

УДК 633.11:631.4:631.8:632.4

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ПРИМЕНЕНИЯ УДОБРЕНИЙ НА ПОЧВООБИТАЮЩИЕ МИКРОМИЦЕТЫ ЛУГОВОЙ ЧЕРНОЗЕМОВИДНОЙ ПОЧВЫ В ПОСЕВАХ ПШЕНИЦЫ

© 2023 г. Л. П. Шумилова^{1,*}, Е. В. Банецкая²

¹ Институт геологии и природопользования ДВО РАН
675000 Благовещенск, Амурская обл., пер. Рёлочный, 1, Россия

² Федеральный научный центр “Всероссийский научно-исследовательский институт сои”
675027 Благовещенск, Амурская обл., Игнатьевское шоссе, 19, Россия

*E-mail: Shumilova.85@mail.ru

Поступила в редакцию 03.02.2023 г.

После доработки 25.03.2023 г.

Принята к публикации 15.04.2023 г.

Впервые изучено влияние длительного систематического применения удобрений на микобиоту луговой черноземовидной почвы в стационарном полевом опыте (Амурская область). Приведены сведения о культивируемых почвенных микроскопических грибах, составлен аннотированный список, включающий 26 видов. Выявлено, что внесение азотных удобрений (N30) под пшеницу на фоне многолетнего применения удобрений вызывало увеличение общей численности почвенных грибов относительно контрольного варианта в среднем на 30–68%, тогда как при их последствии наблюдали менее значимое увеличение числа грибных зачатков (23–29%). Определены интервалы оптимального содержания макроэлементов для активного увеличения пула микроскопических грибов в луговой черноземовидной почве: фосфора – 50–65, калия – 195–210, азота – ≥ 10 мг/кг при оптимальной влажности почвы 22–24%. Последствие многолетнего применения удобрений, особенно органо-минеральных, как и внесение минеральных удобрений (N30) непосредственно в год исследования оказывали положительное влияние на видовое разнообразие, частоту встречаемости и динамику численности грибных зачатков в почве. Негативных перестроек микромикетных комплексов в результате длительного применения минеральных удобрений в агроценозах луговых черноземовидных почв не обнаружено, внесение азотно-фосфорных удобрений способствовало достоверному снижению пула фитопатогенных грибов.

Ключевые слова: микроскопические грибы, луговая черноземовидная почва, длительное применение удобрений, патогенная микофлора, пшеница.

DOI: 10.31857/S0002188123070104, **EDN:** OGGDBH

ВВЕДЕНИЕ

Микроскопические грибы являются неотъемлемым структурным и функциональным компонентом окружающей среды и встречаются во всех биоценозах. В почвенных системах грибы участвуют в важнейших почвообразовательных процессах, таких как деструкция органических соединений и биохимическая трансформация минеральных элементов, продуцируют физиологически активные вещества, оказывающие стимулирующее или угнетающее влияние на жизненные процессы растений [1]. Именно грибы начинают разрушение таких стойких растительных и животных биополимеров как лигнин, клетчатка, хитин, способствуя тем самым повышению плодородия почв [2, 3]. При всей значимой роли микромикет-

тов в почвообразовательном процессе многие агрогенные факторы, к числу которых относится и длительное применение удобрений, могут приводить к трансформациям в структуре почвенных микромикетных комплексов, влиять на их численность, состав, активировать увеличение токсинопродуцирующих и фитопатогенных видов и др. [1, 4, 5]. Действие и последствие удобрений на сообщества микроскопических грибов до сих пор остаются малоизученным вопросом [6–9]. Анализ таксономического состава комплексов микроскопических грибов в почвах агросистем, учет полезной и патогенной микофлоры необходимы для обоснования оптимальной схемы внесения удобрений и повышения продуктивности агроценозов.

Таблица 1. Схема длительного стационарного опыта

Год	Культура	Варианты			Условное обозначение вариантов
		многолетняя среднегодовая нагрузка удобрениями за ротацию на севооборотную площадь (кг/га – NPK, т/га – навоз)		внесено удобрений в год исследования	
2014	Пшеница сорта Арюна (3-я культура севооборота)	Без удобрений	—	—	Контроль
2016		N24	Низкая	N30	N + N30
2021		N24P30	Средняя	N30	NP + N30
		N24P30 + навоз 4.8	Повышенная	N30	NP + навоз + N30
2017	Пшеница сорта Арюна (5-я культура севооборота)	Без удобрений	—	—	Контроль
2018		N24	Низкая	—	N
2021		N24P30	Средняя	—	NP
		N24P30 + навоз 4.8	Повышенная	—	NP + навоз

Для агроценозов сельскохозяйственных регионов Дальнего Востока в целом недостаточно достоверной информации, отражающей особенности почвенного микробиома. В Амурской обл. сведения о почвенных микромицетных комплексах в почвах агроценозов также немногочисленны [10], что делает данные исследования особенно актуальными. Цель работы — установить влияние применения многолетней системы удобрения на микобиоту луговой черноземовидной почвы.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование по влиянию длительного внесения удобрений на численность и таксономический состав микромицетов проводили в стационарном опыте ФНЦ ВНИИ сои, т.к. согласно [11], наиболее ценные и значимые результаты научных исследований получают в длительных стационарах на этапе приближения опытного участка к устойчивому экофитоценозическому равновесию. На этом этапе в условиях стационара аккумулируются во времени действие, взаимодействие и последствие агротехники, стрессовых природных условий и изучаемых факторов, что позволяет решать проблемы земледелия и экологии с учетом специфических для конкретной климатической зоны условий.

