

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28: 551.312.2

© О. А. Грум-Гржимайло, Е. Н. Биланенко

КОМПЛЕКСЫ МИКРОМИЦЕТОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ ПОБЕРЕЖЬЯ
КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯGRUM-GRZHIMAYLO O. A., BILANENKO E. N. THE MICROMYCETE COMPLEXES
OF BOGS AT THE KANDALAKSHA BAY OF THE WHITE SEAМосковский государственный университет им. М. В. Ломоносова
olga_grumgrzhimailo@yahoo.com

Комплексы культивируемых микромицетов трех верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря были проанализированы методом посева на стандартные и селективные питательные среды. Микромицеты были обнаружены во всех слоях торфа, на очесе и живой части сфагнума. По числу видов во всех исследованных торфяниках наиболее широко представлен анаморфный род *Penicillium*, преимущественно видами из секций *Monoverticillata* (*P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. restrictum*, *P. vinaceum*) и *Biverticillata-Symmetrica* (*P. funiculosum*, *P. diversum*, *P. verruculosum*). Характерно присутствие разных типов стерильного мицелия. Виды рода *Oidiodendron* изолированы из образцов очеса и торфа, среди них *O. griseum* отмечен как доминирующий. Выявлены виды грибов с характерной экофизиологией: способные к разложению сфагновых мхов (*O. griseum*, *O. tenuissimum*, *Penicillium funiculosum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*), паразитирующие на насекомых (*Beauveria bassiana*, *Tolypocladium inflatum*), психротолерантные виды (*Geomyces pannorum*, *Tolypocladium* spp.). Отмечена значительная вариабельность численности микромицетов в зависимости от образца, что связано, по-видимому, с неравномерным распределением субстрата. Наибольшее количество видов микромицетов было обнаружено на очесе сфагнума и в образцах торфяников из максимальных глубин.

Ключевые слова: микромицеты болот; микромицеты торфа; грибы, разрушающие *Sphagnum*.

The micromycetes complexes of three bogs in the Kandalaksha Bay of the White Sea were analyzed by culture method with the use of standard and selective media. Micromycetes were present in all peat layers, living and decomposing *Sphagnum* spp. The abundance of anamorphic genus *Penicillium* in the bogs was presented predominantly within *Monoverticillata* (*P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. restrictum*, *P. vinaceum*) and *Biverticillata-Symmetrica* sections (*P. funiculosum*, *P. diversum*, *P. verruculosum*). Different types of sterile mycelium were characteristic in the peat. The species of *Oidiodendron* were isolated from living and decomposing *Sphagnum* spp. The high abundance of *O. griseum* was observed. Microfungi with specific ecophysiology were shown: *Sphagnum*-decomposing species (*O. griseum*, *O. tenuissimum*, *Penicillium funiculosum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*), insect parasites (*Beauveria bassiana*, *Tolypocladium* spp.), psychrotolerant species (*Geomyces pannorum*, *Tolypocladium inflatum*). The fluctuations of fungal abundance depending on samples were observed. This is, apparently, due to microlocalization of suitable substrate distribution. The maximum occurrence of micromycetes was found in dead parts of *Sphagnum* spp. and at greatest depths of the bogs.

Key words: micromycetes of bogs; microfungi in peat; fungi decomposing *Sphagnum*.

Введение

Торфяные почвы представляют специфический биотоп для развития микроорганизмов благодаря целому ряду факторов, таких как трудная доступность минеральных и органических веществ, низкие значения рН, пониженное количество кислорода в условиях

постоянной насыщенности водой, наличие ингибирующих фенольных соединений. Сфагновые мхи создают крайне неблагоприятные условия для жизни других организмов, в том числе и грибов. По мере деструкции возрастает выход фенолсодержащих соединений, которые представляют собой дубильные вещества и антиокислители, что отчасти способствует неполному

разложению и консервации в торфяных залежах болотных растений (Thormann et al., 1997, 2001, 2004a; Качалкин и др., 2005).

Сложный и многофакторный процесс торфообразования невозможно понять и объяснить, если не учитывать деятельность микроорганизмов-деструкторов, бактерий и грибов (Thormann et al., 2004a, 2006; Панкратов и др., 2005; Качалкин, 2010). 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 (Грум-Гржимайло и др., 2010). Исследование специфики структуры сообщества микромицетов, формирующегося в условиях анаэробно-анаэробия, 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 (Качалкин, 2010; Thormann et al., 2001, 2002a, 2004b). Это обусловило актуальность микологического анализа торфяников верховых болот.

Целью нашей работы было изучение культивируемых микромицетов торфяников верховых болот окрестностей Беломорской биологической станции (ББС) им. Н. А. Перцова МГУ.

