

УДК 631.461

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В МЕРЗЛЫХ ТОРФЯНЫХ ПОЧВАХ БУГРИСТЫХ БОЛОТ ЛЕСОТУНДРЫ

© 2018 Е.М. Лаптева¹, Ю.А. Виноградова¹, М.В. Горленко²

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва

Статья поступила в редакцию 09.10.2018

С использованием метода мультисубстратного тестирования изучено функциональное разнообразие микробных сообществ торфяной залежи плоскобугристых болот лесотундры. Охарактеризована специфика внутрипрофильного изменения метаболической активности прокариотных сообществ в торфяных мерзлотно-талых почвах. Установлена разница в количестве ассимилируемых источников углерода, интенсивности их потребления, метаболической работе микробных ассоциаций, представленных в сезонно-талых слоях (СТС), многолетнемерзлой толще (ММП) торфа, а также на контакте верхней границы мерзлоты. Показано, что максимальным функциональным разнообразием (индекс Шеннона $H=4,63$) и наибольшей величиной метаболической активности (удельная метаболическая работа $W=2472$) отличаются наиболее прогреваемые в летний период верхние слои СТС торфяной залежи (глубина 0–4 см), представленные остатками дикрановых мхов, лишайников рр. *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*, фрагментами листовых пластинок, побегов и корней кустарничков *Betula nana* L., *Ledum decumbens* L., *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. Ниже (на глубине 4–10 см), несмотря на близкий к поверхностному слою торфа уровень концентрации в почве жизнеспособных (с ненарушенной мембраной) бактериальных клеток (соответственно $1,04 \pm 0,13$ и $1,67 \pm 0,20$ млрд кл. $г^{-1}$ а.с.п.), наблюдается снижение функционального разнообразия бактериальных сообществ ($H=3,33$) и практически в 7 раз – их метаболической активности ($W=727$). Минимальными показателями содержания жизнеспособных клеток прокариот ($0,56 \pm 0,19$ млрд кл. $г^{-1}$ а.с.п.), их функционального разнообразия ($H=2,41$) и удельной метаболической работы ($W=363$) характеризуется надмерзлотный слой торфа (глубина 47–55 см), представленный слабо разложенными остатками сфагновых мхов, отличающихся избыточным содержанием влаги ($360 \pm 18\%$) и максимальной величиной актуальной кислотности ($pH_{водн.} = 3,85 \pm 0,10$). Слои ММП (глубина 55–115 см), несмотря на наличие льдистой мерзлоты, характеризуются высоким содержанием бактерий с ненарушенной клеточной мембраной ($1,48$ – $1,82$ млрд кл. $г^{-1}$ а.с.п.), что сопоставимо с таковым в верхних слоях СТС. Природная криоконсервация и сохранение жизнеспособных клеток прокариот в ММП обуславливают высокое функциональное разнообразие микробных сообществ (индекс Шеннона $4,37$ – $4,51$) и проявление ими значительного уровня метаболической активности ($W=1556$ – 2108) при размораживании. Микробные сообщества СТС и ММП существенно различаются не только по количеству, но и по качественному составу потребляемых источников органического углерода. Наиболее резко меняется, по сравнению с верхними слоями СТС и ММП, соотношение ассимилируемых бактериями углеводов, спиртов и аминокислот в надмерзлотных слоях торфа. Их микробные сообщества, а также бактериальные комплексы образцов торфа с глубины 4–10 см относятся, по результатам расчета показателя стабильности сообщества, к наиболее дестабилизированным системам ($d > 1$). Бактериальные сообщества, функционирующие в торфяной залежи на глубине 0–4 и 55–115 см, отличаются, благодаря своему функциональному разнообразию, большей стабильностью и устойчивостью к возникновению кризисных ситуаций ($d = 0,05$ – $0,23$).

Ключевые слова: бугристые болота, мерзлота, торфяные почвы, микробное сообщество, функциональное разнообразие, мультисубстратное тестирование.

Работа выполнена при финансовой поддержке темы госзадания Института биологии Коми научного центра УрО РАН «Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского Северо-Востока России» (№ АААА-А17-117122290011-5) и проекта Комплексной программы УрО РАН № 18-9-4-40 «Микробные сообщества криогенных почв как основа стабильного функционирования наземных экосистем Арктики и Субарктики в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия» (АААА-А17-117122190039-0).

Лаптева Елена Морисовна, кандидат биологических наук, доцент, зав. отделом почвоведения. E-mail: lapteva@ib.komisc.ru

Виноградова Юлия Алексеевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела почвоведения. E-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

Горленко Михаил Владимирович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник кафедры биологии почв факультета почвоведения. E-mail: gorlenko@nm.ru

Изучение функциональных характеристик микробных сообществ и их структуры в настоящее время представляет особый интерес для оценки экологического состояния наземных и водных экосистем [1, 2, 3, 4]. Основными объектами, которые активно используют в качестве тест-систем при исследовании природных экосистем, являются бактерии, микроскопические грибы, актиномицеты, водоросли [5, 6, 7]. К одним из современных методов, позволяю-

ших охарактеризовать и провести сравнительный анализ функционального (трофического) разнообразия, функционального потенциала и метаболической активности гетеротрофного микробного сообщества, следует отнести метод мультисубстратного тестирования (МСТ) [8]. Изначально этот метод был предложен для идентификации патогенных микроорганизмов [9], но в настоящее время он широко применяется в области экотоксикологии, агрономии, мониторинга естественных [10, 11, 4] и антропогенно нарушенных почв [12, 13] для изучения микробных сообществ и оценки их изменения под влиянием как природных, так и техногенных факторов. Этот метод может быть весьма перспективным при исследовании и характеристике особенностей функционирования микроорганизмов в мерзлотных почвах для выявления долгосрочных (длительных) климатических изменений и антропогенных воздействий на компоненты арктических экосистем [14].

