

**ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ**

УДК 582.28:581.526.35

© *О. А. Грум-Гржимайло, Е. Н. Биланенко***МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ КАК КОМПОНЕНТ ЭКОСИСТЕМЫ  
ВЕРХОВЫХ БОЛОТ**GRUM-GRZHYMAYLO O. A., BILANENKO E. N. MICROFUNGI AS A COMPONENT  
OF BOGS ECOSYSTEMS

Болотные экосистемы играют особую роль в глобальном круговороте углерода в биосфере. С одной стороны, они обеспечивают сток углерода из атмосферы, накапливая его в виде торфяных залежей, с другой — служат мощным источником парниковых газов — метана и углекислого газа. Соотношение между интенсивностью потоков углерода определяется продуктивностью болотных экосистем, скоростью минерализации растительных остатков, глубиной торфяной залежи, гидрологическим режимом болот.

Сложный и многофакторный процесс торфообразования невозможно понять и объяснить, если не учитывать деятельность микроорганизмов-деструкторов, как бактерий, так и микроскопических грибов.

Изучению грибов в торфяных почвах посвящен ряд работ, однако отсутствие целостной картины микробиологической деструкции обусловлено недостатком данных как по биоразнообразию грибных сообществ в разных типах торфяных почв, особенно северных районов, так и по функциональной значимости отдельных видов грибов на разных этапах сукцессии. Исследование специфики структуры сообщества микромицетов, формирующегося в характерных для торфяников условиях анаэробно-низких температур, повышенной кислотности и влажности, наличия азота в виде сложных органических соединений и ингибирующего влияния фенольных соединений составляет необходимое звено в изучении процесса торфообразования в целом.

**Распространение и характеристика болот**

Болота занимают огромные пространства на земном шаре. Их общая площадь исчисляется приблизительно в 350 млн. га (Кац, 1941). Площадь торфяных болот в России составляет примерно 2/5 от мировой (Инишева, 2005).

Существует несколько определений понятия «болото», данных в разное время крупными болотоведами. Единства в этом вопросе нет. Одни исследователи не считают наличие торфа обязательным признаком болота (Сукачев, 1926; Кац, 1941; Ниценко, 1967; Березина и др., 2003), другие называют болотом только такой ландшафт, где торф либо уже имеется, либо по меньшей мере начал отлагаться (Тюремнов, 1949). По определению, сформулированному Всесоюзным ботаническим обществом в 1966 г., «...болото — тип земной поверхности, постоянно или длительное время увлажненной и характеризующейся соответственным почвообразовательным процессом». И все же

очень многие авторы считают наличие торфа обязательным признаком болот. Торф — это органическая порода, содержащая не более 50 % минеральных веществ (от абсолютно сухого вещества торфа), образовавшаяся в результате отмирания и неполного распада болотных растений в условиях повышенной влажности при недостатке кислорода (Тюремнов, 1976).

Болота разделяются на три типа: низинные, переходные и верховые (или автотрофные, мезотрофные и олиготрофные). Под низинными понимают болота, поверхность которых увлажняют воды, богатые минеральными солями и питающиеся грунтовыми водами, а под верховыми — увлажняемые водами, бедными минеральными солями, поставляемыми атмосферными осадками. Переходные представляют собой промежуточную группу. К низинным условно относятся болота с зольностью верхнего слоя выше 6—7 %, к переходным — с зольностью от 4 до 6—7 %, а к верховым — с зольностью менее 4 %. На верховых болотах кислотность питающих водных растворов высокая, а на низинных — низкая. Так как все типы болот различаются по богатству питания, то и состав растений здесь неодинаков. Единственное сходство болотной флоры в том, что все эти растения в разной степени влаголюбивы (Ниценко, 1967).

Причины и общие механизмы образования и накопления торфа, а также место локализации процесса торфообразования в торфяной залежи удовлетворительно объясняют гидротермическая гипотеза и теория торфогенного слоя, однако они не объясняют, почему торф имеет разные величины степени разложения и почему степень разложения приурочена к ботаническому составу торфа (Бамбалов, 2005). Процессы торфообразования не объясняются, если проигнорировать деятельность микроорганизмов, каковыми являются бактерии и микроскопические грибы.

### Верховые болота

Верховые болота по площади и запасам торфа занимают в России первое место среди других болот. Они в основном распространены в тайге, но встречаются и южнее, вплоть до зоны степей. Верховое болото характеризуется бедным минеральным питанием, оно формируется в условиях застаивания поверхностных вод на плоских понижениях водоразделов, подстилаемых водонепроницаемыми породами. Обычно верховое болото не связано с грунтовыми водами и существует за счет поступления влаги из атмосферных осадков.

Участие микроорганизмов в разложении растительных остатков торфяников сильно затруднено как из-за специфических условий болотных экосистем (низкие значения pH, анаэробные условия, низкие значения температуры), так и из-за особого химического состава растений-торфообразователей (углеводы, липиды, белки, лигнин в самых разнообразных сочетаниях, а также вещества-антисептики — фенолы, фенолкарбоновые кислоты). Особенно устойчивыми к разложению микроорганизмами являются сфагны — доминирующие мхи верховых болот. На повышениях, кочках и буграх без избыточного увлажнения преобладают *Sphagnum fuscum* (чаще в северных районах) и *S. magellanicum* (чаще в средней полосе, в условиях более теплого и континентального климата). У западных границ России обильно развивается *S. rubellum*. Встречается также *S. angustifolium*, но чаще в виде примеси к предыдущим.