Материалы и методы

Исследования проводили в трех естественных болотных экосистемах верхового типа (болота Верхнее, Круглое и Ершовское), расположенных на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря, на северном берегу п-ова Киндо в окрестностях ББС (66°34' N, 33°08' E). Болото Верхнее расположено в приозерной котловине вокруг оз. Верхнее. На нем можно отметить две основные части: довольно протяженный кочкарно-мочажинный участок олиготрофной растительности, представленный сосново-кустарничково-сфагновыми растительными сообществами (ассоциации *Paludifruticuli—Sphagnum fuscum*, *Pinus sylvestris—Pleurozium schreberi—Cladonia rangiferina*), и приозерный участок мезотрофной растительности (ассоциации *Baeothryon caespitosum—Sphagnum capillifolium*, *Calluna vulgaris—Sphagnum capillifolium*, *Carex rostrata—Sphagnum majus*, *Carex lasiocarpa—Sphagnum majus*). Болото Круглое расположено вокруг оз. Круглое. На площади этого болота можно выделить несколько участков растительности. Большая часть болота занята сосново-кустарничково-сфагновыми кочками, иногда с различными видами лишайников (ассоциации *Pinus sylvestris—Pleurozium schreberi—Cladonia rangiferina*, *Paludifruticuli—Sphagnum fuscum*). Микрорельеф кочкарный. Около озера встречаются также переходные и низинные элементы. Однако в целом характер растительности олиготрофный — это ассоциации с участием видов сосудистых растений и сфагновых мхов: *Sphagnum*

balticum, *S. lindbergii*, *Baeothryon caespitosum—Sphagnum subfulvum*. Болото Ершовское расположено на западе п-ова Киндо. Оно представляет собой болото аапа типа, с грядово-мочажинно-озерковым микрорельефом. Растительность характеризует эвтрофную ассоциацию мочажин и окраек озерков и является характерной для этого болота (ассоциации *Baeothryon caespitosum—Sphagnum papillosum*, *Carex rostrata—Sphagnum papillosum*, *Eriophorum polystachyon—Sphagnum subfulvum*, *Baeothryon caespitosum—Sphagnum subfulvum*, *Carex rostrata—Sphagnum subfulvum*). В целом характер растительности на этом болоте более эвтрофный. Значения pH торфа болот Верхнего и Круглого составляет 4.0, а Ершовского — 5.5.

Образцы торфа отбирали в летний период с помощью пробоотборочного торфяного бура в скважинах через каждые 50 см снизу вверх, начиная с глубины 1.2 м, помещали в одноразовые чашки Петри (ЧП); в деятельном слое (до 50 см) с помощью простерилизованного ножа отбирали образцы более подробно: 50, 25 см, под очесом, очес, живая часть сфагнома, помещали в одноразовые ЧП; в бумажные конверты собирали разные виды сфагнома для определения.

Навеску образца массой 1 г заливали стерильной водой и растирали в простерилизованной спиртом фарфоровой ступке. Посевы на среды сусло-агар, голодный агар и среды на основе лимоннокислого буфера (ЛБ) и вытяжки из сфагномов (BC) проводили из разведения 1:100 по 0.5 мл на 2 ЧП (по 8 ЧП на 1 образец) с помощью пипетки и шпателя. Торф из образца с глубины 1 м разложили также комочками на 4 среды. Культивировали грибы в течение 5 суток и более на ЧП при комнатной температуре (22 °C). Проводили подсчет выросших колоний и их отсев в пробирки для дальнейшей идентификации.

Для культивирования приготавливали следующие среды (пропорции даны на 1 л среды): сусло-агар (СА) — 20 г агара, 800 мл жидкого сусла, 200 мл воды; голодный агар (ГА) — 20 г агара, 1 л воды; агар на буферной основе (ЛБ) — 30 г агара, 200 мл жидкого сусла, 800 мл лимоннокислого буфера (pH 4), приготовленного по методике, описанной McIlvaine (1921), агар с суслем и буфер стерилизовали отдельно, затем растворы соединяли при температуре около 45 °C; агар на основе вытяжки из сфагнома (BC): 20 г агара, 600 мл вытяжки из сфагнома, 400 мл воды, агар с водой и вытяжку из сфагнома стерилизовали отдельно, затем растворы соединяли при температуре около 45 °C.

Частоту встречаемости вида определяли как процентное отношение числа образцов, в которых вид обнаружен, к общему числу исследованных образцов (Озерская, 1980). К доминирующим относили виды с частотой встречаемости выше 50 %, к частым — 20—50 %, к редким — менее 20%. Удельное обилие рода определяли как процентное соотношение количества колониеобразующих единиц (КОЕ) совокупности видов данного рода к общему количеству КОЕ видов всех родов для каждого из исследованных торфяников. Видовое разнообразие рода определяли как количество видов данного рода в торфянике. Для каждого об-