Цель работы: оценить функциональное разнообразие бактериальных сообществ в сезонно-талых и многолетнемерзлых слоях торфяных почв плоскобугристых торфяников лесотундры.

ОБЪЕКТ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в бассейне нижнего течения р. Печоры, на территории Ненецкого автономного округа. В ботанико-географическом отношении район исследования относится к зоне лесотундры с массивно-островным распространением многолетнемерзлых пород (ММП). Здесь на плоских надпойменных террасах в долине р. Печора и на слабо дренированных водоразделах распространены бугристо-мочажинные, бугристо-грядово-мочажинные и грядово-мочажинные болота с присутствием ММП в торфяной залежи. Один из таких плоскобугристо-мочажинных комплексов, расположенный в пределах правобережной надпойменной террасы р. Печора (67°39' с.ш.; 53°23' в.д.), в 15 км к востоку от г. Нарьян-Мара (рис. 1), по-

служил объектом наших исследований. Детальная характеристика климатических и почвенно-растительных условий района исследования дана в работе [15].

В рассматриваемом регионе верхняя граница мерзлоты в пределах бугристо-мочажинных комплексов залегает в торфяных буграх на глубине 30-60 см, в мочажинах (топях) – на глубине 140 см и ниже. В период проведения наших исследований (август 2015 г.) глубина сезонной оттайки торфа на буграх составила 50-55 см. Отбор образцов из сезонно-талого слоя (СТС) и верхней части мерзлых отложений осуществляли из опорного разреза, который заглубляли до 115 см методом ручной выемки мерзлой толщи торфа. Образцы торфа для микробиологических исследований отбирали послойно с учетом изменения в профиле торфяной залежи ботанического состава торфа, степени его разложивности и с соблюдением условий, препятствующих биологической контаминации. Образцы торфа до начала микробиологических исследований хранили при температуре -18 ... 20 °С.

Физико-химические исследования образцов торфа выполняли общепринятыми в почвоведении методами [16]. Влажность образцов торфа из СТС и ММП определяли гравиметрическим методом; зольность – прокаливанием при температуре 800 °С; содержание органического углерода (Собщ.) и азота (Nобщ.) – на элементном анализаторе EA-1110 (Carlo Erba, Италия) в ЦКП «Хроматография» Института биологии Коми НЦ УрО РАН; pH водной вытяжки – потенциометрически при соотношении «почва : раствор» 1 : 25. Углерод (ТС) и азот (ТN) в водных вытяжках определяли на анализаторе ТОС-VCPN (Япония, Shimadzu) с модулем TNM-1. Органический углерод водорастворимых соединений (ТОС) – рассчитывали по разнице общего (ТС) и неорганического (IC) углерода. Полученные результаты пересчитывали на навеску почв.

Содержание потенциально жизнеспособных клеток бактерий определяли методом люминесцентной микроскопии [17] с использо-