Стационарный опыт ФНЦ ВНИИ сои был заложен в 1962–1964 гг. в Тамбовском р-не Амурской обл. (с. Садовое, 50°21'07" с.ш. и 127°34'29" в.д.). Опыт входит в Географическую сеть опытов с удобрениями РФ (№ 039 реестра Геосети) и представляет собой 5-польный севооборот: овес — соя — пшеница — соя — пшеница. Исследованные варианты опыта с условными обозначениями представлены в табл. 1. Образцы почвы отбирали в 2017, 2018 и 2021 г. — в 5-м поле

севооборота из разных вариантов длительного применения удобрений N24, N24P30, N24P30 + + навоз (приведены согласно среднегодовой нагрузке удобрениями) и контроля (без удобрений); в 2014, 2016 и 2021 г. — в 3-м поле севооборота, когда под посев пшеницы на фоне длительного применения удобрений вносили дозу азотных удобрений (N30).

Для характеристики агрохимических свойств почв определяли: pH_{KCl} — потенциометрическим методом (ГОСТ 26483-85), содержание обменных кальция и магния — комплексонометрическим методом (ГОСТ 26487-85), подвижного фосфора и калия (по Кирсанову) — (ГОСТ 26207-91), обменного аммония — методом ЦИНАО (ГОСТ 26489-85), нитратного азота — методом ЦИНАО (ГОСТ 26951-86 Почвы), гумус — по методу Тюрина в модификации Пономаревой—Плотниковой [12].

Для микробиологического анализа отбор почвенного материала проводили по общепринятым в почвоведении методам [13] из горизонта A1 (2–10 см) в стерильные пакеты из крафт-бумаги, составляли средний почвенный образец из 3-х повторностей для каждого варианта. Выделение микроскопических грибов и определение их численности (в колониеобразующих единицах на г сухой почвы — КОЕ/г) проводили методом посева из серийных разведений на агаризованную подкисленную среду Чапека в семикратной повторности для каждого образца [14]. Идентификацию грибов осуществляли по культурально-морфологическим признакам в соответствии с определителями [10, 15–18]. Современные названия видов приводили в соответствии с базой данных CABI Bioscience Databases — <http://www.indexfungorum.org>. Оценку разнообразия комплек-

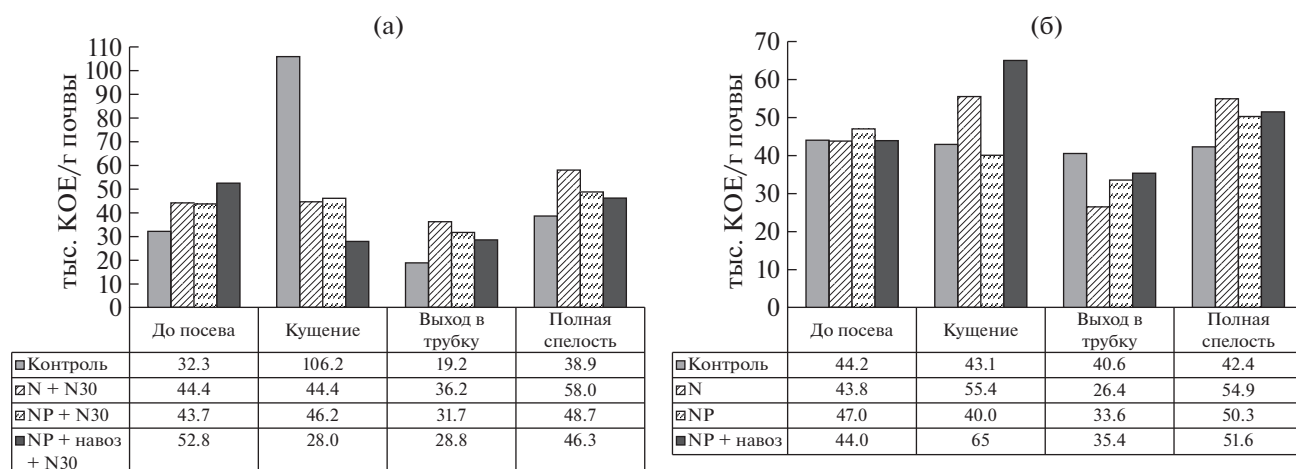


Рис. 1. Динамика численности микроскопических грибов под посевами пшеницы в течение вегетации: а – при прямом действии азотных удобрений (среднее за 2014, 2016, 2021 г.); б – при последствии удобрений (среднее за 2017, 2018, 2021 г.).

сов почвенных микромицетов проводили на основании пространственной частоты встречаемости и обилия видов [19]. Учет патогенных микроскопических грибов с корней и поврежденных стеблей пшеницы проводили методом накопления во влажных камерах [20]. Статистическую обработку данных проводили по [21]. Для аналитических расчетов использовали пакеты программ Microsoft Office.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Тип почвы стационара – луговая черноземовидная среднесиловатая. Этот тип почвы составляет основной фонд пашни Амурской обл. По агрохимическим показателям почва имеет слабокислую реакцию среды ($\text{pH}_{\text{КСИ}}$ 5.3–5.5), повышенную сумму поглощенных оснований (21.4–23.9 мг-экв/100 г почвы) с преобладанием ионов кальция. Глубина гумусового слоя (А+АВ) почвы составляет 20–30 см с содержанием гумуса до 3.6–4.3%. Валовые запасы азота достигают 0.3–0.5%, фосфора – 0.2–0.3% и калия 2.0–2.5%. При этом содержание минерального азота и подвижных форм фосфора очень низкое – 25–42 и 28–32 мг/кг почвы соответственно, а содержание калия, наоборот, очень высокое – до 170–240 мг/кг почвы [22].