Сфагновые мхи создают крайне неблагоприятные условия для жизни других организмов, в том числе и редуцентов. Поэтому разложение отмерших остатков на таком болоте проходит крайне замедленно, что способствует постоянному отложению торфа (в среднем 1 мм в год) и росту торфяника вверх (Попов, <http://nature.web.ru/db/msg/html?mid=1165453&s>).

Присутствующие в химическом составе сфагнума фенольные соединения являются токсичными для большинства микроорганизмов, только для грибов отмечена способность первичной деструкции мхов. Бактерии и дрожжи поселяются на продуктах разрушения мхов грибами и, используя эти продукты, подвергают их дальнейшему разложению (Добровольская и др., 2005).

## Исследования микромицетов верховых болот

Верховые болота особенно широко распространены в северотаежной и тундровой зонах. Здесь они занимают до 70—80 % земной поверхности. Несмотря на активное участие болот в глобальном круговороте углерода, на сегодняшний день относительно мало данных о разнообразии грибов и их роли в болотных экосистемах, а также об их участии в процессе торфообразования (Thormann, 2006). Имеющиеся в литературе сведения позволяют обозначить несколько направлений в исследовании грибов торфяных почв.

Как у отечественных, так и у зарубежных исследователей основными направлениями в изучении грибных сообществ торфяников верховых болот являются: выявление видового состава грибов, их количественного соотношения, пространственного и глубинного распределения, морфологической структуры (т. е. соотношения спор и мицелия), сезонных колебаний в составе видов и их численности, сукцессии видов, их способности к разложению субстрата и ее зависимости от внешних факторов (таких как влажность и температура), взаимоотношений грибов с растениями-хозяевами (мхами).

Проводятся работы по исследованию сообществ микромицетов торфяников верховых сфагновых и низинных болот, заболоченных и торфянистых местностей в Европе, Азии, Северной и Южной Америке. В целом во всех видах торфяников доминируют анаморфы аскомицетов (более 60 % от всех видов грибов). Канадский исследователь Торман (Thormann, 2006) в своей работе «Роль грибов в болотах бореальной зоны» приводит данные о том, что можно выделить пять групп грибов, осуществляющих разложение растительных остатков в торфяниках. К первой группе он относит патогенов и слабых паразитов растений. Это виды родов *Cladosporium*, *Aureobasidium*, *Botrytis* и *Alternaria*. Затем, после старения и отмирания растения на органическом материале последовательно поселяются пионерные сапротрофы (вторая группа — в основном это зигомицеты, виды родов *Mucor*, *Umbelopsis* и *Mortierella*), которые сменяются грибами, разлагающими простые полимеры (третья группа — виды родов *Fusarium*, *Chaetomium*, *Trichoderma* и *Penicillium*). И окончательную деградацию плохо поддающихся разложению полимеров осуществляют грибы четвертой группы, к которым относятся базидиомицеты и некоторые аскомицеты. Последняя группа, включающая гибкие сапротрофы, такие как виды родов *Pythium*, *Mortierella* и некоторые другие, полностью завершает процесс разложения. Таким образом, от начала старения до полного распада растительности группы сапротрофов со специфическими к различным углеродным соединениям наборами ферментов поселяются на органическом веществе и, сменяя друг друга, образуют сукцессию.

Данные по видовому составу микромицетов верховых болот у разных авторов сходны. Отмечено высокое видовое разнообразие рода *Penicillium*, из которого массовыми как по частоте встречаемости, так и по относительному обилию являются виды *P. funiculosum*, *P. lividum*, *P. thomii*, *P. spinulosum*, выявляемые по всей глубине торфяной залежи во все сроки наблюдений. К специфическим видам данных биогеоценозов ученые относят виды родов *Oidiodendron* (*O. maius*, *O. griseum*, *O. tenuissimum*, *O. scytaloides*). Грибы этого рода способны к разложению сфагнума и отмечены как микоризообразователи на вересковых растениях (Thormann, 2006). Кроме того, из верховых болот в больших количествах выделены следующие виды: *Trichoderma koningii*, *T. viride*, *T. harzianum*, *Tilachlidium microsporium*, *Trichosporella cerebriformis*, *Mortierella minutissima*, *M. horticola*, *M. renispora*, *M. ramanniana*, *Mucor hiemalis*, *Aspergillus niger*, *A. versicolor*, *Verticillium psalliotae*, *Penicillium montanense*, *Pochonia bulbilosa*, *Alternaria alternata*, *Cladosporium* spp., *Mycelia sterilia* (Latter et al., 1967; Семенов и др., 1995; Хабибуллина, 2000; Головченко и др., 2002; Thormann et al., 2004; Качалкин и др., 2005; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008).

В ряде работ показано, что в верховой торфяной почве основные запасы грибной биомассы сосредоточены в очесе сфагнума. Запасы убывают в 3—5 раз вниз по профилю, как в живом мхе, так и в торфяных горизонтах. По вертикальной структуре

торфяных почв изменяется и биоморфологическая структура, т. е. соотношение грибного мицелия и спор. Мицелий доминирует во всех слоях, кроме нижнего, в котором преобладают споры грибов, и составляя 2/3 от грибной биомассы (Качалкин и др., 2005).