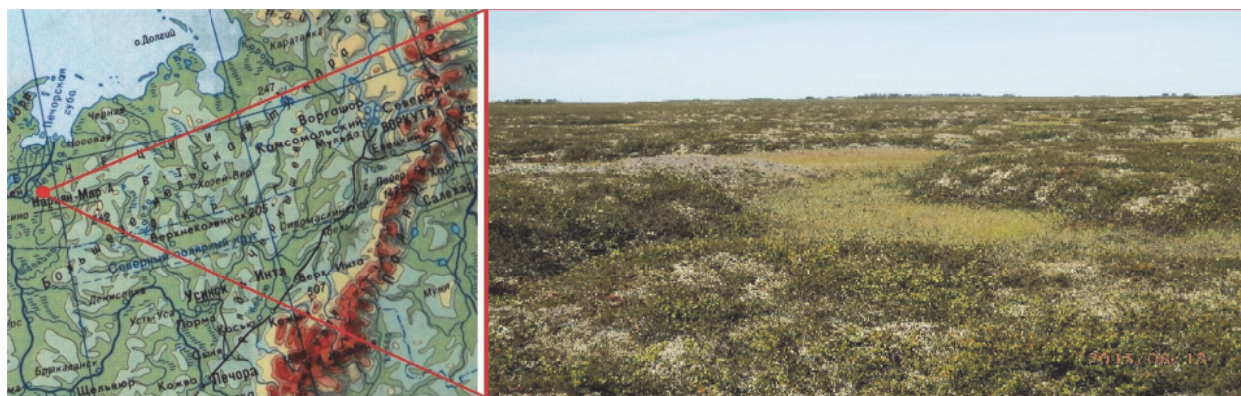


Рис. 1. Месторасположение и ландшафт участка проведения исследований

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ванием флуоресцентного двухкомпонентного красителя L 7012 [18]. Оценку функционального состояния микробных сообществ проводили с использованием метода МСТ [19]. При проведении анализа оценивали спектры потребления субстратов (СПС) микробными сообществами. В работе использовали стандартные 96-луночные планшеты с 47 источниками органического углерода (сахара, спирты, соли органических кислот, аминокислоты, амины, амиды, нуклеозиды). Планшеты инкубировали в термостате в течение 5 суток при температуре 28 °С до появления визуально регистрируемой окраски ячеек. Изменение окраски субстратов вызвано развитием микроорганизмов, способных потреблять тест-субстрат, содержащийся в ячейке планшета, и восстанавливать бесцветный трифенил-тетразолий в бордово-красный формазан. После окончания инкубации осуществляли фотометрическое считывание оптической плотности ячеек при длине волны 510 нм на фотометре «Униплан». На основании совокупности полученных данных рассчитывали коэффициенты биоразнообразия (индекс Шеннона, индекс выравненности Пиелу), параметр рангового распределения потребления субстратов (d), а также удельную метаболическую работу (W) [20]. Параметр рангового распределения потребления субстратов d позволяет оценить благополучие и стабильность микробных сообществ [8]. В благополучных системах, имеющих максимальный запас прочности, величина d принимает значения 0,01-0,1, в устойчивых стабильных – 0,1-0,4. В системах с истощенными ресурсами или в системах, находящихся под обратимым воздействием какого-либо нарушающего фактора, параметр d характеризуется величинами 0,4-0,8, в кризисных дестабилизированных системах – 0,8-1,0, в необратимо нарушенных системах, потерявших исходную функциональную целостность, величина $d > 1$.

Для сравнения спектров потребляемых субстратов применяли кластерный анализ (кластеризация – по Варду, мера расстояния – Манхэттенское расстояние) [21].

Для оценки функционального разнообразия микробных сообществ и влияния многолетней мерзлоты на их метаболическую активность в торфяных почвах плоскобугристых болот лесотундры использовали образцы торфа из различных слоев СТС и ММП торфяного бугра. В данной работе представлены данные исследования 5 образцов торфа, наиболее контрастных по условиям залегания в торфяной залежи. Образцы Т1 и Т2 (глубина 0-4 и 4-10 см) характеризуют верхние слои СТС. Торф темно-коричневый, переплетен корнями кустарничков *Betula nana* L., *Ledum decumbens* L., *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L., представлен в основном среднеразложенными остатками дикрановых мхов, листовых пластинок и фрагментов отпада ветвей и корней кустарничков, а также продуктами разложения талломов лишайников из рр. *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria*, входящих в состав растительных сообществ торфяных бугров. Образец Т5 (глубина 47-55 см) соответствует границе сезонного оттаивания торфяной залежи. Торф надмерзлотного слоя Т5 мокрый, желтовато-бурого цвета, с включением слабо разложившихся остатков сфагновых мхов. Нижележащие слои Т6[^] (55-70 см) и Т7[^] (95-115 см) находятся в мерзлом состоянии, мерзлота льдистая. По ботаническому составу образцы торфа Т6[^] и Т7[^], близки к слою Т5, но образец, отобранный с глубины 95-115 см, отличается возрастанием степени разложения торфа и его льдистости. При близких значениях зольности образцов торфа из слоев Т5, Т6[^] и Т7[^], надмерзлотный слой характеризуется наиболее кислой реакцией среды (табл. 1). Величина актуальной кислотности здесь 3,85±0,10 ед. рН, что может быть обусловлено преимущественно сфагновым составом растительных остатков в этой части торфяной залежи. Высокие значения зольности поверхностных слоев торфа, особенно, верхнего слоя Т1, и более низкие показатели в них содержания Собщ. и Нобщ. (табл. 1) связаны со спецификой месторасположения рас-

Таблица 1. Изменение физико-химических показателей в профиле мерзлотной торфяной почвы плоскобугристого болота лесотундры

Горизонт	Глубина, см	Влажность	Зольность	рН	Собщ.	Нобщ.	ТОС	ТН
		%			%			
Т1	0-4	127±9	26,5±1,3	4,08±0,10	28,8±0,9	0,88±0,16	5663	143
Т2	4-10	237±14	14,5±0,7	4,02±0,10	42,3±1,4	1,63±0,29	2097	77
Т5	47-55	360±18	8,4±0,6	3,85±0,10	43,7±1,4	1,28±0,23	1805	30
Т6 [⊥]	55-70	698±35	8,9±0,7	4,29±0,10	43,7±1,4	1,32±0,24	2317	87
Т7 [⊥]	95-115	891±45	7,2±0,5	4,45±0,10	42,0±1,3	1,04±0,19	3182	121

Примечание. Знаком «[^]» отмечены образцы торфа, находящиеся в мерзлом состоянии; ТОС – содержание углерода водорастворимых органических соединений; ТН – содержание азота водорастворимых органических соединений

триваемого объекта и аэротехногенным поступлением минеральных частиц на поверхность болотного массива при эксплуатации близлежащих автодорог с грунтовым покрытием [17].

При анализе физико-химических свойств рассматриваемых слоев торфяной залежи наиболее четко различия между ними проявились при оценке абсолютного и относительного содержания углерода (ТОС) и азота (ТН) водорастворимых органических соединений. Минимальные концентрации ТОС и ТН (табл. 1), а также наиболее низкие значения их доли от Собщ. и Nобщ. соответственно (рис. 2А), отмечены в надмерзлотном слое торфа Т5. Наряду с повышенным уровнем увлажнения (верхняя граница мерзлоты является водоупором в профиле торфяной залежи бугра), околонулевыми температурами торфа на границе мерзлоты в летний период [22] и бактерицидным действием сфагнолов [23], низкая обеспеченность водорастворимыми и легкодоступными органическими соединениями может определять невысокое содержание здесь потенциально жизнеспособных клеток бактерий – $0,56 \pm 0,19$ млрд кл. $г^{-1}$ а.с.п. (рис. 2В). Для сравнения, в верхних слоях СТС численность прокариот с неповрежденной мембраной варьирует, в зависимости от глубины отбора, от $1,04 \pm 0,13$ до $1,67 \pm 0,20$ млрд кл. $г^{-1}$

а.с.п., в мерзлых слоях торфа – от $1,48 \pm 0,79$ до $1,82 \pm 0,29$ млрд кл. $г^{-1}$ а.с.п.

