СОДЕРЖАНИЕ

Ю. А. Виноградова, Е. М. Лаптева, В. А. Ковалева, 105 Е. М. Перминова 105 Новые сведения о редких охраняемых видах базидиомицетов Хабаровского края Е. А. Ерофеева, Н. В. Бухарова, Н. А. Кочунова, Е. М. Булах 115 Динамика комплексов микроскопических грибов в процессе 119			
	79		
БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ			
в сезонноталом слое бугристых торфяников Южной Тундры Ю. А. Виноградова, Е. М. Лаптева, В. А. Ковалева,	10:		
Хабаровского края	119		
Динамика комплексов микроскопических грибов в процессе зарастания породных отвалов угольных шахт в зоне южной тундры (Республика Коми) В. А. Ильюшин, И. Ю. Кирцидели	129		
Видовой состав и способность агарикомицетов к аккумуляции тяжелых металлов в условиях урбоэкосистемы Д. В. Попыванов, А. А. Широких	138		

148

генотипов хлопчатника

М. М. Хотамов, И. Г. Ахмеджанов

Contents

Vol. 55, No. 2, 2021				
REVIEWS AND DISCUSSIONS				
Ecological portrait of Antarctic fungi D. A. Nikitin	79			
BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY				
Soil fungi biomass and diversity of soil microfungi in the active layer of south tundra peatlands Yu. A. Vinogradova, E. M. Lapteva, V. A. Kovaleva, E. M. Perminova	105			
To the rare basidiomycetes Red List of the Khabarovsk Territory E. A. Erofeeva, N. V. Bukharova, N. A. Kochunova, E. M. Bulakh	119			
Dynamics of complexes of microfungi in the process of overgrowing spoil tips of coal mines in the southern tundra zone (Komi Republic) <i>V. A. Iliushin, I. Yu. Kirtsideli</i>	129			
The agaricomycetes ability to accumulation of heavy metals in urban ecosystem environment				

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

138

148

D. V. Popyvanov, A. A. Shirokikh

M. M. Khotamov, I. G. Akhmedzhanov

Study of Verticillium wilt pathogenesis in different cotton genotypes

———— ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ ——

УЛК 579.26: 631.46

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ АНТАРКТИДЫ

© 2021 г. Д. А. Никитин^{1,2,*}

¹ Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 119017 Москва, Россия
² Институт географии РАН, 119017 Москва, Россия
*e-mail: dimnik90@mail.ru
Поступила в редакцию 20.08.2020 г.
После доработки 15.11.2020 г.
Принята к публикации 23.12.2020 г.

В связи с чутким откликом полярных экосистем на глобальное изменение климата стали особенно актуальны исследования микроорганизмов Антарктиды. Суровые климатические условия материка привели к формированию уникальных биогеоценозов без цветковых растений, но с доминированием микобиоты в почвах. Антарктические грибы выполняют не только свои классические экосистемные функции, но и являются основой существования местных сообществ, представленных эндолитами, микробными матами и т.д. Кроме того, антарктические грибы – ведущая сила в преобразовании горных пород in situ и переводе биоэлементов в доступную для других организмов форму. Поэтому микобиота играет решающую роль для поддержания равновесия экосистем в Антарктиде. Среди грибов материка доминирует Ascomycota (77.1%), а не Basidiomycota (9.1%), как на других континентах. По ряду причин в некоторых биотопах Антарктиды дрожжи и дрожжеподобные микромицеты (преимущественно базидиального аффинитета) являются более устойчивой к экстремальным воздействиям группой микобиоты, чем мицелиальные грибы. Есть ряд предпосылок считать, что мицелиальные грибы и дрожжи адаптированы к существованию в биогеоценозах с чрезвычайно низкой температурой лучше, чем другие микроорганизмы. Поскольку Антарктида длительное время была изолирована от других континентов, эволюция здесь шла особым путем, приведшим к появлению многих эндемичных таксонов грибов. Присутствие эвритопов на материке связывают с глобальным потеплением климата и усиленным антропогенным воздействием. В обзоре рассмотрено современное состояние исследований структуры сообществ микобиоты антарктических субаэральных и субаквальных биотопов, экологическая роль мицелиально-дрожжевого диморфизма для грибов Антарктиды, проблема эндемизма микобиоты материка, экологические и физиологические адаптации грибов к низким температурам, обоснована необходимость поиска вторичных метаболитов у психрофильных микромицетов.

Ключевые слова: биомасса, грибы, дрожжи, криоконит, метаболическая активность, психрофилия, супрагляциальные органоминеральные системы, таксономическое разнообразие, экстремальные экосистемы, экология

DOI: 10.31857/S0026364821020070

ВВЕДЕНИЕ

В связи с чутким откликом полярных экосистем на глобальное изменение климата стали особенно актуальны исследования микрооганизмов Антарктиды (Rosa et al., 2019). Биогеоценозы материка уникальны, поскольку характеризуются чрезвычайно суровым климатом и, как следствие, практически полным отсутствием цветковых растений (Singh et al., 2018; Schultz, Rosado, 2019). Установлено, что по показателю биомассы в антарктических почвах и грунтах преобладают грибы (Selbmann et al., 2014; Lysak et al., 2018; Gomes et al., 2019), изучению которых в этом регионе уделено пока значительно меньше внимания, чем прокариотам. Микобиота Антарктиды выполняет не только свои классические экосистемные функции разложение органического вещества любой сложности и происхождения - но является основой существования для других организмов и даже сообществ, представленных лишайниками, эндолитами, микробными матами и т.д. (Brunati et al., 2009; Furbino et al., 2014; Archer et al., 2017; Coleine et al., 2018, 2020; Meslier, DiRuggiero, 2019). Антарктические грибы выполняют функцию ранней колонизации скальных обнажений, переводят биоэлементы горных пород в доступную для других организмов форму, способствуют структурированию местных почв со слаборазвитым профилем (Мегgelov et al., 2012; Onofri et al., 2014; Yeager, 2019). Поэтому грибы имеют решающее значение для поддержания равновесия экосистем в Антарктиде (Arenz et al., 2014; Rosa et al., 2019). Особенности метаболизма антарктических штаммов грибов позволяют им быть устойчивыми к широкому спектру стрессов местных условий и колонизиро-

вать все доступные экологические ниши (Ruisi et al., 2007; Coleine et al., 2018; da Silva et al., 2019; Coleine et al., 2020). Для Антарктиды характерно широкое распространение грибов с мицелиально-дрожжевым диморфизмом, что, видимо, также служит для их лучшей адаптации к экстремальным условиям (Gorbushina et al., 2003; Boyce, Andrianopoulos, 2015; Rosa et al, 2019). До настоящего времени исследования микобиоты касались преимущественно разнообразия микромицетов на различных субстратах материка (Marfenina et al., 2016; Gomes et al., 2019; de Carvalho et al., 2019; Oliveira et al., 2019; da Silva et al., 2019; Gomes et al., 2019; Kochkina et al., 2019) в то время, как экологической и функциональной структуры микоценозов уделялось меньше внимания.

КАЧЕСТВЕННЫЕ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИКОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

Изучение микобиоты Антарктиды началось в 1960-х гг. (Ruisi et al., 2007; Kochkina et al., 2014; Rosa et al., 2019), а прокариот – с начала XX века (Bratchkova, Ivanova, 2011), поэтому грибы материка менее исследованы. Наибольшее внимание уделялось изучению лихенезированной и лихенофильной микобиоты Антарктиды (Santiago et al., 2015; de Carvalho et al., 2019). Большинство работ по свободноживущей (не связянной с лишайниками) микобиоте сделано с помощью метода микробиологического посева, зачастую, с молекулярной идентификацией культур (табл. 1). К настоящему времени в Антарктиде выявлены следующие таксоны микобиоты: Ascomycota, Basidiomycota, Mucoromycota, Chytridiomycota и Glomeromycota, а также отмечены грибоподобные Oomycota и Mycetozoa (Kirk et al, 2008; Arenz, Blanchette, 2011; Pudasaini et al, 2017; Duarte et al., 2019; Rosa et al, 2019). Преобладают Ascomycota (77.1%); значительно меньше Basidiomycota (9.1%); совсем мало Mucoro*mycota* и др. (Rosa et al, 2019). В первую очередь, это связано с практически полным отсутствием сосудистых растений, с которыми обычно формируют симбиозы, в том числе микоризы (Ludleya, Robinson, 2008; Frisvad, 2008; Smith, Read, 2010). Наблюдения показывают, что в высоких широтах доминирует Ascomycota, а в умеренном климате — Basidiomycota (Zumsteg et al., 2012). В континентальной Антарктиде из базидиомицетов присутствуют только дрожжи (Onofri et al., 2007) и нет микоризных грибов (Smith, Read 2002; Harrington, Mitchell, 2002; Cripps, Eddington 2005). Низкое разнообразие и численность Mucoromycota возможно связано со строением их ценоцитного мицелия, где редкие септы не могут обеспечить устойчивость организма к разрыву клеток при отрицательных температурах (Frisvad, 2008; Maggi et al., 2013).

Отдел Ascomycota в Антарктиде представлен 12 семействами: Arthrodermataceae, Chaetomiaceae, Hypocreaceae, Lasiosphariaceae, Microascaceae, Myxotriaceae, Orbiliaceae, Saccharomycetaceae, Sclerotiniaceae, Thelobolaceae, Trichocomaceae, Trichospheariaceae. И порядками Eurotiales, Hypocreales, Leotiales, Microascales, Onygenales, Pezizales, Saccharomycetales, Sordariales u Trichosphaeriales (Frisvad, 2008). В отделе Basidiomycota преобладают 2 класса – Tremellomycetes и Cystobasidiomycetes (Hassan et al... 2016), a B *Mucoromycota – Mortierellaceae* (Onori et al., 2007). Наиболее распространенные порядки грибов в Антарктиде: Onygenales, Eurotiales, Mortierellales, Mucorales, Saccharomycetales, Thelebolales и Helotiales (Newsham et al., 2018). Характерными видами антарктических субстратов являются: Antarctomyces pellizariae, Antarctomyces psychrotrophicus, Aspergillus niger, A. versicolor, Aureobasidium pullulans, Cadophora fastigiata, C. luteo-olivacea, Cadophora malorum, Cladosporium herbarum, C. sphaerospermum, Cryptococcus albidus, C. antarcticus, C. friedmannii, C. victoriae, C. vishniacii, C. wieringae, Glaciozyma watsonii, Goffeauzyma gilvescens, Mortierella amoeboidea, M. antarctica, M. alpina, Mrakia frigida, Paraphoma fimeti, Phoma herbarum, Penicillium antarcticum, P. funiculosum, P. chrysogenum, P. roqueforti, P. verrucosum, Pseudogymnoascus panorrum, Rhodotorula mucilaginosa, Thelebolus globosus, Th. microsporus (Arenz, Blanchette 2011; Alias et al., 2013; Arenz et al., 2014; Marfenina et al., 2016; Gomes et al., 2019; Kochkina et al., 2019; Rosa et al., 2019). Самым распространенным родом в Антарктиде является аскомицет Thelebolus и его анаморфа Hyphozyma (Brunati et al., 2009). С экологической точки зрения, для антарктических изолятов микромицетов отмечают приуроченность к тем или иным биотопам. Так, в донных осадках морей Антарктиды основные роды — Cylindrocarpon, Glomerella, Golovinomyces, Penicillium, Phoma (Lai et al., 2007; Singh et al., 2014;); в озерах материка доминирующие виды — Cadophora luteo-olivacea, C. malorum, Geomyces pannorum, Thelebolus spp. (Brunati et al., 2009; Gonçalves et al., 2012); на морских водорослях (Adenocystis utricularis, Desmarestia anceps, Palmaria decipiens) - Antarctomyces psychrotrophicus, Geomyces pannorum, Metschnikowia australis (Loque et al., 2010; Furbino et al., 2014); на лишайниках — Antarctomyces psychrotrophicus, Pseudogymnoascus sp., Thelebolus sp., (Santiago et al., 2015); BO MXAX – Cadophora malorum, Geomyces pannorum, Phoma herbarum (Tosi et al., 2002; Frisvad, 2008); на цветковых растениях — Alternaria spp., Phaeoshaeria spp. (Rosa et al., 2009); B почвах — Antarctomyces psychrotrophicus, Phoma spp., Thelebolus microsporus (Arenz et al., 2006; Connell et al., 2006; Loque et al., 2010; Arenz, Blanchette 2011); на птичьих базарах — Thelebolus globosus, Th. ellipsoideus, Th. microsporus (Alias et al., 2013), а также Apiosordaria antarctica, Thielavia antarctica, Hypocrea psychrophila. Microascus caviariformis. Myriosclerotinia borealis (Frisvad, 2008); на скалах и камнях – чер-

Таблица 1. География субстратов и методы, используемые при исследованиях разнообразия антарктических грибов

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографи- ческая ссылка
	Южные Шетландские острова, о. Ливингстон	почвы, скалы, зоо- генные и антропо- генные субстратах	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Vlasov et al. (2012)
	о. Кинг-Джордж	печеночники (Barbi- lophozia hatcheri) и мхи (Chorisodon- tium aciphyllum, Sanionia uncinata)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Zhang et al. (2013)
аодта	Олклендские острова, о. Сигни	почвенные керны (эксперимент с сукцессией мик-рокосмов)	Количественная ПЦР ДНК и РНК	Yergeau, Kowal- chuk (2008)
олуоо	Олклендские острова, о. Сигни; о. Анкоредж	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК; Количественная ПЦР ДНК	Yergeau et al. (2006)
ский і	Южные Шетландские острова, о. Ливингстон	альго-бактериаль- ные маты	Биомасса по эргостеролу; сканирующая электронная микроскопия; 454 пиросеквенирование	Velázquez et al. (2016)
жтиче	Субантарктика (Шетландские острова)	скалы	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Alves ных штаммов по ITS рДНК	Alves et al. (2019)
двтнA	мыс Ройдс и Эванс, о. Росса	древесина (хижина)	Сканирующая электронная микроскопия	Blanchette et al. (2004, 2010)
ику и	о. Кинг-Джордж	почвы, вода	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Carrasco et al. (2012)
ітаркт	о. Лонг, о. Берд	почвы	454 пиросеквенирование	Cox et al., 2016, 2019
Субан	о. Кинг-Джордж; о. Ливингстон; о. Хаф Мун	почвы (орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	De Sousa et al. (2017)
	о. Элефант, о. Кинг-Джордж, о. Десепшн	макроводоросли Monostroma hariotii и Pyropia endiviifolia	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Furbino et al. (2014)
	о. Кинг-Джордж	Морские губки	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Henríquez et al., 2014
	Шетландские острова, о. Кинг-Джордж	макроводоросли Adenocystis utricu- laris, Desmares- tiaanceps, Palmaria decipiens	Микробиологический посев с идентификацией отдель- ных штаммов по ITS рДНК	Loque et al. (2010)

Таблица 1. Продолжение

Локация	Субстрат	Метод	Библиографи- ческая ссылка
о. Кинг-Джордж, о. Десепшен, о. Роберт, снег о. Сноу; северная часть Антарктического полуострова	er	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК. Амплификация β-табулина и рибосомального гена RPB2	de Menezes et al. (2017, 2019)
о. Кинг-Джордж	растения (антаркти- ческая шучка Deschampsia antarctica)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Rosa et al. (2009)
о. Кинг-Джордж, о. Элефант, о. Десепшн ли	лишайники (грибы ассоциированные с лишайниками)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Santiago et al. (2015)
о. Сигни; о. Леони по	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Newsham et al. (2018)
о. Александр (оазис Марс) по	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Bridge, Newsham (2009)
по	почвы (орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Alias et al. (2013)
анг	антропогенные субстраты	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Duncan et al. (2006, 2008)
снег	er	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Thomas-Hall et al. (2010)
о. Виндмилл (п-ов Браунинг) по	почвы	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Pudasaini et al. (2017)
Западная Антарктида (горы Элсуэрт) по	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Godinho et al. (2015)
Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Етизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); Земля Эндерби (оазис Холмы Тала)	почвы	Люминесцентная микроскопия; газовая хроматография; Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Lysak et al. (2018)
Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); Земля Эндерби (оазис Холмы Тала)	почвы	Люминесцентная микроскопия; газовая хроматография	Nikitin et al. (2017)
Земля Виктории (Сухие долины МакМердо) ск	скалы, эндолиты	Сканирующая электронная микроскопия; ПЦР-Реал Тайм; пиросеквенирование	Archer et al. (2017)

Таблица 1. Продолжение

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографи- ческая ссылка
	Земля Виктории (Тарн Флэт)	многолетняя мерзлота	Illumina секвенирование по ITS региону	Borruso et al. (2018)
	Земля Виктории (Верхние Сухие долины Мак Мерло, Университетская долина)	скалы, эндолиты	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Brady et al. (2018)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	почвы, эндо- литы/гиполиты	Illumina секвенирование по ITS региону	Chan et al. (2013)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	эндолиты	NGS секвенирование	Coleine et al. (2018, 2020)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо, Долина Тейлора)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Connell et al. (2006)
ខ	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо, Долина Тейлора, оз. Фиксель)	вода (подледное озеро)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Connell et al. (2018)
рктид	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	скалы, эндолиты	Люминесцентная микроскопия	de los Rios et al. (2004, 2005)
втн А н	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	почва	454 пиросеквенирование	Dreesens et al. (2014)
квнрот	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо; долины МакКелви)	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Rao et al. (2012) ных штаммов по ITS рДНК	Rao et al. (2012)
Boc	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	скалы, эндолиты	Сканирующая электронная микроскопия, Количе- ственная ПЦР ДНК; высокопроизводительное секвенирование	Yung et al. (2014)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо; долины Миерс)	почвы, гиполиты	454 пиросеквенирование	Wei et al. (2016)
	Земля Виктории (Сухие долины МакМердо)	скалы, эндолиты	Люминесцентная микроскопия (Live/Dead); конфо- кальная лазерная микроскопия	Wierzchos et al. (2003)
	Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)	снег	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Antony et al. (2016)
	Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)	криокониты	Illumina секвенирование с праймерами NSI/NS8	Sanyal et al. (2018)
	Земля принцессы Елизаветы (оазис Вестфолль)	снег	Секвенирование по D1/D2 регионам и протеомный анализ	Thomas-Hall, Watson
				fogg et al. (2004)

олжение
род
$\overline{}$
1.1

Часть материка	Локация	Субстрат	Метод	Библиографи- ческая ссылка
	Земля Виктории (западное побережье моря Росса)	MOX (Bryum pseudotri- quetrum, Cerat- odon purpureus, Syntrichia princeps)	мох (<i>Bryum pseudotri</i> - Микробиологический посев quetrum, Ceratodon purpureus, Syntrichia princeps)	Tosi et al. (2002)
	станция Восток	вода (озеро Восток)	Люминесцентная микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	D'Elia et al. (2009)
	станция Восток	вода (озера Восток)	454 пиросеквенирование; Микробиологический посев по новым мембранным системам с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	Rogers et al. (2013)
Субантар Растил Пик Ф так, Те	Субантарктика (Остров Кей, Невыразимый остров, Остров дасоциированны Растительности) + Восточная Антарктида (нунатаки: Пик Форд, мыс Эдмонсон, хребет Конвоя, Старр Нунатак, Терра Виттория дель Норд, перевал Роковой вдовы)	лишайники (грибы ассоциированные с лишайниками)	Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК (концентрация на "черных дрожжах")	Selbmann et al. (2013)
Субантар ческий (Сухие	Субантарктика (о.Росса); Западная Антарктида (Антаркти- ческий п-ов); Восточная Антарктида (Земля Виктории (Сухие долины МакМердо))	почвы	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Arenz, Blanch- ных штаммов по ITS рДНК	Arenz, Blanchette (2011)
Субантар Антарі Мосес Антарі Ларсел	Субантарктика (о. Линдси, о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида (Земля Мэри Бэрд (ст. Русская); горы Мосес и Нууатак Мэиш (берег Уолглина); Восточная Антарктида (Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн); земля Эндерби, оазис Молодежный)	почвы и грунты (в том числе орнитогенные)	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Kirtsideli ных штаммов по ITS рДНК	Kirtsideli et al. (2010)
Субантар ная Ан Восточ Ширм Холмы	Субантарктика (Беллинстаузен, о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля королевы Мод [оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы (оазис Холмы Ларсеманн)]	многолетняя мерзлота	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Косhkina et al. (2012, 2014)	Kochkina et al. (2012, 2014)

Таблица 1. Окончание

афи- ылка		0101.01 (910	017)	014)	019)		019)		(elo		007)	(2009)	(000
риолиографи- ческая ссылка	Kochkina et al. (2019)	Marfenina et al. (2016)	Selbmann, et al. (2017)	Arenz et al. (2014)	Gomes et al. (2019)	da Silva et al. (2019)	de Carvalho et al. (2019)	Duarte et al. (2019)	Oliveira et al. (2019)	Rosa et al. (2019)	Ruisi et al. (2007)	Shivaji, Prasad (2009)	Vincent et al. (2000)
Метод	Микробиологический посев с идентификацией отдель- Косhkina ных штаммов по ITS рДНК et al. (2	Люминесцентная микроскопия; Микробиологический посев с идентификацией отдельных штаммов по ITS рДНК	ПЦР в реальном времени										
Субстрат	почвы (в том числе антропогенные)	почвы	скалы, эндолиты										
Часть материка	Субантарктика (о. Кинг-Джордж), Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля королевы Мод (оазис Ширмахера); Земля принцессы Елизаветы [оазис Холмы Ларсеманн)]; (Земля принцессы Елизаветы (залив Прюдс, нунатак Лендинг, ст. Дружная-4)	Западная Антарктида [Земля Мэри Бэрд (ст. Русская)]; Восточная Антарктида (Земля принцессы Елизаветы [оазис Холмы Ларсеманн)]	Западная Антарктида (от 73°26'46" ю.ш. (холмы Чисхолм, ледник Космо-Наут) до 76°54'36" ю.ш. (мыс Линкора); о. Кей, о. Вегетация, о. Невыразимый, о. Приор	грибы в почвах Антарктиды	грибы в почвах Антарктиды	грибы в многолетнемерэлых породах Антарктиды	грибы, ассоциированные с растениями Антарктиды	некультивируемые грибы Антарктиды	грибы в скалах и эндолитах Антарктиды	грибы субстратов Антарктиды	грибы в Антарктиде (разнообразие и физиология)	дрожжи Антарктиды	проблема эндемизма микобиоты в Антарктиде

Таблица 2. Таксономическое разнообразие микобиоты различных биотопов Антарктиды

Таксон	Биотоп	Библиографическая ссылка
Cylindrocarpon, Glomerella, Golovinomyces, Penicillium, Phoma	моря и их донные осадки	Lai et al. (2007); Singh et al. (2014)
Cadophora luteoolivacea, C. malorum, Geomyces pannorum, Thelebolus globosus и T. ellipsoideus	озера, альгобактери- альные маты	Ruisi et al. (2007); Brunati et al. (2009); Goncalves et al. (2012)
Antarctomyces psychrotrophicus, Geomyces pannorum, Metschnikowia australis	морские макроводо- росли	Loque et al. (2010); Furbino et al. (2014)
Antarctomyces psychrotrophicus, Pseudogymnoascus sp., Thelebolus sp.	лишайники	Santiago et al. (2015)
Cadophora malorum, Geomyces pannorum, Phoma herbarum	МХИ	Tosi et al. (2002); Frisvad (2008)
Alternaria, Phaeoshaeria	цветковые растения (Deschampsia antarc- tica и Colobanthus quitensis)	Rosa et al. (2009)
Alternaria, Botrytis, Cladosporium, Fusarium, Penicillium, Phaeosphaeria, Phoma	растения (мохообраз- ные и цветковые) и лишайники	Rosa et al. (2019)
Apiosordaria antarctica, Thielavia antarctica, Hypocrea psy- chrophila, Microascus caviariformis, Myriosclerotinia borea- lis, Thelebolus globosus, T. ellipsoideus, T. microsporus	птичьи базары	Alias et al. (2013); Frisvad (2008)
Antarctomyces psychrotrophicus, Phoma spp., Thelebolus microsporus	почвы	Arenz et al. (2006); Connell et al. (2006); Loque et al. (2010); Arenz, Blanchette (2011)
Friedmannomyces endolithicus, Cryomyces spp., Dioszegia spp.	скалы, эндолиты	Connell et al. (2006); Ruisi et al. (2007); Selbmann et al. (2014)
Metschnikowia australis, Antarctomyces psychrotrophicus, A. pellizariae, Cryomyces antarcticus, Friedmanniomyces simplex, F. endolithicus, Mortierella antarctica, Penicil- lium antarcticum, P. tardochrysogenum, Thelebolus glo- bosus, T. ellipsoideus, T. balaustiformis, T. spongiae	разнообразные суб- страты Антарктиды	Rosa et al. (2019)
$As per gillus, \ Cryptococcus, \ Paramicrosporidium, \ Penicillium$	снег	Antony et al. (2016)
Leucosporidium, Curvibasidium	криокониты	Sanyal et al. (2018)
A. pellizariae, Bannozyma yamatoana, Cryptococcus spp., Cystobasidium pallidum, Glaciozyma antarctica, Hamamotoa singularis, Holtermanniella nyarrowii, Leucosporidium spp., Phenoliferia spp., Phaeococcomyces sp., Rhodotorula mucilaginosa, Vishniacozyma victoriae, Mrakia frigida	снег	Thomas-Hall, Watson (2002); Guffogg et al. (2004); Thomas-Hall et al. (2010); de Menezes et al. (2017, 2019)

ные меристематические грибы родов *Friedmanno-myces* и *Dioszegia* (Connell et al., 2006; Selbmann et al., 2014) (Табл. 2).

В Антарктиде отмечена географическая зональность микобиоты. Так, в Субантарктике (табл. 2) доминантами среди микромицетов являются Antarctomyces psychrotrophicus, Geomyces pannorum, Exophiala sp. (Rosa et al., 2019); на Антарктическом полуострове — Geomyces pannorum, Thelebolus microsporus и Mortierella spp. (Arenz, Blanchette, 2011; Gonçalves et al., 2012); в одних из самых суровых по климатическим условиям районов Антарктиды Земле Виктории и в сухих долинах МакМер-

до преобладают Cadophora luteo-olivacea, C. malorum, Dioszegia sp., Geomyces pannorum, Mortierella alpina, Phoma herbarum, Thelebolus microsporus (Arenz, Blanchette, 2011) (табл. 2). Тем не менее, несмотря на разный таксономический состав группировок микромицетов в разных районах, есть общие тенденции для Антарктиды в целом. Повсюду на материке велика численность и обилие Geomyces pannorum, характерного для экстремально холодных местообитаний (Ozerskaya et al., 2009; Cox et al., 2019); Thelebolus microsporus часто встречается на птичьих базарах побережья и островах у материка; Antarctomyces psychrotrophicus отмечают, в основном, для Субантарктики, а в се-

верных широтах (кроме высокой Арктики) и в континентальной части Антарктиды этот вид редок (Cox et al., 2019).