Продолжение таблицы

Виды грибов	Болота												
	Верхнее					Круглое					Ершовское		
	живая часть сфагнума	очес	торф (глубина, см)			живая часть сфагнума	очес	торф (глубина, см)			живая часть сфагнума	очес	торф (глубина, см)
			0—25	25—50	50—100			0—25	25—50	50—120			
<i>Penicillium rolfslii</i> Thom							22						
<i>P. spinulosum</i> Thom									59				
<i>P. thomii</i> Maire	263	47	568						200	29	86	281	
<i>P. verruculosum</i> Peyronel													
<i>P. vinaceum</i> J. C. Gilman et E. V. Abbott									200	29	86	281	
<i>Sclerotinia</i> sp.	11												
<i>Tolypocladium geodes</i> W. Gams						133	219						
<i>T. inflatum</i> W. Gams	1053	2353	527	154	89								
<i>Verticillium nigrescens</i> Pethybr.			18										
<i>Zythiostroma pinastri</i> (P. Karst.) Höhn.				31	22								
<i>Mycelia sterilia</i> 1 (<i>Dematiaceae</i>)	11												
<i>M. sterilia</i> 2										29			
<i>M. sterilia</i> 3 (<i>Dematiaceae</i>)									20				
<i>M. sterilia</i> 4						18							
<i>M. sterilia</i> 5						18							
<i>M. sterilia</i> 6							22						
<i>M. sterilia</i> 7			22										
<i>M. sterilia</i> 8 (<i>Papulaspora</i> sp.)	32								22				
Общее количество видов	8	3	6	6	11	4	3	4	6	11	3	3	5

чество (12 видов) выделили с максимальной глубины торфяника (1 м). Возможно, это связано с тем, что с этой глубины взяли и проанализировали два образца. Численность таких видов, как *Geomyces pannorum* и *Penicillium vinaceum*, достигала 10^5 КОЕ на 1 г сухой массы образца (см. таблицу). В большом количестве (10^5 КОЕ) и из всех образцов по профилю торфяника кроме живой части сфагнума выделили *Oidiodendron griseum*. Кроме того, с довольно высокими показателями численности (около 10^4 КОЕ на 1 г сухой массы образца) выделили *Penicillium spinulosum* (с очеса и торфа до 25 см) и *P. thomii* (с живой части сфагнума) (см. таблицу). Большая разница в показателях численности видов грибов, вероятно, объясняется забором образцов торфа и сфагнума из различных микролокусов торфяников, на разной стадии разложения, с отличающимся растительным составом торфа.

Торф с глубины 1 м поместили на среду СА комочками и выделели 2 вида микромицетов — *Aureobasidium pullulans* и *Penicillium verruculosum* (см. таблицу).

В торфянике около оз. Верхнее максимально представлен род *Penicillium* (8 видов). Наиболее высокое удельное обилие здесь у родов *Tolypocladium* (31 %), *Penicillium* (28 %), *Oidiodendron* (19 %) и *Geomyces* (19 %) (рис. 2).

Из 7 образцов торфяника болота около оз. Круглое изолировали 21 вид микромицетов: 11 видов на СА, 6

видов на ЛБ, 4 вида на ВС и 7 видов на ГА с живой части сфагнума, очеса и торфа с глубины до 120 см (рис. 3; см. таблицу). С живой части сфагнума выделили 4 вида, численные показатели которых невелики (10^3 КОЕ на 1 г сухой массы образца). Наибольшее количество (8 видов) было выделено с максимальной глубины торфяника (1.2 м), однако численные показатели здесь также составили около 10^4 КОЕ на 1 г сухой массы образца. По частоте встречаемости в трех образцах и численности (10^5 КОЕ на 1 г сухой массы образца) в данном торфянике доминировали *Tolypocladium geodes* и *Penicillium glabrum*. Вид *P. thomii* выделили из одного образца с глубины 1 м в количестве 10^4 КОЕ на 1 г сухой массы образца (рис. 4; см. таблицу). Максимальное количество (11 видов) идентифицировано на среде СА, минимальное (4 вида) — на среде ВС.

В торфянике около оз. Круглое род *Penicillium* представлен 10 видами, его удельное обилие составило 62 %; обилие также род *Tolypocladium* (20 %) и обнаружены 4 морфологических типа мицелия без спороношения (рис. 4).

Из торфяника болота около оз. Ершовское проанализировано 5 образцов живой части сфагнума, очеса и торфа с глубины до 30 см. На среды СА, ЛБ, ВС, ГА изолировали и идентифицировали 7 видов грибов. По численности здесь доминировал *Penicillium funiculosum* (около 10^4 — 10^5 КОЕ на 1 г сухой массы образца),

