразональные растительные сообщества);
- A – основные; b – ультраосновные; c – кислые породы

Интегральные показатели численности комплексов микроскопических грибов горных систем сравнительно невелики и сопоставимы с аналогичными показателями для плакорных зональных сообществ. Однако эти показатели могут сильно варьировать в почвах различных горных систем арктических территорий. Изменение интегральных показателей происходит как на региональном уровне, когда для различных горных систем в почвах прослеживается снижение численности микроскопических грибов, связанное с широтной зональностью; так и на локальном уровне, например, тенденция снижения мозаичности в пределах растительных сообществ в ряду почв от разреженных растительных сообществ к климаксовым сообществам. В пределах одной локальной горной системы интегральные показатели зависят в первую очередь от растительного сообщества (которые могут рассматриваться еще и как стадии сукцессии). В разреженных растительных сообществах эти показатели коррелируют с площадью проективного покрытия, а в климаксовых интразональных сообществах на первое место по значимости выходят экологические условия. В пределах одного растительного сообщества особую значимость приобретают микронизи. При сравнении комплексов микроскопических грибов на контрастных горных породах не отмечено существенного влияния подстилающей горной породы на интегральные показатели.

Если сравнивать изменение интегральных показателей на высотном градиенте в горах и зональном градиенте в равнинных северных ландшафтах (зоны полярных пустынь, арктические тундры – типичные тундры – южные тундры), то увеличение в ряду каменистые пустыни – травянистые-кустарничковые – кустарниковые растительные сообщества в пределах одной горной системы происходит строго монотонно.

но, в отличие от зональных плакоров, и носит менее выраженный «экспоненциальный» характер.

Видовой состав микроскопических грибов горных систем северных территорий имеет сходство с такими как альпийских местообитаний, так и местообитаний в тундровой зоне. Следует подчеркнуть, что он заметно отличается от состава комплексов почвенных микромицетов равнинных биогеоценозов лесной (таежной) зоны. Это проявляется в доминировании *Pseudogymnoascus roseus* и видов рода *Mortierella* и *Umbelopsis*, особенно в климаксовых сообществах, а также низкой представленностью видов родов *Penicillium* и *Aspergillus* (за исключением *Penicillium canescens*, *P. glabrum*, *P. lanosum*, *P. purpurescens*, *P. raistrickii*). Однако в составе описанных комплексов не выявлено строго стенопопных для горных систем видов микромицетов.

В то же время для комплексов микромицетов горных систем не отмечено наличие видов родов *Antarctomyces*, *Cladophora*, *Thelebolus*, которые широко представлены в почвах высоких широт. Для арктических равнинных территорий, напротив, не характерно доминирование микромицетов родов *Aureobasidium*, *Humicola*, *Gilmaniella*, *Trichosporiella*, доминирующих в почвах северных горных систем.

При сравнении комплексов микроскопических грибов на контрастных горных породах влияние материнской породы прослеживается на уровне комплексов микромицетов на начальных стадиях сукцессии, что приводит к некоторому изменению видов доминантного комплекса и индекса специфичности.

В отличие от наблюдаемого в зоне полярных пустынь, для комплексов микроскопических грибов раз-

реженных растительных группировок и каменистых горных пустынь не показано наличия явления субдоминирования видов и, напротив, отмечено наличие внутрибиогеоценотической горизонтальной неоднородности комплексов почвенных микромицетов. Таким образом, в отличие от наблюдаемого в зональных растительных сообществах Арктики, для комплексов микроскопических грибов в горных системах не отмечено правило компенсации (правило Крогеруса).

При рассмотрении инвентаризационных показателей разнообразия для комплексов микромицетов в почвах горных систем отмечено, что альфа-разнообразие увеличивается в процессе сукцессий растительных сообществ от каменистых пустынь до климаксовых сообществ. Гамма-разнообразие увеличивается в горных системах таежной зоны по сравнению с тундровой при условии включения интразональных климаксовых сообществ.

При формировании комплексов микроскопических грибов отмечено высокое сходство на зональном уровне, когда в разных почвах и/или в почвах одного типа, но в весьма удаленных друг от друга регионах под влиянием одинаковых воздействий горных систем могут формироваться более сходные между собой грибные комплексы, чем в окружающих зонах того же региона.