Микробные сообщества различных слоев торфа значительно отличаются друг от друга по своему функциональному (трофическому) разнообразию и метаболическому потенциалу (табл. 2). Верхний, наиболее прогреваемый слой торфа Т1 (глубина 0-4 см) характеризуется максимальным количеством потребляемых источников органического углерода (29 из 47 субстратов). Ниже по профилю, несмотря на более высокие значения в слое Т2 (4-10 см) численности жизнеспособных клеток бактерий (рис. 2А), их функциональная активность резко снижена. Это проявилось как в уменьшении общего количества ассимилируемых бактериями источников органического углерода (11 из 47), так и в снижении активности их потребления – показатель удельной метаболической работы W в слое Т2 (4-10 см) в 3,5 раза ниже по сравнению со слоем Т1 (0-4 см).

Микробные сообщества, приуроченные к слою торфа Т5 (47-55 см), расположенному на контакте с верхней границей мерзлоты, ассимилируют наименьшее количество органических субстратов (3 из 47). Низкая численность здесь бактерий (рис. 2В), невысокий уровень их функционального разнообразия (индекс Шеннона 2,41) и активности в процессах утили-

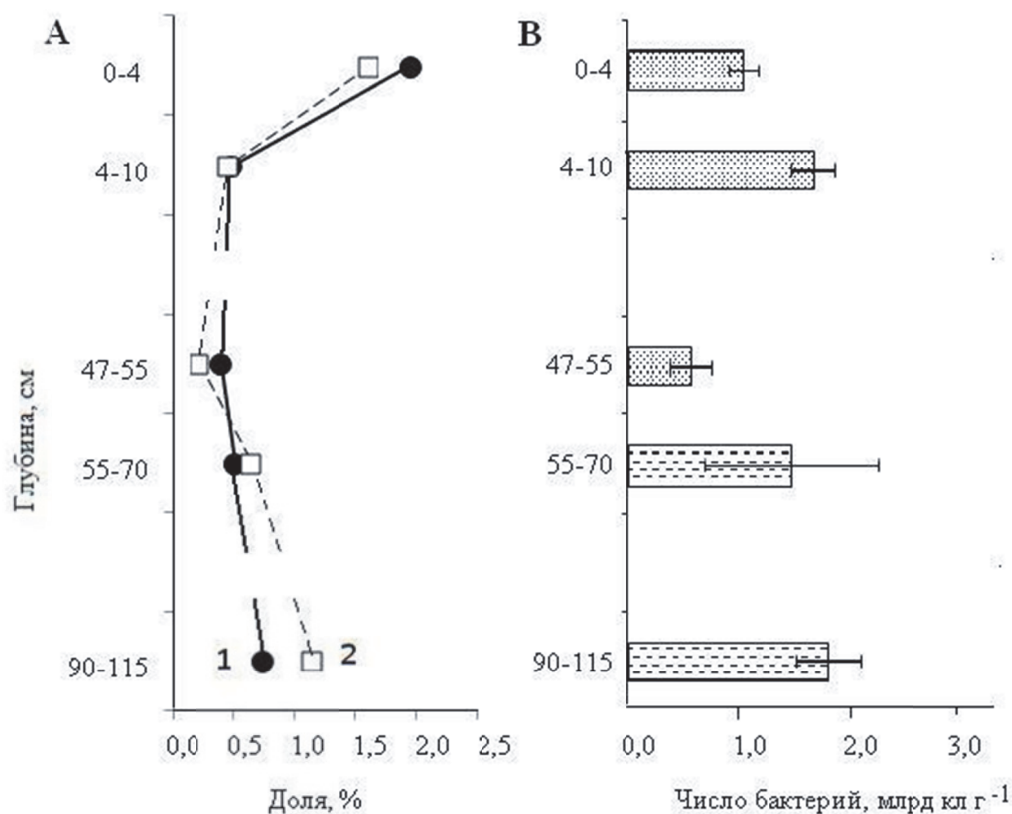


Рис. 2. Относительное содержание (А) углерода (1) и азота (2) водорастворимых органических соединений на различных глубинах торфяной залежи плоскобугристого болота лесотундры и численность в них потенциально живых бактерий (В)

Таблица 2. Параметры биоразнообразия и метаболической активности микробных сообществ торфяной мерзлотной почвы бугристого болота лесотундры (по данным мультисубстратного тестирования)

Горизонт	Глубина, см	Количество потребленных субстратов N	Индекс		Удельная метаболическая работа W	Параметр дестабилизации d
			Шеннона Н	Пиелу Е		
T1	0-4	29	4,63	0,95	2541,7	0,13
T2	4-10	11	3,33	0,96	727,0	1,07
T5	47-55	3	2,41	0,93	363,3	2,96
T6 _⊥	55-70	23	4,37	0,97	1778,1	0,18
T7 _⊥	95-115	25	4,51	0,97	1558,7	0,23

лизации органических соединений (величина удельной метаболической работы W в слое T5 снижена по сравнению с T1 в 7 раз) детерминированы преимущественно олиготрофным характером торфяной залежи (присутствие большого количества остатков сфагновых мхов) в этой части профиля торфяного бугра и складывающимися здесь крайне неблагоприятными экологическими условиями функционирования микробиоты (высокая кислотность, избыточная влажность, температура ниже биологически активной).