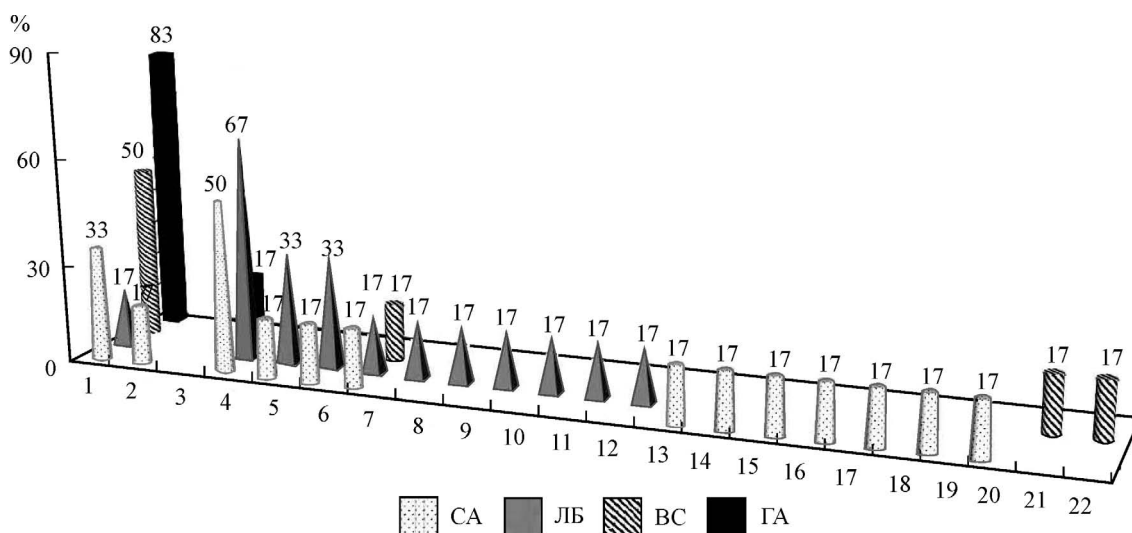


Рис. 1. Частота встречаемости видов микромицетов в торфяниках болота около оз. Верхнее.

1 — *Tolypocladium inflatum*, 2 — *Penicillium verruculosum*, 3 — *Mycelia sterilia*, 4 — *Oidiodendron griseum*, 5 — *Penicillium thomii*, 6 — *Zythiostroma pinastrii*, 7 — *Penicillium spinulosum*, 8 — *Acrodontium crateriforme*, 9 — *Cladosporium cladosporioides*, 10 — *Geotrichum candidum*, 11 — *Mycelia sterilia* 1 (*Dematiaceae*), 12 — *Penicillium restrictum*, 13 — *P. citreoviride*, 14 — *Aureobasidium pullulans*, 15 — *Botrytis cinerea*, 16 — *Mycelia sterilia* 9 (*Papulospora* sp.), 17 — *Penicillium glabrum*, 18 — *P. brevicompactum*, 19 — *Sclerotinia* sp., 20 — *Verticillium nigrescens*, 21 — *Alternaria alternata*, 22 — *Geomyces pannorum*. CA — сусло-агар, ЛБ — среда на основе лимоннокислого буфера, ВС — среда на основе вытяжки из сфагнума, ГА — голодный агар. То же для рис. 3 и 5.

который был выделен из всех образцов (рис. 5; см. таблицу). Таким же массово встречаемым, но уступающим по количеству (около 10^3 — 10^4 КОЕ на 1 г сухой массы образца) был вид *P. thomii*. Наибольшее количество (5 видов) выделено с максимальной глубины торфяника (рис. 5; см. таблицу).

Как и в предыдущих торфяниках, в болоте около оз. Ершовское самым обильным (92 %) и максимально представленным (4 вида) был род *Penicillium* (рис. 6).

По результатам анализа выделения видов микромицетов из торфяников на разные среды можно утверждать, что наряду со стандартными целесообразно использование и селективных сред, которые позволяют обнаружить медленно растущие олиготрофные и кислотолерантные виды, способные развиваться и функ-

ционировать в кислых условиях и расти на таких специфических субстратах, как сфагновые мхи.

По числу КОЕ в наших исследованиях в торфяниках доминировали виды родов *Penicillium*, *Oidiodendron*, *Tolypocladium*, а также *Geomyces pannorum* и стерильный мицелий.

Вид *Penicillium spinulosum* в большом количестве был изолирован из двух исследованных торфяников и почвы. Такие результаты не случайны и подтверждаются данными литературы. В Северной Канаде проводились исследования видового разнообразия грибов прикорневой зоны ели (*Picea mariana*), которая обитает в подзолистой почве и по краям болот. Исследователи назвали типичным видом *P. spinulosum* из гумусового горизонта северных подзолов и верховых болот (Sum-

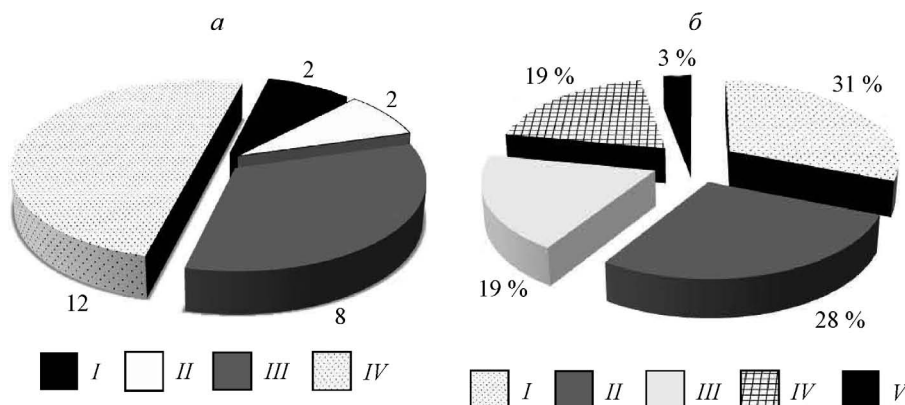


Рис. 2. Число видов грибов в разных родах (а) и удельное обилие родов грибов (б) торфяника верхового болота около оз. Верхнее. Другие роды представлены одним видом (а) или их удельное обилие менее 1 % (б).