Работа частично выполнялась в рамках гос. задания согласно тематического плана БИН РАН по теме № 01201255604 программы фундаментальных исследований Президиума РАН и гранта РФФИ 16-04-01649.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алексеева-Попова НВ. Экологическая и биогеохимическая дифференциация видов. В кн.: Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб.; 2005. с. 342-51.
2. Алехин ВВ. Растительность СССР в основных зонах. М.: Наука; 1951.
3. Бабьева ИП, Зенова ГМ. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989.
4. Бабьева ИП, Чернов ИЮ, Россихина ОГ, Виноварова МЕ. Эпифитные и сапротрофные группировки дрожжей в зональных растительных сообществах. В кн.: Изучение грибов в биогеоценозах. Ташкент: ФАН, 1985, с. 10-2.
5. Брянчанинова НИ. Серпентины и серпентиниты Полярного Урала (Автореф. дисс. ... д-ра геолого-минералогических наук). Сыктывкар, 2003.
6. Великанов ЛЛ. Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроценозов. (Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук). М., 1997.
7. Власов ДЮ, Зеленская МС, Кирцидели ИЮ, Абакумов ЕВ, Крыленков ВА, Лукин ВВ. Грибы на природных и антропогенных суб-

стратах в западной Антарктике. Микология и фитопатология. 2012;46(1):20-6.

8. Горчаковский ПЛ. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука; 1975.

9. Грибова СА, Исаченко ТИ, Лавренко ЕМ. Растительность Европейской части СССР. Л.: Наука, 1980.

10. Добровольский ГВ. Значение почв в эволюции жизни и сохранении на земле биологического разнообразия. В кн.: Структурно-функциональная роль почвы в биосфере. М.: Геос; 1999, с. 196-203.

11. Добровольский ГВ, Никитин ЕД. Функции почв в биосфере и экосистемах. М.: Наука; 1990.

12. Докучаев ВВ. Избранные труды. М.: Изд. АН СССР; 1949.

13. Домбровская АВ. Лишайники Хибин. Л.; 1970.

14. Ефимов ВМ, Ковалева ВЮ. Многомерный анализ биологических данных. Учебное пособие. СПб.; 2008.

15. Забоева ИВ. Почвы и земельные ресурсы КОМИ АССР. Сыктывкар; 1975.

16. Иванова АМ, Кирцидели ИЮ. Комплексы микроскопических грибов в воздухе Санкт-

Петербурга. Микология и фитопатология. 2007; 41(1):40-7.

17. Игошина КН. Особенности флоры и растительности на гипербазитах Полярного Урала. Бот. журн. 1966; 51(3):322-38.

18. Каратыгин ИВ. Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем. Бот. журн. 1994; 79(2):13-20.

19. Катаева МН, Холод СС. Дифференциация растительности и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. В кн.: Проблемы экологии растительных сообществ Севера. СПб.; 2005, с. 352-91.

20. Кирцидели ИЮ, Томилих БА. Почвенные микромицеты Архипелага Северная Земля. Микология и фитопатология. 1997;31(6):16-25.

21. Кирцидели ИЮ, Новожилов ЮК, Богомолова ЕВ, Дроздова ИВ. Комплексы микромицетов в почвах тундровых ценозов, сформированных на кислых горных породах Полярного Урала. Микология и фитопатология. 2010;44(1):37-46.

22. Кирцидели ИЮ, Власов ДЮ, Абакумов ЕВ, Гиличинский ДА. Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из почв Антарктиды. Микология и фитопатология. 2010;44(5):387-98.

23. Кирцидели ИЮ, Власов ДЮ, Крыленков ВА, Соколов ВТ. Аэромикота в районах расположения Арктических станций России в акваториях Белого, Баренцевого и Карского морей. Микология и фитопатология. 2011;45(3):228-39.

24. Кирцидели ИЮ, Новожилов ЮК, Богомолова ЕВ. Комплексы микромицетов в почвах, сформированных на основных и ультраосновных горных породах Полярного Урала. Микология и фитопатология. 2011;45(6):513-21.

25. Кожевников ЮП. Растительный покров Северной Азии в исторической перспективе. СПб.; 1996.

26. Куваев ВБ. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л.: Наука; 1980.

27. Куваев ВБ. Холодные гольцовые пустыни. М.: Наука; 1985.

28. Лейнсоо ТН. Почвенные микромицеты альпийского пояса Северо-Западного Кавказа (Автореф. дисс. ... канд. биол. наук). М.: МГУ; 1994.

