

УДК 582.28:581.552

С. И. Алиева

Бакинский государственный университет, Азербайджан

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ЭПИФИТНЫХ ДРОЖЖЕВЫХ СООБЩЕСТВ БИОГЕОЦЕНОЗОВ АЗЕРБАЙДЖАНА

Обобщены результаты многолетних исследований численности и видового состава дрожжевых грибов филлосферы (эпифитные дрожжевые грибы) растений северных, южных и субтропических районов Азербайджана. Численность и разнообразие дрожжевых сообществ закономерно уменьшаются в разных субстратах, соответствующих стадиям развития растений. Для каждой стадии характерен свой набор доминирующих видов. Дрожжевому населению лесных биогеоценозов присуще высокое разнообразие по сравнению с другими биогеоценозами. Из филлосферы и сопряженных субстратов выделено 48 видов дрожжей, из которых 35 идентифицированы по морфологическим и физиологическим признакам. Большую часть из них составили минорные виды, встречаемость которых не превышала 0,5 % от общего числа выделенных дрожжевых грибов. К постоянным обитателям филлосферы относятся около 25 видов (более 90 % от общей численности дрожжевого населения).

С. І. Алієва

Бакинський державний університет, Азербайджан

ВИДОВЕ РІЗНОМАНІТТЯ ЕПІФІТНИХ ДРІЖДЖОВИХ УГРУПОВАНЬ БІОГЕОЦЕНОЗІВ АЗЕРБАЙДЖАНУ

Узагальнено результати багаторічних досліджень чисельності та видового складу дріжджових грибів філосфери (епіфітні дріжджові гриби) рослин північних, південних і субтропічних районів Азербайджану. Чисельність і різноманіття дріжджових угруповань закономерно зменшуються в різних субстратах, що відповідають стадіям розвитку рослин. Для кожної стадії характерний свій набір домінуючих видів. Дріжджовому населенню лісових біогеоценозів властиве високе різноманіття порівняно з іншими біогеоценозами. Із філосфери та інших субстратів виділено 48 видів дріжджів, з яких 35 ідентифіковано за морфологічними та фізіологічними ознаками. Більшу частину з них склали мінорні види, зустрічальність яких не перевищувала 0,5 % від загальної кількості виділених дріжджових грибів. До постійних мешканців філосфери належать близько 25 видів (понад 90 % від загальної чисельності дріжджового населення).

S. I. Aliyeva

SPECIES DIVERSITY OF EPIGENOUS YEAST COMMUNITIES OF BIOGEOCENOSES IN AZERBAIJAN

Baku State University, Azerbaijan

The results of the long term research on the number and the species composition of the phyllosphere's yeasts (epigenous yeasts) of the plants in the northern, southern and subtropical regions of the Republic of Azerbaijan have been generalized. The obtained results show that the number and diversity of the yeast communities naturally decrease in different substrates, which correspond to different stages of the plants development. A set of dominant species is characteristic for each stage of the development. High yeast diversity is peculiar to forest biogeocenosis rather than other ones. We identified 48 types of yeasts in phyllosphere and associated substances, 35 of which we were able to identify by morphological and

physiological characteristics. Most of the identified yeasts were minor species, whose occurrence did not exceed 0.5% of the total specified yeasts. The results show that only 25 species of yeasts are permanent habitants of phyllosphere and altogether they account for 90 % of the total yeast population.

Введение

Филлосфера представляет собой достаточно гетерогенную среду обитания. Это выражается в неравномерном распределении основного питания эпифитно-растительных экссудатов на поверхности листа, микроклиматических условий листьев разных растений. В связи с этим многие виды эпифитных дрожжей выработали в ходе эволюции комплекс адаптивных признаков. По наличию таких признаков среди дрожжей предложено выделить в особую жизненную форму фитобионтов [2; 3].

Предположения о специфике дрожжевого сообщества разных видов растений были высказаны уже в 1960-х годах [4; 5]. Однако достоверных данных, подтверждающих такие предположения, из-за огромной пространственной и временной вариабельности состава дрожжевых сообществ до сих пор получить не удалось.

Со временем стало известно, что достоверное различие в таксономической структуре филлосферы разных видов растений возможно показать, лишь анализируя листья всего периода вегетации, с небольшими интервалами (3–5 дней), начиная от почек и заканчивая подстилкой [15]. Такое исследование впервые проведено Глушаковой и Родновым [6]. Отдельные исследования численности и видового состава эпифитных дрожжей достаточно многочисленны [3; 5; 6; 9; 10; 13; 14; 16]. В Республике Азербайджан до сих пор не было проведено исследований в этой области. Лишь в последние годы сотрудниками кафедры микробиологии биологического факультета Бакинского государственного университета проведены серии исследований, посвященных этому вопросу.