Численность микромицетов в луговой черноземовидной почве. Анализ усредненных данных, полученных для вариантов с внесением азотных удобрений непосредственно в год отбора проб (пробы 3-го поля), показал, что в целом за вегетационный период численность микромицетов в луговой черноземовидной почве под посевами

пшеницы увеличивалась относительно контроля в среднем на 30–68% (рис. 1а), коэффициент вариации достигал 36%. Эффект от внесения азотных удобрений (N30) относительно контрольного варианта (без удобрений) проявился в увеличении численности грибных зачатков: до посева – на 11.4–20.5 тыс., в фазе выхода в трубку – на 9.6–17 тыс., к концу вегетации – на 7.4–19.1 тыс. КОЕ/г. Исключение составляли флуктуации численности КОЕ грибов контрольного варианта в фазе кушения и во всех вариантах в фазе выхода в трубку (конец июня–начало июля).

В посевах пшеницы, идущей 5-й культурой севооборота (влияние последствие удобрений), значимых изменений численности грибных зачатков в почве разных вариантов от контроля, за исключением всех вариантов периода выхода пшеницы в трубку, не выявлено (рис. 1б), коэффициент вариации – 18%. Количественные показатели грибных зачатков в почве до посева пшеницы среди исследованных вариантов различались незначительно – относительно контроля численность КОЕ увеличивалась на 0.4–2.8 тыс. (на 2.5%). Более значимое увеличение количества микромицетов (на 23–29%) относительно контрольного варианта отмечено в фазах кушения (на 12.3–21.9 тыс. КОЕ/г) и полной спелости (на 7.9–12.5 тыс. КОЕ/г). В эти фазы последствие минеральных и органо-минеральных удобрений стимулировало развитие грибных зачатков. В фазе выхода в трубку, как и при действии азотных удобрений, выявлена самая минимальная численность микромицетов – относительно контроля она снижалась на 21% (на 5.2–14.2 тыс. КОЕ/г).

Таблица 2. Коэффициенты парной корреляции численности микромицетов с содержанием макроэлементов и влажностью почвы

Фаза роста и развития пшеницы	<i>n</i>	<i>r</i> _{крит}	N _{мин} (N-NH ₄ + N-NO ₃)	P ₂ O ₅	K ₂ O	Влажность почвы
3-я культура севооборота (действие удобрений)						
Кущение	8	0.71	–0.50	–0.34	–0.21	–0.69
Выход в трубку	8	0.71	–0.81	0.36	–0.80*	–0.93
Полная спелость	12	0.58	–0.32	–0.09	0.23	–0.56
Все фазы	28	0.37	–0.36	–0.10	0.05	–0.43
5-я культура севооборота (последствие удобрений)						
Кущение	12	0.58	0.01	0.21	0.20	0.51
Выход в трубку	12	0.58	0.38	0.10	0.30	0.6
Полная спелость	12	0.58	–0.73	–0.08	–0.31	0.74
Все фазы	36	0.33	–0.11	0.02	0.06	0.49

Примечание. *n* — объем выборки, *r*_{крит} — критическая величина коэффициента корреляции для уровня значимости *P*_{0.05}.

Изменение численности микроорганизмов в почве носит характер флуктуаций или пульсаций, которые могут происходить в очень короткие промежутки времени и периодически повторяться [23, 24], чем можно объяснить и всплеск численности грибов (на 60–78.2 тыс. КОЕ/г) в фазе кушения пшеницы в контрольном варианте (рис. 1а). Но внесение удобрений, особенно минеральных (N, NP) по сравнению с органо-минеральными также способствовало росту численности грибов, которая возрастала к концу вегетации пшеницы.

Динамика численности почвенных микромицетов зависит не столько от вида удобрений, сроков и способа их внесения, сколько от воздействия сезонных экологических факторов, среди которых наиболее важным, лимитирующим развитие почвенной микрофлоры, является влажность почвы [25, 26]. Спад численности микромицетов, отмеченный в фазе выхода пшеницы в трубку как при внесении азотных удобрений, так и при их последствии (рис. 1а, б), мог быть обусловлен более высокими среднемесячными температурами при минимальном количестве выпавших осадков (±20 мм) в этот период. А увеличение количества грибов к периоду созревания культуры могло быть обусловлено началом сезона муссонных дождей в августе, когда средний гидро-термический коэффициент (ГТК) достигал 1.79.