29. Лейнсоо ТН, Онипченко ВГ, Лейнсоо ТА, Великанов ЛЛ. Закономерности изменения биомассы почвенных микромицетов в альпийских сообществах Северо-Западного Кавказа. Микология и фитопатология. 1991;25(3):206-12.

30. Магомедова МА, Морозова ЛМ, Эктова СН. Особенности природных условий и высотно-широтная дифференциация растительного покрова Полярного Урала. В кн.: Растительный покров и растительные ресурсы Полярного Урала. Свердловск, 2006; с. 13-42.

31. Марфенина ОЕ. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: МГУ; 2005.

32. Марфенина ОЕ. Микологический почвенный мониторинг: Возможности и перспективы. Почвоведение. 1994;(1):75-80.

33. Методы экспериментальной микологии. Киев: Наук. Думка; 1982.

34. Мирчинк ТГ. Почвенная микология. М.: МГУ; 1988.

35. Мишустин ЕН. Ассоциации почвенных микроорганизмов. М.: Наука; 1975.

36. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир; 1992.

37. Норин БН. Общая характеристика растительности. В кн.: Горные фитоценоотические системы Субарктики. Л., 1986; с. 164-68.

38. Пейве АВ. Океаническая кора геологического прошлого. Геотектоника. 1969;(4): 123-29.

39. Петрография магматических и метаморфических пород. М.: МГУ; 2001.

40. Ростова НС. Корреляции: структура и изменчивость. СПб; 2002.

41. Рыжкин ДВ, Еланский СН. Мониторинг содержания спор грибов в приземном воздухе Москвы. Успехи медицинской микологии. 2003;(1):209-10

42. Согонов МВ. Биоразнообразие и пространственное распределение почвенных микромицетов в высокогорных биогеоценозах Тебердинского заповедника. (Автореф. дисс. ... канд. биол. наук). М; 2003.

43. Терехова ВА. Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. М.: Наука; 2007.

44. Толмачев АИ. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск; 1986.

45. Ухичева ВН, Кожевников ЮП. Высотное размещение растений в районе озера Аян (плато Путорана). Бот. журнал. 1987;72(5):589-98.

46. Фирсов ВП, Дедков ВС. Почвы высоких широт горного Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР; 1983.

47. Шитиков ВК, Зинченко ТД, Розенберг ГС. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти; 2011.

48. Юрцев БА, Алексеева-Попова НВ, Катаева МН. Видовое разнообразие локальных флор Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. В кн.: Биоразнообразие Европейского Севера. Петрозаводск; 2001; с. 204-5.

49. Юрцев БА, Алексеева-Попова НВ, Дроздова ИВ, Катаева МН. Характеристика растительного покрова и почв Полярного Урала в контрастных геохимических условиях. Бот. журнал. 2004;89(1):28-41.

Общий список литературы/Reference List

1. Alekseeva-Popova NV. [Ecological and biogeochemical species differentiation]. In.: Problemy Ekologii Rastitelnykh Soobshchestv Severa. Saint Petersburg; 2005. p. 342-51. (In Russ.)

2. Alekhin VV. Rastitelnost SSSR v Osnovnich Zonach. Moscow: Nauka; 1951. (In Russ.)

3. Zenova GM. Biologiya Pochv. Moscow: MGY; 1989. (In Russ.)

4. Babeva IP, Chernov IYu, Rossichina OG, Vinovarova ME. [Epiphytic and saprotrophic groups of yeasts in zonal plants communities]. In.: Izucheniye Gribov v Biotsenozakh. Tashkent: FAN, 1985, p. 10-2. (In Russ.)