Материал и методы исследований

Для исследования выбраны следующие типы биогеоценозов: широко распространенные леса Апшерона с серо-бурой почвой, смешанные леса Ленкоранской области на подзолистой почве (дуб, железное дерево, олива, смородина Биберштейна, смородина восточная, крапива и др.), разнотравье на перегнойно-глеевой почве. Всего исследовано более 300 образцов растений, что позволило количественно оценить распределение доминирующих видов, используя показатели встречаемости, долю образцов, в которых обнаружен данный вид от общего количества исследованных образцов. Для обсуждения отобраны лишь статистически достоверные результаты при уровне значимости не более 0,05.

Объектами исследований служили дрожжи, выделенные из филлосферы исследованных растений. Сбор материала произведен в течение года 3–5 раз в неделю. Материалы в этот же день обрабатывали, посев осуществляли на сусло-агар подкисленный лимонной кислотой (4 %). Видовое и родовое определение проводили на основе определителей дрожжевых грибов [11; 12].

Результаты и их обсуждение

Наиболее часто в филлосфере обнаруживаются *Cryptococcus albidus* – эврибионт анаморфный из клады филобазидиевых с высокой, но непрерывной изменчивостью. Он обнаружен в четвертой части всех проанализированных образцов. Как общее разнообразие, так и относительное обилие отдельных видов эпифитных дрожжевых грибов существенно изменялись в течение года (табл. 1).

Таблица 1

**Распространенность дрожжевых грибов,
выделенных из филлосферы исследованных растений Азербайджана**

№	Виды	Встречаемость, %	Средняя доля от общей численности, %	Вероятность доминирования, %
1	<i>Ardiozyma telluris</i>	1,06	0,640	0,72
2	<i>Blastobotrys sp.</i>	0,25	0,079	0,16
3	<i>Bullera sp.</i>	0,09	0,023	0,03
4	<i>Candida oregonensis</i>	0,36	0,353	0,36
5	<i>C. parapsilosus</i>	0,06	0,057	0,06
6	<i>C. saitona</i>	0,01	0,001	0,00
7	<i>C. oleophila</i>	6,39	5,711	4,25
8	<i>C. sp. 1</i>	0,03	0,006	0,00
9	<i>C. sp. 2</i>	0,01	0,001	0,00
10	<i>C. sp. 3</i>	0,04	0,001	0,00
11	<i>C. sp. 4</i>	0,01	0,001	0,00
12	<i>C. sp. 5</i>	0,01	0,002	0,01
13	<i>C. zeylanoidis</i>	6,47	3,891	4,98
14	<i>Cryptococcus albidus sensulata</i>	0,93	0,386	0,51
15	<i>C. albidus sensu stricta</i>	4,82	2,710	3,50
16	<i>C. flavus</i>	0,47	0,067	0,04
17	<i>C. laurentii</i>	0,56	0,162	0,24
18	<i>C. macerans</i>	0,99	0,627	0,82
19	<i>C. podzolicus</i>	0,99	0,627	0,82
20	<i>C. sp. 1</i>	0,10	0,074	0,10
21	<i>C. sp. 2</i>	0,06	0,014	0,03
22	<i>C. ferricola</i>	0,99	0,468	0,64
23	<i>Cystofilobasidium capitatum</i>	3,12	0,725	0,86
24	<i>C. sp.</i>	0,03	0,029	0,03
25	<i>Debaryomyces hansenii</i>	7,87	4,672	5,42
26	<i>Hanseniospora guillermondii</i>	1,19	0,586	0,66
27	<i>Leucosporidium secottii</i>	1,26	0,508	0,63
28	<i>Metschnikowia pulcherrima</i>	3,63	1,745	2,02
29	<i>M. reucukaufii</i>	3,88	1,891	2,06
30	<i>M. sp.</i>	0,06	0,056	0,06
31	<i>Mrakia frigida</i>	0,03	0,002	0,00
32	<i>Nadsonia elangata</i>	0,01	0,014	0,01
33	<i>Pichia membranaefaciens</i>	0,11	0,050	0,06
34	<i>P. sp.</i>	0,07	0,031	0,04
35	<i>Rhodotorula fujisanensis</i>	1,06	0,411	0,47
36	<i>Rh. glutinis</i>	34,02	13,392	17,34
37	<i>Rh. graminis</i>	0,21	0,032	0,06
38	<i>Rh. minuta</i>	2,22	0,694	0,77
39	<i>Rh. mucilaginoso</i>	6,35	1,944	2,36
40	<i>Rh. sp. 1</i>	0,06	0,019	0,03
41	<i>Sporobolomyces roseus</i>	0,63	0,386	0,46
42	<i>Sacharomyces paradoxus</i>	9,37	3,042	3,53
43	<i>Sporobolomyces roseus</i>	0,60	0,245	0,46
44	<i>Torulaspota delbrueckii</i>	0,50	0,253	0,29
45	<i>Trichosporon pullulans</i>	0,57	0,185	0,19