Численность КОЕ грибов в полярных почвах уменьшается лишь на порядок по сравнению с зональными почвами умеренного и даже тропического климата (Timling et al., 2014). Так, значения этого показателя для культивируемых микромицетов в почвах Антарктиды колеблются от 10² до 10⁵ КОЕ/г почвы, и лишь в некоторых антропогенных субстратах возрастают до 10⁶ KOE/г субстрата (Arenz, Blanchette, 2011; Cowan, 2014). В арктических почвах численность обычно такая же, и лишь редко на порядок больше (Cox et al., 2016). С одной стороны, эти факты могут доказывать высокий адаптивный потенциал микобиоты полярных регионов. Однако многие из прорастающих на питательных средах клеток находятся в антарктических субстратах в покоящемся состоянии (Kochkina et al., 2014). Значительная часть таких пропагул относится к термотолерантным и термофильным видам, способным расти при 45°C, и потенциально опасным для животных и человека (например, Acremonium spp., Aspergillus fumigatus, Debaryomyces hansenii, Penicillium chrysogenum, P. citrinum, P. tardochrysogenum и Rhodotorula mucilaginosa), вероятно, занесенным в Антарктиду из других регионов и не приспособленным к суровому климату (Vlasov et al., 2012; Vincent, 2000; Gonçalves et al., 2015; de Sousa et al., 2017; Alves et al., 2019). Большая часть термофильных штаммов выделяют из орнитогенных почв птичьих базаров (Roser et al., 1993, 2012), температура которых часто выше, чем для оркужающих грунтов. Поэтому вопрос о жизнеспособности конкретных грибных таксонов в антарктических субстратах пока остается открытым. В полярных биотопах часто отмечают супердоминантность одного или малого количества видов (Kirtsideli, 2010; Matveeva et al., 2015), что подтверждает гипотезу о структурной примитивности сообществ этих местообитаний. Если численность грибов небольшая, то выраженной доминантности нет - всех видов очень мало (Kochkina et al., 2011). Часто для субстратов экстремально холодных местообитаний выявляется тенденция к микроочаговости развития микромицетов, которая обычно приурочена к наличию органики в конкретном локусе (Kochkina et al., 2011).

Большинство микологических исследований в Антарктиде сделано методами микробиологического посева (Rosa et al., 2009, 2019; Arenz, Blanchette, 2011; Godinho et al., 2013; Connell et al., 2018) с целью выявления таксономического разнообразия и выделения штаммов, продуцирующих ценные метаболиты. Несмотря на совершенствование методов культивирования, ими выделяется 10—30% всей микобиоты (Magnuson, Lasure 2002), поэтому наши знания об экологии микобиоты Антарктиды остаются недостаточным (Duarte et al.,

2019; Pulschen et al., 2017). Значительная часть грибных пропагул в экстремально холодных экосистемах находится в покоящемся и трудно-/некультивируемом состоянии (Frisvad, 2008; Duarte et al., 2019). Поэтому антарктическую микобиоту стали исследовать другими методами, включая прямую (Coleine et al., 2018a), сканирующую электронную (Yung et al., 2014; Archer et al., 2017) и люминесцентную микроскопию (Wierzchos et al.. 2004; D'elia et al., 2009; Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2018), анализ микрочипов (Chan et al., 2013; Wei et al., 2016) и количественное определение фосфолипидов по эргостеролу методом высокоэффективной жидкостной хроматографии – ВЭЖХ (Velázquez et al., 2016). В последние десятилетия разработка новых молекулярных методов, таких как ПЦР-амплификация областей гена рРНК в сочетании с методами "Finger-print" (Lawley et al., 2004; Yergeau et al., 2007; Rao et al., 2012; Kochkina et al., 2012; Dreesens et al., 2014; Selbmann et al., 2017), библиотеки клонов (Lawley et al., 2004; Antony et al., 2016), количественной ПЦР (Ji et al., 2016) РНК экстракция с последующим секвенированием рДНК (Rao et al., 2012), позволили получать информацию о некультивируемой микобиоте Антарктиды (Duarte et al., 2019). Поэтому в настоящее время эти подходы активнее (по сравнению с классическими методами) используются для изучения микобиоты материка. Недавно подходы секвенирования следующего поколения (NGS) стали доступнее и широко используются в исследованиях грибов Антарктиды (Dreesens et al., 2014; Newsham et al., 2018; Baeza et al., 2017; Borruso et al., 2018). Изучение разнообразия микобиоты материка на основе NGS проводились с использованием платформ секвенирования Тіtan 454 FLX (Dreesens et al., 2014; Newsham et al., 2018; Ji et al., 2016; Pudasaini et al., 2017; Brady et al., 2018), Illumina MiSeq (Czechowski et al., 2016; Rojas-Jimenez et al., 2017; Borruso et al., 2018; Coleine et al., 2018) и Ion Torrent (Baeza et al., 2017). В результате применения классических и молекулярно-биологических методов для антарктических почв удалось показать соотношение долей родов микобиоты (Pudasaini et al., 2017) (рис. 1). Несмотря на различия в результатах по разным методам, некоторые роды одинаковые, а работ с применением методов метабаркодинга по микобиоте Антарктиды пока очень мало. В связи с этим, пока не стоит экстраполировать результаты по данному методу на весь материк. Справедливости ради отметим, что доминирующие роды грибов в Антарктиде (Antarctomyces, Aureobasidium, Cadophora, Cladosporium, Cryptococcus, Exophiala, Geomyces, Phoma, Rhodotorula, Thelebolus) культивируемы, поэтому хорошо выявляются не только с помощью метабаркодинга, но и при использовании микробиологического посева (Cowan, 2014; Marfenina et al., 2016; Pudasaini et al., 2017). Однако, практически все молекулярно-биологические исследования Антарктиды посвяще-

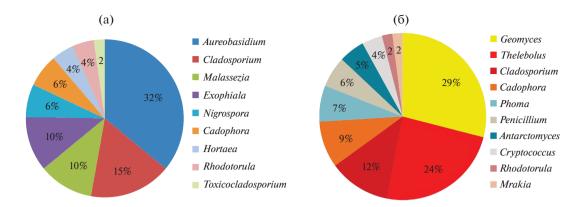


Рис. 1. Доли доминантных таксонов микобиоты Антарктиды различными методами: a — молекулярно-биологическими (Pudasaini et al., 2017); b — микробиологическим посевом (Arenz et al., 2014; Ruisi et al., 2017).

ны изучению состава микобиоты снега, льдов и многолетнемерзлых пород (Knowlton et al., 2013; Choudhari et al., 2014; Cameron et al., 2015; Simon et al., 2009; Michaud et al., 2015; Rivkina et al., 2016), а не почвы — одному из наиболее богатых грибами субстрату.

Ввиду относительной дороговизны молекулярных методов и невозможности выявления ими структуры биомассы (соотношения: живые/мертвые, мицелий/споры и др.), важную для характеристики активности микобиоты in situ, наиболее актуальным методом изучения грибов Антарктиды стала люминесцентная микроскопия (Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2018). Нам удалось найти показательную работу по оценке грибной биомассы методом люминесцентной микроскопии для оазисов Холмы Ларсеманн и Холмы Тала (Marfenina et al., 2016; Nikitin et al., 2017; Lysak et al., 2019). Более масштабные по охвату территории исследования запасов грибной биомассы в Антарктиде проводились только в Субантарктике, где климат значительно мягче, а почвы, преимущественно, орнитогенные (Abakumov. 2014; de Sousa et al., 2017). Так, на островах Виндмилл были попытки оценить общую микробную биомассу (в том числе и микобиоты) по субстрат индуцированному дыханию, содержанию аденозин трифосфата (АТФ) и активности ферментов группы эстераз — $\Phi Д A$ (Roser et al., 1993). Однако авторам не удалось увидеть практически ни одной грибной гифы при использовании метода люминесцентной микроскопии, что ставит под сомнение точность результатов работы. Кроме того, почвы, сформированные под птичьими базарами, весьма специфичны и не являются типичными для материка (Goryachkin et al., 2012). В другой статье (Malosso et al., 2004) анализировали грибную биомассу в почвах Субантарктики по содержанию специфических нейтральных фракций фосфолипидов и эргостеролу. Работа проводилась в "оживляемых" образцах, в условиях микробной сукцессии при 4°C. В нативных же образцах эти показатели не оценивались. Важно отметить, что в данной статье результаты оказались сопоставимы с погрешностями приборов, что отмечают и другие микологи, использующие эти методы для бесплодных почв с низкой биологической активностью (Gutarowska, Żakowska, 2009). Таким образом, поскольку данный метод низкочувствителен, а обилие грибов в субстратх Антарктиды относительно низко, очевидно, что по эргостеролу и липидным фракциям запасы биомассы микобиоты в Антарктиде анализировать не корректно. Уровень биомассы микробиоты континентальных антарктических почв по эмиссии ${\rm CO_2}$ оценивался только в двух работах: в долине МакМердо — 47 мкмоль/ $M^2 \times M^2$ × мин (Gregorich et al., 2006) и оазиса Холмы Ларсеманн — 0.470-2.90 ммоль/м²×час (Ding et al., 2013).

ДРОЖЖИ И ДРОЖЖЕПОДОБНЫЕ ГРИБЫ АНТАРКТИДЫ

Дрожжи – жизненная форма грибов, преимущественно с одноклеточным строением, у которых при бесполом размножении преобладает почкование, а при половом не формируются плодовые тела (Kurtzman et al., 2011). Дрожжи в антарктических субстратах в основном представлены базидиомицетовым, а не аскомицетовым аффинитетом (Shivaji, Prasad, 2009; Connell et al., 2014). К 2012 г. в Антарктиде обнаружено 70 видов дрожжей — 13 аскомицетов и 57 базидиомицетов (Buzzini et al., 2012). Наиболее обильными для антарктических субстратов являются роды Bullera, Bulleromyces, Candida, Cryptococcus, Cystofilobasidium, Dioszegia, Hyphozyma, Leucosporidiella, Leucosporidium, Mrakia, Rhodotorula, Sporobolomyces и Trichosporon (Frisvad, 2008; Shivaji, Prasad, 2009; Connell et al., 2014; Buzzini et al., 2012; Zhang et al., 2013). Особенно часто в экстремально холодных экосистемах доминируют (до 30% обилия) представители рода Cryptococcus: C. albidus, C. antarcticus, C. consortionis, C. friedmannii, C. laurentii, C. lupi,

Таблица 3. Таксономическое разнообразие дрожжей различных биотопов Антарктиды

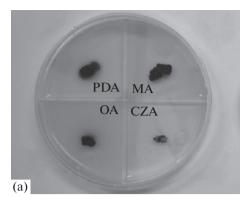
Таксон	Биотоп	Библиографическая ссылка
Candida frigida, C. gelida, C. nivali, Cryptococcus albidus, C. antarcti- cus, C. consortionis, C. friedmannii, C. laurentii, C. lupi, C. socialis, C. vishniacii	моря и их донные осадки	Lai et al. (2007); Singh et al. (2014); Singh, Raghukumar (2014); Nagano et al. (2014)
Aureobasidium pullulans, Cryptococcus carnescens, Leucosporidium, Metschnikowia australis, Rhodotorula mucilaginosa	морские макрово- доросли	Loque et al. (2010)
Bensingtonia yamatoana, Candida davisiana, Candida parapsilosis, Crypto- coccus antarcticus, C. aquaticus, C. friedmannii, C. gilvescens, C. lauren- tii, C. terricola, C. victoriae, Debaryomyces hansenii, Exophiala sp., Friedmanniomyces endolithicus, Goffeauzyma gilvescens, Leucosporidiella creatinivora, Mrakia frigid, Mrakiella aquatica, Naganishia friedmannii, Rhodotorula arctica, Rh. glacialis, Rh. laryngis, Rh. mucilaginosa, Soli- coccozyma terricola, Vishniacozyma victoriae, Yarrowia lipolytica	лишайники	Santiago et al. (2015); Rosa et al. (2019)
Candida oleophila, Cryptococcus albidus, C. fildesensis, C. humicolus, C. laurentii, Cystobasidium laryngis, Epicoccum nigrum, Mrakia sp., Naganishia albida, Papiliotrema laurentii, Rhodotorula minuta, Rh. mucilaginosa, Sporidiobolales sp., Zygosaccharomyces sp.	МХИ	Tosi et al. (2002); Zhang et al. (2013b); Rosa et al. (2019)
Cystobasidium laryngis, Leucosporidium aff. golubevii, Rhodotorula mucilaginosa, Vishniacozyma victoriae	цветковые расте- ния (Deschamp- sia antarctica и Colobanthus quitensis)	Rosa et al. (2009, 2019)
Cryptococcus curvatus, C. arrabidensis	почвы	Fell et al. (2006); Arenz, Blanchette (2011); Connell et al. (2014)
представители родов Aureobasidium, Dioszegia, Exophiala, Fried- manniomyces, Hortaea	скалы, эндолиты	Selbmann et al. (2014); Meslier, DiRuggiero (2019); Oliveira et al. (2019); Cole- ine et al. (2020)
Bannozyma yamatoana, Cystobasidium pallidum, Glaciozyma antarctica, Hamamotoa singularis, Holtermanniella nyarrowii, Leucosporidium fragarium, L. golubevii, Mrakia frigida, Phenoliferia glacialis, P. psychrophenolica, Phaeococcomyces sp., Rhodotorula mucilaginosa, Vishniacozyma victoriae	снег	Thomas-Hall, Watson (2002); Thomas-Hall et al. (2010); de Menezes et al. (2019)

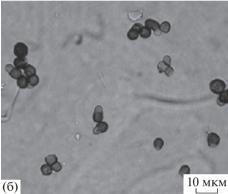
С. socialis и С. vishniacii (Buzzini et al., 2012; Frisvad, 2008), а также Candida (С. frigida, С. gelida и С. nivalis). Сходное по сравнению с антарктическими экосистемами разнообразие дрожжей отмечают в высокой Арктике (Butinar et al., 2007; Shivaji, Prasad, 2009), ледниках Европы (Branda et al., 2010; Turchetti et al., 2011), горах и высокогорьях (Тurchetti et al., 2010), а также в глубоководных морях (Nagano et al., 2014). Численность дрожжей в Антарктиде очень высока для большинства исследованных биотопов — до 105 КОЕ/г и они, преимущественно, приурочены к аквальным экосистемам или растительности (табл. 3).

Большинство работ по дрожжам в Антарктиде посвящено их разнообразию на различных субстратах: морской воде (Singh, Raghukumar, 2014; Nagano et al., 2014), макроводорослям (Loque et al., 2010), цветковым растениям (Zhang et al., 2013),

мхам (Tosi et al., 2002; Zhang et al., 2013). Почвенным антарктическим дрожжам уделялось меньше внимания (Arenz, Blanchette, 2011; Connell et al., 2014). За последние годы в Антарктиде обнаружено несколько новых видов дрожжей — *Cryptococcus adeliensis* (Scorzetti et al., 2000), *C. antarcticus* (Vishniac, Onofri, 2002), *Glaciozyma antarctica*, *Mrakia robertii* (Turchetti et al., 2011). Географическая изоляция и суровый климат обуславливают особый ход эволюции организмов на материке, поэтому вероятно обнаружение и других, ранее не известных, таксонов микобиоты (Gostinčar et al., 2010).

В экстремально холодных экосистемах дрожжи могут являться самой устойчивой группой микобиоты (Margesin, Miteva 2011). Во-первых, у них есть широкий спектр ферментов для разложения разнообразных субстратов (Vaz et al., 2011; Carrasco et al., 2012), поэтому они могут существовать да-





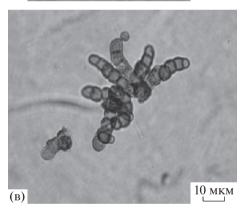


Рис. 2. Мицелиально-дрожжевой диморфизм *Cryomyces antarcticus* по Selbmann et al. (2014). Буквами на рисунке обозначены: а — *Cryomyces antarcticus*, растущий на различных средах; б — дрожжеподобная организация; в — монилиоидные гифы.

же в олиготрофных условиях (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013; Nagano et al., 2014; Godinho et al., 2015). Во-вторых, большинство дрожжей относительно быстро растет при низких температурах (Mazur, 1980; Nagano et al., 2014; Panikov, 2014). У них есть ряд криопротекторов, накапливающихся в значительных количествах (Maggi et al., 2013; Panikov, 2014). В дрожжевых клетках, зачастую, более высокое по сравнению с мицелиальными грибами содержание насыщенных жирных кислот и трегалозы — основных агентов, препятствующих замерзанию клеток (Buzzini et al., 2012; Gupta et al., 2015). Дрожжи могут быстрее регулировать содер-

жание этих веществ в клетках, чем мицелиальные грибы, поэтому они лучше адаптированы к резким перепадам температуры (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013; Boyce, Andrianopoulos, 2015). B-Tpeтьих, многие дрожжи являются осмофилами и галофилами, что позволяет им легче переносить низкую активность воды в Антарктиде (Rothschild, Mancinell, 2001; Connell et al., 2014). B-четвертых, некоторые дрожжи устойчивы к ультрафиолетовому излучению за счет синтеза и накопления каротиноидов и меланинов (Selbmann et al., 2014; Villarreal et al., 2016). Кроме того, у многих психрофильных видов дрожжей одновременно действуют все механизмы адаптаций к суровому климату Антарктиды (рис. 2): они обладают белками-антифризами, ферментами, активными при низких температурах (Vaz et al., 2011; Carrasco et al., 2012), повышенным содержанием насыщенных жирных кислот и липидов для понижения температуры замерзания клеток и т.п. (Connell et al., 2014; Boyce, Andrianopoulos, 2015; Villarreal et al., 2016). Также необходимо отметить, что часть изолятов антарктических дрожжей при определенных условиях формируют мицелий (явление мицелиально-дрожжевого диморфизма), с помощью которого им легче колонизировать доступные органические вещества (Branda et al., 2010; Buzzini et al., 2012; Boyce, Andrianopoulos, 2015). Причины мицелиально-дрожжевого диморфизма не ясны. Некоторые исследования показали прямую зависимость между содержанием рамнозы в клетках и их переходом в дрожжевую фазу у микромицетов с бластическим конидиогенезом (Boyce, Andrianopoulos, 2015). Вероятно, экологическая значимость этого феномена значительно больше, чем мы предполагаем (Branda et al., 2010). Ведь при исследовании грибного пула различных экосистем обычно применяют методы, не выявляющие форму жизни микромицета (находится он в природе в виде мицелия, спор или дрожжей). Множество дрожжеподобных грибов обнаружено в экстремальных местообитаниях - скалах, эндолитах, полярных пустынях Арктики и Антарктики (Mergelov et al., 2012; Onofri et al., 2014; Selbmann et al., 2014; Meslier, DiRuggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020). Однако появляется все больше данных о находках этих организмов в биотопах с умеренным климатом (Wei et al., 2015).

В высоких широтах дрожжи наземных экосистем, по-видимому, могут применять одну из двух стратегий выживания. Либо являться эфемерами, быстро развивающимися на легкодоступных субстратах (обычно на мхах или высших растениях) в летний сезон при оттаивании верхних слоев почвы, или продолжать медленный рост круглогодично (Chernov, Marfenina, 2010; da Silva et al., 2019). Это приемлемо для дрожжей, поскольку они одноклеточны, что позволяет уменьшить, по сравнению с мицелиальными формами, вероятность

разрыва клеток при отрицательных температурах (Maggi et al., 2013; Boyce, Andrianopoulos, 2015).

В последнее время выделена специфическая экологическая группа "черных дрожжей", характерная исключительно для экстремальных местообитаний и открытая совсем недавно (Selbmann et al., 2013, 2014; Onofri et al., 2014). У "черных дрожжей" есть ряд специфических признаков, характерных только для этой группы. Они одновременно формируют как мицелий, так и дрожжеподобные клетки (рис. 2); имеют меристематический (деление клеток в разных плоскостях) мицелий; часто не образуют ни бесполых (конидиеносные структуры), ни половых (аски) органов размножения; синтезируют много меланинов; олиготрофны, могут достаточно долго жить в среде, содержащей мало азота, за счет накопленных запасов; синтезируют широкий набор ферментов, чтобы потреблять трудно разлагаемые субстраты; накапливают высокий уровень трегалозы, многоатомных спиртов и сахаров, как осмопротекторов для переживания засущливых условий: выдерживают высокие и низкие температуры, а также резкие перепады температур, метаболизируя даже при -17° C (Selbmann et al., 2014; Onofri et al., 2014). Черные литобионтные грибы — экстремотолерантная группа организмов, часто встречающихся в высокогорьях, пустынях, полярных областях, на бесплодных горных породах. Они являются одними из "пионерных организмов", участвующих в формировании первичных почв (Мергелов и др., 2012; Onofri et al., 2014). Эта группа микромицетов в Антарктиде распространена в почвах сухих долин и горных породах, представлена родами Aureobasidium, Dioszegia, Exophiala, Friedmanniomyces, Hortaea и др. (Connell et al., 2006; Selbmann et al., 2013). "Черные дрожжи" переходят в дрожжевую или в мицелиальную стадию в зависимости от условий среды — при резком изменении температуры или рН, при сильном облучении УФ или другой ионизирующей радиацией. Среди черных литобионтных грибов много психро- и термотолерантов. Предположительная экологическая роль "черных дрожжей" состоит в защите других членов эндолитных сообществ от негативных факторов — перепады температур, УФ, высыхание и др.) (Selbmann et al., 2014; Meslier, DiRuggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020). Часто они являются основной составной частью эндолитных сообществ, формируя мутуалистические связи с бактериями и водорослями (Wei et al., 2015; Meslier, Di-Ruggiero, 2019; Oliveira et al., 2019; Coleine et al., 2020).

ПРОБЛЕМА ЭНДЕМИЗМА МИКОБИОТЫ АНТАРКТИДЫ

Поиск новых для науки микроорганизмов в Антарктиде вполне обоснован, так как материк

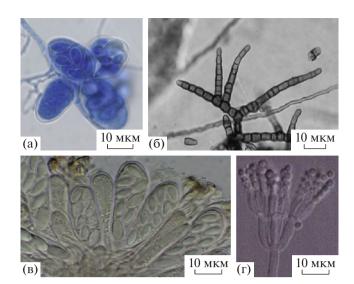


Рис. 3. Грибы — эндемики Антарктиды: а — *Antarctomyces pellizariae* по de Menezes et al. (2017); б — *Friedmanniomyces simplex* по Selbmann et al. (2014); в — *Thelebolus microsporus* по Anupama et al. (2011); г — *Penicillium antarcticum* по Park et al. (2014).

длительное время был изолирован от других континентов, имеет чрезвычайно суровые климатические условия, и эволюция здесь шла особым путем (Vincent, 2000; Onofri et al., 2007; Brunati et al., 2009; Hassan et al., 2016; Cox et al., 2019). В Палеозое и Мезозое, когда Антарктида была близка к экватору, разнообразие грибов материка, по-видимому, было значительно выше, чем сейчас и максимально за всю историю Земли (Arenz et al., 2014). Согласно сегодняшним прогнозам, в связи с глобальным потеплением климата, разнообразие микобиоты в Антарктиде возрастет на 20–27% (Newsham et al., 2015). В последнее время молекулярными методами подтверждено наличие в Антарктиде новых эндемичных видов и даже родов микобиоты (рис. 3): Antarctomyces pellizariae, A. psychrotrophicus, Cryomyces antarcticus, Friedmanniomyces simplex, F. endolithicus, Metschnikowia australis, Mortierella antarctica, Penicillium antarcticum, P. tardochrysogenum, Thelebolus balaustiformis, T. ellipsoideus, T. globosus, и T. spongiae (Rosa et al, 2019).

В то же время недавно появились данные об обнаружении многих антарктических эндемиков в удаленных друг от друга регионах мира с очень холодным климатом (Арктике, высокогорьях и т.д.) (Vincent, 2000). Так, из субстратов Гималаев выделены: Penicillium antarcticum, P. luteum, P. olivaceum, Thelebolus ellipsoideus, T. globosum, T. microsporus, T. psychrophilum (Anupama et al., 2011; Hassan et al., 2016); из Тибета и высокогорий Китая — Cadophora luteo-olivacea, Psychrophila antarctica (Wang et al., 2015); из льдов Шпицбергена — Cryptococcus adeliensis (Витая et al., 2007), а из морских вод у Кореи — Penicillium antarcticum (Park et al., 2014). Поэтому эндемичными эти виды формально назы-

вать уже нельзя. С другой стороны, есть факты, свидетельствующие об ограниченности ареалов распространения многих психротолерантных микроорганизмов (Taylor et al., 2006; Adams et al., 2013). Часть микробиологов полагают лимитировать их полярными областями, поэтому в последнее время формулируется концепция "биполярного эндемизма" (Cox et al., 2016, 2019). Исследование таксономического разнообразия микроорганизмов, обитающих в изолированных друг от друга, но имеющих сходный климат регионах (например, Арктики и Антарктики) поможет выявить наиболее интересные и простые закономерности их биогеографии (Cowan Don, 2014; Cox et al., 2016; Pinseel et al., 2017). Подобие структуры полярных экосистем и колоссальные расстояния между ними обеспечат возможность проверить эффекты экологической фильтрации и ограничение распространения микроорганизмов в природе (Cox et al., 2016), а также выявить сходство или различия микробных сообществ (Ricklefs, 2004).

В связи с изменением климата, ветры и течения, а также пути миграции птиц, морских млекопитающих и рыб становятся другими (Vincent, 2000; Furbino et al., 2014; Cox et al., 2019; Kochkina et al., 2019). Кроме того, влияние людей на Антарктиду год от года все интенсивней и шире. Вместе с ними на континент заносятся инвазивные виды (Vincent, 2000; Kochkina et al., 2019). Так, в последние годы в составе грибных сообществ материка, преимущественно, в антропогенных субстратах, выявляют все большее количество космополитных таксонов (Власов и др., 2012; Kochkina et al., 2019; Cox et al., 2019). Aspergillus обнаруживают на материке в орнитогенных почвах и на растениях (Arenz et al. 2014; Godinho et al., 2015); Clado*sporium* — в почвах сухих долин Мак-Мердо (Arenz et al., 2014); Mortierella – приурочены к антарктическим мхам (Tosi et al., 2002; Melo et al., 2014) и ризосфере единственных цветковых растений (Gomes et al., 2019); *Pseudogymnoascus* — имеет широкое географическое распространение в холодных экосистемах, включая антарктические почвы (Arenz, Blanchette, 2011; Godinho et al., 2015; Gonçalves et al., 2015; Gomes et al., 2019). Однако, ввиду преобладания низких температур, факт обнаружения еще не доказывает развитие космополитных микромицетов в Антарктиде in situ. Вполне возможно, что на материке происходит лишь сохранение жизнеспособности пропагул заносных видов. Это предположение основано на двух фактах. Во-первых, существуют работы (Adams et al., 2013), показывающие возможность длительного сохранения в воздухе пропагул мелкоспоровых грибов, которые, зачастую и являются эвритопными. Во-вторых, температурные оптимумы почти всех инвазивных видов, которые часто мелкоспоровые, обычно не ниже 20°C (Vincent, 2000; Kochkina et al., 2014). В Антарктиде же такие температуры встречаются достаточно редко и их продолжительность невелика (Abramov et al., 2011). Поэтому мы можем допустить, что заносные микромицеты, в отличие от психротолерантных стенотопных видов, не являются активным компонентом ценозов материка.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ ГРИБОВ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Существование микроорганизмов при отрицательных температурах не лабораторный феномен, а обычное природное явление (Panikov, 2014). В ходе длительной эволюции они, и грибы, в частности, смогли выработать ряд адаптаций к этим условиям. Такие адаптации можно разделить на экологические и физиологические (рис. 4). К экологическим адаптациям можно отнести одну из стратегий развития: эфемерный или сбалансированный (экономный) рост. Какой-то промежуточный вариант существования микобиоты в условиях чрезвычайно короткого полярного лета, скорее всего, невозможен. При сбалансированном развитии грибы, вероятно, вынуждены расти в олиготрофных условиях, не выдерживая конкуренции за субстрат с эфемерами. Таким олиготрофных субстратом зачастую становятся местные горные породы, для колонизации которых литобионтной микобиоте приходится использовать меристематический и дрожжеподобный рост (Selbmann et al., 2013). Ввиду того, что все грибы являются гетеротрофами, в Антарктиде им приходится входить в лишайниковый и эндолитный симбиозы, где микобота выполняет важные экологические функции, необходимые для выживания всего сообщества в целом (Yung et al., 2014; Archer et al., 2017; Coleine et al., 2018, 2020). Обилие ионизирующего излучения в полярных широтах и высокогорьях лимитирует жизнедеятельность многих групп местных микроорганизмов (Singh et al., 2011; Villarreal et al., 2016). Однако в таких экосистемах преобладают меланизированные грибы, пигменты которых эффективно поглощают опасное ультрафиолетовое излучение (Singh et al., 2011; Selbmann et al., 2013, 2014). До сих пор точно не известно, почему в экстремальных экосистемах распространено олиго- и монодоминирование тех или иных микроорганизмов. Это можно объяснить, в том числе, синтезом антагонистических веществ, подавляющих жизнедеятельность конкурентов (Wei et al., 2015). В то же время пока не доказан синтез антиметаболитов in situ в субстратах Антарктики. Многие авторы отмечают, что для выживания в экстремально холодных экосистемах микроорганизмам приходится быть одновременно не только психрофилами, но и осмофилами, галофилами и олиготрофами (Gostinčar et al., 2009). Это обусловлено низкой активностью воды при вымораживании, часто высоким содержани-



Рис. 4. Адаптации микобиоты Антарктиды к экстремальным условиям.