Следует отметить, что микробные сообщества мерзлой толщи торфяной залежи близки по функциональному разнообразию и метаболической активности к микробным сообществам верхней части СТС (табл. 2). По всей видимости, естественная, природная криоконсервация клеток прокариот в жизнеспособном состоянии, позволяет сохранять в ММП достаточно высокий уровень их метаболической активности ($W=1556-1778$) и разнообразия в потреблении различных источников углерода (индекс Шеннона 4,37-4,51), которые проявляются при изменении экологических условий (размораживание). Полученные нами результаты по функциональному разнообразию микробных сообществ ММП торфяной залежи полоскобугристого болота лесотундры согласуются с данными литературы. Проведенные ранее исследования [23] показали, что низкие температуры, складывающиеся в глубоких слоях торфяных отложений болотных экосистем, не препятствуют сохранению жизнеспособных компонентов микробных комплексов, которые активизируются и начинают функционировать при наступлении благоприятных условий.

Анализ спектров потребления субстратов микробными сообществами свидетельствует о существенной перестройке их метаболического профиля в пределах деятельного слоя торфяной мерзлотной почвы плоскобугристого болота лесотундры. Наибольшей суммарной

интенсивностью потребления субстратов характеризуются микробные сообщества, сосредоточенные в самой верхней части СТС – в слое T1 (рис. 3). Микроорганизмы, функционирующие в этом слое, ассимилируют практически все группы органических субстратов, использованных нами при проведении МСТ. Разнообразие физиологических (трофических) функций, выполняемых микробными сообществами верхнего слоя торфяной залежи и оцениваемых по активности утилизации ими отдельных органических соединений, в первую очередь обусловлено разнообразием растительного покрова торфяных бугров (мхи, лишайники, сосудистые растения), определяющим широкий спектр поступающих в почву органических веществ и создание природного разнообразия экологических ниш для функционирования почвенных микроорганизмов [14].

Ниже по профилю торфяной залежи, наряду с резким снижением в пределах СТС интенсивности потребления органических субстратов, наблюдается выпадение отдельных групп органических соединений из состава используемых почвенными микроорганизмами источников энергии. В частности, микроорганизмы слоя T2 (4-10 см) не проявили свою активность в утилизации азотсодержащих органических соединений, таких как креатин и мочевины, а список источников органического углерода, утилизируемых микробными сообществами в надмерзлотном слое T5 (47-55 см), ограничен пентозами, полимерными соединениями (крахмал) и низкомолекулярными органическими кислотами (НМОК). Наличие в нижней части СТС ассоциаций микроорганизмов, утилизирующих именно эти вещества, может быть обусловлено повышенным содержанием углеводов в сфагновых торфах [24], их миграционной активностью в профилях почв [25] и аккумуляцией водорастворимых органических веществ в нижних горизонтах криогенных почв [26].

Метаболический профиль микробных сообществ ММП, благодаря консервации здесь

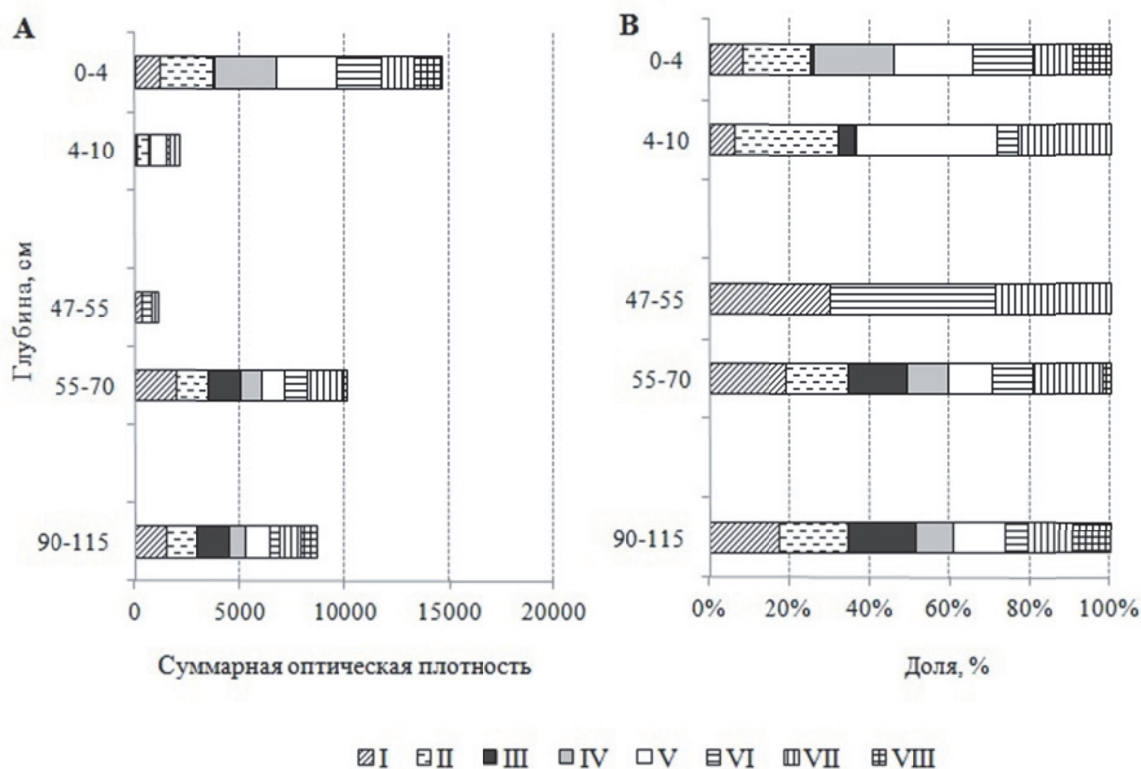


Рис. 3. Абсолютная (А) и относительная (В) интенсивность потребления микробными сообществами различных групп субстратов: I – пентозы; II – гексозы; III – олигосахариды; IV – спирты; V – аминокислоты; VI – низкомолекулярные органические кислоты; VII – полимеры; VIII – азотсодержащие органические соединения