В вариантах с внесением удобрений средняя влажность почвы составляла 25.4%, без внесения удобрений — 24.3%. При этом влажность удобренной почвы зачастую превышала 30%. В работах [25, 27] отмечена зависимость увеличения количества грибных зачатков от роста влажности

почвы, но до определенных пределов — при влажности почвы >30% их количество снижается. Полученные нами отрицательные коэффициенты корреляции числа КОЕ микромицетов с влажностью почвы при непосредственном внесении азотных удобрений и положительные при последствии длительного применения удобрений (табл. 2) подтвердили данное положение. Удобренная почва лучше сохраняла влагу, однако в годы с повышенным количеством осадков это приводило к переувлажнению. Наиболее благоприятные условия для развития почвенных грибов отмечены при влажности почвы в пределах 22–24%, что отражалось на их максимальной средней численности в данном диапазоне увлажнения — 84 тыс. КОЕ/г, тогда как в остальных интервалах влажности средняя численность КОЕ была существенно меньше — 33.4–58.5 тыс. КОЕ/г почвы (рис. 2).

Корреляционный анализ при прямом действии и последствии удобрений выявил наиболее сильную отрицательную взаимосвязь численности почвенных грибов с содержанием минерального азота в почве, особенно при внесении азотных удобрений (табл. 2). Полученные данные согласовались с данными работы [27], в которой показано, что при локальном внесении азотных удобрений комплекс почвенных грибов находился в репрессии, повышенное количество минерального азота в почве угнетало развитие микромицетов.

Анализ накопленного фактического материала о количестве микроскопических грибов в длительном стационарном опыте позволил установить оптимальное содержание макроэлементов,

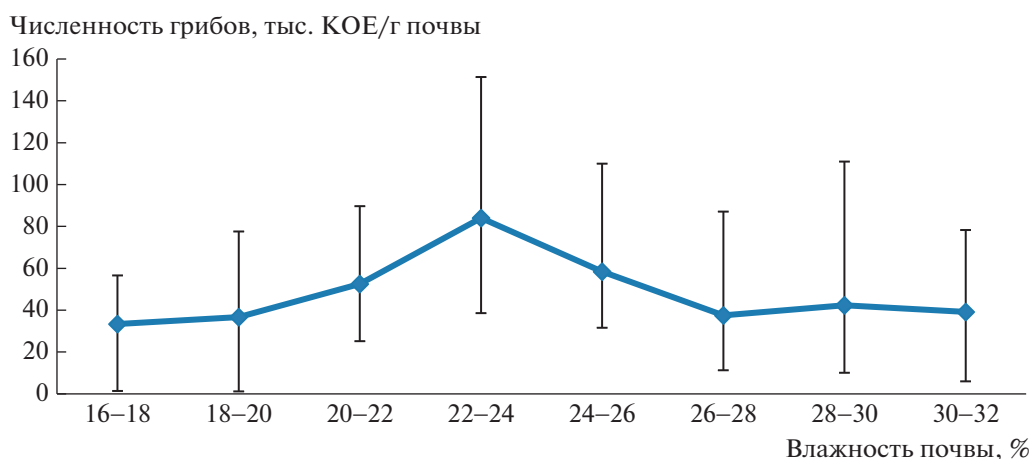


Рис. 2. Средняя численность микромицетов в зависимости от влажности почвы за все исследуемые годы.

способствующих активному развитию микромицетного комплекса в луговой черноземовидной почве (табл. 3). Наибольшая численность грибных зачатков отмечена при содержании в почве подвижных форм фосфора в пределах 50–65 и калия в пределах 195–210 мг/кг, тогда как минерального азота достаточно ≤ 10 мг/кг почвы, т.к. увеличение содержания азота приводило к снижению численности КОЕ микромицетов, что подтверждено и выявленной корреляционной зависимостью.

Таким образом, в луговой черноземовидной почве внесение азотных удобрений (N30) под пшеницу на фоне многолетнего применения минеральных и органо-минеральных удобрений вызвало увеличение численности КОЕ почвенных грибов относительно контрольного варианта (без удобрений) в среднем на 30–68%, тогда как при последствии многолетнего применения минеральных и органо-минеральных удобрений наблюдали менее значимое увеличение числа грибных зачатков (на 23–29%). Отмеченные в различных фазах развития пшеницы флуктуации численности микромицетов были связаны с резкими вариациями влажности почвы. Оптимальное содержание макроэлементов для активного увеличения пула микроскопических грибов в луговой черноземовидной почве составляло: фосфора – 50–65, калия – 195–210, азота – ≤ 10 мг/кг при оптимальной влажности почвы 22–24%.

Таксономический состав микофлоры. В качестве оценки состояния почв при длительном применении удобрений, помимо количественного учета, очень важно иметь представление о разнообразии микромицетов. Биоиндикационным показателем при антропогенном воздействии на почву может служить таксономический состав почвен-

ной микофлоры. Особенно важны сведения о видовом составе микромицетов, которые позволяют оценить фитосанитарное состояние почв, что особенно актуально для агроценозов.

Из луговой черноземовидной почвы опытных агроценозов с длительным применением удобрений было выделено 26 видов микроскопических грибов из 17 родов, без учета стерильного мицелия. Большинство (92%) выделенных видов – это анаморфные грибы из 5 порядков отдела Ascomycota: *Capnodiales*, *Eurotiales*, *Helotiales*, *Pleosporales* и самого многовидового *Hypocreales*. Отдел Zygomycota представлен 2-мя видами только одного порядка Mucorales, что составляло всего 8% от общего числа выделенных видов.