ем легкорастворимых солей и малым (иногда следовым) количеством органики в оркужающей среде. Кроме того, микроорганизмы экстремально холодных экосистем для успешного выживания должны обладать широким спектром ферментов для извлечения питательных элементов практически из любого субстрата (Panikov et al., 2006) и иметь ряд криопротекторов — сахароспирты, многоатомные спирты, белки-антифризы и т.д.) (Fenice et al., 1997; Gesheva, 2010; Mojib et al., 2011; Dolev et al., 2016). Только при соблюдении всех этих условий возможно обеспечение выживания микроорганизмов полярных и высокогорных биотопов (Maggi et al., 2013).

При небольших отрицательных температурах в почвах доминируют микромицеты (обычно Geomyces pannorum) и дрожжи (представители родов Leucosporidium, Cryptococcus, Mrakia), а не бактерии (Panikov, 2014). Есть исследования, посвященные измерению эмиссии СО₂ (обусловленная в основном деятельностью грибов) из почв под снежным покровом, имеющих температуру до — 39°C (Oechel et al., 1997, Panikov et al., 2006). Для некоторых чистых культур из экстремально холодных местообитаний достоверно показан метаболизм при отрицательных температурах при -2° С для Cladosporium cladosporioides, C. herbarum, Cadophora sp., Penicicllium crustosum, P. brevicompactum, — 6°С для С. herbarum, −10°С для С. cladosporioides (Onofri et al., 2004) и даже при –12°C (Mazur, 1980). У таких штаммов иногда обнаруживают специфические метаболиты – ферменты, активные при низких температурах; белки-антифризы и др., иногда и морфологические отличия – дрожжеподобный рост; обильные синнемы и др. (Gostinčar, 2012). Часть таких штаммов может продуцировать ценные для биотехнологии физиологически активные вещества и антибиотики (Gupta et al., 2015; Rosa et al. 2019).

Многие микроорганизмы холодных экосистем являются психротолерантными и психрофильными. К последним относятся организмы, способные метаболизировать при температурах не выше 20°C и имеющих оптимум роста при 15°C или ниже (Cavicchioli et al., 2002; Bratchkova, Ivanova, 2011). Для психротолерантов верхняя температурная граница жизни и оптимальная температура на пять градусов выше, чем у психрофилов. Как ни странно, даже в экстремально холодных экосистемах много не психрофилов, а психротолерантов (Кочкина и др., 2011). Вероятно, такие данные связаны с тем, что на искусственных питательных средах физиология микроорганизмов меняется по сравнению с той, какой они обладают в природных местообитаниях (Buzzini et al., 2012; Maggi et al., 2013). В умеренных и тропических широтах психрофилы также встречаются, хотя являются минорным компонентом микробоценозов (Buzzini et al., 2012) в связи с тем, что имеют более низкую ферментативную и транспортную активность (Fenice et al., 1997; Gesheva, 2010; Buzzini et al., 2012).

Многие грибы экстремально холодных экосистем могут легко преодолевать такие неблагоприятные факторы, губительные для других организмов, как быстрые циклы замораживания-оттаивания, низкие отрицательные температуры, повышенный уровень УФ, иссушение, и засоление (Robinson, 2001; Onofri et al., 2004; Selbmann et al., 2014). Механизмы адаптаций психрофилии до конца еще не раскрыты, хотя известно, что у психротолерантных штаммов всегда много сахаро-спиртов, многоатомных спиртов, белков-антифризов и ферментов, работающих при низких температурах (Weinstein et al., 2000; Robinson, 2001). Одна из адаптаций психрофильных грибов, дающих возможность роста при отрицательных температурах накопление насышенных жирных кислот в клетке, которые увеличивают текучесть цитоплазмы. Например, антарктические штаммы Cadophora fastigiata, Geomyces pannorum, Mortierella alpina и М. antarctica синтезируют значительное количество арахидониковой и линолиевой жирных кислот (Maggi et al., 2013). У микобиоты холодных местообитаний накапливаются специфические фосфолипиды и липиды в клеточных мембранах, действующие как антифризы (Weinstein et al., 2000; Maggi et al., 2013; Gupta et al., 2015). Значительная часть авторов считает основным криопротектором у грибов трегалозу (Kochkina et al., 2011).

Есть ряд предпосылок считать, что мицелиальные грибы и дрожжи лучше, чем другие сапротрофы адаптированы к существованию в экстремально холодных биогеоценозах (Panikov, 2014). Вопервых, у грибов есть мицелий (а у некоторых дрожжей – псевдомицелий), с помощью которого они могут искать благоприятные микрозоны в таких субстратах, как почвы и грунты. Грибы успешнее и быстрее бактерий осваивают указанные гетерогенные среды. Во-вторых, микобиота дает резкий и быстрый экспоненциальный рост (по сравнению с бактериями и археями) при небольших отрицательных температурах, а также лучше бактерий переживают частые циклы замораживания и оттаивания (Sharma et al., 2006). В-третьих, обычно грибы хорошо адаптированы сразу ко многим стрессам (низкие температуры, влажность и количество органики, высокие дозы УФ и т.п.), а бактерии – более узкоспециализированны по отношению к стрессам (например, только к высокому содержанию солей; только к низкому рН и т.д.), чем грибы (Panikov, 2014). Поскольку при отрицательных температурах резко снижается доступность воды для организмов (осмотический стресс), велика роль ксерофилии для психрофилов. Среди антарктической микобиоты много ксерофитных штаммов, адаптированных к низкой активности воды (Frisvad, 2008): оптимум а_w для Aspergillus sydowii и A. versicolor — 0.78, для Penicilliит aurantiogriseum — 0.79. для Geomyces pannorum — 0.89 (Onofri et al., 2004). В-четвертых, рост, развитие и обмен веществ грибов (в особенности, дрожжей) при низких температурах более сбалансирован, чем у бактерий. Эта адаптация позволяет грибам более экономно потреблять энергию из бедных субстратов, которые преобладают в холодных ценозах (Panikov, 2014). Кроме того, микобиота экстремально холодных местообитаний, в отличие от ряда бактерий, часто имеет ряд ферментов, активно работающих и при околонулевых температурах. Поэтому именно грибы и дрожжи наиболее важны в круговороте углерода низкотемпературных экосистем (Singh et al., 2014; Gupta et al., 2015). Еще одним преимуществом психрофильных грибов перед бактериями является синтез микоспоринов, играющих важную роль в защите от УФ-излучения и иссушения (Gorbushina et al., 2003; Kogej et al., 2006). Например, много

микоспоринов обнаружено у антарктических штаммов *Trichothecium roseum* и *Rhodotorula* sp. (Hassan et al., 2016). У психрофильных штаммов часто отмечают увеличение количества супероксиддисмутазы, уменьшающей окислительный стресс при низких температурах (Maggi et al., 2013).

БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ШТАММОВ ГРИБОВ ЭКСТРЕМАЛЬНО ХОЛОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Штаммы микромицетов из экстремальных местообитаний часто синтезируют метаболиты (ферменты, антибиотики, пептиды, токсины и др.), представляющие большой интерес для биотехнологии (Brunati et al., 2009; Bratchkova, Ivanova, 2011; Pudasaini et al., 2017). Наибольший биотехнологический потенциал среди изолятов экстремальных экосистем, вероятно, имеют полярные штаммы (Fenice et al., 1997, 2012; Tscherko et al., 2003; Gesheva, 2010; Tosi et al., 2010; Bratchkova, Ivanova, 2011; Vaz et al., 2011; Buzzini et al., 2012; Carrasco et al., 2012; Loperena et al., 2012). Например, антарктический штамм Cladosporium cladosporioides продуширует такие ингибиторы протеинкиназ, как кальфостины и изокладоспорины; Penicillium islandicum может синтезировать исландицин, эмодин, эндокроцин, скайрин, а также множество токсинов; гренландский штамм P. griseofulvum продуцирует гризеофульвин, роквифортин и чаноклавин; P. coprobium из Арктики имеет следующие ценные вторичные метаболиты: стирены, патулин, циклопиамин, неоксалин (Bratchkova, Ivanova, 2011). Из-за изолированности Антарктиды от других материков и чрезвычайно суровых климатических условий, биотехнологический потенциал микромицетов раскрыт здесь не полностью (Gonçalves et al., 2015).

Большинство работ по анализу ферментативной активности микобиоты Антарктиды проведено в отношении экзоферментов. Статей по их качественной оценке непосредственно в почвах материка – единицы (Tscherko et al., 2003), а по чистым культурам – десятки (табл. 4). Особенно подробно проанализированы культуральные липазы и амилазы (Loperena et al., 2012; Carrasco et al., 2012), причем, преимущественно, для дрожжей, а не мицелиальных форм (Tanino et al., 2009). Thelebolus microsporus, Rhodotorula glacialis, Rh. psychrophenolica имеют альфа-амилазы, работающие в диапазоне от 4 до 20°С (Singh et al., 2014). Значительная часть психротолерантных дрожжей имеет высокую липазную активность при низких температурах (Tanino et al., 2009), а антарктический штамм Cryptococcus gilvescens — амилазную активность при низких температурах. Много ценных для промышленности липаз v высокоширотных штаммов Aspergillus versicolor, Alternaria sp., Clado-

Таблица 4. Биотехнологически ценные ферменты и антагонистические метаболиты антарктических штаммов микромицетов

		January Commencer of the Commencer of th	
Метаболит	Штамм, род/вид	Локация	Библиографическая ссылка
уреазы, ксиланазы, фосфо- тазы, сульфатазы	Общая активность ферментов в почве	Субантарктика (о. Кинг-Джордж)	Tscherko et al. (2003)
целлюлазы	Alternaria sp., Arthrobotrys ferox, Cadophora malorum, Chaetomium sp., Cladosporium cladosporioides, C. oxysporum, Geomyces sp., Penicillium expansum, P. roqueforti	Восточная Антарктида (сухие долины Мак- Мерло, мыс Эванс)	Duncan et al. (2008); Tanino et al. (2009);
липазы и амилазы	Aspergillus versicolor, Alternaria sp., Candida antarctica, Cryptococcus gilvescens, Geomyces pannorum, Thelebolus microsporus, Rhodotorula glacialis, R. psychrophenolica Cladosporium cladosporiodes, Phoma sorghina	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Fenice et al. (1997); Tanino et al. (2009); Singh et al. (2014)
хитиназы, гемицеллюлазы (манназы и ксиланазы)	Alternaria alternata, Lecanicillium muscarium, Penicillium spp., Phoma sp., Trichoderma sp.	Субантарктика (о.Виндмилл) Bradner et al. (1999); Fenice et al. (2012)	Bradner et al. (1999); Fenice et al. (2012)
ксиланазы	Cryptococcus adeliensis, C. aerius, C. albidus, C. antarcticus, C. bhutanensis, C. diffluens, C. elinovii, C. friedmannii, C. fuscescens, C. kuetzingii, C. vishniacii, C. albidosimilis	Восточная Антарктида (Земля Адели)	Scorzetti et al. (2000)
уреазы, протеазы	Alternaria sp., Arthrobotrys ferox, Aspergillus ustus, Cryptococcus gilvescens, Geomyces pannorum var. pannorum, Glaciozyma martini, G. watsonii Mrakia gelida, Rhodotorula laryngis, Verticillium lecanii	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Turchetti et al. (2011); Tanino et al. (2009)
фосфотазы	Aspergillus niger, Aureobasidium sp., Aureobasidium pullulans, Botrytis verrucosa, Chrysosporium pannorum, Cladosporium chlorocephalum, C. cladosporioides, Fusarium oxysporum, Geomyces pannorum, Microdochium sp., Mortierella sp., M. alpina, M. schmuckeri, M. simplex, Mrakia sp., Mucor hiemalis, Penicillium sp., P. citrinum, P. frequentans, P. rugulosum, Phialophora sp., Phoma sp., Pithomyces chartarum, Trichosporiella cerebriformis	Восточная Антарктида (Земля Виктории, Бухта Терра Нова)	Tanino et al. (2009); Gupta et al. (2015); Gawas-Sakha- Ikar et al. (2012)
супероксиддисмутазы и каталазы	Penicillium sp., P. frequentans, P. olsonii, P. waksmanii, Cladosporium cladosporioides, C. oxysporum, Epicoccum nigrum, Aspergillus glaucus	Субантарктика (о. Ливингстон; о. Десепшн, о. Кинг-Джордж, о. Элефант)	Gocheva et al. (2009); Tosi et al. (2010)
"амфотерицин В"	Penicillium nalgiovense	Субантарктика (о. Паулете)	Svahn et al. (2015)
"геомицин А, В", "геомицин С"	Geomyces sp.	Субантарктика (о. Кинг-Джордж)	Li et al. (2008)
исландицин, эмодин, эндо- кроцин, скайрин, хризо- фанол и др.	Cladosporium cladosporioides, Penicillium islandicum, P. griseofulvum Обзор по ценным метабо- литам полярных штам- мов микромицетов	Обзор по ценным метабо- литам полярных штам- мов микромицетов	Bratchkova, Ivanova (2011)

sporium cladosporioides и Phoma sp. (Fenice et al., 1997). Нередко изучается и фосфатазная активность дрожжей экстремально холодных биотопов. Например, антарктический штамм *Mrakia* sp. показал высокие значения по этому параметру при температурах от 4 до 15°C (Gupta et al., 2015), а у психротолерантных Aspergillus niger и Penicillium citrinum выявлена работа фосфатаз даже при околонулевых температурах (Singh et al., 2011, Gawas-Sakhalkar et al., 2012). Относительно часто изучались хитиназы и гемицеллюлазы — манназы и ксиланазы (Bradner et al., 1999; Fenice et al., 2012). Кроме того, есть данные о термостабильных ксиланазах у микобиоты холодных биотопов (Scorzetti et al., 2000). Очень мало исследований посвящено таким важным для функционирования экосистем экзоферментам полярных штаммов грибов, как целлюлазы и эстеразы (Vaz et al., 2011). Так, *Cladosporium* oxysporum и Geomyces sp. из сухих долин МакМердо (Антаркида) имеют целлюлазы, хорошо работающие при 4°С (Duncan et al., 2008). В значительной части этих работ результаты оценены лишь качественно на питательных средах, а не количественно (Krishnan et al., 2019; Duncan et al., 2006). Важно также иметь сведения о разложении сложного по строению, но распространенного в мире полимера — лигнина, в экстремально холодных экосистемах. Сейчас нет данных, подтверждающих наличие лигнинолитической активности у штаммов микромицетов и дрожжей, выделенных из Антарктиды (Loperena et al., 2012). Это, вероятно, связано с отсутствием нативной древесины на континенте. Известно, что часть ферментов, полученных из психротолерантов и психрофилов, могут быть активны в широком диапазоне температур. Например, у выделенной с ледников микобиоты (Aspergillus ustus, Cryptococcus gilvescens, Mrakia gelida и Rhodotorula laryngis) отмечены протеазы, активные в диапазоне от 4 до 50°C (Turchetti et al., 2011). В то же время, по эндоферментам антарктических штаммов микобиоты опубликовано мало статей. Изучались, в первую очередь, антиоксидантные (супероксиддисмутазы и каталазы) энзимы (Gocheva et al., 2009; Tosi et al., 2010), имеющие важное значение в стрессорных условиях с чрезвычайно низкими температурами и высоким уровнем УФ-излучения, резко повышающие количество активных форм кислорода в клетке.

Исследователи все чаще ищут продуцентов антибиотиков в экстремальных местообитаниях, поскольку у таких штаммов часто обнаруживают отличные от обычных, пути метаболизма и, в конечном итоге, новые биологически активные элементы (Santiago et al., 2015). Большинство антибиотиков получено из почвенных штаммов микромицетов полярных экосистем (Kawaguchi et al., 2013). Поэтому для поиска новых веществ данного класса, изоляты этой среды обитания наиболее перспективны. Возможности синтеза антибиоти-

ков у микромицетов с пониженным температурным оптимумом плохо изучены, поскольку тесты на такую способность проводят с термотолерантными культурами. Несмотря на это, изоляты микроорганизмов чрезвычайно холодных экосистем являются объектами поиска новых антибиотиков (Tosi et al., 2010). Такие исследования проведены. в основном, в отношении антарктических штаммов бактерий (Gesheva, 2010; Tomova et al., 2015), в то время как микромицетам субстратов Антарктиды до последних лет почти не уделялось внимания (Wei et al., 2015). Кроме того, значительная часть работ посвящена изучению антагонистической активности микромицетов морских, а не более перспективных в данном ракурсе, наземных экосистем (Furbino et al., 2014; Henríquez et al., 2014).

На настоящий момент выделено немного чистых антибиотиков и токсинов из полярных штаммов микромицетов. Большинство из них относятся к роду *Penicillium* (Brunati et al., 2009). Например, субантарктический изолят P. nalgiovense синтезировал противогрибное соединение полиенолового ряда "амфотерицин В" (Svahn et al., 2015), а Geomyces sp. 2481 — антимикотик "геомицин В" и противобактериальный "геомицин С" (Li et al., 2008). P. islandicum из антарктических биотопов продуцирует целый ряд биохимически ценных антиметаболитов: исландицин, эмодин, эндокроцин, скайрин, флавоскайрин, руброскайрин, хризофанол, розеоскайрин, иридискайрин (Bratchkova, Ivanova, 2011). Считается, что антибиотики, полученные из психрофильных и психротолерантных штаммов, несколько отличаются продуцируемых аналогов мезофильными штаммами (Sánchez et al., 2008). Этот факт, безусловно, важен в борьбе с толерантными формами патогенных микроорганизмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, микобиота Антарктиды имеет свои экологические особенности. Грибы материка являются основой существования местных эндолитных сообществ и альгобактериальных матов. В Антарктиде преобладают не *Basidiomycota*, как на остальных континентах, а Ascomycota. По молекулярно-биологическим методам в Антарктиде доминируют роды: Aureobasidium (32%), Cladosporium (15%), Malassezia (10%), Exophiala (10%), Nigrospora (6%), Cadophora (6%), Hortaea (4%), Rhodotorula (4%), Toxicocladosporium (2%), a согласно классическому микробиологическому соотношению иные: Geomyces (29%), Thelebolus (24%), Cladosporium (12%), Cadophora (9%), Phoma (7%), Penicillium (6%), Antarctomyces (5%), Cryptococcus (4%), Rhodotorula (2%), Mrakia (2%). Для некоторых аквальных и скальных биотопов Антарктиды характерно преобладание дрожжей и грибов с мицелиально-дрожжевым диморфизмом (предста-

вители родов Bullera, Bulleromyces, Candida, Cryptococcus, Cystofilobasidium, Dioszegia, Hyphozyma, Leucosporidiella, Leucosporidium, Mrakia, Rhodotorula, Sporobolomyces и Trichosporon, а также группа "черных дрожжей", в том числе родов Exophiala, Friedmanniomyces, Hortaea). В Антарктиде выявлен ряд эндемичных видов микобиоты: Antarctomyces pellizariae, A. psychrotrophicus, Cryomyces antarcticus, Friedmanniomyces simplex, F. endolithicus, Metschnikowia australis. Mortierella antarctica. Penicillium antarcticum, P. tardochrysogenum, Thelebolus balaustiformis, T. ellipsoideus, T. globosus, и T. spongiae. Однако в последние годы имелись единичные находки эндемиков материка в Арктике, поэтому некоторые исследователи предложили термин "биполярный эндемизм". Микобиота Антарктиды имеет широкий спектр экологических (пигментация, мицелиально-дрожжевой диморфизм, меристематический рост, эфемерность/сбалансированное развитие, вхождение в лишайниковый и эндолитные симбиозы и др.) и физиологических (олиготрофия, психрофилия, осмофилия, спектр ферментов окислительного стресса, белки-антифризы, повышенное содержание сахаро-спиртов, многоатомных спиртов, микоспоринов, насыщенных жирных кислот и др.) адаптаций к суровым полярным условиям. Вероятно, по этой причине многие антарктические штаммы микромицетов и дрожжей способны синтезировать метаболиты, ценные для биотехнологии.

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ № 20-04-00328 ("Экологические и физиологические адаптации грибов к низким температурам; биотехнологический потенциал штаммов грибов экстремально холодных экосистем"), а также при поддержке проекта РНФ № 20-17-00212 ("Обобщение материала по грибам в супрагляциальной зоне ледников").

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Adams R.I., Miletto M., Taylor J.W. et al. Dispersal in microbes: fungi in indoor air are dominated by outdoor air and show dispersal limitation at short distances. The ISME Journal. 2013. V. 7 (7). P. 1262–1273. https://doi.org/10.1038/ismej.2013.28
- Alias S.A., Smykla J., Ming C.Y. et al. Diversity of microfungi in orthogenic soils from Beaufort Island, continental Antarctica. Czech Polar Report. 2013. V. 3 (2). https://doi.org/10.5817/CPR2013-2-15
- Almeida L.F.J., Prater I., Hurtarte L.C.C. et al. Living vs. dead moss in Antarctica — how vegetation and seabirds determine soil organic matter distribution and composition. Geophysical Research Abstracts. 2019. V. 21. P. 1–11.
- Alves I.M., Gonçalves V.N., Oliveira F.S. et al. The diversity, distribution, and pathogenic potential of cultivable fungi present in rocks from the South Shetlands archipelago, Maritime Antarctica. Extremophiles. 2019. V. 23 (3). P. 327–336.
 - https://doi.org/10.1007/s00792-019-01086-8

- Antony R., Sanyal A., Kapse N. et al. Microbial communities associated with Antarctic snow pack and their biogeochemical implications. Microbiol Res. 2016. V. 192. P. 192–202. https://doi.org/10.1007/s00792-019-01086-8
- Anupama P.D., Praveen K.D., Singh R.K. et al. A psychrophilic and halotolerant strain of *Thelebolus microsporus* from Pangong Lake, Himalaya. Mycosphere. 2011. V. 2 (5). P. 601–609.
 - https://doi.org/10.5943/mycosphere/2/5/10
- Archer S.D., de los Ríos A., Lee K.C. et al. Endolithic microbial diversity in sandstone and granite from the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. Polar Biol. 2017. V. 40 (5). P. 997–1006. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2024-9
- Arenz B.E., Blanchette R.A., Farrell R.L. Fungal diversity in Antarctic soils. Antarctic terrestrial microbiology. Springer, Berlin, Heidelberg. 2014. P. 35–53. https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0 3
- Arenz B.E., Held B.W., Jurgens J.A. et al. Fungal diversity in soils and historic wood from the Ross Sea Region of Antarctica. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (10). P. 3057–3064. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.016
- Baeza M., Barahona S., Alcaino J. et al. Amplicon-metagenomic analysis of fungi from Antarctic terrestrial habitats. Front Microbiol. 2017. V. 8. P. 2235. https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0_3
- Ball B.A., Adams B.J., Barrett J.E. et al. Soil biological responses to C, N and P fertilization in a polar desert of Antarctica. Soil Biol. Biochem. 2018. V. 122. P. 7–18. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.03.025
- Blanchette R.A., Held B.W., Arenz B.E. An Antarctic hot spot for fungi at Shackleton's historic hut on Cape Royds. Microb. Ecol. 2010. V. 60. P. 29–38. https://doi.org/10.1007/s00248-010-9664-z
- Blanchette R.A., Held B.W., Jurgens J.A. et al. Wood-destroying soft rot fungi in the historic expedition huts of Antarctica. Appl Envirn Microbiol. 2004. V. 70. P. 1328–1335. https://doi.org/10.1128/AEM.70.3.1328-1335.2004
- Bloem J., Bolhuis P.R., Veninga M.R. et al. Microscopic methods for counting bacteria and fungi in soil. Methods in applied soil microbiology and biochemistry. 1995. P. 162–173.
- Bockheim J.G., Munroe J.S. Organic carbon pools and genesis of alpine soils with permafrost: a review. Arctic, antarctic, and alpine research. 2014. V. 46 (4). P. 987–1006. https://doi.org/10.1657/1938-4246-46.4.987
- Borruso L., Sannino C., Selbmann L. et al. A thin ice layer segregates two distinct fungal communities in Antarctic brines from Tarn Flat (Northern Victoria Land). Scientific Rep. 2018. V. 8 (1). P. 1–9. https://doi.org/10.1038/s41598-018-25079-3
- Boyce K.J., Andrianopoulos A. Fungal dimorphism: the switch from hyphae to yeast is a specialized morphogenetic adaptation allowing colonization of a host. FEMS microbiology reviews. 2015. V. 39 (6). P. 797–811. https://doi.org/10.1093/femsre/fuv035
- Bradner J.R., Sidhu R.K., Gillings M. et al. Hemicellulase activity of antarctic microfungi. Journal of applied micro-

- biology. 1999. V. 87 (3). P. 366–370. https://doi.org/10.1023/A:1008855406319
- Brady A.L., Goodial J., Sun H.J. et al. Variability in carbon uptake and (re) cycling in Antarctic cryptoendolithic microbial ecosystems demonstrated through radiocarbon analysis of organic biomarkers. Geobiology. 2018. V. 16. P. 62–79.
 - https://doi.org/10.1111/gbi.12263
- Branda E., Turchetti B., Diolaiuti G. et al. Yeast and yeast-like diversity in the southernmost glacier of Europe (Calderone Glacier, Apennines, Italy). FEMS Microbiol. Ecol. 2010. V. 72 (3). P. 354–369. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2010.00864.x
- Bratchkova A., Ivanova V. Bioactive metabolites produced by microorganisms collected in Antarctica and the Arctic. Biotechnol. and Biotechnological Equipment. 2011.
 V. 25 (1). P. 1–7.
 https://doi.org/10.5504/BBEQ.2011.0116
- Bridge P.D., Newsham K.K. Soil fungal community composition at Mars Oasis, a southern maritime Antarctic site, assessed by PCR amplification and cloning. Fungal Ecol. 2009. V. 2. P. 66–74.
- Brunati M., Rojas J.L., Sponga F. et al. Diversity and pharmaceutical screening of fungi from benthic mats of Antarctic lakes. Marine genomics. 2009. V. 2 (1). P. 43–50. https://doi.org/10.1016/j.margen.2009.04.002
- Butinar L., Spencer-Martins I., Gunde-Cimerman N. Yeasts in high Arctic glaciers: the discovery of a new habitat for eukaryotic microorganisms. Antonie Van Leeuwenhoek. 2007. V. 91 (3). P. 277–289. https://doi.org/10.1007/s10482-006-9117-3
- Buzzini P., Branda E., Goretti M. et al. Psychrophilic yeasts from worldwide glacial habitats: diversity, adaptation strategies and biotechnological potential. FEMS Microbiol. Ecol, 2012. V. 82 (2). P. 217–241. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01348.x
- Cameron K.A., Hagedorn B., Dieser M. et al. Diversity and potential sources of microbiota associated with snow on western portions of the Greenland Ice Sheet. Envir. Microbiol. 2015. V. 17 (3). P. 594–609. https://doi.org/10.1111/1462-2920.12446
- Carrasco M., Rozas J.M., Barahona S. et al. Diversity and extracellular enzymatic activities of yeasts isolated from King George Island, the sub-Antarctic region. BMC microbiology. 2012. V. 12 (1). P. 251. https://doi.org/10.1186/1471-2180-12-251
- Cavicchioli R., Siddiqui K.S., Andrews D. et al. Low-temperature extremophiles and their applications. Current Opinion in Biotechnology. 2002. V. 13 (3). P. 253–261. https://doi.org/10.1016/S0958-1669(02)00317-8
- Chan Y., Van Nostrand J.D., Zhou J. et al. Functional ecology of an Antarctic dry valley. Proceedings of the National Academy of Sciences. 2013. V. 110 (22). P. 8990–8995.
 - https://doi.org/10.1073/pnas.1300643110
- Choudhari S., Lohia R., Grigoriev A. Comparative metagenome analysis of an Alaskan glacier. J. Bioinformat. Comput. Biol. 2014. V. 12 (02). P. 1441003. https://doi.org/10.1142/S0219720014410030
- Coleine C., Pombubpa N., Zucconi L. et al. Endolithic fungal species markers for harshest conditions in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. Life. 2020. V. 10 (2). P. 13. https://doi.org/10.3390/life10020013