потенциально жизнеспособных клеток, относящихся к различным филумам прокариот [15], близок по количеству используемых групп органических соединений к микробному сообществу, функционирующему в поверхностном слое торфа T1. В отличие от последнего, в мерзлой толще торфа повышается относительный вклад процессов потребления микроорганизмами в качестве источника энергии пентоз и олигосахаридов при уменьшении утилизации спиртов и аминокислот.

Специфичность микробных сообществ, функционирующих в различных слоях СТС и ММП торфяной почвы плоскобугристого болота лесотундры, подтверждается статистической обработкой спектров поглощения органических субстратов с использованием кластерного анализа. Как видно (рис. 4), наиболее близки между собой по качественному составу используемых источников органического углерода и активности их утилизации бактериальные сообщества мерзлых слоев торфа T6[^] (55-70 см) и T7[^] (95-115 см). По этим параметрам к ним приближается микробное сообщество поверхностного слоя торфа T1. Нижележащие слои T2 и T5, несмотря на значимую разницу в них численности потенциально жизнеспособных бактерий (рис. 2B), характеризуются близкой связью по функци-

ональному разнообразию и активности ассимиляции источников энергии.

Одним из наиболее информативных показателей при анализе СПС является параметр d [8, 20]. Согласно полученным нами данным, наиболее функционально разнообразны и, соответственно, стабильны бактериальные сообщества самой верхней части СТС (T1; $d=0,1$), где в почве торфяного бугра максимальна представленность различных источников органического вещества – отмершие части мхов, лишайников, опад и отпад сосудистых растений, корневые выделения, продукты жизнедеятельности почвенных водорослей, беспозвоночных животных, микроскопических и базидиальных грибов. Микробные сообщества ММП также могут быть отнесены, в соответствии с расчетным параметром d , к устойчивой стабильной системе ($d=0,1-0,2$), что обусловлено присутствием здесь значительного количества жизнеспособных клеток бактерий. Крайне неустойчивыми (нестабильными) микробными сообществами в профиле торфяной залежи являются микробные сообщества подповерхностного горизонта T2 торфяной почвы, приуроченного к глубине 4-10 см ($d=1,1$), и надмерзлотного слоя T5 (глубина 47-55 см), расположенного на контакте с верхней границей мерзлоты ($d=2,96$).

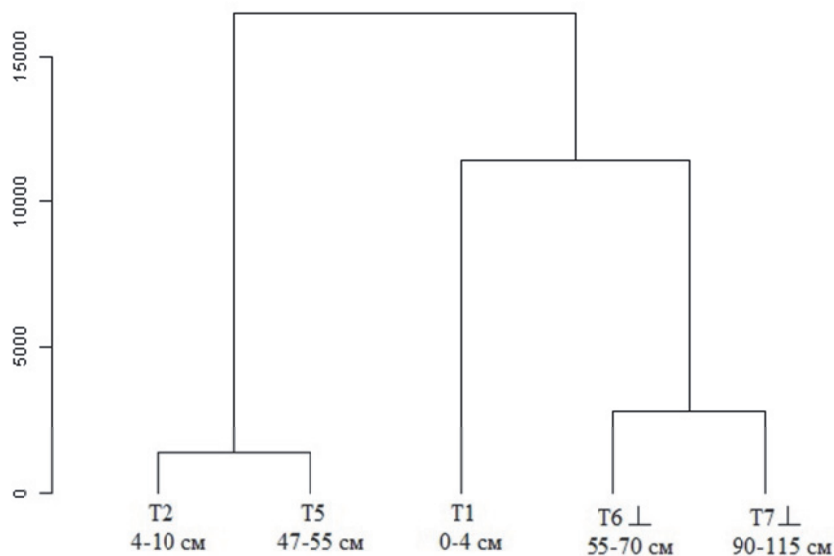


Рис. 4. Дендрограмма сходства в потреблении органических субстратов микробными сообществами, функционирующими в различных слоях почвы торфяного бугра плоскобугристого болота лесотундры (кластеризация – по Варду, мера расстояния – Манхеттенское расстояние)

ВЫВОДЫ

Определены закономерности изменения численности жизнеспособных клеток бактерий и их функционального (трофического) разнообразия в торфяной мерзлотной почве плоскобугристого болота лесотундры. Показано, что микробные сообщества, функционирующие в СТС и ММП торфяной залежи, а также на границе их контакта, различаются по количеству используемых для жизнедеятельности источников энергии (органических субстратов) и активности их потребления.

Экологические условия, складывающиеся в поверхностных слоях почвы торфяного бугра и обусловленные поступлением широкого спектра органических веществ с опадом и отпадом растений, корневыми выделениями, жизнедеятельностью почвенной биоты, определяют высокую активность и значительное функциональное разнообразие представленных здесь микробных сообществ (индекс Шеннона $H=4,63$, удельная метаболическая работа $W=2472$).