Таблица 3. Численность микроскопических грибов в зависимости от интервалов содержания макроэлементов в почве (на основании анализа 64 почвенных образцов)

Минеральный азот (N-NH ₄ + N-NO ₃), мг/кг почвы				
≤ 10	10–15	15–20	20–25	>25
тыс. КОЕ/г				
58.9	46.3	38.8	44.3	17.7
Подвижный фосфор, мг/кг почвы				
≤ 35	35–50	50–65	65–80	>80
тыс. КОЕ/г				
42.5	49.7	50.2	33.5	48.1
Подвижный калий, мг/кг почвы				
≤ 165	165–180	180–195	195–210	>210
тыс. КОЕ/г				
46.9	39.3	47.2	53.3	40.6

Самый многовидовой род *Penicillium* представлен 5-ю видами (табл. 4). Грибы этого рода обычно наиболее широко представлены в почвах и значительно преобладают в структуре микоценозов. Представители рода *Penicillium* встречались в каждом опытном варианте, наиболее обильно были представлены типичные *P. canescens* и *P. ochrochloron*. В вариантах с последствием удобрений частота встречаемости и обилие грибов этого рода значительно сократились. При антропогенных воздействиях и в отсутствие грибов-супрессоров среди представителей рода *Penicillium* могут встречаться виды-токсикообразователи, которые в качестве факультативных паразитов способны угнетать культурные растения. Среди выделенных на исследованных участках агроценоза видов р. *Penicillium* активные токсикообразователи не отмечены.

Второе место по количеству выделенных видов принадлежало грибам р. *Fusarium*, род насчитывал 4 вида. Самые распространенные — это *F. avenaceum* и *F. aquaeductuum*. Последний, согласно современной классификации (<http://www.species-fungorum.org>), переименован и относится к роду *Fusicolla*. Именно грибы из рода *Fusarium* представляют собой наиболее экономически значимую и широко распространенную группу фитопатогенных микромицетов, встречающихся в посевах зерновых культур. Все выделенные виды микромицетов р. *Fusarium* являются патогенами и могут вызывать фузариоз колоса или фузариозные корневые гнили [28, 29].

При длительном применении азотных удобрений по сравнению с контролем увеличилась частота встречаемости фитопатогенных *F. avenaceum* и *F. aquaeductuum*. При органо-минеральной системе удобрений грибы р. *Fusarium* встречались редко или случайно, но в этих же вариантах отмечено появление *F. graminearum*, который считается одним из наиболее вредоносных по отношению к пшенице. На фоне минеральной (NP) системы удобрения фитопатогенные грибы р. *Fusarium* тоже выпадали, что свидетельствовало о фитосанитарной роли комплексных (азотно-фосфорной и органо-минеральной) систем удобрения, способствующих уменьшению фитопатогенного пула грибов.

Род *Trichoderma* был представлен 3-мя видами: *Tr. koningii* встречалась повсеместно, *Tr. polysporum* отдавал предпочтение более удобренной почве, *Tr. sp.* — аллохтонный вид, привнесенный с навозом. Грибы этого рода считаются антагонистами фитопатогенной микофлоры, способными подавлять их развитие за счет продуцирования широкого спектра биохимически активных ве-

ществ [30]. Традиционно степень супрессивности почвы определяется наличием в ней грибов именно рода *Trichoderma*, поэтому представленное разнообразие грибов этого рода в исследованной почве агроценоза обуславливало ее супрессирующую активность.

Среди одновидовых родов грибы р. *Aspergillus* являются важным компонентом сельскохозяйственных почв, т.к. большинство представителей этого рода являются токсикообразующими. Выделяемые ими метаболиты зачастую оказывают ингибирующее воздействие на растения. В исследованных агроценозах представители этого рода встречались редко, преимущественно в контрольных вариантах и на фоне применения органо-минеральных (NP + навоз) удобрений. Низкая распространенность в пахотных почвах грибов р. *Aspergillus* обуславливала более благоприятное фитосанитарное состояние агроценозов.

Разнообразные мукоровые грибы обычно в почвах представлены достаточно широко, но в пахотных почвах, по мере усиления антропогенного воздействия их доля значительно снижается [31]. Из луговой черноземовидной почвы были выделены 2 вида мукоровых грибов — *Mucor plumbeus* и *Rhizopus stolonifera*, встречаемость которых в большей степени зависела от внесения удобрений в год исследования, чем от их последнего действия. *M. plumbeus* отмечен как редкий вид на фоне применения органо-минеральных удобрений, а частота встречаемости и обильность *R. stolonifer* увеличивались при использовании азотных и азотно-фосфорных удобрений.

При определенных условиях некоторые почвенные микромицеты способны переходить к факультативному паразитированию [32]. В исследованных агроценозах в составе микромицетных комплексов отмечены такие виды, которые считаются потенциальными возбудителями болезней растений. Обладая широкой филогенетической специализацией и способностью сохранения своей жизнеспособности при длительном нахождении в почве, они могут стать причиной различного рода заболеваний культурных растений. Состав консорциума патогенов в исследованных агроценозах дополняли такие факультативные паразиты как *Cladosporium cladosporioides*, *Cosmospora butyric* (ранее *Acremonium butyri* (J.F.H. Beyma) W. Gams), *Paramyrothecium roridum*, *Rhizopus stolonifer* и *Sarocladium strictum* (ранее *Acremonium strictum* W. Gams). Наряду с фитопатогенными в почве присутствовали также и грибы-супрессоры, способные снижать вредоносность фитопатогенных грибов. Помимо вышеупомянутой *Trichoderma* spp., к ним можно

Таблица 4. Видовое разнообразие и пространственная частота встречаемости микромицетов в луговой черноземовидной почве под пшеницей в агроценозах длительного стационарного опыта