- Coleine C., Zucconi L., Onofri S. et al. Sun exposure shapes functional grouping of fungi in cryptoendolithic Antarctic communities. Life. 2018. V. 8 (2). P. 19. https://doi.org/10.3390/life8020019
- Coleman D.C., Callaham M.A., Crossley D.A. Fundamentals of Soil Ecology (2nd ed.). Academic Press, 2004.
- Connell L., Redman R., Craig S. et al. Distribution and abundance of fungi in the soils of Taylor Valley, Antarctica. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (10). P. 3083–3094. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.02.016
- Connell L., Segee B., Redman R. et al. Biodiversity and abundance of cultured microfungi from the permanently ice-covered Lake Fryxell, Antarctica. Life. 2018. V. 8 (3). P. 37. https://doi.org/10.3390/life8030037
- Connell L.B., Rodriguez R.R., Redman R.S. et al. Coldadapted yeasts in Antarctic deserts. Cold-adapted yeasts. Springer, Berlin, Heidelberg. 2014. P. 75–98. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_4
- Cowan D.A. (ed.). Antarctic terrestrial microbiology: physical and biological properties of Antarctic soils. Springer, 2014. https://doi.org/10.1007/978-3-642-45213-0
- Cox F, Newsham K.K., Bol R. et al. Not poles apart: Antarctic soil fungal communities show similarities to those of the distant Arctic. Ecology letters. 2016. V. 19 (5). P. 528–536. https://doi.org/10.1111/ele.12587
- Cox F., Newsham K.K., Robinson C.H. Endemic and cosmopolitan fungal taxa exhibit differential abundances in total and active communities of Antarctic soils. Envir. Microbiol. 2019. V. 21 (5). P. 1586–1596. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14533
- Cripps C.L., Eddington L.H. Distribution of mycorrhizal types among alpine vascular plant families on the Beartooth Plateau, Rocky Mountains, USA, in reference to large-scale patterns in arctic—alpine habitats. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2005. V. 37 (2). P. 177—188. https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0177:DOMTAA]2.0.CO;2
- Czechowski P., Clarke L.J., Breen J. et al. Antarctic eukaryotic soil diversity of the Prince Charles Mountains revealed by high-throughput sequencing. Soil Biol. Biochem. 2016. V. 95. P. 112–121. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2015.12.013
- D'Elia T., Veerapaneni R., Theraisnathan V. et al. Isolation of fungi from Lake Vostok accretion ice. Mycologia. 2009.
 V. 101 (6). P. 751–763. https://doi.org/10.3852/08-184
- da Silva T.H., Silva D.A.S., Thomazini A. et al. Antarctic Permafrost: An Unexplored Fungal Microhabitat at the Edge of Life. Fungi of Antarctica. Springer, Cham. 2019. P. 147–164.
 https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_7
- de Carvalho C.R., Santiago I.F., da Costa Coelho L. et al. Fungi Associated with Plants and Lichens of Antarctica. Fungi of Antarctica. Springer, Cham. 2019. P. 165–199. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7 8
- de Los Rios A., Wierzchos J., Sancho L.G. et al. Ecology of endolithic lichens colonizing granite in continental Antarctica. Lichenologist. 2005. V. 37. P. 383–395. https://doi.org/10.1017/S0024282905014969

- de Los Rios A., Wierzchos J., Sancho L.G. et al. Exploring the physiological state of continental Antarctic endolithic microorganisms by microscopy. FEMS Microbiol Ecol. 2004. V. 50. P. 143–152. https://doi.org/10.1016/j.femsec.2004.06.010
- de Menezes G.C., Amorim S.S., Gonçalves V.N. et al. Diversity, Distribution, and Ecology of Fungi in the Seasonal Snow of Antarctica. Microorganisms. 2019. V. 7 (10). P. 445. https://doi.org/10.3390/microorganisms7100445
- de Menezes G.C.A., Godinho V.M., Porto B.A. et al. Antarctomyces pellizariae sp. nov., a new, endemic, blue, snow resident psychrophilic ascomycete fungus from Antarctica. Extremophiles. 2017. V. 21. P. 259–269. https://doi.org/10.1007/s00792-016-0895-x
- de Sousa J.R., Gonçalves V.N., de Holanda R.A. et al. Pathogenic potential of environmental resident fungi from ornithogenic soils of Antarctica. Fungal biology. 2017. V. 121 (12). P. 991–1000. https://doi.org/10.1016/j.funbio.2017.09.005
- Ding W., Zhu R., Dawei M.A. et al. Summertime fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ from the littoral zone of Lake Daming, East Antarctica: effects of environmental conditions. Antarctic Science. 2013. V. 25 (6). P. 752–762. https://doi.org/10.1017/S0954102013000242
- do Vale Lopes D., Schaefer C.E.G., de Souza J.J.L.L. et al. Concretionary horizons, unusual pedogenetic processes and features of sulfate affected soils from Antarctica. Geoderma. 2019. V. 347. P. 13–24. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.03.024
- Dolev M.B., Braslavsky I., Davies P.L. Ice-binding proteins and their function. Annual review of biochemistry. 2016.
 V. 85. P. 515–542.
 https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-060815-014546
- Dreesens L.L., Lee C.K., Cary S.C. The distribution and identity of edaphic fungi in the McMurdo Dry Valleys. Biology. 2014. V. 3 (3). P. 466–483. https://doi.org/10.3390/biology3030466
- Duarte A.W.F., Centurion V.B., Oliveira V.M. Uncultivated Fungi from Antarctica. In: Fungi of Antarctica Springer, Cham, 2019, pp. 19–41. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7 2
- Duncan S.M., Farrell R.L., Thwaites J.M. et al. Endoglucanase producing fungi isolated from Cape Evans historic expedition hut on Ross Island, Antarctica. Envir. Microbiol. 2006. V. 8 (7). P. 1212–1219. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2006.01013.x
- Duncan S.M., Minasaki R., Farrell R.L. et al. Screening fungi isolated from historic Discovery Hut on Ross Island, Antarctica for cellulose degradation. Antarctic Science. 2008. V. 20 (5). P. 463–470. https://doi.org/10.1017/S0954102008001314
- Erich E., Drohan P.J., Ellis L.R. et al. Subaqueous soils: their genesis and importance in ecosystem management. Soil use and management. 2010. V. 26 (3). P. 245–252. https://doi.org/10.1111/j.1475-2743.2010.00278.x
- *Fell J.W., Scorzetti G., Connell L. et al.* Biodiversity of microeukaryotes in Antarctic Dry Valley soils with < 5% soil moisture. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (10). P. 3107—3119.
 - https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.014

- Fenice M., Barghini P., Selbmann L. et al. Combined effects of agitation and aeration on the chitinolytic enzymes production by the Antarctic fungus Lecanicillium muscarium CCFEE 5003. Microbial Cell Factories. 2012. V. 11 (1). P. 12. https://doi.org/10.1186/1475-2859-11-12
- Fenice M., Selbmann L., Zucconi L. et al. Production of extracellular enzymes by Antarctic fungal strains. Polar Biol. 1997. V. 17 (3). P. 275–280. https://doi.org/10.1007/s003000050132
- *Frisvad J.C.* Fungi in cold ecosystems. In: Psychrophiles: from biodiversity to biotechnology. Springer, Berlin, Heidelberg, 2008, pp. 137–156. https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4 9
- Furbino L.E., Godinho V.M., Santiago I.F. et al. Diversity patterns, ecology and biological activities of fungal communities associated with the endemic macroalgae across the Antarctic Peninsula. Microbial ecology. 2014. V. 67 (4). P. 775–787. https://doi.org/10.1007/s00248-014-0374-9
- Gajananda K., Singh R.K., Pal N. et al. Water Quality of Some Lakes in Grovnes Promontory, Larsemann Hills, East Antarctica. Twenty Sixth Indian Antarctic Expedition 2006-2008Ministry of Earth Sciences, Technical Publication. 2019. V. 24. P. 379–396.
- Gaspar M.L., Cabello M.N., Pollero R. et al. Fluorescein diacetate hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. Current Microbiol. 2001. V. 42 (5). P. 339–344. https://doi.org/10.1007/s002840010226
- Gawas-Sakhalkar P., Singh S., Naik S. et al. High-temperature optima phosphatases from the cold-tolerant Arctic fungus *Penicillium citrinum*. Polar Research. 2012. V. 31 (1). P. 11105. https://doi.org/10.3402/polar.v31i0.11105
- *Geiges O.* Microbial processes in frozen food. Advances in Space Research. 1996. V. 18 (12). P. 109–118. https://doi.org/10.1016/0273-1177(96)00006-3
- Gesheva V. Production of antibiotics and enzymes by soil microorganisms from the windmill islands region, Wilkes Land, East Antarctica. Polar Biol. 2010. V. 33 (10). P. 1351–1357. https://doi.org/10.1007/s00300-010-0824-x
- Gianoli E., Inostroza P., Zúñiga-Feest A. et al. Ecotypic differentiation in morphology and cold resistance in populations of Colobanthus quitensis (Caryophyllaceae) from the Andes of central Chile and the maritime Antarctic. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2004. V. 36 (4). P. 484–489. https://doi.org/10.1657/1523-0430(2004)036[0484:EDIMAC]2.0.CO;2
- Gill C.O., Lowry P.D. Growth at sub-zero temperatures of black spot fungi from meat. Journal of Applied Bacteriology. 1982. V. 52 (2). P. 245–250. https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1982.tb04846.x
- Gocheva Y.G., Tosi S., Krumova E.T. et al. Temperature downshift induces antioxidant response in fungi isolated from Antarctica. Extremophiles. 2009. V. 13 (2). P. 273–281. https://doi.org/10.1007/s00792-008-0215-1
- Godinho V.M., Gonçalves V.N., Santiago I.F. et al. Diversity and bioprospection of fungal community present in oligotrophic soil of continental Antarctica. Extremophiles.

2015. V. 19 (3). P. 585–596. https://doi.org/10.1007/s00792-015-0741-6

100

- Gomes E.C.Q., Figueredo H.M., de Oliveira F.S. et al. Fungi Present in Soils of Antarctica. Fungi of Antarctica. Springer, Cham. 2019. P. 43—67. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7 3
- Gonçalves V.N., Carvalho C.R., Johann S. et al. Antibacterial, antifungal and antiprotozoal activities of fungal communities present in different substrates from Antarctica. Polar Biol. 2015. V. 38 (8). P. 1143–1152. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1672-5
- Gorbushina A A., Whitehead K., Dornieden T. et al. Black fungal colonies as units of survival: hyphal mycosporines synthesized by rock-dwelling microcolonial fungi. Can. J. Bot. 2003. V. 81 (2). P. 131–138. https://doi.org/10.1139/b03-011
- Gostinčar C., Grube M., De Hoog S. et al. Extremotolerance in fungi: evolution on the edge. FEMS Microbiol. Ecol. 2009. V. 71 (1). P. 2–11. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2009.00794.x
- Gregorich E.G., Hopkins D.W., Elberling B. et al. Emission of CO₂, CH₄ and N₂O from lakeshore soils in an Antarctic dry valley. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (10). P. 3120–3129. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.01.015
- Guffogg S.P., Thomas-Hall S., Holloway P. et al. A novel psychrotolerant member of the hymenomycetous yeasts from Antarctica: Cryptococcus watticus sp. nov. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2004. V. 54. P. 275–277. https://doi.org/10.1099/ijs.0.02877-0
- Gupta R., Kumari A., Syal P. et al. Molecular and functional diversity of yeast and fungal lipases: their role in biotechnology and cellular physiology. Progress Lipid Res. 2015. V. 57. P. 40–54. https://doi.org/10.1016/j.plipres.2014.12.001
- Gutarowska B., Żakowska Z. Mathematical models of mycelium growth and ergosterol synthesis in stationary mould culture. Lett. Appl. Microbiol. 2009. V. 48 (5). P. 605–610. https://doi.org/10.1111/j.1472-765X.2009.02577.x
- Harrington T.J., Mitchell D.T. Characterization of Dryas octopetala ectomycorrhizas from limestone karst vegetation, western Ireland. Can. J. Bot. 2002. V. 80 (9). P. 970–982. https://doi.org/10.1139/b02-082
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. Revs Envir. Sci. Bio/Tech. 2016. V. 15 (2). P. 147–172. https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9399
- Heindel R.C., Lyons W.B., Welch S.A. et al. Biogeochemical weathering of soil apatite grains in the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. Geoderma. 2018. V. 320. P. 136–145. https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2018.01.027
- Henríquez M., Vergara K., Norambuena J. et al. Diversity of cultivable fungi associated with Antarctic marine sponges and screening for their antimicrobial, antitumoral and antioxidant potential. World J. Microbiol. Biotech. 2014. V. 30 (1). P. 65–76. https://doi.org/10.1007/s11274-013-1418-x
- Ji M., van Dorst J., Bissett A. et al. Microbial diversity at Mitchell Peninsula, Eastern Antarctica: a potential biodiversity "hotspot". Polar Biol. 2016. V. 39 (2). P. 237—249. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1776-y

- *Kawaguchi M., Nonaka K., Masuma R. et al.* New method for isolating antibiotic-producing fungi. The J. Antibiotics. 2013. V. 66 (1). P. 17–21. https://doi.org/10.1038/ja.2012.79
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W. et al. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi, Wallingford, International Mycological Institute, 2008.
- Knowlton C., Veerapaneni R., D'Elia T. et al. Microbial analyses of ancient ice core sections from Greenland and Antarctica. Biology. 2013. V. 2 (1). P. 206–232. https://doi.org/10.3390/biology2010206
- Kochkina G., Ivanushkina N., Ozerskaya S. et al. Ancient fungi in Antarctic permafrost environments. FEMS Microbiol. Ecol. 2012. V. 82 (2). P. 501–509. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01442.x
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Lupachev A.V. et al. Diversity of mycelial fungi in natural and human-affected Antarctic soils. Polar Biol. 2019. V. 42 (1). P. 47–64. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2398-y
- Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E. et al. Fungal diversity in the Antarctic active layer. Microbiology. 2014. V. 83 (1–2). P. 94–101. https://doi.org/10.1134/S002626171402012X
- Kogej T., Gostinčar C., Volkmann M. et al. Mycosporines in extremophilic fungi novel complementary osmolytes? Environmental Chemistry. 2006. V. 3 (2). P. 105–110. https://doi.org/10.1071/EN06012
- Krishnan K.P., Sinha R.K. Functional diversity of microbes in Antarctic Lakes. Elsevier, 2019.
- Kurtzman C., Fell J.W., Boekhout T. (eds). The yeasts: a taxonomic study. Elsevier, 2011.
- Lai X., Cao L., Tan H., Fang S. et al. Fungal communities from methane hydrate-bearing deep-sea marine sediments in South China Sea. The ISME Journal. 2007. V. 1 (8). P. 756–762. https://doi.org/10.1038/ismej.2007.51
- Lawley B., Ripley S., Bridge P. et al. Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70 (10). P. 5963–5972. https://doi.org/10.1128/AEM.70.10.5963-5972.2004
- Li Y., Sun B., Liu S. et al. Bioactive asterric acid derivatives from the Antarctic ascomycete fungus Geomyces sp. J. Natural Prod. 2008. V. 71 (9). P. 1643–1646. https://doi.org/10.1021/np8003003
- Loperena L., Soria V., Varela H. et al. Extracellular enzymes produced by microorganisms isolated from maritime Antarctica. World J. Microbiol. Biotech. 2012. V. 28 (5). P. 2249–2256. https://doi.org/10.1007/s11274-012-1032-3
- Lopes M.A., Fischman O., Gambale W et al. Fluorescent method for studying the morphogenesis and viability of dermatophyte cells. Mycopathologia. 2003. V. 156 (2). P. 61–66. https://doi.org/10.1023/A:1022972222194
- Loque C.P., Medeiros A.O., Pellizzari F.M. et al. Fungal community associated with marine macroalgae from Antarctica. Polar Biol. 2010. V. 33 (5). P. 641–648. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0740-0
- Ludley K.E., Robinson C.H. 'Decomposer' basidiomycota in Arctic and Antarctic ecosystems. Soil Biol. Biochem.

- 2008. V. 40 (1). P. 11–29. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2007.07.023
- Lupachev A.V., Gubin S.V., Abakumov E.V. Levels of biogenic-abiogenic interaction and structural organization of soils and soil-like bodies in Antarctica. In: Processes and phenomena on the boundary between biogenic and abiogenic nature. Springer, Cham, 2020. P. 481–500. https://doi.org/10.1007/978-3-030-21614-6 26
- Maggi O., Tosi S., Angelova M. et al. Adaptation of fungi, including yeasts, to cold environments. Plant Biosystems. 2013. V. 147 (1). P. 247–258. https://doi.org/10.1080/11263504.2012.753135
- Magnuson J.K., Lasure L.L. Fungal diversity in soils as assessed by direct culture and molecular techniques. In 102nd General Meeting of the American Society for Microbiology, Salt Lake City 2002. P. 19–23.
- Malosso E., English L., Hopkins D.W. et al. Use of 13C-labelled plant materials and ergosterol, PLFA and NLFA analyses to investigate organic matter decomposition in Antarctic soil. Soil Biol. Biochem. 2004. V. 36 (1). P. 165–175.
 - https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2003.09.004
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E. The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes in Antarctic soils (Progress and Russkaya stations). Eurasian Soil Sci. 2016. V. 49 (8). P. 934–941. https://doi.org/10.1134/S106422931608007X
- Margesin R., Miteva V. Diversity and ecology of psychrophilic microorganisms. Res. Microbiol. 2011. V. 162 (3). P. 346–361.
 - https://doi.org/10.1016/j.resmic.2010.12.004
- Mazur P. Limits to life at low temperatures and at reduced water contents and water activities. Limits of Life. Springer, Dordrecht, 1980. P. 1–23. https://doi.org/10.1007/BF00928665
- Melo I.S., Santos S.N., Rosa L.H. et al. Isolation and biological activities of an endophytic Mortierella alpina strain from the Antarctic moss Schistidium antarctici. Extremophiles. 2014. V. 18 (1). P. 15–23. https://doi.org/10.1007/s00792-013-0588-7
- Meslier V., DiRuggiero J. Endolithic microbial communities as model systems for ecology and astrobiology. In Model Ecosystems in Extreme Environments. Academic Press, 2019. P. 145–168. https://doi:B9780128127421000076
- Mojib N., Andersen D.T., Bej A.K. Structure and function of a cold shock domain fold protein, CspD, in Janthino-bacterium sp. Ant5-2 from East Antarctica. FEMS microbiology letters. 2011. V. 319 (2). P. 106–114. https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2011.02269.x
- Nagano Y., Nagahama T., Abe F. Cold-adapted yeasts in deep-sea environments. Cold-adapted Yeasts. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 149–171. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6_7
- Newsham K.K., Garnett M.H., Robinson C.H. et al. Discrete taxa of saprotrophic fungi respire different ages of carbon from Antarctic soils. Scientific reports. 2018. V. 8 (1). P. 1–10. https://doi.org/10.1038/s41598-018-25877-9
- Oechel W.C., Vourlitis G., Hastings S.J. Cold season CO₂ emission from arctic soils. Global Biogeochemical Cycles. 1997. V. 11 (2). P. 163–172. https://doi.org/10.1029/96GB03035

- Oliveira C.E.G.R.S., Turbay C.V.G., Rosa C.A. et al. Rock-inhabiting fungi in Antarctica: New frontiers of the edge of life. Fungi of Antarctica: Diversity, Ecology and Biotechnological Applications. 2019. V. 99.
- Onofri S., Selbmann L., De Hoog G.S. et al. Evolution and adaptation of fungi at boundaries of life. Advances in Space Research. 2007. V. 40 (11). P. 1657–1664. https://doi.org/10.1016/j.asr.2007.06.004
- Onofri S., Zucconi L., Isola D. et al. Rock-inhabiting fungi and their role in deterioration of stone monuments in the Mediterranean area. Plant Biosystems. 2014. V. 148 (2). P. 384–391. https://doi.org/10.1080/11263504.2013.877533
- Ozerskaya S., Kochkina G., Ivanushkina N. et al. Fungi in permafrost. Permafrost soils. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009. P. 85–95. https://doi.org/10.1007/978-3-540-69371-0 7
- Panikov N.S. Subzero activity of cold-adapted yeasts. In: Cold-adapted Yeasts. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014, pp. 295–323. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6 14
- Panikov N.S., Flanagan P.W., Oechel W.C. et al. Microbial activity in soils frozen to below -39C. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38 (4). P. 785-794. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.07.004
- Park M.S., Lee E.J., Fong, J.J. et al. A new record of Penicillium antarcticum from marine environments in Korea. Mycobiology. 2014. V. 42 (2). P. 109–113. https://doi.org/10.5941/MYCO.2014.42.2.109
- *Pinseel E., Sweetlove M., Tytgat B. et al.* Diversity and biogeography of microorganisms in microbial mats of Antarctic lakes. Book of Abstracts. 2017. P. 199.
- Pudasaini S., Wilson J., Ji M. et al. Microbial diversity of Browning Peninsula, Eastern Antarctica revealed using molecular and cultivation methods. Front. Micobiol. 2017. V. 8. P. 591. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00591
- Pulschen A.A., Bendia A.G., Fricker A.D. et al. Isolation of uncultured bacteria from Antarctica using long incubation periods and low nutritional media. Front. Micobiol. 2017. V. 8. P. 1346. https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01346
- Rao S., Chan Y., Lacap D.C. et al. Low-diversity fungal assemblage in an Antarctic Dry Valleys soil. Polar Biol. 2012. V. 35 (4). P. 567–574. https://doi.org/10.1007/s00300-011-1102-2
- Rivkina E., Laurinavichyus K., Gilichinsky D.A. Microbial life below the freezing point within permafrost. Princeton University Press, Princeton, 2005, pp. 106–117.
- Rivkina E., Petrovskaya L., Vishnivetskaya T. et al. Metagenomic analyses of the late Pleistocene permafrost additional tools for reconstruction of environmental conditions. Biogeosciences. 2016. V. 13 (7). https://doi.org/10.5194/bg-13-2207-2016
- Robinson C.H. Cold adaptation in Arctic and Antarctic fungi. New Phytol. 2001. V. 151 (2). P. 341–353. https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2001.00177.x
- Rogers S.O., Shtarkman Y.M.S., Koçer Z.A. et al. Ecology of subglacial Lake Vostok (Antarctica), based on metagenomic/metatranscriptomic analyses of accretion ice. Biology. 2013. V. 2. P. 629–650.

- Rojas-Jimenez K., Wurzbacher C., Bourne E.C. et al. Early diverging lineages within Cryptomycota and Chytridiomycota dominate the fungal communities in ice-covered lakes of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. Scientific reports. 2017. V. 7 (1). P. 1–11. https://doi.org/10.1038/s41598-017-15598-w
- Rosa L.H., Vaz A.B., Caligiorne R.B. et al. Endophytic fungi associated with the Antarctic grass Deschampsia antarctica Desv. (Poaceae). Polar Biol. 2009. V. 32 (2). P. 161–167.
 - https://doi.org/10.1007/s00300-008-0515-z
- Rosa L.H., Zani C.L., Cantrell C.L. et al. Fungi in Antarctica: diversity, ecology, effects of climate change, and bioprospection for bioactive compounds. In: Fungi of Antarctica. Springer, Cham. 2019. P. 1–17. https://doi.org/10.1007/978-3-030-18367-7_1
- Roser D.J., Seppelt R.D., Ashbolt N. Microbiology of ornithogenic soils from the Windmill islands, Budd coast, continental Antarctica: some observations on methods for measuring soil biomass in ornithogenic soils. Soil Biol. Biochem. 1993. V. 25 (2). P. 177–183. https://doi.org/10.1016/0038-0717(93)90024-6
- Rothschild L.J., Mancinelli R.L. Life in extreme environments. Nature. 2001. V. 409 (6823). P. 1092–1101. https://doi.org/10.1038/35059215
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L. et al. Fungi in Antarctica. Revs Envir. Sci. Bio/Tech. 2007. V. 6 (1–3). P. 127–141. https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y
- Sánchez L.A., Gómez F.F., Delgado O.D. Cold-adapted microorganisms as a source of new antimicrobials. Extremophiles. 2009. V. 13 (1). P. 111–120. https://doi.org/10.1007/s00792-008-0203-5
- Santiago I.F., Soares M.A., Rosa C.A. et al. Lichensphere: a protected natural microhabitat of the non-lichenised fungal communities living in extreme environments of Antarctica. Extremophiles. 2015. V. 19 (6). P. 1087–1097.
 - https://doi.org/10.1007/s00792-015-0781-y
- Sanyal A., Antony R., Samui G. et al. Microbial communities and their potential for degradation of dissolved organic carbon in cryoconite hole environments of Himalaya and Antarctica. Microbiol. Res. 2018. V. 208. P. 32–42. https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.004
- Schultz J., Rosado A.S. Microbial role in the ecology of Antarctic plants. In: The ecological role of micro-organisms in the Antarctic environment. Springer, Cham, 2019. P. 257–275.
- Scorzetti G., Petrescu I., Yarrow D. et al. Cryptococcus adeliensis sp. nov., a xylanase producing basidiomycetous yeast from Antarctica. Antonie van Leeuwenhoek. 2000. V. 77 (2). P. 153–157. https://doi.org/10.1023/A:1002124504936
- Sedov S., Zazovskaya E., Fedorov-Davydov D. et al. Soils of East Antarctic oasis: Interplay of organisms and mineral components at microscale. Bol. Soc. Geol. Mexic. 2019. V. 71 (1).
 - https://doi.org/0.18268/BSGM2019v71n1a4
- Selbmann L., de Hoog G.S., Zucconi L. et al. Black yeasts in cold habitats. In: Cold-adapted yeasts. Springer, Berlin, Heidelberg, 2014. P. 173–189. https://doi.org/10.1007/978-3-642-39681-6 8
- Selbmann L., Grube M., Onofri S. et al. Antarctic epilithic lichens as niches for black meristematic fungi. Biology.