В мерзлых слоях торфяной залежи, благодаря криоконсервации жизнеспособных клеток бактерий, сохраняется высокий уровень трофического разнообразия почвенных микробных сообществ (индекс Шеннона 4,37-4,51) при незначительном снижении (в 1,4-1,6 раза) показателя удельной метаболической работы ($W=1556-2108$) относительно поверхностного слоя почвы. Изменение климатических условий при потеплении и снижение кровли вечной мерзлоты будут способствовать активизации микробных сообществ, находящихся в настоящее время в соях ММП торфяных почв, и их

включению в процессы биологической трансформации растительного материала торфяной залежи бугристых болот.

Наиболее неблагоприятные условия для функционирования почвенных микробных сообществ в торфяной залежи бугристых болот лесотундры складываются на контакте с верхней границей мерзлоты, что фиксируется по показателям низкой численности здесь жизнеспособных клеток бактерий ($0,56 \pm 0,19$ млрд кл. g^{-1} а.с.п.), их функционального разнообразия ($H=2,41$) и удельной метаболической работы ($W=363$).

В пределах торфяной залежи плоскобугристого болота лесотундры наиболее устойчивы и стабильны ($d=0,05-0,23$) микробные комплексы верхнего слоя торфяной мерзлотной почвы и ее нижних слоев, находящихся в постоянно мерзлом состоянии, что обусловлено значительным функциональным разнообразием представленных здесь ассоциаций бактерий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Matsui K., Jun M. S, Ueki M., Kawabata Z. Functional succession of bacterioplankton on the basis of carbon source utilization ability by Biolog plates // Ecological Research. 2001. Vol.16. P. 905–912.
2. Microbial diversity and soil functions / P. Nannipieri, J. Ascher, M. Ceccherini, L. Landi, G. Pietramellara, G. Renella // European Journal of Soil Science. 2003. Vol. 54. P. 655–670.
3. Функциональное разнообразие бактериальных сообществ, ассоциированных с муравьями / А.А. Дымова, М.М. Умаров, Н.В. Костина, М.В. Голичен-

- ков, М.В. Горленко // Известия РАН. Серия Биологическая. 2016. № 5. С. 459-467.
4. Community-Level Physiological Profiling of Microbial Communities in Constructed Wetlands: Effects of Sample Preparation / M. Button, K. Weber, J. Nivala, T. Aubron, R.A. Müller // Appl Biochem Biotechnol. 2016. Vol.178. P. 960–973.
 5. Preston-Mafham J., Boddy L., Randerson P. Analysis of microbial community functional diversity using sole-carbon-source utilization profiles – a critique // Microbiology Ecology. 2002. Vol.42. P. 1-14.
 6. Soil microbial community response to variation in vegetation and abiotic environment in a temperate old-growth forest / E. Gömöryová, K. Ujhazy, M. Martinak., D. Gömöry // Applied Soil Ecology. 2013. Vol.68. P. 10-19.
 7. Soil microbial communities associates with the rhizosphere of cucumber under different summer cover crops and residue management: A 4-year field experiment / Y. Tian, X. Zhang, J. Wang, L. Gao // Scientia Horticulturae. 2013. Vol.150. P. 100-109.
 8. Горленко М.В., П.А. Кожевин Мульти-субстратное тестирование природных микробных сообществ. М.: МАКС Пресс, 2005. 88 с.
 9. Garland J. L., Mills A. L. Classification and characterization of heterotrophic microbial communities on the basis of patterns of community-level-sole-carbon-source utilization // Applied and Environmental Microbiology. 1991. Vol. 57. P. 2351–2359.
 10. Якушев А.В. Комплексный структурно-функциональный метод характеристики микробных популяций // Почвоведение. 2015. № 4. С. 429-446.
 11. Беленева И.А., Харченко У.В., Ковальчук Ю.Л. Применение метода мульти-субстратного тестирования для характеристики морских сообществ обрастания металлов и сплавов // Биология моря. 2010. Т. 36. № 2. С. 145-150.
 12. Mishra A., Shekhar C. Nautiyal Functional diversity of the microbial community in the rhizosphere of chickpea grown in diesel fuel-spiked soil amended with *Trichoderma reesei* using sole-carbon-source utilization profiles / World J Microbiol Biotechnol. 2009. Vol. 25. P. 1175–1180.
 13. Микробные сообщества подзолистых почв на вырубках среднетаежных еловых лесов / Ю.А. Виноградова, Е.М. Лантева, Е.М. Перминова, С.С. Анисимов, А.Б. Новаковский // Известия Самарского НЦ РАН. 2014. Т. 16. № 5. С. 74-80.
 14. Functional diversity and community structure of micro-organisms in three arctic soils as determined by sole-carbon-source-utilization / A.M. Derry, W.J. Staddon, P.G. Kevan, J.T. Trevors // Biodiversity and Conservation. 1999. Vol. 8. P. 205-221.
 15. Структура и разнообразие почвенных микробных сообществ в бугристых болотах северо-запада Большеземельской тундры / Е.М. Лантева, Ю.А. Виноградова, Т.И. Чернов, В.А. Ковалева, Е.М. Перминова // Известия Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 4. С. 5–14.
 16. Теория и практика химического анализа почв / [под ред. Л.А. Воробьевой]. М.: ГЕОС, 2006. 400 с.
 17. Методы почвенной микробиологии и биохимии / [под ред. Д.Г. Звягинцева]. М.: МГУ, 1991. 304 с.
 18. Определение физиологического состояния бактерий в почве с помощью люминесцентного красителя L 7012 / Л.В. Лысак, Е.В. Лапыгина, И.А. Конова, Д.Г. Звягинцев // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. Т.36. №6. С. 750–754.
 19. Методика выполнения измерений интенсивности потребления тест-субстратов микробными сообществами почв и почвоподобных объектов фотометрическим методом: ФР.1.37.2010.08619., ПНД Ф Т 16.1.17-10. М., 2010. 13 с.
 20. Реакция бактериальных сообществ лесной подстилки и почвы на внесение легкодоступных источников углерода и азота / Т.Г. Добровольская, М.В. Горленко, Н.В. Костина, А.Л. Степанов, С.А. Нестеров, А.В. Тунов // Проблемы агрохимии и экологии. 2012. № 2. С.3
 21. Новаковский А.Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3. С. 26–33.
 22. Василевич Р.С., Безносиков В.А. Влияние изменения климата в голоцене на профильное распределение гумусовых веществ бугристых торфяников лесотундры // Почвоведение. 2017. № 11. С. 1312–1324.
 23. Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деструкции торфа / Т.Г. Добровольская, А.В. Головченко, Д.Г. Звягинцев [и др.]. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.
 24. Полисахариды из торфов и мхов / Н.В. Юдина, С.И. Писарева, А.В. Зверева, С.Е. Дмитрук, Г.И. Калинин // Химия растительного сырья. 1999. № 4. С. 97-100.
 25. Physiological diversity of bacterial communities from different soil locations on Livingston Island, South Shetland archipelago, Antarctica / A. Kenarova, M. Encheva, V. Chipeva, N. Chipev, P. Hristova, P. Moncheva // Polar Biology. 2013. Vol. 36. P. 223–233.
 26. Чимитдоржиева Г.Д., Меркушева М.Г., Абашеева Н.Е. Аминокислотный состав растительности и почв Забайкалья // Агрохимия. 1989. №1. С.87-92.