а: I — *Cladosporium*, II — *Mycelia sterilia*, III — *Penicillium*, IV — другие; б: I — *Tolypocladium*, II — *Penicillium*, III — *Oidiodendron*, IV — *Geomyces*, V — другие.

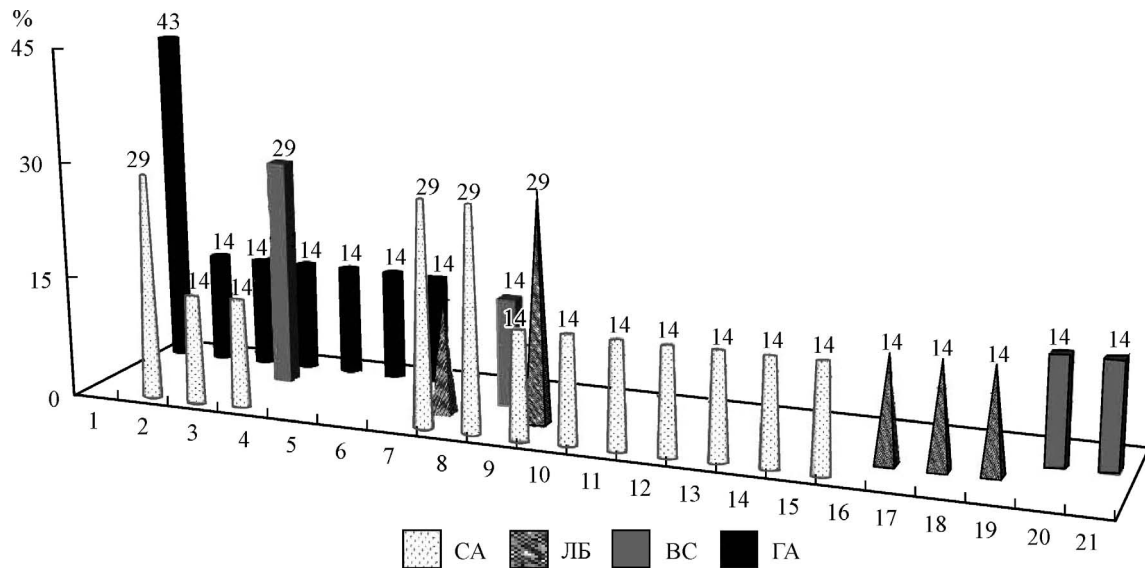


Рис. 3. Частота встречаемости видов микромицетов в торфяниках болота около оз. Круглое.

1 — *Tolypocladium geodes*, 2 — *Cladosporium herbarum*, 3 — *Penicillium thomii*, 4 — *P. brevicompactum*, 5 — *P. aurantiogriseum*, 6 — *P. nalgiovense*, 7 — *Mycelia sterilia*, 8 — *Penicillium spinulosum*, 9 — *Beauveria bassiana*, 10 — *P. glabrum*, 11 — *P. citreoviride*, 13 — *P. rolfsii*, 14 — *Mycelia sterilia (Dematiaceae)*, 15 — *M. sterilia*, 16 — *M. sterilia (Papulaspora sp.)*, 17 — *Oidiodendron griseum*, 18 — *O. periconioides*, 19 — *Penicillium funiculosum*, 20 — *Lecanicillium sp.*, 21 — *Mycelia sterilia*.

merbell, 2005). Изучение почв лесных сообществ в окрестностях ББС показало, что *P. spinulosum* преобладал по частотам встречаемости в данных местообитаниях (Бубнова, 2005). Для исследуемой области типичны подзолистые почвы, которые имеют низкие значения pH, как и торфяники. Отмеченный ранее исследователями как доминирующий в торфяниках вид *P. lividum*, рассматривается сейчас как синоним *P. spinulosum*. По данным Domsh et al. (1980), *P. spinulosum* 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. Для этого вида отмечена высокая встречаемость в почвах с повышенной кислотностью. В широком диапазоне температур растет *P. spinulosum*: от 5—7 до 41—42 °C (для верхних слоев торфяников характерны сильные перепады температур), при оптимальном значении температуры

роста в интервале 26—28 °C. Кроме того, это один из немногих видов, для которых отмечена способность к разложению сфагновых мхов. 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 в большом количестве из исследованных торфяников, тоже не случайны. По данным исследователей (Озерская, 1980; Domsh et al., 1980; Бабьева и др., 1989), *P. thomii* присутствует во всех сообществах микромицетов, выделенных из кислых почв. Этот вид, часто встречающийся в тундровых, подзолистых почвах, а также в торфяниках и на растениях верховых болот, способен развиваться при температуре от 5 до 37 °C (Domsh et al., 1980). Космополитный вид *P. funiculosum*, способный к росту и развитию в широком диапазоне температур (5—42 °C), обитает также в экстре-