Наличие максимального количества грибов в очесе сфагнома натолкнуло исследователей на изучение процесса деструкции живой части сфагнумов. В некоторых клетках сфагнома обнаружен паразитический гриб *Lyophyllum palustre*, который относится к базидиомицетам (*Tricholomataceae*) (Untiedt, Mueller, 2001). Эти паразитические отношения исследовались в местах контактов гиф с клеткой мха. Паразит проникает в живую клетку хозяина, растворяя клеточную стенку перед проникающим кончиком гифы. Атакванная клетка, однако, не сразу отмирает, а происходит расслоение клеточной стенки. После проникновения в клетку паразит изменяет ее протоплазму. Пораженные клетки в итоге, естественно, обесцвечиваются. Мох становится бледным и разрушается. В световом микроскопе видны гифы, окаймляющие распавшиеся клеточные стенки на фрагменты. Таким образом, предполагается важная роль базидиомицета *L. palustre* как деструктора сфагновых клеток, которые, как известно, с трудом поддаются гниению благодаря своему химическому составу.

В процессе грибного разложения каких-либо субстратов обычно участвуют разные группы грибов, которые последовательно сменяют друг друга (сукцессия). В разложении сфагнового очеса выявили четкую сукцессию: на ранних и средних стадиях доминировали виды родов *Mortierella* и *Verticillium*, на более поздних их сменяли *Sporothrix* sp. и *Trichoderma viride*. Смена сообществ микромицетов коррелировала с увеличивающейся концентрацией углерода и фосфора и с повышением кислотности воды. Однако картина классического варианта сукцессии была нарушена присутствием в течение всего периода исследования (два года) видов, способных разрушать целлюлозу и лигнин (*Oidiodendron maius*, *Acremonium cf. curvum* и *Scleroconidioma sphagnicola*). Не реагировали на изменения химизма подстилки *Penicillium* sp. и *Mucor* sp., которые присутствовали на всех стадиях разложения. Возможно, такие результаты получились из-за недостаточно длительного периода исследования (Thormann, 2003).

Исследования способности грибов, выделенных с живых и отмирающих тканей *Sphagnum fuscum*, разлагать разные углеродные субстраты (щепки из еловой древесины и растения *S. fuscum*), показали, что виды *Sordaria fimicola*, cf. *Bjerkandera adusta*, *Acremonium cf. curvulum*, *Oidiodendron maius*, *Mucor hiemalis*, *Oidiodendron scytaloides*, *Penicillium thomii* и *Trichoderma viride* способны к разложению целлюлозы; *Sporormiella intermedia*, *Acremonium cf. curvum*, *Oidiodendron maius*, *Mucor hiemalis*, *Oidiodendron scytaloides*, *Penicillium thomii* и *Trichoderma viride* разлагают крахмал, а к разрушению дубильных кислот способны только два вида *Oidiodendron*: *O. maius* (в наибольшей степени) и *O. scytaloides* (слабее). Ель быстрее всего разрушалась базидиомицетом cf. *Bjerkandera adusta*, а медленнее всего — *O. scytaloides*. Сфагнум разлагался гораздо хуже, максимальное разрушение производилось аскомицетом *Sordaria fimicola*, минимальное — зигомицетом *Mucor hiemalis* (Thormann et al., 2001, 2002b, 2003). Виды *Sordaria fimicola*, *Sporormiella intermedia* и cf. *Bjerkandera adusta* были выделены с живых тканей мха, а *Acremonium cf. curvulum* и *Oidiodendron maius* — с разлагающегося сфагнома. Виды *Mucor hiemalis*, *Oidiodendron scytaloides*, *Penicillium thomii* и *Trichoderma viride* выделили и с живого, и с разлагающегося мха.

Гриб *Scleroconidioma sphagnicola* отмечен как специфический деструктор сфагнома, исследован его цикл развития, морфогенез и плеоморфный конидиогенез (Tsuneda et al., 2000, 2001). Виды *Acremonium cf. curvum* и *Oidiodendron maius* также могут разрушать трехслойную клеточную стенку и проникать в клетки сфагнома (Thormann et al., 2001).

Интересны данные экспериментов по влиянию влажности на целлюлазную активность микроорганизмов, а также температуры и минеральных элементов на целлюлазную активность и развитие микромицетов в верховом торфе (болото «Сосвятский