FUNCTIONAL DIVERSITY OF MICROBIAL COMMUNITIES IN PERMAFROST AFFECTED PEAT SOILS OF FOREST-TUNDRA PEATLANDS

© 2018 E.M. Lapteva¹, Yu.A. Vinogradova¹, M.V. Gorlenko²

¹ Institute of Biology Komi SC UrD RAS, Syktyvkar

² M.V. Lomonosov Moscow State University

The paper is devoted to functional diversity of microbial communities in peat soils of forest-tundra peatland studied by the method of multi-substrate testing. In profile metabolic activity changes of prokaryote communities in permafrost peats have been identified. Amount of assimilated carbon sources, their consumption intensity, metabolic activity of microbial associations differ among the active layer (AL), permafrost layer (PL), and on the border between these two layers. Upper AL (0-4 cm deep) includes remnants of Dicranum mosses, lichens of the *Cladonia*, *Cetraria*, *Flavocetraria* genera, fragments of *Betula nana* L., *Ledum decumbens* L., *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. leaf blades, shoots, and roots. It is best-warmed in summer and is marked through a high functional diversity (the Shannon index $H=4.63$) and metabolic activity ($W=2472$) values. Downwards at a depth of 4-10 cm, bacterial communities decrease in functional diversity ($H=3.33$) and seven-fold in metabolic activity ($W=727$) though concentration of revivable (with save membrane) bacterial cells is similar to that in upper AL (1.04 ± 0.13 and 1.67 ± 0.20 milliard/g a.d.s., relatively). The in-between layer (47-55 cm deep) includes weakly-decomposed remnants of Sphagnum mosses with excessive moisture content ($360\pm 18\%$) and high actual acidity ($pH_{water}=3.85\pm 0.10$). It contains few revivable prokaryotic cells (0.56 ± 0.19 milliard/g a.d.s.), marks through a low functional diversity ($H=2.41$) and metabolic activity ($W=363$) values. In spite of ice condition, the PL sections (55-115 cm) are characterized by a relatively high content of bacteria with save cell membrane ($1.48-1.82$ milliard/g a.d.s.) which is similar to that in upper AL. Natural cryo-conservation of prokaryotic life vitality in PL responds for a high functional diversity of microbial communities (the Shannon index $H=4.37-4.51$) and metabolic activity ($W=1556-2108$) values after defrosting. Microbial communities in AL and PL greatly differ by both quantity and qualitative composition of organic carbon assimilated sources. The difference is most prominent in case of in-between peat layer. Microbial communities in this layer and taken from depth of 4-10 cm are highly instable systems ($d>1$). Bacterial communities at depths of 0-4 and 55-115 cm are comparatively stable and resistant to critical situations due to high functional diversity.

Keywords: peatlands, permafrost, peat soils, microbial community, functional diversity, multi-substrate testing.

This work was financially supported by the state theme of the Institute of Biology Komi Science Centre UrD RAS 'Revealing of general patterns in the formation and functioning of peat soils in the Arctic and Subarctic sectors of the Russian European Northeast (№AAAA-A17-117122290011-5) and the project of the Complex program of the UrD RAS 'Microbial communities in the cryogenic soils as the basis for stable functioning of the terrestrial ecosystems in the Arctic and Subarctic under the climate changes and anthropogenic influence' (№AAAA-A17-117122190039-0).

Elena Lapteva, Candidate of Biology, Chief of the Soil Science Department. E-mail: lapteva@ib.komisc.ru

Yulia Vinogradova, Candidate of Biology, Researcher of the Soil Science Department.

E-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

Michail Gorlenko, Candidate of Biology, Senior Researcher of the Soil Science Faculty of the MSU.

E-mail: gorlenko@nm.ru