- 2013. V. 2 (2). P. 784–797. https://doi.org/10.3390/biology2020784
- Selbmann L., Onofri S., Coleine C. et al. Effect of environmental parameters on biodiversity of the fungal component in lithic Antarctic communities. Extremophiles. 2017. V. 21 (6). P. 1069–1080. https://doi.org/10.1007/s00792-017-0967-6
- Sharma S., Szele Z., Schilling R. et al. Influence of freezethaw stress on the structure and function of microbial communities and denitrifying populations in soil. Appl. Environ. Microbiol. 2006. V. 72 (3). P. 2148–2154. https://doi.org/10.1128/AEM.72.3.2148-2154.2006
- Shivaji S., Prasad G.S. Antarctic yeasts: biodiversity and potential applications. In: Yeast biotechnology: Diversity and applications. Springer, Dordrecht, 2009. P. 3–18. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8292-4_1
- Simon C., Wiezer A., Strittmatter A.W. et al. Phylogenetic diversity and metabolic potential revealed in a glacier ice metagenome. Appl. Environ. Microbiol. 2009. V. 75 (23). P. 7519–7526.
 https://doi.org/10.1128/AEM.00946-09
- Singh J., Dubey A.K., Singh R.P. Antarctic terrestrial ecosystem and role of pigments in enhanced UV-B radiations. Revs Envir. Sci. Bio/Tech. 2011. V. 10 (1). P. 63–77. https://doi.org/10.1007/s11157-010-9226-3
- Singh J., Singh R.P., Khare R. Influence of climate change on Antarctic flora. Polar Science. 2018. V. 18. P. 94–101. https://doi.org/10.1016/j.polar.2018.05.006
- Singh P., Raghukumar C. Diversity and physiology of deep-sea yeasts: A review. Kavaka. 2014. V. 43. P. 50–63.
- Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, 2010.
- Soina V.S., Mergelov N.S., Kudinova A.G. et al. Microbial communities of soils and soil-like bodies in extreme conditions of East Antarctica. Paleontological Journal. 2018. V. 52 (10). P. 1186–1195. https://doi.org/10.1134/S0031030118100143
- Svahn K.S., Chryssanthou E., Olsen B. et al. Penicillium nalgiovense Laxa isolated from Antarctica is a new source of the antifungal metabolite amphotericin B. Fungal Biol. Biotech. 2015. V. 2 (1). P. 1. https://doi.org/10.1186/s40694-014-0011-x
- Tanino T., Aoki T., Chung W.Y. et al. Improvement of a Candida antarctica lipase B-displaying yeast whole-cell biocatalyst and its application to the polyester synthesis reaction. Appl. Microbiol. Biotech. 2009. V. 82 (1). P. 59–66
 - https://doi.org/10.1007/s00253-008-1764-z
- Taylor J.W., Turner E., Townsend J.P. et al. Eukaryotic microbes, species recognition and the geographic limits of species: examples from the kingdom Fungi. Philos. Trans. Royal Soc. B: Biol. Sci. 2006. V. 361 (1475). P. 1947–1963.
 - https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1923
- *Tedrow J.C.F., Ugolini F.C.* Antarctic soils. Antarctic soils and soil forming processes. 1966. V. 8. P. 161–177. https://doi.org/10.1029/AR008p0161
- Thomas-Hall S.R., Turchetti B., Buzzini P. et al. Cold-adapted yeasts from Antarctica and the Italian Alps-description of three novel species: Mrakia robertii sp. nov., Mrakia blollopis sp. nov. and Mrakiella niccombsii sp. nov. Extremophiles. 2010. V. 14. P. 47—59. https://doi.org/10.1007/s00792-009-0286-7

- Thomas-Hall S.R., Watson K. Cryptococcus nyarrowii sp. nov., a basidiomycetous yeast from Antarctica. Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2002. V. 52. P. 1033–1038. https://doi.org/10.1099/00207713-52-3-1033
- Timling I., Walker D.A., Nusbaum C. et al. Rich and cold: diversity, distribution and drivers of fungal communities in patterned-ground ecosystems of the North American Arctic. Molec. Ecology. 2014. V. 23 (13). P. 3258–3272. https://doi.org/10.1111/mec.12743
- Tomova I., Stoilova-Disheva M., Lazarkevich I. et al. Antimicrobial activity and resistance to heavy metals and antibiotics of heterotrophic bacteria isolated from sediment and soil samples collected from two Antarctic islands. Front. Life Science. 2015. V. 8 (4). P. 348–357. https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1044130
- Tosi S., Casado B., Gerdol R. et al. Fungi isolated from Antarctic mosses. Polar Biol. 2002. V. 25 (4). P. 262–268. https://doi.org/10.1007/s00300-001-0337-8
- Tosi S., Kostadinova N., Krumova E. et al. Antioxidant enzyme activity of filamentous fungi isolated from Livingston Island, Maritime Antarctica. Polar Biol. 2010. V. 33 (9). P. 1227–1237. https://doi.org/10.1007/s00300-010-0812-1
- Tscherko D., Bölter M., Beyer L. et al. Biomass and enzyme activity of two soil transects at King George Island, Maritime Antarctica. Arctic, Antarctic, and Alpine Research. 2003. V. 35 (1). P. 34–47. https://doi.org/10.1657/1523-0430(2003)035[0034:BAEAOT]2.0.CO;2
- Turchetti B., Hall S.R.T., Connell L.B. et al. Psychrophilic yeasts from Antarctica and European glaciers: description of *Glaciozyma* gen. nov., *Glaciozyma martinii* sp. nov. and *Glaciozyma watsonii* sp. nov. Extremophiles. 2011. V. 15 (5). P. 573. https://doi.org/10.1007/s00792-011-0388-x
- Turchetti B., Selbmann L., Blanchette R.A. et al. Cryptococcus vaughanmartiniae sp. nov. and Cryptococcus onofrii sp. nov.: two new species isolated from worldwide cold environments. Extremophiles. 2015. V. 19 (1). P. 149–159. https://doi.org/10.1007/s00792-014-0692-3
- Vaz A.B., Rosa L.H., Vieira M.L. et al. The diversity, extracellular enzymatic activities and photoprotective compounds of yeasts isolated in Antarctica. Brazil. J. Microbiol. 2011. V. 42 (3). P. 937–947. https://doi.org/10.1590/S1517-83822011000300012
- Velázquez D., López-Bueno A., De Cárcer D.A. et al. Ecosystem function decays by fungal outbreaks in Antarctic microbial mats. Scientific Rep. 2016. V. 6 (1). P. 1–7. https://doi.org/10.1038/srep22954
- Villarreal P., Carrasco M., Barahona S. et al. Tolerance to ultraviolet radiation of psychrotolerant yeasts and analysis of their carotenoid, mycosporine, and ergosterol content. Current Microbiol. 2016. V. 72 (1). P. 94–101. https://doi.org/10.1007/s00284-015-0928-1
- Vincent W.F. Evolutionary origins of Antarctic microbiota: invasion, selection and endemism. Antarctic Science. 2000. V. 12 (3). P. 374-385. https://doi.org/10.1017/S0954102000000420
- Vishniac H.S., Onofri S. Cryptococcus antarcticus var. circumpolaris var. nov., a basidiomycetous yeast from Antarctica. Antonie van Leeuwenhoek. 2003. V. 83 (3). P. 231–233.
 - https://doi.org/10.1023/A:1023369728237

- Wei S.T., Higgins C.M., Adriaenssens E.M. et al. Genetic signatures indicate widespread antibiotic resistance and phage infection in microbial communities of the Mc-Murdo Dry Valleys, East Antarctica. Polar Biol. 2015. V. 38 (6). P. 919–925. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1649-4
- Weinstein R.N., Montiel P.O., Johnstone K. Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fellfield soil in the maritime Antarctic. Mycologia. 2000. V. 92 (2). P. 222–229. https://doi.org/10.2307/3761554
- Wierzchos J., De Los Ríos A., Sancho L.G. et al. Viability of endolithic microorganisms in rocks from the McMurdo Dry Valleys of Antarctica established by confocal and fluorescence microscopy. J. Microscopy. 2004. V. 216 (1). P. 57–61. https://doi.org/10.1111/j.0022-2720.2004.01386.x
- Yeager C.M. Life on the edge: Microbes in Rock Varnish. Los Alamos National Lab. (LANL), Los Alamos, 2019.
- Yergeau E., Bokhorst S., Huiskes A.H. et al. Size and structure of bacterial, fungal and nematode communities along an Antarctic environmental gradient. FEMS Microbiol. Ecol. 2007. V. 59 (2). P. 436–451. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2006.00200.x
- Yergeau E., Kowalchuk G.A. Responses of Antarctic soil microbial communities and associated functions to temperature and freeze—thaw cycle frequency Envir. Microbiol. 2008. V. 10 (9). P. 2223—2235. https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01644.x
- Yung C.C., Chan Y., Lacap D.C. et al. Characterization of chasmoendolithic community in miers valley, Mcmurdo dry valleys, antarctica. Microbial Ecol. 2014. V. 68 (2). P. 351–359. https://doi.org/10.1007/s00248-014-0412-7
- Zhang T., Zhang Y.Q., Liu H.Y. et al. Diversity and cold adaptation of culturable endophytic fungi from bryophytes in the Fildes Region, King George Island, maritime Antarctica. FEMS Mirobiol Lett. 2013. V. 341 (1). P. 52–61. https://doi.org/10.1111/1574-6968.12090
- Zumsteg A., Luster J., Göransson H., Smittenberg R.H., Brunner I., Bernasconi S.M., Zeyer J., Frey B. Bacterial, archaeal and fungal succession in the forefield of a receding glacier. Microbial ecology. 2012. V. 63 (3). P. 552–564. https://doi.org/10.1007/s00248-011-9991-8
- Абакумов Е.В. (Abakumov) Зоогенный педогенез как основной биогенный почвенный процесс в Антарктиде // Русский орнитологический журнал. 2014. № 23 (972). С. 576—584.
- Абакумов Е.В., Лупачев А.В. (Abakumov et al.) Почвенное разнообразие наземных экосистем Антарктики (в районах расположения российских антарктических станций) // Український антарктичний журнал. 2012. № 10—11. С. 222—228.
- Абрамов А.А., Слеттен Р.С., Ривкина Е.М. и др. (Abramov et al.) Геокриологические условия Антарктиды // Криосфера Земли. 2011. № 15 (3). С. 3—19.
- Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Стольникова Е.В. и др. (Ananyeva et al.) Соотношение биомассы грибов и бактерий в профиле лесных почв // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. 2010. № 3. С. 308—317.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирцидели И.Ю. и др. (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропоген-

- ных субстратах в западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. № 46 (1). С. 20–26.
- Горячкин С.В., Гиличинский Д.А., Мергелов Н.С. и др. (Goryachkin et al.) Почвы Антарктиды: первые итоги, проблемы и перспективы исследований // Геохимия ландшафтов и география почв. 2012. С. 365—392.
- Горячкин С.В., Мергелов Н.С., Таргульян В.О. (Goryachkin et al.) Генезис и география почв экстремальных условий: элементы теории и методические подходы // Почвоведение. 2019. № 1. С. 5—19. https://doi.org/10.1134/S0032180X19010040
- Кирцидели И.Ю., Власов Д.Ю., Абакумов Е.В. и др. (Kircideli et al.) Разнообразие и ферментативная активность микромицетов из почв Антарктиды // Микология и фитопатология. 2010. № 44 (5). С. 387—398.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерзлоты // Микология сегодня. 2011. № 2. С. 178–184.
- *Лупачев А.В., Абакумов Е.В.* (Lupachev, Abakumov) Почвы Земли Мэри Бэрд (Западная Антарктика) // Почвоведение. 2013. № 10. С. 1167—1167.
- Лысак Л.В., Максимова И.А., Никитин Д.А. и др. (Lysak et al.) Микробные сообщества почв российских полярных станций Восточной Антарктиды // Вестник Московского университета. Серия 16. Биология. 2018. № 73 (3). С. 132—140.
- Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М. и др. (Matveeva et al.) Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. 2015. 272 с.
- Мергелов Н.С. (Mergelov et al.) Почвы влажных долин в оазисах Ларсеманн и Вестфолль (Земля принцессы Елизаветы, Восточная Антарктида) // Почвоведение. 2014. № 9. С. 1027—1045.

- Мергелов Н.С., Горячкин С.В., Шоркунов И.Г. и др. (Mergelov et al.) Эндолитное почвообразование и скальный "загар" на массивно-кристаллических породах в Восточной Антарктике. Почвоведение. 2012. № 10. С. 1027—1044.
- Мергелов Н.С., Долгих А.В., Зазовская Э.П. и др. (Mergelov et al.) Почвы и почвоподобные тела оазисов и нунатаков Восточной Антарктиды // Вопросы географии. 2016. № 142. С. 593—628.
- Мухаметова Н.В., Абакумов Е.В., Рюмин А.Г. (Muhametova et al.) Гранулометрический состав антарктических почв по данным седиментометрии и лазерной дифрактометрии // Физика, биофизика и экология почв. 2013. № 3 (11). С. 1—6.
- Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Кудинова А.Г. и др. (Nikitin et al.) Микробная биомасса и биологическая активность почв и почвоподобных тел береговых оазисов Антарктиды // Почвоведение. 2017. № 9. С. 1122—1133.
- Никитин Д.А., Семенов М.В. (Nikitin, Semenov) Субаквальные почвы Антарктиды: условия формирования и перспективы микробиологических исследований // Бюллетень почвенного института им. В.В. Докучаева. 2021 (в печати).
- Полянская Л.М., Звягинцев Д.Г. (Polyanskaya, Zvyagintsev) Содержание и структура микробной биомассы как показатели экологического состояния почв // Почвоведение. 2005. № 6. С. 706—714.
- Чернов И.Ю., Марфенина О.Е. (Chernov, Marfenina) Адаптивные стратегии грибов в связи с освоением наземных местообитаний // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы. 2010. № 95. С. 95—109.

Ecological Portrait of Antarctic Fungi

D. A. Nikitin^{a,b,#}

^a Soil Institute V.V. Dokuchaev, Moscow, Russia

^b Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

[#]e-mail: dimnik90@mail.ru

In connection with the sensitive response of polar ecosystems to global climate change, research on the microorganisms of Antarctica has become especially relevant. The harsh climatic conditions of the continent led to the formation of unique biogeocenoses without flowering plants, but with the dominance of mycobiota in soils. Antarctic fungi perform not only their classic ecosystem functions, but are the basis for the existence of local communities represented by endoliths, microbial mats, etc. In addition, Antarctic fungi are a leading force in the transformation of rocks in situ and the conversion of bioelements into a form accessible to other organisms. Therefore, mycobiota plays a crucial role in maintaining the balance of ecosystems in Antarctica. Among the mainland fungi, Ascomycota (77.1%) dominates, but not Basidiomycota (9.1%), like on other continents. For a number of reasons, in some biotopes of Antarctica, yeast and yeast-like micromycetes (mainly basidial affinity) are a more successful mycobiota group than mycelial fungi. There are a number of prerequisites to consider that mycelial fungi and yeast are better adapted to exist in extremely cold biogeocenoses than other microorganisms. Since Antarctica was isolated for a long time from other continents, evolution here followed a special path leading to the emergence of many endemic fungal taxa. The presence of eurytopts on the mainland is associated with global warming and increased anthropogenic impact. This review examines the current state of research on the structure of the mycobiota communities of Antarctic subaerial and subaquatic biotopes, the ecological role of mycelial-yeast dimorphism for Antarctic fungi, the problem of endemicity of the continent mycobiota, ecological and physiological adaptation of fungi to low temperatures, and substantiates the need to search for secondary metabolites in psychrophilic micromycetes.

Keywords: biomass, cryoconite, ecology, extreme ecosystems, fungi, metabolic activity, psychrophilia, supraglacial organomineral systems, taxonomic diversity, yeast

_ БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ____ ЭКОЛОГИЯ

УДК: 631.445: 551.34: 631.466.1 (292.481)

БИОМАССА ГРИБОВ И РАЗНООБРАЗИЕ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИКРОМИЦЕТОВ В СЕЗОННОТАЛОМ СЛОЕ БУГРИСТЫХ ТОРФЯНИКОВ ЮЖНОЙ ТУНДРЫ

© 2021 г. Ю. А. Виноградова^{1,*}, Е. М. Лаптева^{1,**}, В. А. Ковалева^{1,***}, Е. М. Перминова^{1,***}

¹ Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 167982 Сыктывкар, Россия

*e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru
**e-mail: lapteva@ib.komisc.ru
***e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru
***e-mail: perminova@ib.komisc.ru
Поступила в редакцию 19.06.2020 г.

После доработки 15.09.2020 г. Принята к публикации 23.12.2020 г.

Исследованы состав и структура биомассы микроскопических грибов, а также видовое разнообразие культивируемых микромицетов в сезонноталых слоях (СТС) торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры (бассейн верхнего течения р. Коротаиха, Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ). Рассмотрено их профильное распределение в торфяных почвах, занимающих различное положение в рельефе бугристого болота под разными типами растительности. Показано, что биомасса грибов (спор и мицелия) в СТС бугристого торфяника варьирует от 0.44 до 21.46 мг/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.). В верхних слоях СТС в структуре биомассы доминирует мицелий, в надмерзлотных - споры грибов. Максимум биомассы грибов отмечен в почвах торфяных пятен, лишенных растительного покрова (11.5–20.2 мг/г а.с.п.), минимум – в почвах микропонижений с мохово-лишайниковыми сообществами (0.4-16.8 мг/г а.с.п.) и мочажинах с осоково-сфагновым растительным покровом (2.3-6.9 мг/г а.с.п.). Мицелий грибов в почвах рассмотренного торфяника представлен в основном функционально активными гифами (81–100%). Таксономический список культивируемых микромицетов включает 40 видов (в т.ч. две формы стерильного мицелия). Отдел Мисоготуcota представлен 11 видами (28%) из родов Mucor, Mortierella, Umbelopsis, По числу видов доминирует род Penicillium (13 видов). Роды Akanthomyces, Alternaria, Cladosporium, Pseudogymnoascus, Oidiodendron включают единичные виды. По частоте встречаемости структура комплекса микромицетов представлена случайными видами (55%), на долю редких, частых и доминирующих приходится соответственно 25, 13 и 7%. Наиболее обильны в сезонноталых слоях два вида — Talaromyces funiculosus (28%) и Pseudogymnoascus pannorum (16%). Наибольшим видовым разнообразием грибов (21 вид) характеризуются почвы торфяных пятен, минимальным (13 видов) – почва мочажин. Основу комплекса микромицетов составляют мезофилы и психротолерантные виды (от 75 до 100%). К типичным психрофильным видам, растущим при температуре культивирования 4°C, следует отнести Mortierella alliacea, M. schmuckeri, Mucor sp., Penicillium lividum. Данные виды активно спорулируют в СТС почв торфяного бугра и не встречены в почве мочажин.

Ключевые слова: биомасса грибов, бугристый торфяник, культивируемые микроскопические грибы, мерзлота, сезонноталый слой, торфяные почвы, разнообразие

DOI: 10.31857/S0026364821020100

введение

В условиях активного освоения северных регионов особое внимание уделяется изучению состава и структуры грибных сообществ, функционирующих в почвах тундровых и полярных областей. Это обусловлено значимой ролью эукариотического комплекса микробных сообществ в процессах почвообразования (Soil functions..., 1990; Kurakov et al., 2016) и формирования качества среды (Korneykova et al., 2012, Kirtsideli, 2015). Благодаря

использованию классических и современных молекулярно-генетических методов в последнее время существенно расширен таксономический список почвенных микромицетов криогенных почв, установлены особенности их видового состава в зависимости от характера субстрата в наземных экосистемах Арктики (Blaud et al., 2015; Nikitin et al., 2019) и Антарктики (Arenz et al., 2011; Kirtsideli et al., 2018; Fungi.., 2019). Выявлено доминирование в почвах полярных регионов микромицетов с широкой экологической амплитудой (Cox et al.,





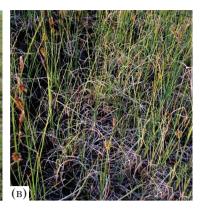


Рис. 1. Плоскобугристый болотный комплекс, расположенный в центральной части Большеземельской тундры (подзона южных тундр): а — общий вид плоскобугристого болота; б — растительный покров торфяных бугров; в — растительное сообщество мочажин.

2016), установлены механизмы их адаптации к неблагоприятным условиям среды — низким температурам, наличию многолетней мерзлоты, высокой УФ инсоляции, частым циклам замерзанияоттаивания, низкому уровню и слабой доступности элементов питания (Ruisi et al., 2007; Hassan et al., 2016; Sazanova et al., 2019). Отмечено изменение под влиянием антропогенного загрязнения видового состава и структуры микоценозов в тундровых почвах, возрастание в них доли патогенных и снижение доли редких видов (Marfenina et al., 2016; Kirtsideli et al., 2018, 2020).

Одним из характерных и широко распространенных элементов в структуре наземных экосистем криолитозоны являются бугристые торфяники, представленные сочетанием торфяных бугров и разделяющих их переувлажненных понижений мочажин (топей). Совокупность криогенных процессов (пучение, криотурбации, снеговая корразия), особенности рельефа болотного комплекса и микрорельефа поверхности бугров, специфика гидротермических условий обусловливают развитие здесь под разными типами растительности торфяных почв с разной мощностью активного сезонноталого слоя (СТС) (Kaverin et al., 2019), в том числе деструктивных почв торфяных пятен, лишенных растительного покрова (Kaverin et al., 2016; Ogneva et al., 2016; Seppälä 2006; Matyshak et al., 2017). Различия в характере накопления органического вещества, элементов питания, закономерностях процессов промерзания-оттаивания. тепловом и водном режиме почв в той или иной мере отражаются в распределении и функционировании комплекса микроскопических грибов (Effmert et al., 2012; Andersen, 2013; Timling et al., 2014; Peršoh, 2015). Однако микробный статус торфяных мерзлотных почв, профильное распределение в них микроорганизмов, в том числе микроскопических грибов, их пространственная и временная динамика исследованы крайне фрагментарно

(Vinogradova et al., 2019; Yakushev et al., 2019), что и предопределило цель данной работы.

Цель исследования — выявление особенностей распределения в сезонноталых слоях бугристого торфяника биомассы микроскопических грибов, ее структуры и разнообразия культивируемых микромицетов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в центральной части Большеземельской тундры (БЗТ). Район исследования расположен в границах Ненецкого автономного округа, в 160–165 км севернее Полярного круга, в регионе со сплошным распространением многолетнемерзлых пород (ММП). Приурочен к Среднекоротаихинскому р-ну Коротаихо-Приуральского округа Предуральско-Уральской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции подзоны ЮЖНЫХ (Lavrinenko, 2013), для которого характерно распространение ивняково-мелкоерниковых тундр в сочетании с плоскобугристыми заозеренными болотными комплексами.

Территориально исследования проводили в бассейне верхнего течения р. Коротаиха. Непосредственным объектом исследования послужили почвы болотного массива, расположенного на плоском с обширной депрессией водоразделе рек Коротаиха и ее левобережного притока Падимей-Ты-Вис (68°02' с.ш.; 62°43' в.д.) с абсолютными высотами от 30 до 100 м над ур. м. Основную часть площади рассматриваемого болотного комплекса занимают плоские бугры высотой до 1-1.5 м (рис. 1). Поверхность бугров имеет мелкобугорковатый микрорельеф с редкими морозобойными трещинами. Деградация торфяников выражена слабо: в пределах бугра оголенные торфяные пятна встречаются единично, имеют небольшие по диаметру размеры, по периферии зарастают мхами и лишайниками. Понижения между торфяными буг-

рами заняты мочажинами (топями) и озерками, занимающими до 20% площади. Растительный покров торфяных бугров неоднороден, представлен полидоминантными кустарничково-моховыми и мохово-лишайниковыми сообществами. Из кустарничков доминируют Ledum decumbens, Betula nana и Rubus chamaemorus. Высоким обилием отличаются Empetrum hermaphroditum, Vaccinium vitisidaea, V. uliginosum, Andromeda polifolia и Eriophorum vaginatum. Единично встречаются E. russeolum. Carex brunnescens, С. globularis. Напочвенный покров образован мхами и лишайниками. Мхи представлены Sphagnum fuscum, S. russowii, видами родов Polytrichum и Dicranum. Синузии лишайников тяготеют к межбугорковым понижениям. Среди них преобладают виды рода Cladonia (C. arbuscula, C. rangiferina, C. coccifera, C. gracilis, C. crispata и др.), Flavocetraria nivalis, Cetraria islandica, Icmadophila ericetorum. Растительность мочажин представлена осоково-сфагновыми группировками с господством Carex rotundata и Sphagnum lindbergii. Из других растений обычны только Eriophorum russeolum, Sphagnum jensenii и Warnstorfia exannulata. Остальные виды представлены единично.

Для оценки видового разнообразия культивируемых микромицетов и распределения грибной биомассы в СТС мерзлотного торфяника анализировали пробы торфа, отобранные из разрезов, заложенных в различных позициях микрорельефа торфяного бугра и в мочажине (топи). Исследовали комплексы микромицетов: а) торфяных олиготрофных деструктивных мерзлотных почв, приуроченных к центральной части (I) оголенного торфяного пятна и его краевой зоне (II), зарастающей мхами и лишайниками; б) торфяных олиготрофных остаточно-эутрофных мерзлотных почв, развитых в микропонижении под мохово-лишайниковым сообществом (III) и микроповышении (бугорок) с кустарничково-моховой растительностью (IV); в) торфяной олиготрофной мерзлотной почвы мочажины (топи) с осоково-сфагновым сообществом (V).

Отбор проб проводили на глубину сезонного оттаивания почв с учетом изменения в пределах СТС ботанического состава торфа и степени его разложенности. Пробы торфа извлекали с соблюдением условий, препятствующих их контаминации (Methods.., 1991). До начала микологических исследований образцы торфа хранили в морозильной камере при температуре —18—20°С.

Численность спор, длину грибного мицелия, их биомассу и жизнеспособность мицелия учитывали методом люминесцентной микроскопии (Methods.., 1991) с использованием красителя флюоресцеин диацетата (ФДА), позволяющего дифференцировать мицелий с нарушенной (мертвый) и ненарушенной (живой) клеточной мембраной (Gaspar et al., 2001). Для каждого образца готовили по 12 препаратов с просмотром в каждом

90 полей зрения под люминесцентным микроскопом Zeiss Axioskop (Германия), увеличение ×400. Биомассу вычисляли с учетом измеренного диаметра спор грибов и длины фрагментов мицелия в соответствии с формулами, приведенными в работе (Polyanskaya, 1996).

Для выявления разнообразия культивируемых микроскопических грибов использовали метод серийных разведений почвенной суспензии. Выделение и учет микромицетов осуществляли на твердых питательных средах (подкисленная среда Чапека, среда Гетчинсона, среда Сабуро, суслоагар) при разных температурах оттаивания замороженных образцов торфа (25, 35, 52°C) и культивирования посевов (4, 25°C) (Ozerskaya et al., 2008; Kochkina et al., 2014). Почвенные суспензии готовили в трехкратной повторности с трехкратным приготовлением разведений и трехкратным посевом на чашки Петри из каждого разведения. Таким образом, повторность посевов почвенной суспензии на плотные питательные среды для каждой температуры размораживания и культивирования была 21-кратная. Данные по численности микромицетов, полученные методом посева на агаризованные среды, выражали в КОЕ/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.).

Таксономическую принадлежность микромицетов идентифицировали с использованием современных определителей (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Egorova, 1986; Pitt, 1991; Aleksandrova, 2006; Domsch, 2007). Названия и положения таксонов унифицировали с помощью базы данных CBS (www.indexfungarum.org) и MycoBank (http://www.mycobank.org). После идентификации культуры микромицеты пересевали в трехкратной повторности в стерильные пробирки со скошенным агаром (среда Чапека) и хранили в холодильнике при температуре 4°С. В совокупности из 31 образца торфа выделено в чистую культуру 40 видов грибов с учетом двух видов стерильного мицелия.

Для характеристики микобиоты использовали индексы видового разнообразия Шеннона (Н), выравненности Пиелу (Е), доминирования Симпсона (D) (Мадигтап, 1992), а также показатели частоты встречаемости и относительного обилия видов (Кигакоv, 2001). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью плагина программы "ExcelToR" (Novakovskij, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса микроскопических грибов и ее структура. Специфика поверхности мерзлотных болотных комплексов (наличие торфяных бугров и мочажин), микрорельефа торфяных бугров (сочетание микробугорков и микропонижений), неоднородность растительного покрова определяют различия в глубине протаивания СТС торфяных почв и их температурных режимов (Kaverin et al., 2019). Лучше

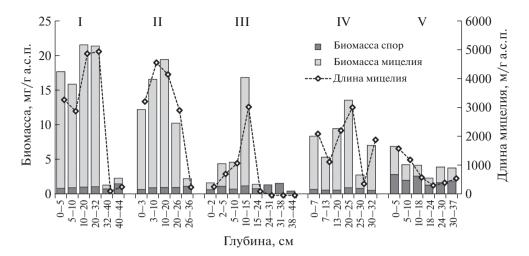


Рис. 2. Изменение биомассы мицелия, спор грибов и длины мицелия в сезонноталых слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры: I — оголенное торфяное пятно; II — краевая зона торфяного пятна, зарастающая мхами и лишайниками; III — микропонижение; IV — бугорок; V — мочажина (те же обозначения для рис. 3—8).