мох», Тверская обл., Западно-Двинский район) (Семенов и др., 1995). В верховых болотах влажность играет особую роль. В этих экосистемах растительные остатки в течение значительного времени затоплены водой, однако верхняя часть торфяного профиля испытывает временное иссушение. Явление высушивания—увлажнения оказывает сильное стимулирующее влияние на активность микроорганизмов и скорость разложения органического вещества в почве. Была изучена зависимость целлюлазной активности (ЦА) верхового торфа от влажности, поддерживаемой на постоянном уровне, и в циклах высушивания—увлажнения при переменном содержании влаги в торфе. Наибольшая ЦА была зарегистрирована при поддержании влажности торфа на самом низком из испытанных уровней (колебания весового содержания влаги 40—60 %). При этом ЦА возрастала постепенно в течение 2 недель с достижением максимума на 9-е сутки. Инкубация образцов торфа при высокой влажности 92—93 % не сопровождалась изменениями ЦА. На основании данных по динамике ЦА сделан вывод, что ее возрастание связано не с оптимизацией влажности, а с процессом активации роста микроорганизмов, в том числе гидролитиков, под действием стресса высушивания—регидратации. Данный вывод был подтвержден во второй серии экспериментов, в которых образцы торфа подвергались циклическому высушиванию—увлажнению. Наибольшая ЦА при этом обнаруживалась сразу после регидратации высушенного торфа. В ходе последующей инкубации при постоянной высокой влажности (92—93 %) ЦА оставалась высокой и обнаруживала незатухающие осцилляции от 0.4 до 1.0 мг редуцирующих сахаров/(ч·л) (Низовцева и др., 1995). Этой же группой ученых была прослежена динамика разложения торфа при разных дозах минеральных солей и разной температуре инкубации. Ими определена ЦА и прослежена смена видов микромицетов в образцах верхового торфа при внесении минеральных элементов (N, P, K, S) и разных температурах (25 и 38 °C). Наиболее низкая ЦА, но наибольшее разнообразие микромицетов обнаружены в отсутствие минеральных добавок при 25 °C. Повышение температуры до 38 °C и внесение минеральных солей приводило к возрастанию ЦА и к снижению и изменению разнообразия выявляемых микромицетов. Определение ЦА при разных концентрациях минеральных солей (50, 250, 1000 мг N/кг) и температуре 38 °C показало, что максимальная ЦА была одинаковой во всех вариантах, а наиболее длительный стимулирующий эффект на ЦА обнаружен при концентрации минеральных солей 1000 мг N/кг. Внесение Cu и Zn оказывало незначительное влияние и повышало ЦА в 1.5 раза по сравнению с контролем (Семенов и др., 1995).

Исследования зависимости скорости разложения *Carex aquatilis* и *Sphagnum fuscum* от температуры показали, что грибное разложение в верховых болотах идет медленнее с повышением температуры от 14 до 20 °C (Thormann et al., 2004).

В болотных сообществах обнаружены ассоциации мха *Polytrichum commune* с грибами, их отношения расценивают как симбиотические, гифы гриба наблюдали в водоносных клетках мха, который при этом выглядел неугнетенным (Gross, Robbins, 2000).

Торфяники разной мощности отличаются по концентрации в них микромицетов и характеру распределения грибной и микробной биомассы по профилю. В маломощном торфянике суммарная концентрация эукариотных микроорганизмов выше, чем в мощных торфяниках, и сосредоточена в верхней полуметровой толще. В мощных торфяниках она распределена по профилю равномерно (Головченко и др., 2002).

Сезонная динамика мицелиальных эукариотных форм микроорганизмов была выражена только в низинных торфяниках (Головченко и др., 2002). В условиях верхового болота, из-за того что разложение протекает неинтенсивно, оно имеет растянутое начало и не дает четких сезонных всплесков (Смагина, 1988).

Участие грибов в деструкции воздушных частей сфагнома показано некоторыми исследователями, продемонстрирована способность грибов, выделенных со мха, разрушать целлюлозу, крахмал, дубильные кислоты (Tsuneda et al., 2001). Однако известно, что микромицеты выделяют из образцов, отобранных по всему профилю торфяников, причем часто количество колониеобразующих единиц (КОЕ) выше из глубин-



ных образцов. Это явление можно объяснить смывом спор из поверхностных слоев, но остается открытым вопрос о состоянии спор и частей мицелия на глубине: находятся ли они в стадии покоя, или способны к росту и функционированию в условиях дефицита кислорода.

Работы по исследованию развития грибов в условиях недостатка кислорода проводились отечественными исследователями — (Кураков и др., 2007; Морозкина, Кураков, 2007; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008; Щербакова и др., 2008). В данных исследованиях продемонстрирована способность к функционированию в условиях недостатка кислорода для ряда видов грибов, что позволяет предположить их возможное участие в комплексе сложных процессов торфообразования, происходящих не только на поверхности, но и в глубинных слоях торфяников.

### Экологические особенности наиболее распространенных видов грибов в торфяниках верховых болот северотаежной зоны

Исследования торфяников верховых болот северотаежной зоны показали, что роды, которые доминируют в данных сообществах (*Geomyces*, *Cladosporium* и *Penicillium*), совпадают с родами, наиболее часто встречающимися в почвенных образцах зоны вечной мерзлоты (Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008; Кочкина и др., 2008). По всей видимости, эти грибы являются частью психрофильных сообществ и способны к активному существованию при слабых отрицательных и положительных температурах. Остановимся более подробно на самых распространенных в северных торфяниках видах микромицетов.