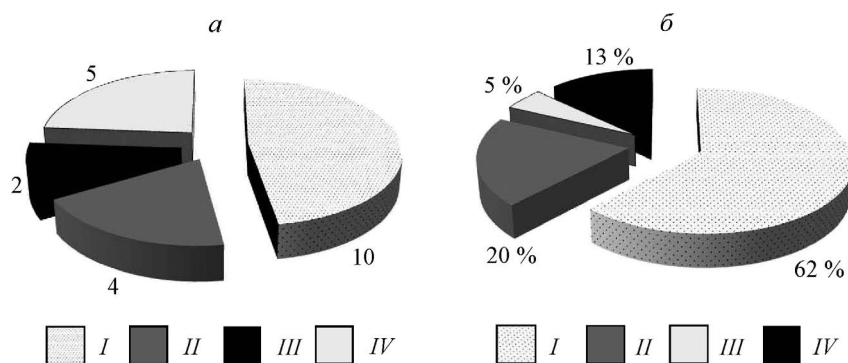


Рис. 4. Число видов грибов в разных родах (а) и удельное обилие родов грибов (б) торфяника верхового болота около оз. Круглое. Другие роды представлены одним видом (а) или их удельное обилие менее 1 % (б).

а: I — *Penicillium*, II — *Mycelia sterilia*, III — *Oidiodendron*, IV — другие; б: I — *Penicillium*, II — *Tolypocladium*, III — *Mycelia sterilia*, IV — другие.

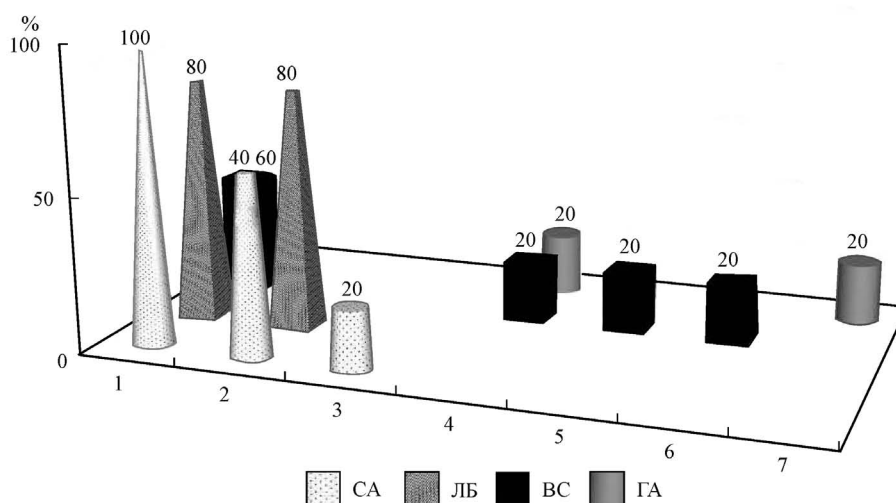


Рис. 5. Частота встречаемости видов микромицетов в торфяниках болота около оз. Ершовское.

1 — *Penicillium funiculosum*, 2 — *P. thomii*, 3 — *P. implicatum*, 4 — *Cladosporium cladosporioides*, 5 — *C. herbarum*, 6 — *Penicillium vinaceum*, 7 — *Mycelia sterilia*.

мальных холодных условиях на кислых субстратах, встречается во всех типах почв, в торфяниках верховых болот и маршевых почвах тайги (Domsh et al., 1980). В нашем исследовании данный вид доминировал в одном из трех изученных торфяников (около оз. Ершовское), который находится на уровне моря и доходит практически до литорали. Возможно, наличие здесь такого количества зачатков *P. funiculosum* связано с тем, что это болото отличается по типу от двух других, а также по глубине, кислотности, растительному составу и располагается ниже остальных изученных по отношению к уровню моря и ближе к нему. Этот вид также отмечается у многих исследователей в работах по изучению видового состава грибов, обитающих в торфяниках. По имеющимся данным (Domsh et al., 1980), *P. funiculosum* способен разрушать сфагновые мхи.

Виды *P. glabrum* и *P. implicatum* также характерны для подзолистых и других кислых почв, низинных и

верховых болот (Domsh et al., 1980). Очень широко распространен и часто отмечается в северных областях *P. glabrum*, в том числе в почвах арктической тундры, в окрестностях Белого моря, Мурманска, Северной Швеции (Domsh et al., 1980; Nilsson et al., 1992).