прогреваются в летний период почвы на участках торфяных бугров, лишенных растительности (оголенные пятна торфа). Это способствует более глубокому снижению в них верхней границы ММП по сравнению с другими биотопами в пределах болотного массива. Проведенные нами исследования показали, что, в зависимости от участка и глубины отбора торфа, биомасса микроскопических грибов в СТС бугристого торфяника варьирует от 0.4 до 21.5 мг/г а.с.п. Основной вклад в ее структуру вносят гифы грибов (52-88%), которые представлены мицелием без пряжек. Несущий пряжки мицелий базидиомицетов, присутствие которого характерно для микоценозов почв в лесных экосистемах (Domsch et al., 2007), в СТС бугристого торфяника южной тундры не отмечен.

Максимальные величины биомассы микроскопических грибов приурочены к верхним слоям СТС (до глубины 20–30 см), наиболее прогреваемым в летний период. В нижних слоях СТС, на контакте с верхней границей ММП, ее значения в 1.2-7.1 раза ниже (рис. 2). Полученные нами данные о величине биомассы грибов в почвах бугристого торфяника сопоставимы с результатами других исследований, проведенных на территории БЗТ. В частности, в почвах Воркутинской тундры биомасса микроскопических грибов характеризуется значениями порядка 7.9—14.8 мг/г (Ananyeva et al., 2008), в торфяниках лесотундры — 1.6—15.2 мг/г (Lapteva et al., 2017). В почвах Кольского Севера и полярных областях российской Арктики (архипелаг Земля Франца-Иосифа) эти показатели существенно ниже, соответственно 0.009-2.6 мг/г почвы (Korneykova, 2018) и 0.1–0.6 мг/г (Nikitin et al., 2019).

В исследованном нами торфянике наибольшие величины биомассы грибов выявлены в образцах

торфа из СТС почвы оголенного торфяного пятна (16.8—20.2 мг/г а.с.п.) и его периферической части (11.5—18.4 мг/г а.с.п.), постепенно зарастающей мхами и лишайниками. Высокие показатели биомассы обусловлены присутствием здесь значительного количества (3—5 тыс. м/г а.с.п.) фрагментов мицелия грибов (рис. 2), представленных в основном функционально активными гифами с ненарушенной клеточной стенкой.

На участках торфяного бугра с хорошо развитым растительным покровом профильное распределение мицелия в почвах бугорковатого комплекса имеет определенную дифференциацию. В почве бугорка (IV) с кустарничково-моховой растительностью гифы грибов встречены нами на всех глубинах СТС, их длина варьирует от 396 до $3033 \,\mathrm{M/r}$ а.с.п., а биомасса грибов — от $2.8 \,\mathrm{до}\ 13.5 \,\mathrm{Mr/r}$ а.с.п. В почве микропонижения (III) с мохово-лишайниковым покровом гифы грибов отмечены только до глубины 20-24 см (рис. 2), ниже на контакте с ММП присутствуют только споры грибов. Максимальная концентрация мицелия (3050 м/г а.с.п.) выявлена в образцах торфа, приуроченных к глубине 10-15 см, где присутствуют фрагменты слабо- и среднеразложенных остатков гипновых и сфагновых мхов. Они составляют основу торфа верхней части СТС почвы бугорка. Их наличие в почве микропонижения обусловлено процессами криотурбации и криогенного массопереноса, типичными для профилей тундровых почв (Ping et al., 2008). В верхних слоях торфа (0-5 см) почвы микропонижения, представленных в основном хорошо разложенными остатками дикрановых мхов и продуктами разложения талломов лишайников, биомасса мицелия невелика (1.0-3.3 мг/г а.с.п.) и составляет 60-74% от суммарной биомассы грибов. В отличие от почв оголенного торфяного пят-

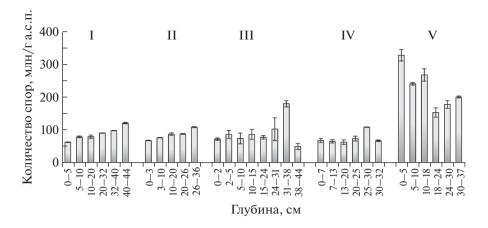


Рис. 3. Профильное распределение числа спор грибов в сезонноталых слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры. Планками погрешности показана величина стандартного квадратичного отклонения

на (I, II) и бугорка (IV), в верхних слоях торфа микропонижения (III) присутствует не только функционально активный мицелий, но и фрагменты мицелия с нарушенной клеточной стенкой (до 4-19%).

В мочажине (участок V), где торф представлен в основном слаборазложенными фрагментами сфагновых мхов и осок, биомасса грибов варьирует от 2.3 до 6.9 мг/г а.с.п. В ее структуре на долю мицелия приходится 37—59%. Гифы грибов преимущественно находятся в функционально активном состоянии, однако на глубине 5—10 см выявлено значительное (до 49%) количество "мертвого" мицелия с нарушенной клеточной стенкой.

Во всех рассмотренных биотопах споры грибов встречаются во всей толще СТС (рис. 3). Их диаметр не превышает 4 мкм, что характерно для почв территорий с экстремально холодным климатом (Sterflinger et al., 2012; Nikitin et al., 2019). Максимальное число спор приурочено к почве мочажины -153-328 млн кл./г а.с.п, в почвах торфяного бугра численность спор не превышает 114 ± 2 млн кл./га.с.п. Для сравнения, в торфяных почвах осоково-сфагновых топей болотных массивов Томской обл. число спор составляло 60-80 млн кл./г (Sergeeva et al., 2008), в почвах торфяных бугров севера Западной Сибири — 4—8 млн кл./г (Yakushev et al., 2019), в почвах Воркутинской тундры — 16.8—19.0 млн кл./г (Ananyeva et al., 2008). Значительный разброс в содержании неактивных форм грибов (спор) в болотных почвах может быть обусловлен многими факторами: особенностями климатических условий регионов исследований, генезисом почв, своеобразием ботанического состава торфа, погодными условиями на момент отбора проб.

В условиях южной тундры наиболее благоприятные условия для функционирования микроскопических грибов в плоскобугристом болотном

комплексе складываются в почвах торфяного пятна. В СТС участков I и II средневзвещенные значения длины мицелия составили 3233-3700 м/г а.с.п., в почве бугорка (IV) — 1827 м/г а.с.п. Минимальные показатели выявлены при исследовании почв микропонижения (III) и мочажины (V), соответственно 566 и 754 м/г а.с.п. Полученные нами данные противоречат результатам А.В. Якушева с соавторами (Yakushev et al., 2019), согласно которым микроскопические грибы в почвах торфяных пятен находятся преимущественно в неактивном состоянии. Известно, что разнообразие и численность микроскопических грибов определяются типом почв и характером растительного покрова (Peršoh, 2015), однако на флуктуацию их численных характеристик существенное влияние могут оказывать климатические факторы (Timling et al., 2014). Погодные условия в период проведения наших исследований отличались аномально теплой третьей декадой июля (18.9°C) и резким дефицитом осадков (8.3 мм), что обусловило существенное иссушение болотного массива (уровень болотных вод в мочажинах находился на глубине 25-30 см). Это могло способствовать активизации жизнедеятельности почвенных микробных сообществ, в т.ч. микроскопических грибов, в наиболее прогреваемых (наиболее теплых) почвах торфяных пятен бугристых болот (Kaverin et al., 2016; Ogneva et al., 2016), характеризующихся более высокой степенью разложения торфа и более глубокой гумификацией в них органического материала, по сравнению с почвами других биотопов (Vasilevich et al., 2019).

Численность культивируемых микроскопических грибов. Результаты учета колоний микромицетов на твердых питательных средах свидетельствуют о том, что численность культивируемых микромицетов в почвах бугристого торфяника южной тундры варьирует в пределах 10^3 — 10^5 KOE/г а.с.п.

В торфяниках лесотундры она оценивалась на уровне 10^3 КОЕ/г а.с.п. (Lapteva et al., 2017; Vinogradova et al., 2019), в почвах различных биотопов Арктики не превышала 10^4 КОЕ/г субстрата (Bergero et al., 1999; Kirtsideli et al., 2014; Kirtsideli, 2015). Таким образом, полученные нами результаты подтверждают гипотезу о том, что с возрастанием широты местности обилие грибов в почвах не уменьшается, меняются лишь доминирующие экологические группировки (Timling et al., 2014).

Максимальное число изолятов получено нами при использовании богатых углеводами питательных сред — Сабуро (82 \times 10³—123 \times 10⁵ КОЕ/г а.с.п.) и сусло-агаре (50 \times 10³-94 \times 10⁵ KOE/г а.с.п.). На средах Чапека и Гетчинсона колоний грибов меньше (соответствено $1.2 \times 10^3 - 10.8 \times 10^3$ \times 10⁵ КОЕ/г а.с.п. и 1.0 \times 10³—14 \times 10³ КОЕ/г а.с.п.). На этих средах, особенно на среде Гетчинсона, отсутствовал рост колоний при анализе образцов торфа из надмерзлотных горизонтов СТС. Однако в почвах бугорковатого комплекса (бугорок, микропонижение), где развитая растительность и СТС, пронизанный конями кустарничков, способствуют активному функционированию грибного сообщества, число микромицетов, дающих рост колоний на среде Чапека, на 2-3 порядка выше по сравнению с почвами торфяного пятна и мочажины.

Участок V (мочажина) занимает особое место в исследованном ряду почв. В отличие от остальных биотопов, где практически на всех глубинах отмечено присутствие культивируемых микроскопических грибов (особенно на богатых углеводами средах), в почве мочажины они сконцентрированы только в верхних слоях СТС на глубине 0-24 см. Их максимальная численность приурочена к самому верхнему слою торфяных отложений — слою очеса сфагновых мхов (0-5 см). Здесь на среде Caбуро учтено (123 \pm 6) \times 10⁵ KOE/г а.с.п., на суслоагаре — $(94 \pm 27) \times 10^5 \text{ KOE/r}$ а.с.п. В верхних горизонтах СТС остальных почв количество изолятов, фиксируемых на этих средах, на порядок (участки III. IV) или на два-три порядка (участки I, II) ниже. В слоях торфа на глубине 5-24 см, представленных в почве мочажины слаборазложенными остатками сфагновых мхов и осок, рост колоний отмечался только на средах Сабуро $(10 \times 10^3 - 23 \times 10^4 \text{ KOE/r a.c.п.})$ и Чапека (18 × \times 10 3 KOE/г а.с.п.). На среде Чапека рост колоний был зафиксирован только при анализе образца торфа с глубины 10–18 см, в котором визуально определялось значительное количество живых и мертвых корней осок. В выше- и нижележащих слоях торфа рост колоний на среде Чапека, в отличие от среды Сабуро, отсутствовал. Возможно, в стрессовых условиях обводненных топей тундровых болотных комплексов споры грибов имеют очень низкую скорость роста. Несмотря на значительное количество спор грибов в почве мочажины (рис. 3), низкая энергия их прорастания могла быть причиной недоучета численности и видового разнообразия культивируемых микроскопических грибов в почве участка V.

Таксономическая структура и видовое разнообразие культивируемых микромицетов. Идентификация таксономической принадлежности изолятов показала, что в СТС торфяной залежи рассмотренного болотного массива комплекс культивируемых микромицетов, с учетом двух форм стерильного мицелия, представлен 40 видами из 11 родов (табл. 1). Основу составляют анаморфные грибы (27 видов). Отдел *Мисогомусота* включает 11 видов из родов *Мисог*, *Mortierella*, *Umbelopsis*.

По видовой насыщенности преобладает род Penicillium. Он является ломинирующей (космополитной) группой микроорганизмов и активно выделяется в почвенных экосистемах как Субарктических (Vinogradova et al., 2019), так и Арктических территорий (Sonjak et al., 2006). В рассмотренном нами торфянике род Penicillium представлен всего 13 видами, что составляет 30% от всех выделенных и идентифицированных видов микромицетов. Однако, как показали ранее проведенные исследования (Vinogradova et al., 2019), в торфяниках лесотундры, в которых был исследован таксономический состав торфяных отложений и СТС и ММП, виды рода Penicillium характеризуются более значительным виловым разнообразием — 38 видов. Такая разница может быть связана с недоучетом в почвах южнотундрового торфяника разнообразия микроскопических грибов, споры которых приурочены к мерзлым слоям торфа, микологический анализ которых находится в стадии завершения и в данной статье не приведен. На втором месте находятся роды Mortierella (7 видов) и Trichoderma (6), на третьем — Talaromyces (3), Mucor (3) и Umbelopsis (2). Роды Akanthomyces, Alternaria, Cladosporium, Pseudogymnoascus, Oidiodendron включают по одному виду.

Структура комплекса микромицетов СТС торфяных почв представлена в основном случайными видами (55%), на долю редких приходится 25%, частых и доминирующих — 13 и 7%, соответственно. Преобладание случайных видов микромицетов отмечено нами и при исследовании торфяников лесотундры (Vinogradova et al., 2019). По относительному обилию в СТС торфяной залежи рассмотренного болотного массива доминируют Talaromyces funiculosus (28%) и Pseudogymnoascus pannorum (16%). Это типичные виды арктических биотопов (Kochkina et al., 2011; Edgington et al., 2014; Kirtsideli, 2015). Группу видов, обилие которых варьирует в пределах от 1 до 7%, составляют: Mortierella alpina (7%), светлоокрашенный стерильный мицелий (6%), Penicillium simplicissimum (6%), P. decumbers (5%), P. olivicolor (3%), P. thomii (3%), Mortierella sp. (3%), Umbelopsis vina-

Таблица 1. Видовое разнообразие микромицетов и их относительное обилие (%) в торфяной залежи сезонноталых слоев плоскобугристого болота южной тундры

			Участок		
Виды микромицетов	I	II	III	IV	V
	0-44 см	0-36 см	0-44 см	0-32 см	0-37 см
Mucoromycota					
Mortierella alliacea Linnem.	0.00	0.40	0.00	0.00	0.00
M. alpina Peyronel	7.14	6.85	4.77	11.54	17.99
M. antarctica Linnem.	4.76	0.00	0.00	0.00	10.07
M. horticola Linnem.	2.38	8.47	0.00	0.00	0.00
M. humicola Oudem.	7.14	1.21	0.66	0.00	5.76
M. schmuckeri Linnem.	4.76	1.61	0.00	0.00	0.00
Mortierella sp.	9.52	12.10	1.33	2.66	2.16
Mucor hiemalis Wehmer	0.00	2.02	0.95	0.48	0.00
Mucor sp.	0.00	0.00	0.00	0.48	0.0
Umbelopsis ramanniana (Möller) W. Gams	0.00	0.00	0.10	0.00	0.00
U. vinacea (Dixon-Stew.) Arx	2.38	4.44	2.29	3.61	1.44
Ascomycota	I	ı	Į.	ı	
Akanthomyces muscarius (Petch) Spatafora, Kepler et B. Shrestha	4.76	0.00	0.00	0.00	0.00
Alternaria alternata (Fr.) Keissl.	2.38	0.00	0.00	0.00	0.00
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G.A. de Vries	2.38	0.00	0.00	0.00	0.00
Oidiodendron maius G.L. Barron	0.00	0.00	0.00	0.48	0.00
Penicillium aurantiogriseum Dierckx	0.00	1.21	0.00	0.00	0.00
P. camemberti Thom	0.00	0.00	1.81	0.00	0.00
P. canescens Sopp	0.00	2.02	2.96	0.24	0.00
P. citreonigrum Dierckx	0.00	0.00	0.00	3.61	0.72
P. decumbens Thom	2.38	0.00	10.10	0.00	0.00
P. lanosum Westling	0.00	0.00	0.38	3.85	0.00
P lividum Westling	0.00	0.00	0.00	9.13	0.00
P. olivicolor Pitt.	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00
P. roqueforti Thom	2.38	0.00	0.00	0.00	0.00
P. simplicissimum (Oudem.) Thom	0.00	0.00	5.24	11.38	14.39
P. spinulosum Thom	0.00	0.00	1.33	0.72	0.00
P. thomii Maire	7.14	0.81	2.19	7.02	0.00
Penicillium sp.	4.76	2.82	0.76	3.85	5.76
Pseudogymnoascus pannorum (Link) Minnis et D.L. Lindne	11.90	22.98	16.76	9.62	23.02
Talaromyces funiculosus (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	4.76	0.40	39.02	28.13	16.55
T. diversus (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	0.00	0.00	0.00	0.72	0.00
T. rugulosus (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	0.00	0.00	2.75	0.00	0.00
Trichoderma hamatum (Bonord.) Bainier	2.38	0.81	0.00	0.00	0.00
T. harzianum Rifai	0.00	2.82	0.00	0.00	0.00
T. koningii Oudem.	2.38	8.87	0.00	0.48	0.72
T. polysporum (Link) Rifai	0.00	0.40	0.00	0.00	0.00
T. viride Pers.	2.38	0.81	0.00	0.24	0.72
Trichoderma sp.	0.00	1.21	0.00	0.00	0.00
светлоокрашенный стерильный мицелий	9.52	17.74	6.25	1.94	0.72
темноокрашенный стерильный мицелий	2.38	0.00	0.38	0.00	0.00

Показатели	Сезонноталые слои торфа				
Номер участка	I	II	III	IV	V
Мощность сезонноталого слоя, см	44	36	44	32	37
Количество выделенных видов, шт	21	21	20	20	13
Индекс видового разнообразия Шеннона (Н)	1.66	2.42	2.08	2.32	1.79
Индекс выравненности Пиелу (Е)	0.55	0.79	0.71	0.79	0.70
Индекс доминирования Симпсона (S) (1-D)	0.57	0.88	0.80	0.87	0.86

Таблица 2. Показатели структуры комплекса микромицетов в сезонноталых слоях торфяной залежи плоскобугристого болотного комплекса южной тундры

cea (3%), Penicillium lividum (2%), Penicillium canescens (2%), Penicillium sp. (2%), Talaromyces rugulosus (1%), Trichoderma koningii (1%), Mortierella horticola (1%), Penicillium lanosum (1%), P. camemberti (1%). Для остальных идентифицированных видов показатель обилия менее 1%.

Видовое разнообразие грибов в СТС рассмотренного ряда почв последовательно снижается от оголенного торфяного пятна (21 вид) к мочажине (13 видов). Наиболее высокими значениями индексов видового разнообразия Шеннона (2.32-2.42) и выравненности Пиелу (0.79) характеризуются микоценозы СТС почвы краевой зоны торфяного пятна (II), зарастающего лишайниками и мхами, и почвы бугорка (IV) с кустарничково-моховым растительным сообществом (табл. 2). Кривые рангового распределения видов (по обилию) во всех рассмотренных биотопах имеют сходный характер, отвечающий логнормальному распределению (рис. 4). Однако в почве участка І кривая рангового распределения имеет более сглаженный вид за счет присутствия здесь относительно большого количества видов (13) с незначительным разбросом в значениях величины обилия (от 4 до 12%). В остальных биотопах четко выделяются доминанты с обилием выше 20% и субдоминанты с обилием в пределах 10-20%. Таким образом, в почвах практически всех участков, кроме центральной части торфяного пятна (I), лишенной растительности, отмечено доминирование небольшого (3—5) количества видов (табл. 1).

Наиболее разнообразны по видовой насыщенности микроскопических грибов верхние горизонты СТС торфяной залежи (глубина 0–5 см). Здесь идентифицировано, в зависимости от участка, от 10 до 15 видов (рис. 5). В профиле почв оголенного пятна (I) и его краевой зоны (II) отмечено два пика видового разнообразия микромицетов: первый приурочен к глубине 0-5 см, второй – к средней части СТС (глубина 20-32 см и 20-26 см соответственно). Появление второго пика может быть связано с изменением ботанического состава торфа. В верхней части (0-20 см) торф темно-коричневый, хорошо разложенный (степень разложения 40-50%), в нижней части (20-44 см) торф имеет более светлый буровато-коричневый оттенок с обилием слабо- и среднеразложенных фрагментов мхов, осок, коры кустарничков. Аналогичная картина (два пика видового разнообразия в профиле) отмечена также в СТС почвы мочажины, где второй пик, приуроченный к глубине 10-18 см, связан, по всей видимости, с присутствием в составе сфагнового торфа фрагментов других видов мхов, а также стеблей и листьев Carex rotundata. В верхней части СТС, представленном очесом сфагновых мхов (глубина 0-5 см) и их слабо-

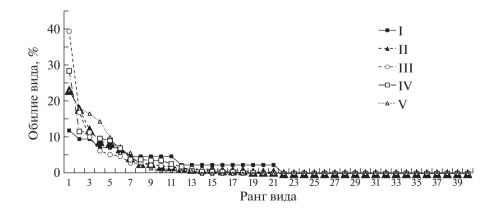


Рис. 4. Кривые рангового распределения (по обилию) видов микромицетов в почвах плоскобугристого торфяника южной тундры.

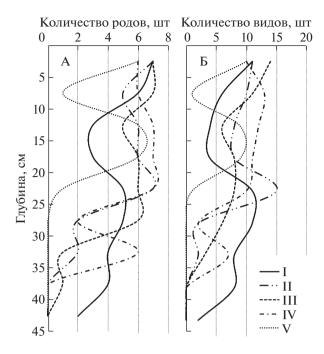


Рис. 5. Изменение количества родов (A) и видов (Б) культивируемых микроскопических грибов в профиле сезонноталых слоев торфяных почв плоскобугристого болота южной тундры.

разложенными фрагментами (глубина 5—10 см), эти компоненты отсутствуют. В почве бугорка (IV) с хорошо развитой кустарничково-моховой растительностью сравнительно высокое разнообразие микромицетного комплекса (10—13 видов из 6—7 родов) охватывает толщу СТС до глубины 20—25 см, в которой сконцентрирована основная масса корней кустарничков Ledum decumbens, Betula nana, Vaccinium vitis-idaea, Empetrum hermaphroditum (рис. 5).

В нижних слоях СТС, на границе с ММП (глубина 35—45 см), разнообразие культивируемых микромицетов во всех рассмотренных нами почвах резко снижается, вплоть до полного отсутствия роста колоний (участки III, V). Несмотря на наличие в этих горизонтах значительного количества спор (рис. 3), их способность к активному росту на используемых средах в условиях культивирования, по всей видимости, резко ограничена.

Почвы торфяного пятна, лишенного растительности (I, II), и бугорковатого комплекса с мохово-лишайниковым и кустарничково-моховым сообществами (III, IV) достаточно четко различаются по видовой насыщенности ведущих родов микромицетов (рис. 6). В первом случае наиболее насыщены видами роды *Mortierella* (6 видов) и *Trichoderma* (3–6), во втором случае — род *Penicillium* (8–9). Почва мочажины (V) по видовой насыщенности родов занимает промежуточное положение.

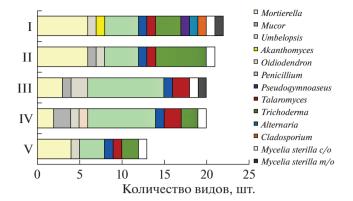


Рис. 6. Видовая насыщенность ведущих родов микромицетов в сезонноталых слоях торфяных почв плоскобугристого болота южной тундры.

В зависимости от типа почвы, который напрямую связан с положением в рельефе (микрорельефе) болотного массива и характером растительного покрова, наблюдаются соответствующие изменения в доминировании (по обилию) видов в сообществах культивируемых микромицетов. В частности, в почвах торфяного пятна (I) и его краевой зоны (II) в тройку доминантов входят *Pseudogymnoascus pannorum* (соответственно 12 и 23%), светлоокрашенный стерильный мицелий (10 и 18%) и *Mortierella* sp. (10 и 12%).

В почвах бугорковатого комплекса (участки III и IV) вид Pseudogymnoascus pannorum сохраняет свои ведущие позиции (обилие 17 и 10% соответственно). Однако в них на первое место по обилию выходит вид Talaromyces funiculosus (= Penicillium funiculosum), соответственно 39 и 28%. Этот вид участвует в разложении сфагновых мхов, он характерен для микоценозов верховых болот (Grum-Grzhymaylo et al., 2012), встречается в почвах заболоченных местообитаний полярных регионов (Kirtsideli et al., 2014). Среди почвенных микроскопических грибов это наиболее стрессоустойчивый вид, приуроченный к зоне ризосферы (Kanse et al., 2015), хотя по данным Е.Ю. Ворониной (Voronina, 2011), в хвойных лесах он встречается преимущественно в свободной от распространения корней и гиф базидиомицетов почве. Помимо этих видов в число доминантов (с обилием 10-12%) входят также Penicillium decumbens (участок III), P. simplicissimum и Mortierella alpina (участок IV).

В почве мочажины (V) комплекс доминирующих по обилию видов представлен пятью видами — Pseudogymnoascus pannorum (23%), Mortierella alpina (18%), Talaromyces funiculosus (17%), Penicillium simplicissimum (14%) и Mortierella antarctica (10%). Известно, что виды рода Mortierella являются активными грибами-эндофитами мохообразных, лишайников, сосудистых растений Арктики и Антарктики (Tossi et al., 2002; Mello et al., 2014;

Мочажина (V)

Торфяное пятно (I)	Краевая зона торфяного пятна (II)	Микропонижение (III)	Бугорок (IV)	Мочажина (V)
_				
67	_			
51	53	_		
50	60	65	_	
	пятно (I) - 67 51	пятно (I) торфяного пятна (II) - 67 - 51 53	пятно (I) торфяного пятна (II) (III) - 67 - 51 53 -	пятно (I) торфяного пятна (II) (III) (IV) - 67 - 51 53 -

59

Таблица 3. Коэффициент сходства Сёренсена—Чекановского (%) комплексов культивируемых микромицетов, выявленных при анализе торфяной залежи в различных биотопах плоскобугристого болотного комплекса южной тунлры

Мünchberg et al., 2015; Fungi.., 2019), они широко представлены и зачастую доминируют в почвах этих регионов (Kirtsideli et al., 2014; Nikitin et al., 2019). В рассмотренном нами торфянике южной тундры, в отличие от торфяных почв лесотундры (Vinogradova et al., 2019), отмечены новые виды из рода Mortierella — Mortierella alliacea, M. antarctica, M. schmuckeri. Изоляты этих видов выделены из образцов торфа СТС почвы оголенного торфяного пятна (I), его краевой зоны (II) и мочажины (V) (табл. 1).

67

Некоторые виды микромицетов имеют четкую приуроченность к конкретным биотопам. Так, например, только из образцов СТС почвы торфяного пятна (I) были выявлены изоляты вида Cladosporium cladosporioides, из почвы краевой зоны пятна (II) — виды Penicillium aurantiogriseum и Trichoderma polysporum. В почве микропонижения с мохово-лишайниковым покровом (III) отмечено присутствие видов Talaromyces rugulosus и Penicillium olivicolor. В почве бугорка с кустарниково-моховой растительностью (IV) встречен вид Oidiodendron maius, являющийся микоризным эндофитом вересковых (Rice, 2006).

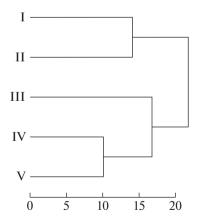


Рис. 7. Дендрограмма сходства комплексов микромицетов в сезонноталых слоях торфяной залежи плоскобугристого болота южной тундры (кластеризация — по Варду, мера расстояния — Манхэттенское расстояние).

В целом, комплексы культивируемых микромицетов, представленные в СТС торфяных почв исследованных биотопов, достаточно видоспецифичны. Коэффициент Сёренсена-Чекановского (Ks) между разными парами почв варьирует от 50 до 67% (табл. 3). Согласно результатам кластерного анализа, почвы рассмотренных биотопов по составу видов культивируемых микромицетов образуют два кластера (рис. 7). Первый кластер представлен почвами участков I и II, в которых структура, состав и степень разложения торфа достаточно близки. Второй кластер образуют почвы всех остальных участков, общность видового состава микромицетов в которых может определяться присутствием (участки III, IV) или преобладанием (V) в составе торфа фрагментов сфагновых мхов, а также наличием опада и корней сосудистых растений.

67

52.