Вид микромицета	Пространственная частота встречаемости							
	3-я культура севооборота				5-я культура севооборота			
	Контроль	N + N30	NP + N30	NP + навоз + N30	Контроль	N	NP	NP + навоз
<i>Akanthomyces lecanii</i> (Zimm.) Spatafora, Kepler et B. Shrestha	–	P	–	–	–	–	–	–
<i>Aspergillus ustus</i> (Bainier) Thom et Church	P	–	–	–	P	–	–	P
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	Д	Ч	Ч	P	Ч	Ч	Ч	P
<i>Clonostachys rosea</i> (Link) Schroers, Samuels, Seifert et W. Gams	–	–	–	P	–	–	–	–
<i>Cosmospora butyri</i> (J.F.H. Beyma) Gräfenhan, Seifert et Schoers	–	–	–	Ч	–	–	P	P
<i>Fusarium avenaceum</i> (Fr.) Sacc.	P	Ч	–	–	P	Ч	–	–
<i>F. graminearum</i> Schwabe	–	–	–	P	–	–	–	P
<i>F. sp.</i>	–	–	–	C	–	–	–	–
<i>Fusicolla aquaeductuum</i> (Radik. et Rabenh.) Gräfenhan, Seifert et Schoers	P	Ч	–	–	P	Ч	C	P
<i>Mucor plumbeus</i> Bonord.	–	–	–	P	–	–	–	–
<i>Oidiodendron griseum</i> Robak	–	P	Ч	–	Ч	–	Ч	–
<i>Paramyrothecium roridum</i> (Tode) L. Lombard et Crous	P	–	–	Ч	–	–	–	P
<i>Penicillium canescens</i> Sopp	Ч	P	Ч	P	Ч	–	Ч	–
<i>P. citrinum</i> Thom	Ч	–	–	–	–	–	–	–
<i>P. ochrochloron</i> Biourge	P	P	Ч	P	P	–	–	Ч
<i>P. restrictum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott	–	–	–	P	–	–	–	–
<i>P. sp.</i>	–	–	C	P	–	–	–	–
<i>Purpureocillium lilacinum</i> Luangsa-ard, Houbaken, Hywel-Jones et Samson	Ч	P	–	Ч	Ч	P	P	Ч
<i>Rhizopus stolonifera</i> (Ehrenb.) Vuill.	–	Ч	Ч	–	–	–	P	P
<i>Sarocladium strictum</i> (W. Gams) Summerb.	–	–	–	P	–	Ч	–	–
<i>Talaromyces funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	Ч	Ч	P	P	Д	Ч	P	P
<i>Torula sp.</i>	P	–	–	P	–	–	–	Ч
<i>Trichoderma koningii</i> Oudem.	Д	P	Ч	P	Ч	Ч	–	Ч
<i>Tr. polysporum</i> (Link) Rifai	–	Ч	P	P	P	–	–	–
<i>Tr. sp.</i>	–	–	–	C	–	–	–	C
Общее количество выделенных видов	12	12	9	18	11	7	8	13
Индекс сходства Серенсена между вариантами	Контроль – Контроль 0.8		N + N30 – N 0.5		NP + N30 – NP 0.6		NP + навоз + N30 – NP + навоз 0.6	

Примечание. Прочерк – не выделен, C – случайные, P – редкие, Ч – частые, Д – доминирующие виды.

отнести *Akanthomyces lecanii* (ранее *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) Zare et W. Gams), *Clonostachys rosea* (ранее *Gliocladium roseum* Bainier), многие виды *Mucor* и *Penicillium*.

В сельскохозяйственных почвах обычно очень часто встречаются грибы рода *Alternaria*, которые считаются одними из главных в спектре фитопатогенов и вызывают альтернариоз зерновых культур [33]. В структуре патокомплекса исследованных почв грибы этого рода не обнаружены. Но при фитопатологическом исследовании фрагментов вегетативных органов пшеницы, параллельно отобранных в фазе кушения, ассоциированные с растениями пшеницы изоляты в большинстве своем были представлены видами из рр. *Fusarium* и *Alternaria*.

К типичным представителям в исследованных агроценозах также можно отнести *Cladosporium cladosporioides*, *Purpureocillium lilacinum* (ранее *Paecilomyces lilacinus* (Thom) Samson) и *Talaromyces funiculosus* (ранее *Penicillium funiculosum* Thom). *P. lilacinum* чаще встречались в почвах контрольных участков и агроценозах с использованием органо-минеральных удобрений. *C. cladosporioides* был менее приурочен к вариантам, где применяли органо-минеральные удобрения, он встречался редко, возможно, сказалась конкуренция с привнесенными нетипичными видами. *T. funiculosus* — типичный представитель для почв дальневосточного региона [34], предпочтительнее развивался в почве контрольных участков и участков с применением азотных удобрений, в других вариантах был отмечен как редкий вид.