В различных географических точках в большом количестве из верховых болот и почвы выделяют вид *Penicillium spinulosum*. В Северной Канаде проводились исследования видового разнообразия грибов прикорневой зоны ели (*Picea mariana*), которая обитает в подзолистой почве и по краям болот. Исследователи назвали *P. spinulosum* типичным видом гумусового горизонта северных подзолов и верховых болот (Терехова и др., 2004; Summerbell, 2005). Изучение почв лесных сообществ в окрестностях Беломорской биологической станции (ББС) им. Перцова МГУ, показало, что *P. spinulosum* также преобладал по частоте встречаемости в гумусовом горизонте (Бубнова, 2005; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008). В данной области типичные подзолистые почвы, они, как торфяники — имеют низкие значения pH. Эвритопный вид *P. spinulosum* типичный обитатель лесных почв. Он распространен в почвах северных областей, около Белого моря, в Канаде, Шотландии и т. д., в тундровой и таежной зонах, в почвах прикорневых зон сосны и ели, а также в болотах разных типов. Отмечена высокая встречаемость *P. spinulosum* в почвах с повышенной кислотностью. Гриб растет в широком диапазоне температур: от 5—7 до 41—42 °С (для верхних слоев торфяников характерны сильные перепады температур) при оптимальном значении температуры роста в интервале 26—28 °С. Это один из немногих видов, для которых отмечена способность к разложению сфагновых мхов (Domsch et al., 1980, 2007). Такие данные еще раз подтверждают закономерность постоянного обнаружения вида *P. spinulosum* в торфяниках и сходных с ними по условиям местообитаниях.

Другие виды рода *Penicillium*, изолированные исследователями в большом количестве из торфяников верховых болот, также не случайны. Во всех сообществах микромицетов, выделенных из кислых почв, указан *P. thomii* (Озерская, 1980; Domsch et al., 1980, 2007; Бабьева, Зенова, 1989). Этот вид часто встречается в тундровых, подзолистых почвах, а также в торфяниках и на растениях верховых болот. Он способен развиваться при температурах от 5 до 37 °С. Космополитный вид *P. funiculosum*, способный к росту и развитию в широком диапазоне температур (5—42 °С), обитает также в экстремально холодных условиях и на кислых субстратах, встречается во всех типах почв, в торфяниках верховых болот и маршевых почвах тайги (Domsch et al., 1980, 2007). *P. funiculosum* также отмечается у многих исследователей в работах по изучению видового состава грибов, обитающих в торфяниках (Thornton et al., 2004;

Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008) Существуют данные о том, что *P. funiculosum* способен разрушать сфагновые мхи (Domsch et al., 1980, 2007).

Виды *P. glabrum* и *P. implicatum* также характерны для подзолистых и других кислых почв, низинных и верховых болот. *P. glabrum* очень распространен в разных регионах земли и часто отмечается в северных областях, в том числе в почвах арктической тундры, в окрестностях Белого моря, Мурманска, северной Швеции (Domsch et al., 1980, 2007; Nilsson et al., 1992).

Виды рода *Oidiodendron* известны как обычные обитатели торфяников, способные к разрушению сфагновых мхов (Thormann et al., 2001, 2002b, 2004; Sigler et al., 2005). Они могут расти и развиваться при значениях pH ниже 2 (Gross, Robbins, 2000). В исследованиях болот северных широт *O. griseum* — один из доминирующих среди всех встречающихся здесь видов микромицетов (Thormann et al., 2004, 2006; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008). В результате эксперимента по выяснению способности к росту микромицетов при низких значениях pH оказалось, что *O. griseum* может развиваться в самом широком из всех исследованных видов данного рода диапазоне pH: от 2 до 6 (Gross et al., 2000). Виды *O. griseum* и *O. tenuissimum* являются обычными компонентами прикорневой зоны вересковых растений, а также торфяных и лесных подзолистых почв (Sigler et al., 2005; Thormann, 2006). Вид *O. priconioides* также часто выделяется из сфагновых болот (Rice, Currah, 2005).

Вид *Geomyces pannorum*, по мнению ряда исследователей, относится к мезофилам, но с изменениями температурных границ в сторону психотолерантности. Он обитает преимущественно в северных почвах тундры в условиях естественной криоконсервации (Мирчинк, 1976; Кочкина и др., 2008). Данный вид известен как экстремотолерантный, который может развиваться, находясь под воздействием множественных стрессоров, таких как низкие температуры, низкая активность воды и др. (Кочкина и др., 2008). Этот вид жизнеспособен в широком диапазоне значений pH — 3.5—8.0 (Oorschot, 1980). Грибы рода *Geomyces* составили основную часть микобиоты, обнаруженной в многолетнемерзлых отложениях Арктики (Щербакова и др., 2008). С целью выявления стратегий выживания культур *G. pannorum*, выделенных из многолетней мерзлоты, данными исследователями была проверена способность арктического изолята и штамма, выделенного из шерсти рыжей полевки в средней полосе России, к росту при ограничении кислорода и различных окислительно-восстановительных условий среды. Результаты показали, что снижение концентрации кислорода в газовой фазе с 17—18 до 1—2 % не ингибировало рост исследуемых штаммов. По мнению авторов, выявленные новые физиологические особенности объясняют способность грибов *G. pannorum* выживать в анаэробных условиях, характерных для криопэггов в вечной мерзлоте (Щербакова и др., 2008). Отметим, что для глубинных слоев торфяников также характерны анаэробные условия и низкие температуры, для роста и развития в которых требуются те же физиологические особенности, и выделение нами данного вида с глубины 1 м из образца торфа северного болота с высокой численностью (порядка  $10^6$  КОЕ на 1 г сухой массы образца) не случайно.