В арктических и субарктических регионах одним из основных факторов стресса для микроорганизмов являются низкие температуры среды, которые определяют различные стратегии адаптации к ним микробиоты, в том числе присутствие в составе микробных сообществ психротрофных и психрофильных групп микроорганизмов (Bergero et al., 1999; Hassan et al., 2016; Nikitin et al., 2019). В исследованных нами почвах плоскобугристого болота южной тундры количество видов-психрофилов, способных давать рост колоний только при температуре 4°C, незначительно. При этой температуре были идентифицированы изоляты Mortierella alliacea, M. schmuckeri, Mucor sp., Penicillium lividum. К типичным мезофилам (идентифицированы при температуре культивирования 25°C) можно отнести 14 видов микромицетов (Cladosporium cladosporioides, Akanthomyces muscarius, Alternaria alternata, Oidiodendron maius, Penicillium olivicolor, P. aurantiogriseum, P. roqueforti, Talaromyces diversus, T. rugulosus, Trichoderma hamatum, T. harzianum, T. koningii, T. viride, Umbelopsis ramanniana) и темноокрашенный стерильный мицелий. Остальные виды, в зависимости от биотопа, микрорельефа и типа почвы, могут вести себя либо как психрофилы, либо как психротрофы, либо как мезофилы.

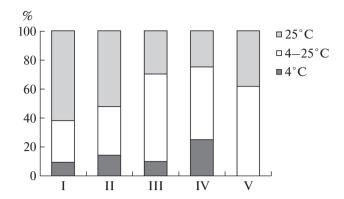


Рис. 8. Доля (%) видов микромицетов в СТС торфяной залежи плоскобугристого болота южной тундры, дающих рост колоний при различных температурах культивирования.

При этом в СТС всех рассмотренных почв основу микоценозов составляют психротрофы и мезофилы. на их долю приходится от 75 до 100% (рис. 8). Прослеживается достаточно четкий тренд уменьшения доли мезофилов от почвы торфяного пятна (I), наиболее теплообеспеченной в летний период, к почве бугорка с хорошо развитым кустарничково-моховым покровом (IV), играющим экранирующую роль при поступлении в почву тепла в летний период, и увеличения в этом направлении микромицетов – психрофилов. Особое положение в этом ряду занимает почва мочажины (V), в микоценозах которой, несмотря на наличие значительного количества спор не только в надмерзлотных горизонтах, но и во всей толще СТС (рис. 3), микромицеты, активно размножающиеся только при низких температурах (психрофилы), не зафиксированы. Последнее, скорее всего, связано с более низкими темпами роста почвенных микромицетов в этом биотопе, обусловленными сочетанным действием нескольких факторов стресса, наиболее значимыми из которых следует считать 1) низкие температуры и 2) недостаток кислорода в силу значительной обводненности почвенного профиля.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены закономерности пространственного распределения грибной биомассы и видового разнообразия культивируемых микромицетов в пределах сезонноталого слоя торфяных почв плоскобугристого болотного комплекса, формирующегося в биоклиматических условиях южной тундры. Показано, что сообщества культивируемых почвенных микромицетов представлены 40 видами микроскопических грибов из 12 родов, включая две формы стерильного мицелия. Доминируют в структуре микоценозов *Pseudogymnoascus pannorum* (77%), *Mortierella alpina* (65%) и светлоокрашенный стерильный мицелий (65%). Веду-

щие позиции по обилию занимают два вида — *Talaromyces funiculosus* (28%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%). В торфяных почвах тундровой зоны, по сравнению с почвами лесотундры, отмечены новые виды микроскопических грибов из рода *Mortierella* — *M. alliacea*, *M. antarctica*, *M. schmuckeri*.

Почвы оголенного торфяного пятна, лишенного растительности (I, II), и бугорковатого микрокомплекса с мохово-лишайниковым (III) и кустарничково-моховым (IV) сообществами различаются по видовой насыщенности ведущих родов микромицетов. В первом случае наиболее насыщены видами роды *Mortierella* и *Trichoderma*, во втором — *Penicillium*. Почва мочажины (V) занимает промежуточное положение по видовой насыщенности родов.

На количественные характеристики микоценозов, представленных в СТС почв тундрового торфяника (величина грибной биомассы, видовое разнообразие, видовая насыщенность ведущих родов микромицетов), значимое влияние оказывают положение почвы в рельефе (микрорельефе) болотного комплекса и характер растительного покрова. Максимальными величинами концентрании грибной биомассы характеризуются СТС (до 30 см) почвы оголенного пятна (16.76— 20.21 мг/г) и его краевой зоны, постепенно зарастающей мхами и лишайниками (11.49—18.39 мг/г). Во всех исследованных торфяных почвах в структуре грибной биомассы СТС в основном доминирует живой мицелий грибов, доля которого составляет 81-100% от общего количества учитываемого мицелия, на долю мертвого мицелия приходится 5-19%.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН "Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского Северо-Востока России" (№ АААА-А17-117122290011-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Aleksandrova A.V., Velikanov L.L., Sidorova I.I. Key to species of the genus *Trichoderma*. Mikologiya i fitopatologiya. 2006. V. 40. P. 457–468 (in Russ.).

Ananyeva N.D., Polyanskaya L.M., Susyan E.A. et al. Comparative assessment of soil microbial biomass determined by the methods of direct microscopy and substrate-induced respiration. Microbiology. 2008. V. 77. P. 356–364.

https://doi.org/10.1134/S0026261708030168

Andersen R., Chapman S.J., Artz R.R.E. Microbial communities in natural and disturbed peatlands: A Review. Soil Biol. Biochem. 2013. V. 57. P. 979—994. https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.003

Arenz B.E., Held B.W., Jurgens J.A. et al. Fungal colonization of exotic substrates in Antarctica. Fungal Diversity. 2011. V. 49. P. 13–22. https://dx.doi.org/1007/s13225-010-0079-4

- Bergero R., Girlanda M., Varese G.C. et al. Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land. Polar Biol. 1999. V. 21. P. 361–368. https://doi.org/10.1007/s003000050374
- Blaud A., Phoenix G.K., Osborn A.M. Variation in bacterial, archaeal and fungal community structure and abundance in High Arctic tundra soil. Polar Biol. 2015. V. 38. P. 1009–1024. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1661-8
- Cox F., Newsham K.K., Bol R. et al. Not poles apart: Antarctic soil fungal communities show similarities to those of the distant Arctic. Ecol. Lett. 2016. V. 19 (5). P. 528–536. https://doi.org/10.1111/ele.12587
- Domsh K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching. 2007.
- Edgington S., Thompson E., Moore D. et al. Investigating the insecticidal potential of Geomyces (Myxotrichaceae: Helotiales) and Mortierella (Mortierellaceae: Mortierellales) isolated from Antarctica. Springer Plus. 2014. V. 3. P. 1—289. https://doi.org/doi:10.1186/2193-1801-3-289
- Effmert U., Kalderás J., Warnke R. et al. Volatile mediated interactions between bacteria and fungi in the soil. J. Chem. Ecol. 2012. V. 38. P. 665–703. https://doi.org/10.1007/s10886-012-0135-5
- Egorova L.N. Soil fungi of the Far East: Hyphomycetes. Nauka, Leningrad. 1986 (in Russ.).
- Ellis M.B. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew, 1971.
- Fungi of Antarctica: Diversity, ecology and biotechnological application In: L.H. Rosa (ed.). Springer Nature, 2019.
- Gaspar M.L., Cabello M.N., Pollero R. et al. Fluorescein diacetete hydrolysis as a measure of fungal biomass in soil. Current Microbiol. 2001. V. 42. P. 339—344. https://doi.org/10.1007/s002840010226
- Grum-Grzhymaylo O.A., Bilanenko E.N. The micromycete complexes of bogs at the Kandalaksha bay of the White Sea. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46. P. 297—305 (in Russ.).
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. Rev. Envir. Sci. Bio/Tech. 2016. V. 15. P. 147–172. https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9
- Kanse O.S., Whitelaw-Weckert M., Kadam T.A. Phosphate solubilization by stress-tolerant soil fungus talaromyces funiculosus SLS8 isolated from the Neem rhizosphere. Ann. Microbiol. 2015. V. 65. P. 85–93. https://doi.org/10.1007/s13213-014-0839-6
- Kaverin D.A., Pastukhov A.V., Lapteva E.M. et al. Morphology and properties of the soils of permafrost peatlands in the southeast of the Bolshezemelskaya tundra. Eurasian Soil Sci. 2016. V. 49. P. 498–511. https://doi.org/10.1134/S1064229316050069
- Kaverin D.A., Pastukhov A.V., Novakovsky A.B. et al. Landscape and climatic factors impacting the thaw depth in soils of permafrost peat plateaus (on the example of calm r52 site). Kriosfera Zemli. 2019. V. 23. P. 61–71 (in Russ.).
 - https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2019-2(62-71)
- *Kirtsideli I.Yu.* Microscopic fungi in the soils of Hays Island (Franz Josef Land). Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2015. V. 49. P. 151–160 (in Russ.).
- Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Barantsevich E.P. et al. Microfungi from soil of polar island Izvestia TSIK (Kara Sea). Mikologiya i fitopatologiya. 2014. V. 48 (6). P. 365–371 (in Russ.).

- Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Novozhilov Yu. K. et al. Assessment of anthropogenic influence on antarctic mycobiota in areas of Russian polar stations. Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11 (5). P. 449–457. https://doi.org/10.1134/S1995425518050074
- Kirtsideli I. Yu., Vlasov D. Yu., Zelenskaya M.S. et al. Assessment of anthropogenic invasion of microfungi in arctic ecosystems (exemplified by Spitsbergen archipelago). Gigiena i sanitariya. 2020. V. 99 (2). P. 145–151 (in Russ.). https://doi.org/10.33029/0016-9900-2020-99-2-145-151
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Ozerskaya S.M. Structure of mycobiota of permafrost. Mikologiya segodnya. 2011. V. 2. P. 178–184 (in Russ.).
- Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E. et al. Fungal diversity in the Antarctic active layer. Microbiology. 2014. V. 83 (1–2). P. 94–101. https://doi.org/10.1134/S002626171402012X
- Korneykova M.V., Evdokimova G.A., Lebedeva E.V. The complexes of potentially pathogenic microscopic fungi in anthropogenic polluted soils of Kola North. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46 (5). P. 323–328 (in Russ.).
- Korneikova M.V. Comparative analysis of number and structure of the complexes of microscopic fungi in tundra and taiga soils in the north of the Kola Peninsula. Eurasian Soil Science. 2018. V. 51 (1). P. 86–92. https://doi.org/10.7868/S0032180X18010094
- Kurakov A.V. Methods for isolation and characterization of complexes of microscopic fungi in terrestrial ecosystems. Moscow, Maks Press, 2001 (in Russ.).
- Kurakov A.V., Semenova T.A. Species diversity of microfungi in the forest ecosystems of southern taiga in the European part of Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50. P. 367–378 (in Russ.).
- Lapteva E.M., Vinogradova Yu.A., Chernov T.I. et al. Structure and diversity of soil microbial communities in the permafrost peatlands in the north-west of Bolshezemelskaya tundra. Izvestiya Komi Nauchnogo Tsentra. 2017. V. 4. P. 5–10 (in Russ.).
- Lavrinenko I.A. Geobotanical division into districts (regionalization) of the Bolshezemelskaya tundra and surrounding areas. Geobotanicheskoye kartografirovanie. 2013. P. 74–92 (in Russ.). https://doi.org/10.31111/geobotmap/2013.74
- Magurran E. Ecological diversity and its measurement. Mir, Moscow. 1992 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E. The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes in Antarctic soils (Progress and Russkaya Stations). Eurasian Soil Sci. 2016. V. 49 (8). P. 934—941. https://doi.org/10.1134/S106422931608007X
- Matyshak G.V., Bogatyrev L.G., Goncharova O.Y. et al. Specific features of the development of soils of hydromorphic ecosystems in the northern taiga of Western Siberia under conditions of cryogenesis. Eurasian Soil Sci. 2017. V. 50 (10). P. 1115–1124.
- https://doi.org/10.1134/S1064229317100064

 Melo I.S., Santos S.N., Rosa L H. et al. Isolation and biological activities of an endophytic Mortierella alpina strain from the Antarctic moss Schistidium antarctici. Extremophiles. 2014. P. 15–23.

 https://doi.org/10.1007/s00792-013-0588-7
- Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow, 1991 (in Russ.).
- Münchberg U., Wagner L., Rohrer C. et al. Quantitative assessment of the degree of lipid unsaturation in intact

- Mortierella by Raman microspectroscopy. Anal Bioanal Chem. 2015. V. 407. P. 3303–3311. https://doi.org/10.1007/s00216-015-8544-2
- Nikitin D.A., Semenov M.V., Semikolennykh A.A. et al. Biomass of fungi and species diversity of the cultivated mycobiota of soils and substrates in Northbrook Island (Franz Josef Land). Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (4). P. 210–222 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S002636481904010X
- Novakovskiy A.B. The interaction between Excel and the statistical package R for data processing in ecology. Vestnik Instituta biologii. 2016. V. 3. P. 26–33 (in Russ.).
- Ogneva O.A., Matyshak G.V., Goncharova O.Yu. et al. Soils of peat spots of frozen peatlands in the north of West Siberia. Kriosfera Zemli. 2016. V. 20 (2). P. 61–68 (in Russ.).
- Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al. The structure of micromycete complexes in permafrost and cryopegs of the Arctic. Microbiology. 2008. V. 77 (4). P. 482–489. https://doi.org/10.1134/S0026261708040152
- *Peršoh D.* Plant-associated fungal communities in the light of meta'omics. Fungal Diversity. 2015. V. 75. P. 1–25. https://doi.org/10.1007/s13225-015-0334-9
- Ping C.L., Michaelson G.J., Jorgenson M.T. et al. High stocksof soil organic carbon in the North American Arctic region. Nature Geoscience. 2008. V. 1. P. 615–619. https://doi.org/10.1038/ngeo284
- Pitt J. A laboratory guide to common Penicillium species. Commonwealth scientific and industrial research organization. N.S.W., 1991.
- Polyanskaya L.M. Microbial succession in the soil. Autoref. Dr. Sci. thesis. Moscow, 1996.
- Ramirez C. Manual and atlas of the *Penicillia*. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam etc., 1982.
- Rice A.V., Currah R.S. Oidiodendron maius: Saprobe in sphagnum peat, mutualist in ericaceous roots? In: Schulz B., Boyle C., Sieber T. (eds.) Microbial root endophytes. Springer, Berlin, 2006. P. 227–246.
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L. et al. Fungi in Antarctica. Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2007. V. 6. P. 127–141. https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y
- Seppälä M. Palsa mires in Finland. The Finnish environment. 2006. V. 23. P. 155–162.
- Sergeeva M.A., Inisheva L.I. Biochemical processes in oligotrophic peat deposits of the Vasyugan swamp. Vestnik TGPU. 2008. V. 4 (78). P. 57–63 (in Russ.).
- Soil functions in the biosphere and ecosystems. In: *G.V. Dobrovolsky end E.D. Nikitin* (eds.). Nauka, Moscow, 1990 (in Russ.).
- Sonjak S., Frisvad J.C., Gunde-Cimerman N. Penicillium mycobiota in Arctic subglacial ice. Microb. Ecol. 2006. V. 52. P. 207–216.
- Sterflinger K., Tesei D., Zakharova K. Fungi in hot and cold deserts with particular reference to microcolonial fungi. Fungal Ecol. 2012. V. 5 (4). P. 453–462. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2011.12.007
- Timling I., Walker D.A., Nusbaum C. et al. Rich and cold: diversity, distribution and drivers of fungal communities in patterned-ground ecosystems of the North American Arctic. Molecular Ecol. 2014. V. 23 (13). P. 3258–3272. https://doi.org/doi:10.1111/mec.12743
- Tosi S., Casado B., Gerdol R. et al. Fungi isolated from Antartic mosses. Polar Biol. 2002. V. 25. P. 262–268. https://doi.org/10.1007/s00300-001-0337-8

- Vasilevich R.S., Beznosikov V.A., Lodygin E.D. Molecular structure of humus substances in permafrost peat mounds in forest-tundra. Eurasian Soil Sci. 2019. V. 52 (3). P. 283–295. https://doi.org/10.1134/S1064229319010150
- Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A. et al. Profile distribution pattern of microfungi in the permafrost-affected peatland of forest-tundra. Mikologiya i fitopatologiya. 2019. V. 53 (6). P. 342–353 (in Russ.). https://doi.org/10.1134/S0026364819060072
- Voronina E. Yu. The influence of mycorrhizosphere on species composition and community structure of soil microfungi in comparison with rhizosphere and hyphosphere effects. Mikologiya i fitopatologiya. 2011. V. 45 (1). P. 26–34 (in Russ.).
- Yakushev A.V., Matyshak G.V., Tarhov M.O. et al. Microbiological characteristics of bare peat circles on flat-topped peat mounds in the north of Western Siberia. Eurasian Soil Science. 2019. V. 52 (9). P. 1081–1090. https://doi.org/10.1134/S1064229319090114
- Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А. и др. (Vinogradova et al.) Распределение микроскопических грибов в многолетнемерзлых торфяниках лесотундры // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 6. С. 342—353.
- Воронина Е.Ю. (Voronina) Влияние микоризосферы на видовой состав и сруктуру сообщества почвенных микромицетов по сравнению с ризосферным и гифосферным эффектами // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 1. С. 26—34.
- Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. (Grum-Grzhymaylo et al.) Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 297—305.
- *Егорова Л.Н.* (Egorova) Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.
- Каверин Д.А., Пастухов А.В., Новаковский А.Б. и др. (Kaverin et al.) Влияние ландшафтных и климатических факторов на глубину сезонного протаивания в почвах бугристых торфяников (на примере площадки CALM R52) // Криосфера Земли. 2019. Т. 23. № 2. С. 62—71.
- Кирцидели И.Ю. (Kirtsideli) Микроскопические грибы в почвах острова Хейса (Земля Франца Иосифа) // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 151–160.
- Кирцидели И.Ю., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П. и др. (Kirtsideli et al.) Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий ЦИК (Карское море) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 365—371.
- Кирцидели И.Ю., Власов Д.Ю., Зеленская М.С. и др. (Kirtsideli et al.) Оценка антропогенной инвазии микроскопических грибов в арктические экосистемы (Архипелаг Шпицберген) // Гигиена и санитария. 2020. Т. 99. № 2. С. 145—151.
- Корнейкова М.В., Евдокимова Г.А., Лебедева Е.В. (Korneikova et al.) Комплексы потенциально патогенных микроскопических грибов в антропогеннозагрязненных почвах Кольского Севера // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 323—328.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерз-

- лоты // Микология сегодня. Т. 2. Национальная академия микологии. 2011. С. 178—186.
- Кураков А.В. (Kurakov) Методы выделения и характеристика комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: Учебное пособие. М.: Макс Пресс, 2001. 92 с.
- Кураков А.В., Семенова Т.А. (Kurakov et al.) Видовое разнообразие микроскопических грибов в лесных экосистемах южной тайги европейской части России // Микология и фитопатология Т. 50. № 6. С. 367—378.
- Лавриненко И.А. (Lavrinenko) Геоботаническое районирование Большеземельской тундры и прилегающих территорий // Геоботаническое картографирование. 2013. СПб. С. 74—92.
- Лаптева Е.М., Виноградова Ю.А., Чернов Т.И. и др. (Lapteva et al.) Структура и разнообразие почвенных микробных сообществ в бугристых болотах северо-запада Большеземельской тундры // Известия Коми научного центра. 2017. № 4. С. 5—10.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д.Г. Звягинцева (Methods). М.: МГУ, 1991. 304 с.
- *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение (Magurran). Москва: Мир, 1992. 161 с.

- Никитин Д.А., Семенов М.В., Семиколенных А.А. и др. (Nikitin et al.) Биомасса грибов и видовое разнообразие культивируемой микобиоты почв и субстратов о. Нотртбрук (земля Франца-Иосифа) // Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 4. С. 213—231.
- Новаковский А.Б. (Novakovskiy) Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 3. С. 26—33.
- Огнева О.А., Матышак Г.В., Гончарова О.Ю. и др. (Ogneva et al.) Почвы торфяных пятен бугристых торфяников севера Западной Сибири // Криосфера Земли. 2016. Т. 20. № 2. С. 61–68.
- Полянская Л.М. (Polyanskaya) Микробная сукцессия в почве. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1996. 96 с.
- Сергеева М.А., Инишева Л.И. (Sergeeva et al.) Биохимические процессы в олиготрофных торфяных залежах Васюганского болота // Вестник ТПГУ. 2008. Вып. 4 (78). С. 57—63.
- Функции почв в биосфере и экосистемах (Soil functions). М.: Наука, 1990. 260 с.

Soil Fungi Biomass and Diversity of Soil Microfungi in the Active Layer of South Tundra Peatlands

Yu. A. Vinogradova^{a,#}, E. M. Lapteva^{a,##}, V. A. Kovaleva^{a,###}, and E. M. Perminova^{a,####}

^a Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

#e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

##e-mail: lapteva@ib.komisc.ru

###e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru
####e-mail: perminova@ib.komisc.ru

The composition and structure of the microscopic fungi biomass, as well as the species diversity of cultivated micromycetes in active layers (AL) of peat permafrost soils of the southern tundra peatland (basin of the upper course of the Korotaikha river, Bolshezemelskaya tundra, Nenets Autonomous Okrug) were studied. Their profile distribution in peat soils, which occupy different positions in the relief of peatland under different types of vegetation, is scrutinized. It was shown that the biomass of fungi (spores and mycelium) in the AL of peat soils varies from 0.44 to 21.46 mg/g a.d.s. (absolutely dry soil). In the upper layers of AL, the mycelium dominates in the biomass structure, fungal spores dominate in the horizons located above permafrost. The maximum of fungi biomass (11.5-20.2 mg/g a.d.s.) was observed in the soils of bare peat circles on flat-topped peat mounds, the minimum of fungi biomass was observed in soil of microdepressions (0.4–16.8 mg/g a.d.s.) with moss-lichen communities and in soil of sponge (swamp) (2.3-6.9 mg/g a.d.s.) with sedge-sphagnum vegetation cover. The fungal mycelium in the soils of the peatland is represented mainly by functionally active hyphae (81-100%). The taxonomic list of cultivated micromycetes includes 40 species (including two forms of sterile mycelium). The Mucoromycota division is represented by 11 species (28%) from the genera Mucor, Mortierella, Umbelopsis. The genus Penicillium dominates in the number of species (13 species). The genera Akanthomyces, Alternaria, Cladosporium, Pseudogymnoascus, Oidiodendron include single species. According to the species abundance, the structure of micromycetes complex is presented by random species – 55%; rare, frequent, and dominant species account for 25, 13, and 7%, respectively. Two species – Talaromyces funiculosus (28%) and Pseudogymnoascus pannorum (16%) are most abundant in active layers. The greatest species diversity of micromycetes (21 species) is characterized by soils of bare peat circles on flat-topped peat mounds, soil of sponge has a minimum number of species (13 species). The basis of the micromycete complex is composed of mesophylls and psychrotrophic species (from 75 to 100%). Mortierella alliacea, M. schmuckeri, Mucor sp., Penicillium lividum are typical psychrophilic species growing at a cultivation temperature of 4°C. These species actively sporulate in the active layer of flat-topped peat mound soils and are not found in the soil of sponge.

Keywords: active layer, cultivated microscopic fungi, diversity biomass of microscopic fungi, peatland, permafrost, peat soils

___ БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, _ ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.284 : 502 (571.620)

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РЕДКИХ ОХРАНЯЕМЫХ ВИДАХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

© 2021 г. Е. А. Ерофеева^{1,*}, Н. В. Бухарова^{2,**}, Н. А. Кочунова^{3,***}, Е. М. Булах^{2,****}

Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, 679016 Биробиджан, Россия
 Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022 Владивосток, Россия
 Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, 675000 Благовещенск, Россия

*e-mail: gladdis@yandex.ru
**e-mail: nadya808080@mail.ru
***e-mail: taraninan@yandex.ru
****e-mail: bulakh55@mail.ru
Поступила в редакцию 23.07.2020 г.
После доработки 15.10.2020 г.
Принята к публикации 23.12.2020 г.

В Красную книгу Хабаровского края включены 16 видов базидиомицетов: Amanita caesareoides, Clavariadelphus pistillaris, Cortinarius violaceus, Dictyophora duplicata, Fomitopsis officinalis, Ganoderma lucidum, Grifola frondosa, Harrya chromipes, Hericium coralloides, Leucoagaricus nympharum, Pleurotus djamor, Polyporus umbellatus, Porphyrellus porphyrosporus, Sparassis crispa, Strobilomyces strobilaceus, Tylopilus atrobrunneus. Данный перечень предлагается к пересмотру на основании собственных данных авторов, публикаций последних лет и с учетом современного состояния таксономии грибов. Dictyophora duplicata и Hericium coralloides рекомендованы к исключению из списка охраняемых видов. Sparassis crispa переопределен как S. latifolia и рекомендован к охране на региональном уровне. Шесть видов предложены для включения в перечень редких и охраняемых для Хабаровского края: Bondarcevomyces taxi, Chroogomphus sibiricus, Gyroporus punctatus, Lentinula edodes, Leucopholiota lignicola, Tricholoma caligatum. Для еще пяти видов рекомендован мониторинг состояния популяций и распространения в регионе: Boletopsis grisea, Стурторогия volvatus, Favolus pseudobetulinus, Gomphus clavatus, Hericium flagellum. Шесть видов указываются впервые для региона. Для ряда видов приведены новые выявленные местообитания. Большинство находок подтверждено гербарными образцами. Для некоторых видов приводятся также наблюдения, сопровождаемые аннотацией.

Ключевые слова: базидиальные макромицеты, Дальний Восток России, Красная книга, редкие виды **DOI:** 10.31857/S0026364821020033

ВВЕДЕНИЕ

Раздел "Грибы" в Красной книге Хабаровского края впервые появился в издании 2008 г. В 2019 г. вышло в свет новое издание, актуальное на текущий момент. Обновление информации о базидиальных макромицетах в нем сводилось к дополнению сведений об их новых выявленных местообитаниях. В настоящем сообщении предложены рекомендации по корректировке списка редких охраняемых видов базидиомицетов Хабаровского края с учетом новых данных о региональном разнообразии микобиоты и сведений о зарегистрированных местообитаниях редких видов, а также в соответствии с современным состоянием номенклатуры и систематики.

В текущее издание Красной книги Хабаровского края включены 16 видов базидиомицетов: *Amanita caesareoides* Lj.N. Vassiljeva, *Clavariadelphus pistillaris* (L.) Donk, *Cortinarius violaceus* (L.) Gray, *Dic-*

tyophora duplicata (Bosc) E. Fischer, Fomitopsis officinalis (Vill.) Bondartsev et Singer, Ganoderma lucidum (Curtis) P. Karst., Grifola frondosa (Dicks.) Gray, Harrya chromipes (Frost) Halling, Nuhn, Osmundson et Manfr. Binder [= Leccinum chromapes (Frost) Singer], Hericium coralloides (Scop.) Pers., Leucoagaricus nympharum (Kalchbr.) Bon [= Macrolepiota puellaris (Fr.) Mos.], Pleurotus djamor (Rumph. ex Fr.) Boedijn, Polyporus umbellatus (Pers.) Fr., Porphyrellus porphyrosporus (Fr. et Hök) E.-J. Gilbert [= P. pseudoscaber (Secr.) Singer], Tylopilus atrobrunneus (Lj.N. Vassiljeva) Wolfe [= Porphyrellus atrobrunneus Lj.N. Vassiljeva], Sparassis crispa (Wulfen) Fr., Strobilomyces strobilaceus (Scop.) Berk. [= S. floccopus (Vahl.) P. Karst.].