Видовое разнообразие оценивали по количеству выделенных видов в каждом варианте. Максимальное количество видов микроскопических грибов выделено в вариантах с применением органо-минеральных удобрений — 18 видов из 12 родов (вариант NP + навоз + N30) и 13 видов из 11 родов (вариант NP + навоз). Увеличение количества видов происходило при добавлении навоза, когда были привнесены аллохтонные виды — *Clonostachys rosea*, *F. sp.*, *Mucor plumbeus*, *Penicillium restrictum*, *Trichoderma sp.*

В почве контрольных вариантов количество выделенных видов оказалось несколько меньше: 12 видов из 10-ти родов (3-я пшеница) и 11 видов из 9-ти родов (5-я пшеница), так же как и в почве участков с длительным применением азотных и азотно-фосфорных удобрений. Самое минимальное количество выделенных видов отмечено в почве участков при последствии азотных и азотно-фосфорных удобрений. В целом в почве вариантов без внесения “свежих” удобрений ви-

довое разнообразие было меньше, чем в вариантах с непосредственным внесением удобрений. Внесение минеральных удобрений способствовало увеличению видового разнообразия в агроценозах.

Для сравнения степени таксономического сходства микромицетных сообществ в исследованных биоценозах рассчитывали индекс сходства Серенсена. Самое высокое сходство грибных сообществ выявлено между сообществами контрольных вариантов, индекс Серенсена составлял 0.8 (табл. 4), что свидетельствовало об однородности видовой структуры микромицетов в почве агроценозов без применения удобрений. Как внесение минеральных удобрений (N30) непосредственно в год отбора образцов, так и последствие их многолетнего применения (особенно органо-минеральных) оказывали положительное влияние на частоту встречаемости и видовое разнообразие микромицетов в почве агроценозов, о чем свидетельствовали средние величины индексов сходства между вариантами — 0.5–0.6.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, внесение азотных удобрений (N30) в луговую черноземовидную почву под пшеницу в севообороте на фоне многолетнего применения минеральных и органо-минеральных удобрений вызывало увеличение численности КОЕ почвенных грибов относительно контрольного варианта (без удобрений) в среднем на 30–68%, тогда как при последствии многолетнего применения удобрений наблюдали менее значимое увеличение числа грибных зачатков (на 23–29%). Выявленные в различных фазах развития пшеницы флуктуации численности микромицетов были связаны с резкими вариациями влажности почвы. Оптимальное содержание макроэлементов для активного увеличения пула микроскопических грибов в луговой черноземовидной почве составляло: фосфора — 50–65, калия — 195–210, азота — ≤10 мг/кг при оптимальной влажности почвы в пределах 22–24%. Последствие многолетнего применения удобрений, особенно органо-минеральных, как и внесение N30 оказывали положительное влияние на видовое обилие, частоту встречаемости и динамику численности грибных зачатков в почве.

Негативных перестроек микромицетных комплексов в результате длительного применения минеральных удобрений в агроценозах луговых черноземовидных почв не обнаружено — внесение азотно-фосфорных удобрений способствова-

ло достоверному снижению пула фитопатогенных грибов.

Выявленное высокое сходство грибных сообществ между сообществами контрольных вариантов (индекс сходства Серенсена 0.8) свидетельствовало об однородности видовой структуры микромицетов в почве агроценозов без применения удобрений. Увеличение таксономического разнообразия микромицетных сообществ в агроценозах с использованием разных вариантов удобрения (показатели индексов сходства составили 0.5–0.6) свидетельствовало о формировании устойчивых грибных комплексов, поддерживающих агроэкосистемы в состоянии экологического равновесия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
2. Еремин Д.И., Попова О.Н. Агроэкологическая характеристика микромицетов, обитающих в почве // Вестн. ГАУ Северного Зауралья. 2016. № 1 (32). С. 12–18.
3. Черепухина И.В., Безлер Н.В., Громовик А.И. Биологическая активность чернозема выщелоченного при использовании соломы зерновых культур в качестве удобрения // Сб. научн. тр. ГНБС. 2019. Т. 148. С. 117–123.
4. Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1981. 208 с.
5. Degens B.P. Macro-aggregation of soils by biological bonding and binding mechanisms and the factors affecting these: a review // Austral. J. Soil Res. 1997. V. 35 (3). P. 431–460.
6. Стогниенко О.И., Шамин А.А. Влияние агротехники на почвенную и ризосферную биоту и распространенность микозов сахарной свеклы // Защита и карантин раст. 2014. № 8. С. 12–15.
7. Фаизова В.И., Цховребов В.С., Никифорова А.М., Новиков А.А., Марьин А.Н. Влияние сельскохозяйственного использования черноземов Центрального Предкавказья на численность и разнообразие микромицетов // Агрохим. вестн. 2017. № 4. С. 38–42.
8. Широких И.Г., Козлова Л.М., Широких А.А., Попов Ф.А., Товстик Е.В. Влияние способа обработки почвы и биопрепаратов на комплексы микромицетов в ризосфере и ризоплане яровой пшеницы // Почвоведение. 2017. № 7. С. 837–843.
9. Завьялова Н.Е., Широких И.Г., Ямалтдинова В.Р. Микробиологическое состояние дерново-подзолистой почвы Предуралья при длительном применении органических и минеральных удобрений // Теор. и прикл. экол. 2020. № 1. С. 151–159.
10. Егорова Л.Н. Почвенные грибы Дальнего Востока: гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 192 с.
11. Сафонов А.Ф. Длительному полевому опыту ТСХА 90 лет: итоги научных исследований. М.: МСХА, 2002. 262 с.
12. Соколов А.В., Ильковская З.Г., Коновалов А.С. Агрохимические методы исследования почв. М.: Наука, 1975. 656 с.
13. Кураков А.В. Методы выделения и характеристика комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: учеб.-метод. пособ. М.: МАКС Пресс, 2001. 92 с.
14. Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989. 249 с.
15. Raper K.B., Fennel D.I. The genus *Aspergillus*. Baltimore, 1965. 686 p.
16. Кириленко Т.С. Атлас родов почвенных грибов. Киев: Наукова думка, 1977. 126 с.
17. Domsch K.H., Gams W. Compendium of soil fungi. INW-Verlag, 2007. 672 p.
18. Шипилова Н.П., Иващенко В.Г. Систематика и диагностика грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах. СПб., 2008. 84 с.
19. Мирчинк Т.М., Степанова Л.Н., Марфенина О.Е., Озерская С.М. Характеристика типа комплексов грибов микромицетов некоторых почв Советского Союза // Вестн. МГУ. Сер. Почвоведение. 1981. № 1. С. 35–39.
20. Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Звягинцева Д.Г. М.: Изд-во МГУ, 1991. 303 с.
21. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
22. Банецкая Е.В. Влияние длительного применения удобрений на агрохимические свойства и микробценоз луговой черноземовидной почвы: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2022. 177 с.
23. Рахно П.Х. Сезонная количественная динамика почвенных бактерий. Таллин, 1964. 235 с.
24. Kjoller A., Struwe S. Microfungi in ecosystems: fungal occurrence and activity in litter and soil // Oikos. 1982. V. 39. P. 389–422.
25. Рахно П., Аксель М., Сирп Л., Рийс Х. Динамика численности почвенных микроорганизмов и соединений азота в почве. Таллин: Изд-во Валгус, 1971. 207 с.
26. Аристовская Т.В. Микробиология процессов почвообразования. М.: Изд-во МГУ, 1972. 234 с.
27. Свистова И.Д., Стахурлова Л.Д., Щербаков А.П. Сукцессия микрофлоры чернозема в очаге локального внесения азотных удобрений // Агрохимия. 2003. № 3. С. 45–51.
28. Буга С.Ф., Артемова О.В., Радына А.А., Илюк А.Г., Бойко А.К. Видовой состав и вредоносность грибов рода *Fusarium*, вызывающих фузариоз колоса озимой пшеницы и ярового ячменя в условиях Беларуси // Микол. и фитопатол. 2005. № 5. С. 73–79.