Так как в течение всего периода исследований анализировали достаточно стандартные образцы растительных субстратов, которые составляли в среднем 0,1–5,5 г материала, для оценки разнообразия эпифитного дрожжевого населения можно использовать такой показатель как среднее число видов в образце. В среднем число ви-

дов дрожжей в одном образце листьев разных растений не превышает 3–4. Однако в течение года наблюдается закономерное изменение разнообразия, которое наиболее наглядно проявляется при сравнении не среднего, а максимального числа видов за месяц. Число видов дрожжей, которое удастся обнаружить в образце растительных субстратов, выше осенью и минимально весной (рис. 1), когда поверхностные экссудаты либо еще выделяются в недостаточном количестве (на молодых листьях), либо уже перестают выделяться (в перезимовавшей практически полностью разложившейся подстилке).

Представляет интерес анализ зависимости видового разнообразия и общего обилия в сообществах эпифитных дрожжей. В ходе работ для сообществ различных организмов продемонстрирована отрицательная связь между этими показателями [5]. Подобное явление обычно интерпретируется как усиление межвидовой конкуренции при росте общей численности.

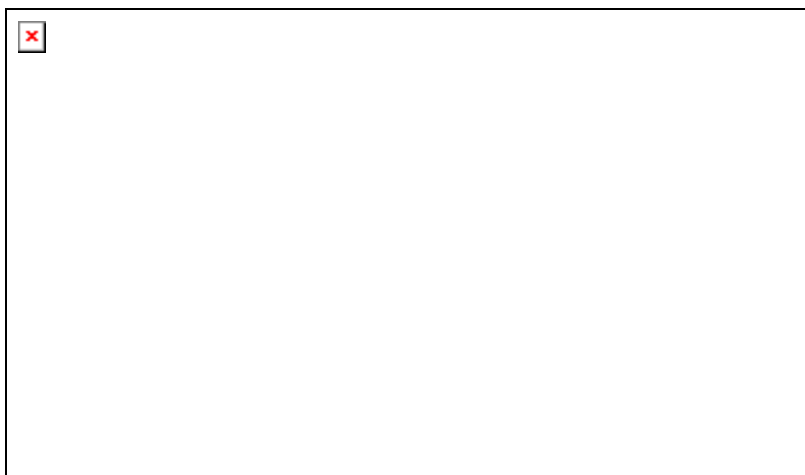


Рис. 1. Связь общей численности и числа видов эпифитных дрожжей:

○ – среднее, □ – среднееквадратическое отклонение, — — — — — пределы колебаний

В случае эпифитных дрожжевых сообществ обнаруживается достаточно четкая зависимость между разнообразием и общей численностью, которая описывается колоколообразной кривой (рис. 2). В весенний период наблюдается самая низкая численность эпифитных дрожжей, разнообразие их также минимально: не более одного–двух видов в образце. Далее закономерное сезонное возрастание численности до 10^5 КОЕ/г сопровождается и одновременным подъемом разнообразия в сообществе эпифитных дрожжевых грибов. Но затем, хотя численность по-прежнему продолжает расти до 10^6 – 10^7 КОЕ/г, количество видов вновь снижается, начиная с осеннего периода и заканчивая будущей весной. Оно практически возвращается к своему первоначальному значению в начале сезона. Когда численность эпифитных дрожжевых грибов достигает фактически своего предельного значения (10^7 – 10^8 КОЕ/г), разнообразие дрожжевых грибов минимально. Как правило, при этом в филлосфере начинает резко доминировать один вид базидиомицетового аффинитета из рода *Cryptococcus*, *Cystophilobasidium* или *Sporobolomyces*.

Не исключено, что отрицательная связь численности и разнообразия дрожжей при высоких плотностях (более 10^6 КОЕ/г) действительно является результатом межвидовой конкуренции. Положительная связь наблюдается при крайне низких плотностях заселения листьев (до 10^4 КОЕ/г). При микроколониальном распределении дрож-

жей и такой низкой общей плотности очень трудно представить себе конкурентное взаимодействие между видами. Следовательно, любое улучшение условий, например, увеличение количества экссудатов, приводит к увеличению как численности, так и разнообразия за счет возрастания числа благоприятных микрзон. Известно, что микроразнообразное распределение снижает роль межвидовых взаимодействий в функционировании микробных сообществ.