5. Bryanchaninova NI. Serpentina i Serpentinnyy Polyarnogo Urala (PhD Theses). Syktyvkar; 2003. (In Russ.)
6. Velikanov LL. Rol Gribov v Formirovani Miko- i Mikrobioty Pochv Yestestvennykh i Narushennykh Biotsenozov i Agrotsenozov. (PhD Theses). Moscow; 1997. (In Russ.)
7. Vlasov DYu, Zelenskayaa MS, Kirtsideli IYu, Abakumov EV, Kryulenkova VA, Lukin VV. [Fungi in the natural and anthropogenic substrates of West Antarctic]. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 2012; 46(1):20-6. (In Russ.)
8. Gorchakovskiy PL. Rastitelnyy Mir Vysokogornogo Urala. Moscow: Nauka; 1975. (In Russ.)
9. Gribova SA, Isachenko TI, Lavranko EM. Rastitelnost Yevropeyskoy Chasti SSSR. Leningrad: Nauka; 1980. (In Russ.)
10. Dobrovolskiy GV. [The significance of soil in the evolution of life and preservation of biodiversity on the Earth]. In.: *Strukturno-Funktsionalnaya Rol Pochvy v Biosfere*. Moscow: Geos; 1999, p. 196-203. (In Russ.)
11. Dobrovolskiy GV, Nikitin YeD. *Funktsii Pochvy v Biosfere i Ekosistemakh*. Moscow: Nauka; 1990. (In Russ.)
12. Dokuchaev VV. *Isbrannyye Trudy*. M.: Isd. AN SSSR; 1949. (In Russ.)
13. Dombrovskaya AV. *Lishayniki Khibin*. Leningrad; 1970. (In Russ.)
14. Yefimov VM, Kovaleva VYu. *Mnogomernyy Analiz Biologicheskikh Dannyykh*. Uchebnoye Posobiye. Saint Petersburg; 2008. (In Russ.)
15. Zaboyeva IV. *Pochvy i Zemelnye Resursy KOMI ASSR*. Syktyvkar; 1975. (In Russ.)
16. Ivanova AM, Kirtsideli IYu. [Microscopic fungi complexes in the air of Saint Petersburg]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2007;41(1):40-7. (In Russ.)
17. Igoshina KN. [The specific features of flora and vegetation in the ultramafic of Polar Urals]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1966;51(3):322-38. (In Russ.)
18. Karatugin IV. [Fungal organisms and their role in the evolution of ecosystems]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1994; 79(2):13-20. (In Russ.)
19. Katayeva MN, Kholod SS. [Differentiation of vegetation and soils of the Polar Urals under contrasting geochemical conditions]. In.: *Problemy Ekologii Rastitelnykh Soobshchestv Severa*. Saint Petersburg; 2005, p. 352-91. (In Russ.)
20. Kirtsideli IYu, Tomilin BA. [Soil microfungi in Northern Land Archipelago]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 1997;31(6):16-25. (In Russ.)
21. Kirtsideli IYu, Novozhilov YuK, Bogomolova EV, Drozdova IV. [Microfungi complexes in the soils of tundra coenoses formed on acid rocks of Polar Ural]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2010;44(1):37-46. (In Russ.)
22. Kirtsideli IYu, Vlasov DYu, Abakumov EV, Gilichinskiy DA. [Microfungi in scree soils of coastal Antarctica: their diversity and fermentative activities]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2010;44(5):387-98. (In Russ.)