29. *Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Воробьева И.Г., Селюк М.П.* Фузариозные корневые гнили зерновых культур в Западной Сибири и Зауралье // *Защита и карантин раст.* 2013. № 9. С. 23–26.
30. *Harman G.E., Howell C.R., Viterbo A., Chet I., Lorito M.* *Trichoderma* species, opportunistic, avirulent plant symbionts // *Nat. Rev. Microbiol.* 2004. V. 2. I. 1. P. 43–56.
31. *Classen A.T., Boyle S.I., Haskins K.E.* Community-level physiological profiles of bacteria and fungi // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. V. 44. I. 3. P. 319–328.
32. *Фундаментальная фитопатология* / Под ред. Ю.Т. Дьякова. М.: Красанд, 2012. 512 с.
33. *Зазимко М.И., Монастырский Э.И., Горьковенко В.С.* Патогенный комплекс на озимой пшенице // *Защита и карантин раст.* 2003. № 4. С. 18–21.
34. *Шумилова Л.П., Павлова Л.М.* Видовое разнообразие культивируемых микромицетов в буротаежных почвах северо-востока Амурской области // *Микол. и фитопатол.* 2020. Т. 54. №. 2. С. 124–133.

Effect of Long-Term Use of Fertilizers on Soil-Dwelling Micromycetes of Meadow Chernozem Soil in Wheat Crops

L. P. Shumilova^{a,*} and E. V. Banetskaya^b

^a *Institute of Geology and Nature Management FEB RAS
per. Relochny 1, Amur region, Blagoveshchensk 675000, Russia*

^b *Federal Scientific Center, All-Russian Scientific Research Institute of Soybean
Ignatievskoe shosse 19, Amur region, Blagoveshchensk 675027, Russia*

^{*}*E-mail: Shumilova.85@mail.ru*

The effect of long-term systematic application of fertilizers on the mycobiota of meadow chernozem soil in a stationary field experiment (Amur region) was studied for the first time. Information about cultivated soil microscopic fungi is given, an annotated list including 26 species is compiled. It was revealed that the application of nitrogen fertilizers (N30) for wheat against the background of long-term use of fertilizers caused an increase in the total number of soil fungi relative to the control variant by an average of 30–68%, whereas with their aftereffect, a less significant increase in the number of mushroom germs was observed (23–29%). The intervals of the optimal content of macronutrients for the active increase of the pool of microscopic fungi in meadow chernozem soil were determined: phosphorus – 50–65, potassium – 195–210, nitrogen – ≥ 10 mg/kg with optimal soil moisture of 22–24%. The aftereffect of long-term application of fertilizers, especially organo-mineral fertilizers, as well as the application of mineral fertilizers (N30) directly in the year of the study had a positive effect on species diversity, frequency of occurrence and dynamics of the number of fungal germs in the soil. Negative rearrangements of micromycete complexes as a result of prolonged use of mineral fertilizers in the agrocenoses of meadow chernozem soils were not detected, the introduction of nitrogen-phosphorus fertilizers contributed to a significant decrease in the pool of phytopathogenic fungi.

Keywords: microscopic fungi, meadow chernozem-like soil, long-term use of fertilizers, pathogenic mycoflora, wheat.