Рис. 2. Годовая динамика видового разнообразия эпифитных дрожжей:
примечание см. рис. 1

Следует подчеркнуть, что для дрожжевых грибов достоверную связь между численностью и разнообразием в Республике Азербайджан нам удалось обнаружить впервые. Наши данные согласуются с данными Глушакова [6], Максимовой [15], Чернова [7]. Они показывают, что в микробных группировках также действуют наиболее общие законы, определяющие особенности структуры сообществ, и их необходимо выявлять для более глубокого понимания закономерностей микробной экологии.

Выводы

Общая численность эпифитных дрожжей в филлосфере растений существенно изменяется в течение года, максимум численности дрожжей на листьях приходится на позднесенний или зимний период. Видовой состав эпифитных дрожжевых сообществ неспецифичен. На разных видах растений, независимо от их таксономической принадлежности и экологических особенностей, обитают одни и те же эпифитные дрожжи. Индикаторные виды дрожжей, тесно приуроченные к определенным растениям, отсутствуют. Видовое разнообразие дрожжей на листьях растений определяется продолжительностью существования сообщества: чем дольше длится развитие филлосферы, тем выше разнообразие эпифитных дрожжей.

Библиографические ссылки

1. **Бабьева И. П.** Состав и численность дрожжей в филлосфере растений / И. П. Бабьева, Б. Ф. Садыхов // Микология и фитопатология. – 1980. – Т. 14, № 6. – С. 473–476.
2. **Бабьева И. П.** Дрожжевые грибы в ельниках Центрального лесного государственного заповедника / И. П. Бабьева, И. Ю. Чернов, И. А. Максимова // Вестник Московского ун-та. Серия почвоведение. – 1999. – Т. 17, № 4. – С. 45–49.

3. **Бабьева И. П.** Биология дрожжей / И. П. Бабьева, И. Ю. Чернов. – М. : КМК, 2004. – 221 с.
4. **Возняковская Ю. П.** Эпифитные дрожжевые организмы // Микробиология. – 1962. – Т. 31, № 4. – С. 616–620.
5. **Возняковская Ю. П.** Микрофлора растений и дрожжей. – Л. : Колос, 1989. – 240 с.
6. **Глушакова А. М.** Сезонная динамика дрожжевого населения листьев / А. М. Глушакова, И. Ю. Роднов // Микробиология. – 2004. – Т. 73, № 2. – С. 226–231.
7. **Глушакова А. М.** Сезонная динамика и численность эпифитных дрожжей / А. М. Глушакова, И. Ю. Чернов // Микробиология. – 2007. – Т. 76, № 5. – С. 668–677.
8. **Babyeva I. P.** Geographical aspects of yeasts ecology / I. P. Babyeva, I. Y. Chernov // *Physiol., Gen. Biol. Rev.* – 1995. – Vol. 5. – P. 1–54.
9. **Barnett J. A.** Yeasts: Characteristics and identification / J. A. Barnett, R. W. Payne, D. Yarrow. – 2nd ed. – Cambridge : Cambridge University Press, 1990. – 1002 p.
10. ***Cryptococcus paraflavus* sp. nov.** (Tremellales), isolated from steppe plants in Russia / W. I. Golubev, I. P. Sampaio, M. Gadhano, E. W. Glubeva // *J. Gen. Appl. Microbiol.* – 2004. – Vol. 50, N 2. – P. 65–69.
11. **Estimation** and diversity of phylloplane microbiota on selected plants in a Mediterranean-type ecosystem in Portugal / J. Inacio, P. Pereira, M. de Carvalho et al. // *Microbiol. Ecology.* – 2002. – Vol. 44. – P. 344–353.
12. **Golubev W. I.** *Cryptococcus nemorosus* sp. nov and *Cryptococcus perniciosus* sp. nov., related to *Papilliotrema sampaio* et al. (Tremellales) / W. I. Golubev, M. Gadhano // *Int. Z. Syst. Evolution Microbiol.* – 2003. – Vol. 53. – P. 905–911.
13. **Intraspecies diversity** of *Cryptococcus albidus* isolated from humans as revealed by sequences of the internal transcribed spacer regions / T. Sugita, M. Takashima, R. Ikeda, T. Shinoda // *Microbiol. Immunol.* – 2001. – Vol. 45, N 4. – P. 291–297.
14. **Kurthzman C. P.** The yeasts, a taxonomic study / C. P. Kurthzman, J. W. Fell. – Fourth revised and enlarged edition. – Amsterdam: Elsevier Science B.V., 1998. – 1055 p.
15. **Maximova I. A.** Yeasts biodiversity in forest ecosystem of European Russia // *Rising power of yeasts and industry. 10 Int. Symp. of yeasts.* – 2000. – P. 19.
16. **Reclassification** of the *Cryptococcus humicola* complex / M. Takashima, T. Sugita, T. Shinoda, T. Nakase // *Int. Z. Syst. Evol. Microbiol.* – 2001. – Vol. 41. – P. 357–369.

Надійшла до редколегії 11.01.2010