23. Kirtsideli IYu, Vlasov DYu, Kryulenkova VA, Sokolov VT. [Airborne fungi in the loci of Russian arctic stations situated in White, Barents and Kara seas]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2011;45(3):228-39. (In Russ.)
24. Kirtsideli IYu, Novozhilov YuK, Bogomolova EV. [Microfungi complexes in soils developed on basic (gabbro) and ultramafic (serpentine) rocks of Polar Ural]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2011;45(6):513-21. (In Russ.)
25. Kozhevnikov YuP. *Rastitelnyy Pokrov Severnoy Azii v Istoricheskoy Pespektive*. Saint Petersburg; 1996. (In Russ.)
26. Kuvayev VB. *Vysotnoye Raspredeleniye Rasteniy v Gorakh Putorana*. Leningrad: Nauka; 1980. (In Russ.)
27. Kuvayev VB. *Kholodnye Goltsovy Pustyni*. Moscow: Nauka; 1985. (In Russ.)
28. Leisoo TN. *Pochvennyye Mikromitsety Alpskogo Poyasa Severo-Zapadnogo Kavkaza* (Candidate of Sciences Theses). Moscow: MGU, 1994. (In Russ.)
29. Leysoo TN, Onipchenko VG, Leysoo TA, Velikanov LL. [Changes in the biomass of soil microfungi in the alpine communities of Northwest Caucasus]. *Mikologiya i Fitopatologiya*. 1991;25(3):206-12. (In Russ.)
30. Magomedova MA, Morozova LM, Ekotova SN. [Specific features of the natural conditions and the high altitude latitudinal differentiation of vegetation of Polar Urals]. In.: *Rastitelnyy Pokrov i Rastitelnye Resursy Polarnogo Urala*. Sverdlovsk; 2006. p. 13-42. (In Russ.)
31. Marfenina OE. *Antropogennaya Ekologiya Pochvennykh Gribov*. Moscow: MGU, 2005. (In Russ.)
32. Marfenina OE. *Mycological soil monitoring: Opportunities and prospects*. *Pochvovedeniye*. 1994;(1):75-80. (In Russ.)
33. *Metody Eksperimentalnoy Mikologii*. Kiev: Naukova Dumka; 1982. (In Russ.)
34. Mirchink TG. *Pochvennaya Mikologiya*. Moscow: MGY; 1988. (In Russ.)
35. Mishustin EN. *Assotsiatsii Pochvennykh Mikroorganizmov*. Moscow: Nauka; 1975. (In Russ.)
36. Megarran E. *Ekologicheskoye Raznoobraziye i Yego Izmereniya*. Moscow: Mir; 1992. (In Russ.)
37. Norin BN. [General characteristics of vegetation]. In.: *Gornyye Fitotsenoticheskiye Sistemy Subarktiki*. Leningrad; 1986. p. 164-8. (In Russ.)
38. Peyve AV. [Oceanic cortex of the geological past]. *Geotektonika*. 1969;(4):123-9. (In Russ.)
39. *Petrografiya Magmaticheskikh i Metamorficheskikh Porod*. Moscow: MGU; 2001. (In Russ.)
40. Rostova NS. *Korrelyatsii: Struktura i Izmenchivost*. Saint Petersburg; 2002. (In Russ.)
41. Ryzhkin DV, Yelanskiy SN. [Monitoring of fungal spores in the ground air in Moscow]. *Uspekhi Meditsinskoy Mikologii*. 2003;(1):209-10. (In Russ.)
42. Sogonov MV. *Bioraznoobraziye i Prostranstvennoye Raspredeleniye Pochvennykh Mikromitsetov v Vysokogornyykh Biotsenozakh Teberdinskogo Zapovednika* (Candidate of Sciences Theses). Moscow; 2003. (In Russ.)
43. Terekhova VA. *Mikromitsety v Ekologicheskoy Otsenke Vodnykh i Nazemnykh Ekosistem*. Moscow: Nauka; 2007. (In Russ.)
44. Tolmachev AI. *Metody Sravnitelnoy Floristiki i Problemy Florogeneza*. Novosibirsk; 1986. (In Russ.)