Вид *Tolypocladium inflatum* доминирует в некоторых торфяниках верховых болот (Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008). Вместе с видами *T. geodes* и *Beauveria bassiana*, частыми в данных сообществах, *T. inflatum* является типичным сапротрофом, часто выделяемым из почв холодных областей. Есть данные о психротолерантности видов рода *Tolypocladium* (Bisset, 1982). Кроме того, вышеперечисленные виды известны как энтомопатогенные, некоторые используются для биоконтроля. Для *T. inflatum* указывается способность к активному паразитизму на личинках комаров. В связи с этим одной из возможных причин отмечаемой значительной численности видов рода *Tolypocladium*, а также *B. bassiana* в торфяниках может быть высокая плотность беспозвоночных животных, в том числе личинок комаров, на которых могут развиваться данные виды грибов (Бубнова, 2005).

Виды *Mucor hiemalis*, *Lecanicillium muscarium*, *Umbelopsis ramanniana*. обычны для лесных подзолистых почв, в том числе в окрестностях торфяников (Мирчинк, 1976; Бабьева и др., 1989; Бубнова, 2005; Грум-Гржимайло, Биланенко, 2008).

Известно, что вид *Mucor hiemalis* встречается в самых разнообразных местах обитания и типах почв. Он также обитает в подзолистых почвах и в экстремальных условиях, в том числе торфяниках, способен к росту в широком диапазоне pH и толерантен к анаэробным условиям. Во многих работах он упоминается как обычный вид для торфяников, способный к деструкции доминирующего вида мхов верховых болот *Sphagnum fuscum* (Domsch et al., 1980; Gross, Robbins, 2000; Thormann et al., 2000, 2002, 2004; Domsch et al., 2007).

Вид *Umbelopsis ramanniana* — один из типичных микромицетов почв под хвойными лесами таежной зоны, характерный индикатор на подзолистый тип почвообразования, также обычен для торфяников верховых болот (Мирчинк, 1976; Бабьева, Зенова, 1989).

Нельзя не отметить наличие в торфяниках большого количества стерильного мицелия. Этот факт говорит о том, что в процессе торфообразования участвуют самые разные группы грибов, идентификация ряда которых возможна с помощью молекулярно-генетических методов.

### **Роль торфяников в глобальных процессах биосферы и актуальность исследований болотных экосистем**

Основная роль болотных экосистем в глобальных процессах биосферы — это их участие в круговороте углерода. Болота накапливают углерод из атмосферы в торфяных залежах и одновременно выделяют парниковые газы.

Углеродный баланс любой экосистемы характеризует чистый углеродный поток, представляющий собой сумму валовой первичной продукции и валового дыхания как разнонаправленных потоков. Особенность болот обусловлена незамкнутостью круговорота веществ, когда системы возвращают в биосферу меньше веществ, чем забирают из нее. Схематично баланс углерода в болотных экосистемах можно представить в виде системы блоков и потоков. Блоками углерода являются: запас углерода в виде фитомассы, в торфяной залежи, болотной воде, атмосфере. Потоки, связывающие эти блоки, выражаются фотосинтетической продукцией углерода (чистая первичная продукция), эмиссией углекислого газа и метана, выносом углерода с болотными водами, разложением подстилки и торфа, дыханием корней, а также переходом углерода из одного блока в другой посредством отмирания частей растений, дыхания самих растений, ежегодного отложения торфа.

В ряде стран проводились исследования основных блоков и потоков углерода на олиготрофном болоте (Головацкая, 2005), изучались особенности распределения целлюлозоразрушающих микроорганизмов в олиготрофных торфяниках (Сергеева, 2005), а также влияние повышения температуры на разлагающую активность микроорганизмов и, как следствие, изменение скорости поступления углекислого газа в атмосферу (Thormann et al., 2002a).

В распределении микроорганизмов по профилю с учетом типа залежи отмечена общая закономерность: наименьшая численность целлюлозоразрушающих микроорганизмов характерна для залежи низинного типа. Залежь верхового типа характеризуется наибольшим содержанием данной группы микроорганизмов. Вероятно, это также связано с концентрацией углеродсодержащих веществ. Залежь низинного типа с высокой степенью разложения содержит минимальное количество легкогидролизуемых веществ, что приводит к незначительному развитию целлюлозолитиков по сравнению с торфяной залежью верхового типа. Распределение целлюлозоразрушающих микроорганизмов связывают с составом органического вещества торфяной залежи и уровнем болотных вод (Thormann et al., 2002a; Сергеева, 2005).

Также показано, что максимальное углеродное накопление происходит на окраине болотного массива (высокий рям), а минимальное — в открытой топи. Высокое накопление углерода на высоком ряме происходит за счет высокой продуктивности растений и наличия древесного яруса, т. е. накопление углерода происходит не только в



виде торфа, но и в виде древесины. При этом высокий рям характеризуется наиболее активными процессами минерализации органического вещества торфа за счет менее увлажненных условий, малой мощности торфяной залежи и более богатого минерального питания по сравнению с низким рямом. Таким образом, на открытой топи значения депонированного углерода минимальны, так как происходят только за счет отложения торфа (Головацкая, 2005).