Виды рода *Oidiodendron* известны как обычные обитатели торфяников, способные к разрушению сфагновых мхов (Thorman et al., 2001, 2002b, 2004a, 2048b; Rice et al., 2002; Sigler et al., 2005). Они могут расти и развиваться при низких значениях pH — до 2.0 (Gross et al., 2000). В наших исследованиях *O. griseum* был одним из доминирующих среди всех изолированных видов. В результате выяснения способности к росту микромицетов при низких значениях pH, проведенного Gross (Gross et al., 2000), оказалось, что *O. griseum* может развиваться в самом широком диапазоне pH (от 2.0 до 6.0) по сравнению со всеми исследованными видами данного рода. По данным Sigler (Sigler et al., 2005), вид *O. griseum* является обычным компонентом

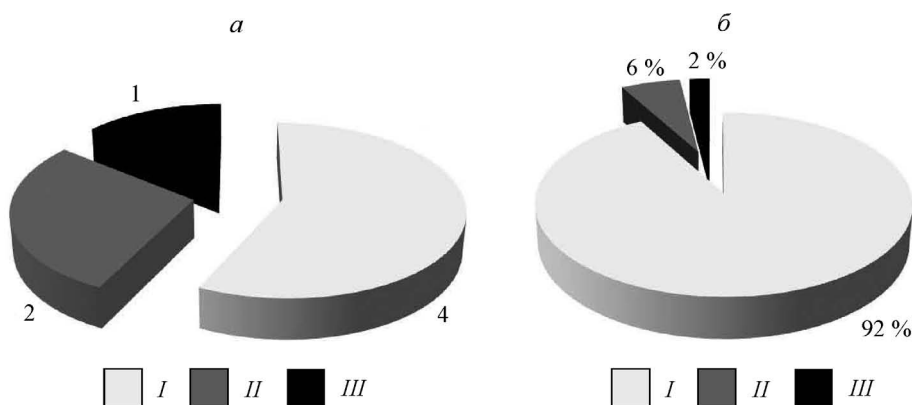


Рис. 6. Число видов грибов в разных родах (а) и удельное обилие родов грибов (б) торфяника верхового болота около оз. Ершовское.

а и б: I — *Penicillium*, II — *Cladosporium*, III — *Mycelia sterilia*.

прикорневой зоны вересковых растений, а также торфяных и лесных подзолистых почв. Вид *O. periconioides* также часто выделяется из сфагновых болот (Rice et al., 2005).

По мнению ряда специалистов (Мирчинк, 1988; Кочкина и др., 2008), *Geomyces pannorum* относится к психротолерантным видам и обитает преимущественно в северных почвах тундры в условиях естественной криоконсервации. 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). Вид способен развиваться в широком диапазоне значений pH (3.5—8.0) (Oorschot, 1980). По результатам исследований, проведенных В. А. Щербаковой с сотрудниками (2008), основную часть микобиотической популяции, обнаруженной в многолетней мерзлоте Арктики, составили грибы рода *Geomyces*. 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 (Щербакова и др., 2008), выявленные новые физиологические особенности объясняют способность гриба *G. pannorum* выживать в анаэробных условиях, характерных для криопэгов в вечной мерзлоте. Отметим, что для глубинных слоев торфяников также характерны анаэробные условия и низкие температуры, для роста и развития в которых требуются те же физиологические особенности. Выделение нами данного вида с глубины 1 м из образца торфа северного болота с высокой численностью (порядка 10^5 КОЕ на 1 г сухой массы образца) это подтверждает. В глубине почвенного профиля *G. pannorum* отмечен как часто встречающийся типичный вид и другими исследователями (Марфенина и др., 2009). Вид *Tolyposcladium inflatum* доминирует в торфянике верхового болота около оз. Верхнее по численности КОЕ. Вместе с видами *T. geodes* и *Beauveria bassiana*, довольно многочисленными в торфянике около оз. Круглое, *Tolyposcladium inflatum* является типичным сапротрофом, часто выделяемым из почв холодных областей. Существуют данные о психротолерантности видов рода *Tolyposcladium* (Bisset, 1983). Кроме того, вышеперечисленные виды известны как энтомопатогенные, некоторые из которых используются в практике биоконтроля. Указывается способность к активному паразитизму *T. inflatum* на личинках комаров. В связи с этим одной из возможных причин отмечаемой значительной численности видов рода *Tolyposcladium*, а также *Beauveria bassiana* в торфяниках может быть высокая плотность в этих местообитаниях беспозвоночных животных, в том числе личинок кровососущих комаров, на которых могут развиваться данные виды грибов (Бубнова, 2005).

Таким образом, можно отметить, что для торфяников верховых болот, расположенных в северных широтах, характерны специфические особенности структуры комплексов культивируемых микромицетов. Они проявляются как в составе видов грибов, так и в количественных показателях. Нами отмечено относительно невысокое видовое разнообразие и количественное содержание зачатков грибов по сравнению с торфяниками умеренных широт и Al—Fe-гумусовыми подзолами побережья Кандалакшского залива Белого моря. По числу видов наиболее широко представлен анаморфный род *Penicillium*, преимущественно представители секций *Monoverticillata* (*P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. restrictum*, *P. vinaceum*) и *Biverticillata-Symmetrica* (*P. funiculosum*, *P. diversum*, *P. verruculosum*). Виды рода *Oidiodendron* изолированы из образцов очеса и торфа, причем *O. griseum* отмечен в значительном количестве. Характерно присутствие большого количества стерильного мицелия. Полученные нами результаты показывают, что грибные комплексы торфяников отражают условия исследованного экотопа. Выявлены виды микромицетов, известные как деструкторы сфагновых мхов (например, *Oidiodendron griseum*, *O. tenuissimum*, *Penicillium funiculosum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*), а также виды *Tolyposcladium inflatum*, *Beauveria bassiana* паразитирующие на личинках двукрылых насекомых, в частности кровососущих комаров, которых много в исследованном районе. Часть выделенных в этом регионе видов (*Geomyces pannorum*, *Tolyposcladium* spp.) относится к психротолерантным.