45. Ukhicheva VN, Kozhevnikov YuP. [Altitudinal accommodation of plants near Lake Ayan (Putorana Plateau)]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 1987;72(5):589-98. (In Russ.)
46. Firsov VP, Dedkov VS. *Pochvy Vysokich Shirot Gornogo Urala*. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR; 1983. (In Russ.)
47. Shitikov VK, Zinchenko TD, Rozenberg GS. *Makroekologiya Rechnych Soobshchestv: Kontseptsii, Metody, Modeli*. Tolyatti, 2011. (In Russ.)
48. Yurtsev BA, Alekseeva-Popova NV, Kataeva MN. [Species diversity of local floras of the Polar Urals under contrasting geochemical conditions]. In: *Bioraznoobrazie Yevropeyskogo Severa*. Petrazovodsk; 2001. p. 204-5. (In Russ.)
49. Yurtsev BA, Alekseeva-Popova NV, Drozdova IV, Kataeva MN. [Characteristics of vegetation and soils of the Polar Urals under contrasting geochemical conditions]. *Botanicheskiy Zhurnal*. 2004;89(1):28-41. (In Russ.)
50. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. Wallingford: CABI Publishing; 2001.
51. Bailey AD, Wynn-Williams DD. Soil microbiological studies at Sign Islands, South Orkney Islands. *Brit. Antarct. Surv. Bull.* 1982;(51):167-91.
52. Bardiya MA, Gavr AC. Isolation and screening of microorganisms dissolving low-grade rock phosphate. *Folia Microbiol.* 1974;(19):386-9.
53. Carson JK. Influence of rock fertilisers on soil microorganisms in an organic pasture. *Univ. West. Australia School of Earth and Environment*; 2009: p. 135-48.
54. Christensen MA. View of fungal ecology. *Mycologia*. 1989;81(1):1-19.
55. Colwell RK. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. 2006. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>.
56. Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin SY, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J Plant Ecology*. 2012;5(1):3-21.
57. Cutler N, Viles HA. Eukaryotic microorganisms and stone biodeterioration. *Geomicrobiology J.* 2010;27(6):630-46.
58. David JC. A Contribution to the systematics of cladosporium: Revision of the fungi previously referred to Heterosporium. *Mycol Pap.* 1997;157-72.
59. Duponnois R, Paugy M, Thioulouse J, Masse D, Lepage M. Functional diversity of soil microbial community, rock phosphate dissolution and growth of *Acacia seyal* as influenced by grass-, litter- and soil-feeding termite nest structure amendments. *Geoderma*. 2005;(124):349-61.
60. Esquili'n AEJ, Stromberger ME, Massman WJ, Frank JM, Shepperd WD. Microbial community structure and activity in a Colorado Rocky Mountain forest soil scarred by slash pile burning. *Soil Biol Biochem.* 2007;(39):1111-20.
61. Gotelli NJ, Colwell RK. Estimating species richness. Chapter IV. *Biological Diversity*. 2011: 39-54.
62. Karst J, Piculell B, Brigham C, Boorh M, Hoeksema JD. Fungal communities in soils along a vegetative ecotone. *Mycologia*. 2013; 105(1):61-70.
63. Kinzel H. Influence of limestone, silicates and soil pH on vegetation. In: *Encyclopedia of plant physiology*. New series. Berlin, New York: Springer; 1983. Vol. 12, p. 201-44.
64. Letcher PM, Powell MJ. Distributions of the Blue Ridge and Appalachian Mountains of Virginia. *Mycologia*. 2001;93(6):1029-41.
65. Luangsaard JJ, Manoch L, Hywel-Jones N, Artjariyasripong S, Robert A. Thermotolerant and thermoresistant *Paecilomyces* and its teleomorphic states isolated from Thai Forest and Mountain Soils Kasetart. *J Nat Sci.* 2004; 37:94-101.
66. Mohammadi M, Maghbolli-Balasin N. Isolation and molecular identification of deteriorating fungi from Cyrus the Great tombstones. *Iran J Microbiol.* 2014;6(5):361-70.
67. Onofri S, Selbmann L, Hoog GS, Grube M, Barreca D, Ruisi S, Zucconi L. Evolution and adaptation of fungi at the boundaries of life. *Adv Space Res.* 2007;40:1657-64.
68. Petrini O, Petrini LE, Dreyfuss MM. Psychophilic deuteromycetes from alpine habitats. *Mycol Helv.* 1992;5(1):9-20.
69. Petrovic U, Gunde-Cimerman NZ. Xerotolerant mycobiota from high altitude Anapurna soil, Nepal. *FEMS Microbiol Lett.* 2000;182:339-42.
70. Proctor J, Nagy L. Ultramafic rocks and their vegetation: an overview. In: *The vegetation on Ultramafic (Serpentine) Soils*. Andover; Intercept Ltd; 1992. p. 469-94.
71. Reeves RD. The hyperaccumulation of nickel by serpentine plants. In: *The Vegetation of Ultramafic (Serpentine) Soils*. Andover: Intercept Ltd; 1992. p. 253-77.
72. Rune O. Plant life on serpentines and related rocks in the North of Sweden. *Acta Phytogeogr Suec.* 1953;31:5-136.
73. Sesartic A, Dallafior TN. Global fungal spore emissions: Review and synthesis of literature data. *Biogeosciences*. 2011;8:1181-92.
74. Sterflinger K, Tesei D, Zakharova K. Fungi in hot and cold deserts with particular reference to microcolonial fungi. *Fungal Ecology*. 2012;(5):453-62.
75. Sun SH, Huppert M, Cameron RE. Identification of some fungi from soil and air of Antarctica. *Antarctic Res Series.* 1978;(30):1-26.
76. Vlasov DYu. Modern problems of geobiology. In: *V International Symposium "Biogenic-Abiogenic Interactions in Natural and Anthropogenic Systems"*. Saint Petersburg; 2014. p. 32-33.
77. Wyllie PJ. The origin of the ultramafic and ultrabasic rocks. *Tectonophysics.* 1969;(7):5-6.
78. Yuhana M, Hanselmann K. Current microbiological aspects in high mountain lake. *Research Biotropia.* 2006;13(1):56-67.
79. Zayed AM, Terry N. Chromium in the environment: factors affecting biological remediation. *Plant and Soil.* 2003;(249):139-56.
80. Zhang J, Man B, Fu B, Liu L, Han C. The diversity of soil culturable fungi in the three alpine shrub grasslands of Eastern Qilian Mountains. *Front Earth Sci.* 2013;7(1):76-84.