Круговорот углерода является одним из важнейших процессов, протекающих в биосфере. Изучая его, можно оценить современные условия функционирования экосистем, сделать прогноз развития различных экосистем в будущем с учетом возрастающего антропогенного влияния. В проблеме углеродного баланса биосферы огромное влияние уделяется болотам, и необходимость всестороннего исследования микроскопических грибов как компонента болотных экосистем в настоящее время очевидна для понимания этих глобальных процессов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: МГУ, 1989. 336 с.
- Бамбалов Н. Н. Анализ гидротермической гипотезы разложения органического вещества. Болота и биосфера: Сб. матер. IV науч. школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 61—68.
- Березина Н. А., Вахрамеева М. Г., Шведчикова Н. К. Растительность национального парка «Смоленское поозерье» // Научные исследования в национальном парке «Смоленское поозерье». М.: НИИ-Природа, 2003. С. 118—145.
- Бубнова Е. Н. Изменения комплексов почвообитающих грибов при переходе от зональных почв к морским экотопам (на примере побережья Кандалакшского залива Белого моря): Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005.
- Головацкая Е. А. Углеродный баланс олиготрофного болота // Болота и биосфера: Сб. матер. IV научной школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 141—145.
- Головченко А. В., Семенова Т. А., Полякова А. В., Инишева Л. И. Структура микромицетного комплекса олиготрофных торфяников южно-таежной подзоны Западной Сибири // Микробиология. 2002. Т. 71, № 5. С. 667—674.
- Грум-Гржимайло О. А., Биланенко Е. Н. Микромицеты торфяников верховых болот на побережье Кандалакшского залива в окрестностях ББС МГУ // Матер. науч. конф., посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сб. статей. М.: Гриф и К, 2008. С. 233—239.
- Добровольская Т. Г., Кухаренко О. С., Головченко А. В. Особенности таксономического состава бактериальных комплексов торфяников разного генезиса // Болота и биосфера: Сб. матер. IV науч. школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 169—174.
- Инишева Л. И. Болота, их роль в геостокке земли // Болота и биосфера: Сб. матер. IV науч. школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 22—31.
- Кац Н. Я. Болота и торфяники. М.: Учпедгиз, 1941.
- Качалкин А. В., Чернов И. Ю., Семенова Т. А., Головченко А. В. Характеристика таксономического состава микромицетных и дрожжевых сообществ в торфяных почвах разного генезиса // Болота и биосфера: Сб. матер. IV науч. школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 208—215.
- Кочкина Г. А., Озерская С. М., Иванушкина Н. Е., Гиличинский Д. А. Микобиота многолетней мерзлоты // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии. 2008. С. 389.
- Кураков А. В., Лаврентьев Р. Б., Соина В. С. Культурально-морфологические особенности роста мицелиальных микроскопических грибов в анаэробных условиях // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 526—535.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1976. 204 с.

Морозкина Е. В., Кураков А. В. Диссимиляторное восстановление нитратов грибами в условиях гипоксии и аноксии // Прикл. биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 5. С. 544—550.

Низовцева Д. В., Семенов А. М., Паников Н. С. Влияние влажности на целлюлазную активность микроорганизмов в верховом торфе // Микробиология. 1995. Т. 64, № 6. С. 827—832.

Ниценко А. А. Краткий курс болотоведения. М.: Высш. школа, 1967. 148 с.

Озерская С. М. Структура комплексов почвенных грибов-микромитетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов: Автореф. канд. дис. М., 1980. 24 с.

Попов С. Ю. Удивительные болота <http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1165453&s>

Семенов А. М., Низовцева Д. В., Паников Н. С. Влияние температуры и минеральных элементов на целлюлазную активность и развитие микромитетов в образцах торфа из верхового болота // Микробиология. 1995. Т. 64, № 1. С. 97—103.

Сергеева М. А. Торфогенез и эмиссия углекислого газа в олиготрофных торфяных залежах. Болота и биосфера: Сб. матер. IV науч. школы (12—15 сентября 2005 г.). Томск: ЦНТИ, 2005. С. 263—269.

Смагина М. В. Микроорганизмы и экологические особенности трансформации органического вещества в осушаемых болотных лесах. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1988. 18 с.

Сукачев В. Н. Болота, их образование, развитие, свойства. Л.: Ленингр. Лесн. ин-т, 1926.

Терехова В. А., Тропина О. В., Семенова Т. А. Эколого-таксономический анализ микобиоты в гидроморфных почвах // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 6. С. 53—59.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения и их разведка. М.: Госэнергоиздат, 1949. 464 с.

Тюремнов С. Н. Торфяные месторождения. М.: Недра, 1976. 488 с.

Хабидуллина Ф. Биоразнообразие микромитетов подзолистых и болотно-подзолистых почв // Вест. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. 2000. <http://ib.komisc.ru/t/ru/ir/vt/00—34/04.html>.

Щербакова В. А., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Озерская С. М., Лауринавичус К. С. Исследование роста грибов *Geomyces pannorum* в различных окислительно-восстановительных условиях // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 392—393.

Bisset J. Notes on *Tolypocladium* and related genera // Can. J. Bot. 1982. Vol. 61. P. 1311—1329.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. Acad. Press, 1980. Vol. 1. 859 p.; Vol. 2. 391 p.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of Soil Fungi / W. Gams. 2nd ed. IHW-Verlag. 2007. 700 p.

Gross S., Robbins E. I. Acidophilic and acid-tolerant fungi and yeasts // Hydrobiologia. 2000. Vol. 433. P. 91—109.

Latter P. M., Cragg J. B., Heal O. W. Comparative studies on the microbiology of four moorland soils in the Northern Pennines // J. Ecol. 1967. Vol. 55. P. 445—464.