Нами отмечен факт увеличения разнообразия видов грибов и количественного содержания (предположительно в виде спор) их зачатков в самых глубинных слоях торфяных болот. Можно проследить некоторые отличия в комплексах видов грибов в разных торфяниках, что связано с различной трофностью и разными экологическими условиями, складывающимися в типах исследованных болот, однако анаморфные виды аскомицетов и стерильный мицелий доминируют во всех из них. Идентификация стерильного мицелия с помощью методов молекулярной биологии проводится в настоящее время.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 11-04-01576-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: МГУ, 1989. 336 с.
- 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. 145 с.
- Грум-Гржимайло О. А., Биланенко Е. Н. Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 6. С. 485—496.
- Качалкин А. В. Дрожжевые сообщества сфагновых мхов: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2010. 179 с.
- Качалкин А. В., Чернов И. Ю., Семёнова Т. А., Головченко А. В. Характеристика таксономического со-

става микромицетных и дрожжевых сообществ в торфяных почвах разного генезиса // Болота и биосфера / Матер. 4-й науч. школы. Томск, 2005. С. 208—216.

Кочкина Г. А., Озерская С. М., Иванушкина Н. Е., Гиличинский Д. А. Микобиота многолетней мерзлоты // Современная микология в России. Т. 2. М.: Нац. акад. микол., 2008. С. 389.

Марфенина О. Е., Сахаров Д. С., Иванова А. Е., Русаков А. В. Микологические свойства голоценовых и позднеплейстоценовых палеогоризонтов и фрагментов палеопочв // Почвоведение. 2009. № 4. С. 469—478.

Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.

Озерская С. М. Структура комплексов почвенных грибов-микромицетов двух лесных биогеоценозов зоны смешанных лесов: Автореф. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 24 с.

Панкратов Т. А., Белова С. Э., Дедыш С. Н. Оценка филогенетического разнообразия прокариотных микроорганизмов в сфагновых болотах с использованием метода Fish // Микробиология. 2005. Т. 74, № 6. С. 1—7.

Пидопличко Н. М., Милько А. А. Атлас мукоральных грибов. Киев: Наук. думка, 1971. 115 с.

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.: Нац. акад. микол., 2008. С. 392—393.

Агх J. A. von. The Genera of fungi sporulating in pure culture. J. Cramer, 1971. 424 p.

Barnet H. L., Hunter B. B. Illustrated genera of imperfect fungi. 3rd ed. Burgess Life Science Series. Mycology, 1972. 241 p.

Bisset J. Notes on *Tolyposcladium* and related genera // Can. J. Bot. 1983. 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.

Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Commonwealth Mycological Institute. Kew, Surrey, England. 1971. 608 p.

Gams W. Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1971. 261 p.

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

Hoog G. S. de, Guarro J., Gene J., Figueras M. J. Atlas of clinical fungi. 2nd ed. Centraalbureau voor Schimmelcultures. Univ. Rovira i Virgili, 2000. 1126 p.

McIlvaine T. C. A buffer solution for colorimetric comparison. Morgantown: West Virginia University, Department of Soils, 1921. P. 183—186.

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

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

Raper K. B., Fennell D. I. The genus *Aspergillus*. Baltimore: The Williams and Wilkins Company, 1965. 686 p.

Raper K. B., Thom C., Fennell D. I. A Manual of the *Penicillia*. New York; London: Hafner Publishing Company, 1968. 875 p.

Rice A. V., Currah R. S. New perspectives on the niche and holomorph of the myxotrichoid hyphomycete, *Oidiodendron maius* // Mycol. Res. 2002. Vol. 106 (12). P. 1463—1467.

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.

Schroers H.-J. A monograph of *Bionectria* (Ascomycota, Hypocreales, Bionectriaceae) and its *Clonostachys* anamorphs // Studies in Mycology. 2001. N 46. 216 p.

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. N 53. P. 63—74.

Summerbell 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. N 53. P. 121—145.

Thormann M. N., Bayley S. E. Decomposition along a moderate-rich fen-marsh peatland gradient in boreal Alberta, Canada // Wetlands. 1997. Vol. 17, N 1. P. 123—137.

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

Thormann M. N., Currah R. S., Bayley S. E. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a southern boreal bog in Alberta, Canada // Bryologist. 2001. N 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. 2002b. Vol. 48. P. 204—211.

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

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

Thormann M. N. The role of fungi in decomposition dynamics in peatlands // Ecol. Studies. 2006. Vol. 188. P. 101—123.

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.

Поступила 23 XII 2011