Nilsson M., Bååth E., Söderström B. The microfungus communities of a mixed mire in northern Sweden // Can. J. Bot. 70. 1992. P. 272—276.

Oorschot van C. A. N. A revision of *Chrysosporium* and allied genera // Studies in Mycology. 1980. N 20. 87 p.

Rice A. V., Currah R. S. Profiles from Biolog FF plates and morphological characteristics support the recognition of *Oidiodendron fimicola* sp. nov. // Studies in Mycology. 2005. Vol. 53. P. 75—82.

Sigler L., Gibas C., Fe C. Utility of a cultural method for identification of the ericoid mycobiont *Oidiodendron maius* confirmed by ITS sequence analysis // Studies in Mycology. 2005. Vol. 53. P. 63—74.

Summerville R. C. Root endophyte and mycorrhizosphere fungi of black spruce, *Picea mariana*, in a boreal forest habitat: influence of site factors on fungal distributions // *Studies in Mycology*. 2005. Vol. 53. P. 121—145.

Thormann M. N. The role of fungi in boreal peatlands // *Ecological Studies*. 188. 2006. P. 101—123.

Thormann M. N., Bayley S. E., Currah R. S. The microbial wildcard in peatland carbon storage: implications for global warming // Long-term dynamics and contemporary carbon budget of northern peatlands / Eds Z. C. Yu et al. Proc. of the Internat. Workshop on Carbon Dynamics of Forested Peatlands: Knowledge Gaps, Uncertainty, and Modeling Approaches (23—24 March, 2001), Edmonton, AB, Canada // *Can. For. Serv.* 2002a. P. 25—28.

Thormann M. N., Bayley S. E., Currah R. S. Microcosm tests of the effects of temperature and microbial species number on the decomposition of sedge and bryophyte litter from southern boreal peatlands // *Can. J. Microbiol.* 2004. Vol. 50. P. 793—802.

Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a southern boreal bog in Alberta, Canada // *Bryologist*. 2001. Vol. 104. P. 548—559.

Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon sources // *Can. J. Microbiol.* 2002. Vol. 48. P. 204—211.

Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. Succession of microfungi in decomposing peatland plants // *Plant Soil*. 2003. Vol. 250. P. 323—333.

Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. Patterns of distribution of microfungi in decomposing bog and fen plants // *Can. J. Bot.* 2004. Vol. 82. P. 710—720.

Tsuneda A., Chen M. N., Currah R. S. Conidiomatal morphogenesis and pleomorphic conidiogenesis in *Scleroconidioma sphagnicola* // *Mycologia*. Vol. 93 (6). 2001. P. 1164—1173.

Tsuneda A., Thormann M. N., Currah R. S. *Scleroconidioma*, a new genus of dematiaceous Hyphomycetes // *Can. J. Bot.* 2000. Vol. 78. P. 1294—1298.

Tsuneda A., Thormann M. N., Currah R. S. Modes of cell-degradation of *Sphagnum fuscum* by *Acremonium* cf. *curvum* and *Oidiodendron maius* // *Can. J. Bot.* 79. 2001. P. 93—100.

Untiedt E., Mueller K. Colonization of *Sphagnum* cells by *Lyophyllum palustre* // *Can. J. Bot.* 63. 1985. P. 757—761.

Zare R., Gams W. A revision of *Verticillium* section *Prostrata*. IV. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium* gen. nov. // *Nova Hedwigia*. 2001. Vol. 73. P. 1—50.

Московский государственный  
университет  
им. М. В. Ломоносова  
olga\_grumgrzhimailo@yahoo.com

Поступила 20 IV 2010

#### РЕЗЮМЕ

Изучению сложного процесса торфообразования посвящены многие научные исследования. Гидротермическая гипотеза и теория торфогенного слоя не объясняют причин корреляции состава торфа и степени его разложения. Объясняя процесс деструкции болотной флоры, нельзя не учитывать деятельность бактерий и грибов. Торфяные почвы являются экстремальными местообитаниями для большинства микроорганизмов, а ткани болотной растительности, особенно сфагновые мхи, имеют особый, трудно разлагающийся химический состав. Однако существует группа грибов, которые активно развиваются в данных условиях и подвергаются разложению сфагнум и другие растения. В обзоре приведены результаты микологических исследований торфяников верховых болот, проведенных в разное время зарубежными и отечественными учеными.

Ключевые слова: болото, верховое болото, торфяник, торфообразование, разложение торфа, микромитеты верховых болот, *Sphagnum* spp., экстремальные условия.

## SUMMARY

The process of peat formation is very complicated and a lot of researches are devoted to its investigation. The hydrothermal hypothesis and theory of peaty layer don't explain the reason of correlation between the peat composition and the degree of its decomposition. Bacteria and fungi are pulled into the process of peat formation. High acidity and humidity, low availability of mineral and organic substances, low oxygen amounts, low temperature of black turfs and abundance of phenolic constituents are characteristic features of bogs. That's why boggy soils represent unfavorable conditions for the growth of microorganisms. However, some fungi are predominant as saprobes in peat lands, these are extensively involved in peat decomposition. The results of mycological studies of bogs are presented in the article.

Key words: peatland, bog, peatbog, peat formation, peat decomposition, microfungal communities of bogs, *Sphagnum* spp., extreme inhabitations.