Цель данной работы — ревизия представленного перечня на основании собственных данных авторов по распространению видов в регионе, публикаций последних лет и с учетом современного состояния видовой таксономии.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Критерии отбора видов были разработаны на основе рекомендаций для формирования списка грибов, охраняемых на уровне Российской Федерации (Svetasheva, 2015): 1) виды, легко идентифицируемые по внешним признакам; 2) индикаторы естественных местообитаний, уязвимых для антропогенного разрушения и вместе с тем трудно/длительно восстанавливающихся: например, виды, приуроченные к старовозрастным первичным лесам; 3) виды, имеющие обширный ареал, но повсеместно отмечаемые редко; 4) виды, включенные либо рекомендованные к включению в Красные книги РФ (Svetasheva et al., 2017) и Международного союза охраны природы (IUCN).

Все цитируемые образцы были определены по морфологическим признакам. Если образец или другая информация были предоставлены не авторами сообщения, это указано в аннотации. Названия видов приведены согласно базе данных Index Fungorum (2020) и расположены в алфавитном порядке. Латинские названия растений приводятся согласно Vorobyov (1968). Образцы хранятся в гербариях Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии (ФНЦ Биоразнообразия) ДВО РАН, г. Владивосток (VLA) и Амурского филиала Ботанического садаинститута ДВО РАН, г. Благовещенск (ABGI). Для видов, внесенных в Международный Красный список, приведены категории охранного статуса IUCN: EN – исчезающие; VU – уязвимые, NT — находящиеся в состоянии, близком к угрожаемому.

Региональные категории охранного статуса видов в настоящем сообщении не рассматривались. С одной стороны, востребованность приводимых сведений на уровне региона в ближайшие несколько лет маловероятна, с другой строны, оценка степени уязвимости вида может быть обоснована достаточным количеством наблюдений, в то время как многие из рассматриваемых видов в настоящее время известны для региона лишь по единичным находкам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На основании проведенного анализа некоторые виды могут быть рекомендованы к исключению из списка охраняемых.

Вид Dictyophora duplicata в настоящее время рекомендован к исключению из списка редких для России и охраняемых. Согласно современным исследованиям, все сведения с территорий России и Европы относятся к Phallus impudicus var. pseudoduplicatus O. Andersson, тогда как собственно Dictyo-

phora duplicata распространен в Северной Америке и Африке (Gorbunova, Rebriev, 2017; Svetasheva et al., 2017). *Phallus impudicus* var. *pseudoduplicatus* в Хабаровском крае приурочен к местообитаниям с достаточно сформированной подстилкой и стабильным уровнем влажности в смешанных и мелколиственных лесах. Указаний на необходимость каких-либо специальных мер охраны для этого вида в настоящее время не имеется.

Hericium coralloides, по нашим наблюдениям, не является редким либо уязвимым видом на территории Хабаровского края. Хотя плодоношения не носят массового характера, однако при благоприятных погодных условиях плодовые тела отмечаются достаточно регулярно, не проявляя особой специализации ни к субстрату, ни к типу местообитаний. Таким образом, этот вид может быть предложен к исключению из списка охраняемых.

Sparassis crispa рекомендуется к исключению из списка охраняемых видов для Хабаровского края, поскольку, как оказалось, отсутствует в регионе. Восточноазиатские образцы рода *Sparassis*, согласно современным данным (Dai et al., 2006), относятся к *S. latifolia* Y.C. Dai et Zheng Wang и отличаются от европейского вида *S. crispa* как по молекулярным признакам, так и морфологически: для него характерны широкие, рассеченные и слегка изогнутые флабеллы. *S. latifolia* — широко распространенный в Восточной Азии вид (Dai et al., 2006; Ryoo et al., 2013; Zhao et al., 2013).

Семь редких для региональной микобиоты видов грибов могут быть предложены к включению в перечень охраняемых в Хабаровском крае.

Bondarcevomyces taxi (Bondartsev) Parmasto ксилотроф, приуроченный к древесине хвойных, характеризующийся легко узнаваемыми макроморфологическими признаками. Распространен по всей территории России, но отмечается исключительно редко (Bondartseva, 1998). IUCN: VU (Kiyashko, Svetasheva, 2019). На Дальнем Востоке известны находки из южной части Приморского края (Bulakh, Govorova, 2006; Bulakh et al., 2016). В Хабаровском крае известно одно местонахождение – заповедник "Большехехцирский", северный макросклон хр. Б. Хехцир, бассейн руч. Соснинский, $48^{\circ}14.40'$ с.ш., $134^{\circ}46.77'$ в.д., вторичный ясенево-березовый лес (на месте кедрово-широколиственного), в основании ствола Рісеа ајапепsis, 05.09.2013, опр. В.А. Спирин, VLA M-23953 (рис. 1, e).

Сhroogomphus sibiricus (Singer) О.К. Мill. — вид предполагается к включению в новое издание Красной книги РФ как очень редкий по всему ареалу (Krom et al., 2020). На Дальнем Востоке мокруха сибирская известна из Приморского края (Nazarova, 1990; Azbukina et al., 2002a; Bulakh, Govorova, 2006) и Сахалинской области. Первая находка в Хабаровском крае: национальный парк "Шантарские острова", о. Б. Шантар, 55°06.40'

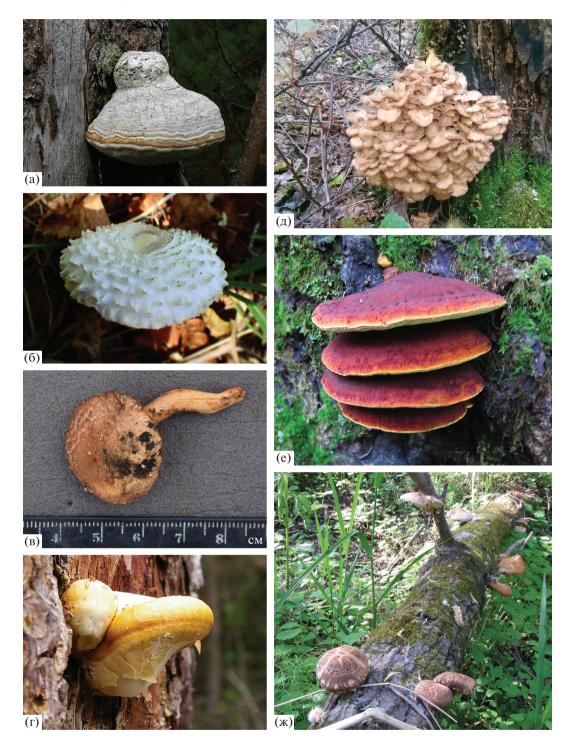


Рис. 1. Редкие виды базидиальных макромицетов Хабаровского края: а — Fomitopsis officinalis (фото Е.А. Ерофеевой); б — Leucoagaricus nympharum, VLA M-27195 (фото Н.А. Кочуновой); в — Chroogomphus sibiricus, VLA M-27193 (фото Е.А. Ерофеевой); Γ — Cryptoporus volvatus, VLA M-24205 (фото Е.А. Ерофеевой); Γ — Cryptoporus volvatus, VLA M-24205 (фото Е.А. Ерофеевой); Γ — Cryptoporus volvatus, VLA M-24205 (фото Е.А. Ерофеевой); Γ — Cryptoporus volvatus, VLA M-24205 (фото Е.А. Ерофеевой).

с.ш., 137°57.00′ в.д., восточный склон г. Боковикова, заросли *Pinus pumila* с *Picea* sp. и отдельными *Larix* sp., на почве, 22.08.2019, VLA M-27193 (рис. 1, в).

Gyroporus punctatus Lj.N. Vassiljeva — вид рекомендован к включению в следующее издание Красной книги $P\Phi$ (Svetasheva et al., 2017). IUCN:

VU (Svetasheva, Bulakh, 2019). В Дальневосточном регионе зарегистрирован в южной части Приморского края (Koval, 1972; Azbukina et al., 2002a; Azbukina et al., 2002b; Bulakh et al., 2016), включен в Красную книгу Приморского края (Red Data Book.., 2008a). В Хабаровском крае известно одно

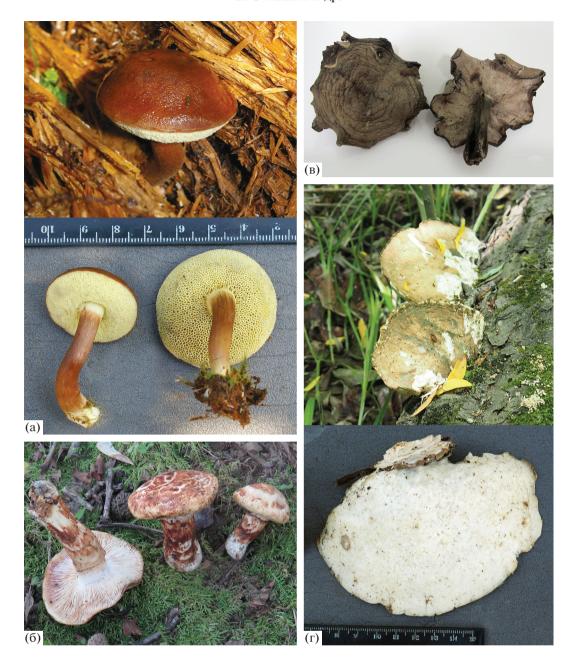


Рис. 2. Редкие виды базидиальных макромицетов Хабаровского края (продолжение): а — *Gyroporus punctatus*, VLA M-26827 (фото Е.А. Ерофеевой); б — *Tricholoma caligatum* (фото Е.М. Булах); в — *Boletopsis grisea*, VLA M-27139 (фото Н.В. Бухаровой); Γ — *Favolus pseudobetulinus*, VLA M-27035 (фото Е.А. Ерофеевой).

местообитание: Нанайский р-н, верховья р. Хасо (бассейн оз. Гасси), 48°57.15′ с.ш., 137°03.64′ в.д., ельник-пихтарник, на валежной древесине, 18.08.2014, VLA M-26827 (рис. 2, a).

Lentinula edodes (Berk.) Pegler — вид также рекомендован к включению в следующее издание Красной книги РФ (Svetasheva et al., 2017). На Дальнем Востоке России он известен из Сахалинской обл. и распространен по всей территории Приморского края (Azbukina et al., 2002a; Azbukina et al., 2002b; Bulakh, Govorova, 2006; Komin, 2017);

внесен в Красную книгу Приморского края (Red Data Book.., 2008а). В азиатских странах ценится как деликатесный и лекарственный гриб (Bulakh, 2015). В Хабаровском крае *L. edodes* был найден в Анюйском национальном парке: в нижнем течении р. Анюй — на древесине *Quercus mongolica* на участке с лесной растительностью на болоте Охинерони, а в среднем течении (49°21.64′ с.ш., 137°30.00′ в.д.,) было впервые отмечено его произрастание на древесине *Salix* sp. (Erofeeva, Bulakh, 2015; Erofeeva, 2016). Повторное обследование через несколько лет, в 2018 г., подтвердило устойчи-

вое существование популяции в среднем течении р. Анюй (рис. 1, ж).

Leucopholiota lignicola (Р. Karst.) Нагтаја — вид включен в Красную книгу РФ (Red Data Book.., 2008b) и региональные Красные книги Бурятии (Red Data Book.., 2013), Забайкальского края (Red Data Book.., 2017) и Приморского края (Red Data Book.., 2008a); отмечен также в Амурской обл. (Bulakh et al., 2003) и Еврейской АО (Bulakh et al., 2007). В Хабаровском крае охраняется в Комсомольском заповеднике (Azbukina et al., 1989).

Sparassis latifolia Y.C. Dai et Zheng Wang может быть предложен к внесению в перечень охраняемых видов как восточноазиатский вид, обитающий в Хабаровском крае на северном пределе распространения и связанный с хвойными породами деревьев, т.е. приуроченный главным образом к коренным лесам. В дополнение к известным местонахождениям приводим еще одно: Нанайский р-н, среднее течение р. Анюй, 49°22.61′с.ш., 137°43.41′в.д., смешанный лес с преобладанием хвойных, в трещине ствола живого *Pinus koraiensis* и на почве под ним, 13.08.2018, собр. С.П. Прокопьев, VLA M-26485.

Tricholoma caligatum (Viv.) Ricken [= T. matsutake (S. Ito et S. Imai) Singer] – вид рекомендован к включению в следующее издание Красной книги PΦ (Svetasheva et al., 2017). IUCN: VU (Brandrud, 2020). На Дальнем Востоке известны местообитания T. caligatum в ООПТ южной части Приморского края, где он произрастает в сосняках из *Pinus* densiflora, а также в смешанных лесах с участием Pinus koraiensis и Quercus mongolica (Azbukina et al., 2002a; Bulakh, 2006; Bulakh, Govorova, 2006; Bulakh et al., 2016) (рис. 2, б); по всему известному ареалу в Приморье матсутаке зачастую приурочен к щебнистым склонам. В восточноазиатской кухне этот гриб ценится как деликатес и является объектом сбора, заготовок и незаконного вывоза гражданами Китая за пределы России. T. caligatum внесен в Красную книгу Приморского края (2008). В Хабаровском крае зарегистрировано одно местонахождение: Амурский р-н, левый берег р. Тунгуска в среднем течении, 48°35.87' с.ш., 134°41.53' в.д., дубняк с Betula sp., на почве под Quercus mongolica, 17.09.2018, VLA M-26905.

В ходе исследований последних лет нами были выявлены новые местообитания ряда редких видов Хабаровского края. Ниже приводятся сведения, не опубликованные в действующем издании региональной Красной книги (Red Data Book.., 2019b).

Сlavariadelphus pistillaris (L.) Donk — заповедник "Ботчинский", басс. руч. Солончаковый, 48°17.50′ с.ш., 139°34.00′ в.д., елово-пихтовый лес, на почве, 23 и 24.08.2008, VLA M-22003, 22004, 22005, 22006, 22007, 22012 (Bulakh, Vasilyeva, 2011); Верхнебуреинский р-н, п. Чегдомын, парк, 51°07.36′ с.ш., 133°03.05′ в.д., осинник с Betula sp.

злаково-разнотравный, среди травы на почве, 13.09.2011, VLA M-23904 (Егоfeeva, Bulakh, 2012); Анюйский национальный парк, среднее течение р. Анюй, 49°22.50′ с.ш., 137°42.70′ в.д., хвойно-широколиственный лес, на почве, 19 и 23.08.2010, VLA M-23777, M-23753 (Егоfeeva, Bukharova, 2018); заказник "Хехцирский", сев. макросклон хр. М. Хехцир, 48°19.35′ с.ш., 135°11.10′ в.д., смешанный лес, на почве, 12.09.2019, ABGI 1205/86531, VLA M-27037.

Fomitopsis officinalis (Vill.) Bondartsev et Singer — Амурский р-н, хр. Вандан, бассейн р. Шокма, 49°04.60′ с.ш., 135°02.30′ в.д., смешанный лес с сухостоями *Larix* sp. после давнего пожара, в нижней части ствола сухостоя *Larix* sp., на участке с отпавшей корой, 26.07.2014, VLA M-24963; Верхнебуреинский р-н, южный макросклон хр. Эзоп, верхнее течение р. Олгакан, лиственничное редколесье, на усыхающей *Larix* sp., 04.07.2012 (наблюдение и фото) (рис. 1, а). Также, этот вид был отмечен в бассейне оз. Гасси (Нанайский р-н) на *Larix* sp. (Mukhin et al., 2005). IUCN: EN (Kałucka, Svetasheva, 2019).

Ganoderma lucidum (Curtis) P. Karst. - Анюйский национальный парк, среднее течение р. Анюй, 49°22.50′ с.ш., 137°42.70′ в.д., хвойношироколиственный лес, на валежном стволе хвойного, 30.09 и 14.08.2012, VLA M-24655; там же, смешанный лес, на гнилом валежном стволе Abies sp., 23.07.2013, VLA M-24656 (Erofeeva, Bukharova, 2018); заповедник "Большехехцирский", сев. макросклон хр. Б. Хехцир, бассейн руч. Соснинский, 48°14.40′ с.ш., 134°46.77′ в.д., кедрово-широколиственный лес, на стволе Abies nephrolepis, 05.09.2013, VLA M 23985; Солнечный р-н, п. Березовый, берег р. Вели, на пне, 07.07.2014 (наблюдение и фото); заказник "Хехцирский", вост. отроги хр. Б. Хехцир, 48°16.00′ с.ш., 135°02.43′ в.д., хвойно-широколиственный лес, на пне Abies sp., 14.09.2018, собр. С.П. Прокопьев, ABGI 1076/86534; национальный парк "Шантарские острова", о. Прокофьева, 55°05.60' с.ш., 138°21.55' в.д., разреженный ельник, на усыхающем стволе *Picea* sp., 11.08.2019, ABGI 1203/86524; о. Б. Шантар, бухта Панкова, 55°02.85′ с.ш., 138°04.09′ в.д., ельник, на валежном стволе *Picea* sp., 12.08.2019, 18.08.2019, ABGI 1204/86526, VLA M-27033, 26791.

Grifola frondosa (Dicks.) Gray — заповедник "Большехехцирский", сев. макросклон хр. Б. Хехцир, верховья р. Половинка, при основании Quercus mongolica, 26.09.2019 (наблюдение и фото — сообщение Э.В. Туги) (рис. 1, д); заповедник "Ботчинский", 48°17.50′ с.ш., 139°34.00′ в.д., еловолиственничный лес, в основании ствола Larix sp., 24.08.2008, VLA M-26774. Следует заметить, что на Дальнем Востоке России G. frondosa отмечается, как правило, на Quercus, и на Larix отмечен лишь в заповеднике "Ботчинский".

Harrya chromipes (Frost) Halling, Nuhn, Osmundson et Manfr. Binder — Верхнебуреинский р-н,

п. Чегдомын, парк, 51°07.36′ с.ш., 133°03.05′ в.д., смешанный лес, на почве под *Betula* sp., 07.07.2009, VLA M-23804; окр-ти п. Чегдомын, 51°09.00′ с.ш., 133°04.77′ в.д., березняк с *Populus tremula* и *Larix* sp., на почве, 06.09.2011, VLA M-23805 (Erofeeva, Bulakh, 2012); Амурский р-н, хр. Вандан, бассейн р. Шокма, 49°04.32′с.ш., 135°01.87′ в.д., дубняк с *Betula ermanii* травяно-кустарничковый, на почве, 28.07.2014, VLA M-23757.

Leucoagaricus nympharum (Kalchbr.) Bon — национальный парк "Шантарские острова", о. Прокофьева, 55°05.60' с.ш., 138°21.55' в.д., разреженный ельник с Betula lanata, на подстилке среди травы, 11 VIII 2019, VLA M-27195 (рис. 1, б).

Porphyrellus porphyrosporus (Fr. et Hök) E.-J. Gilbert — заказник "Хехцирский", вост. отроги хр. Б. Хехцир, 48°16.00′ с.ш., 135°02.43′ в.д., смешанный лес, на почве, 28.08.2017, VLA M-26222; заказник "Хехцирский", сев. макросклон хр. М. Хехцир, 48°19.35′ с.ш., 135°11.10′ в.д., смешанный лес, на почве, 12.09.2019, VLA M-27182.

Для видов, состояние природных популяций которых вызывает опасение, но данных для точной оценки их охранного статуса недостаточно, на федеральном уровне был введен мониторинговый список (Red Data Book.., 2008b). Такие виды являются потенциальными кандидатами на включение в последующие издания крупнорегиональных Красных книг. Для внесения в мониторинговый список грибов Хабаровского края могут быть рекомендованы следующие виды.

Boletopsis grisea (Peck) Bondartsev et Singer включен в мониторинговый список Красной книги РФ (Red Data Book.., 2008b), для Евразии рассматривается как вид с сокращающейся численностью (Ageev, Bulyonkova, 2020). IUCN: NT (Dahlberg et al., 2019). В Хабаровском крае пока известно одно местообитание: Амурский р-н, левый берег р. Тунгуска в среднем течении, 48°35.87′ с.ш., 134°41.53′ в.д., дубняк с *Betula* sp., на почве, 09.2019, собр. С.П. Прокопьев, VLA M-27139 (рис. 2, в). В отличие от популяций из Европы и Сибири, где гриб связан с *Pinus sylvestris* (Kotiranta, Shiryaev, 2015; Ageev, Bulyonkova, 2020), найденная грибница формировала микоризу, по-видимому, с *Ouercus* sp., что указывается для находок с североамериканского континента (Baroni, 2017).

Стурторогия volvatus (Peck) Shear — ксилотроф, приуроченный к древесине хвойных. В России известен только на Дальнем Востоке: Амурская обл., Приморский край, южная часть Хабаровского края, юг Сахалина (Lyubarskiy, Vasilyeva, 1975; Bondartseva, 1998; Azbukina et al., 2002a; Bulakh, Govorova, 2006; Kochunova, 2015). Вне России ареал охватывает восточную Азию (Китай, Корея, Япония). Плодоношения отмечаются достаточно редко и не массово. Внесен в Красные книги Приморского края (2008), Амурской обл. (2019) и Сахалинской обл. (2019). В Хабаровском крае известны два местообитания: р-н им. Лазо, окрестности

с. Обор (Lyubarskiy, Vasilyeva, 1975); Анюйский национальный парк, среднее течение р. Анюй, 49°22.09′ с.ш., 137°45.77′ в.д., на усыхающем *Pinus koraiensis*, 30.06.2013, VLA M-24205 (Erofeeva, Bukharova, 2018) (рис. 1, г).

Favolus pseudobetulinus (Murashk. Pilát) Sotome et T. Hatt. — голарктический вид, редко отмечаемый по всему ареалу. Приурочен, главным образом, к древесине Populus tremula, реже отмечается на других видах Populus, а также на видах Salix и Betula (Zmitrovich et al., 2010; Red Data Book.., 2013). В Дальневосточном федеральном округе известен из Амурской обл. (Bondartseva, 1998; Kochunova, 2016); охраняется в Республике Бурятия (Red Book.., 2013). В Хабаровском крае известно одно местонахождение: Комсомольский р-н, нижнее течение р. Гур, 50°04.32′ с.ш., 137°01.12′ в.д., лиственный пойменный лес, на валежном стволе Populus tremula, 03.06.2019, VLA M-27035 (рис. 2, г).

Gomphus clavatus (Pers.) Gray — вид включен в мониторинговый список Красной книги РФ (Red Data Book.., 2008b). В дальневосточном регионе отмечен в Амурской обл. (Bulakh et al., 2003), Еврейской АО (Bulakh et al., 2007; Bukharova, Zmitrovich, 2014), Магаданской обл. (Sazanova, 2009), Приморском крае (Azbukina et al., 1984; Azbukina et al., 2002b; Bau et al., 2011; Bulakh et al., 2016); внесен в Красную книгу Амурской обл. (2019). В Хабаровском крае известны два местонахождения: в Комсомольском (Azbukina et al., 1989) и Ботчинском (Bulakh, Vasilyeva, 2011) заповедниках.

Hericium flagellum (Scop.) Pers. [= H. alpestre Pers.] — вид включен в Красную книгу РФ (2008). В указанном издании приведено обитание вида в Хабаровском крае без ссылки на источник, и обозначены на карте точки, примерно соответствующие Комсомольскому и Ботчинскому заповедникам. В имеющихся в нашем распоряжении сводках (Nikolaeva, 1961; Lyubarskiy, Vasilyeva, 1975; Azbukina et al., 1986; Azbukina et al., 1989) не содержится упоминаний о находках из Хабаровского края. Не имеется образцов и в гербарии ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. В гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) хранятся два образца: "Hericium alpestre Pers., Хабаровский край, Ст. Раздольная. Corr. Т. Nikolajeva (далее неразборчиво), LE 20495"; "Hericium alpestre Pers., Ст. Раздольная, Тигровая дача, на мертвой пихте (?), 08.1933. Соб. Завьялов. Опр. Т. Николаева, LE 20496". По всей вероятности, наличие этих образцов и явилось основанием для указания Хабаровского края как региона обитания *H. flagellum* в Красной книге РФ (Red Data Book.., 2008a). Однако, Хабаровский и Приморский края в современных границах были образованы лишь в 1938 г. До этого времени существовал Дальневосточный край с административным центром в г. Хабаровске. Следовательно, в 1933 г. понятие "Хабаровский край" могло применяться к дальневосточному региону в целом. Ст. Раздольное расположена в Надеждинском р-не нынешнего Приморского края, в окрестностях г. Владивостока. По всей видимости, указанные образцы были собраны именно там. Это предположение подтверждается и тем, что в более поздней работе Т.Л. Николаевой (Nikolaeva, 1961) указано обитание H. alpestre лишь в южной части современного Приморского края. Таким образом, зарегистрированные местообитания H. flagellum в Хабаровском крае отсутствуют. Вместе с тем, обитание этого вида в регионе не вызывает сомнений, поскольку он был найден не только на юге Приморья (Nikolaeva, 1961; Koval, 1972; Azbukina et al., 2002a; Bau et al., 2011), но и в Магаданской обл. (Sazanova, 2009; Red Data Book..., 2019c). Однако, включение его в перечень охраняемых видов без четкого указания местообитаний, подлежащих сохранению, представляется недостаточно конкретизированным. H. flagellum может быть предложен для внесения в мониторинговый список с оговоркой о необходимости поиска местообитаний.

Таким образом, перечень редких охраняемых видов базидиомицетов Хабаровского края может быть расширен до 20 видов: с исключением трех видов (Hericium coralloides, Sparassis crispa, Dictyophora duplicata) и включением семи (Bondarcevomyces taxi, Chroogomphus sibiricus, Gyroporus punctatus, Lentinula edodes, Leucopholiota lignicola, Sparassis latifolia, Tricholoma caligatum). Дополнительно, для пяти видов грибов (Boletopsis grisea, Cryptoporus volvatus, Favolus pseudobetulinus, Gomphus clavatus, Hericium flagellum), предположительно нуждающихся в мерах охраны, может быть предложен мониторинг в целях уточнения их экологии и распространения в регионе. Находки Boletopsis grisea, Bondarcevomyces taxi, Chroogomphus sibiricus, Favolus pseudobetulinus, Gyroporus punctatus и Tricholoma caligatum с территории Хабаровского края публикуются впервые.

Авторы глубоко признательны администрации и сотрудникам ФГБУ "Заповедное Приамурье" за всестороннее содействие в проведении полевых работ. Также авторы глубоко благодарны С.П. Прокопьеву за предоставление находок нескольких интересных видов, к.б.н. В.А. Спирину за предоставленную информацию и определение Bondarcevomyces taxi, директору заповедника "Большехехцирский" Э.В. Туги за ценные наблюдения и фото, к.б.н. С.В. Волобуеву за любезную помощь в работе с гербарием БИН РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ageev D.V., Bulyonkova T.M. Boletopsis grisea Griby Sibiri. 2020. https://mycology.su/boletopsis-grisea.html. Accessed 26.01.2020 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Bogacheva A.V., Bulakh E.M. et al. Fungi. In: Checklist of plants and fungi of the "Kedrovaya pad" Nature Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2002a, pp. 67–123 (in Russ.).

- Azbukina Z.M., Bogacheva A.V., Borisov B.A. et al. Fungi. In: Flora, mycobiota and vegetation of the Lazovsky Nature Reserve. Vladivostok, Russkij ostrov, 2002b, pp. 124–170 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Bulakh E.M., Parmasto E.H. Fungi. In: Flora and vegetation of the Bolshekhekhtsirsky Nature Reserve (Khabarovsk Territory). Vladivostok: DVNC AN SSSR, 1986, pp. 30–70 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Bulakh E.M., Vasilyeva Lar.N. Fungi. In: Fungi, lichens, algae and bryophytes of the Komsomolsky Nature Reserve (Khabarovsk Territory). Vladivostok, DVO AN SSSR, 1989, pp. 14–48 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Parmasto E.H., Bulakh E.M. et al. Fungi. In: Flora of the Verkhneussuriisky research station. Vladivostok, DVNC AN SSSR, 1984, pp. 23–64 (in Russ.).
- *Baroni T.J.* Mushrooms of the Northeastern United States and Eastern Canada (A Timber Press field guide). Portland, Oregon, Timber Press, 2017.
- Bau T., Bulakh E.M., Govorova O.K. Basidiomycetes. In: Fungi of Ussuri River valley. Beijing, Science Press, 2011, pp. 118–293.
- Bondartseva M.A. Keybook to the fungi of Russia. The order *Aphyllophorales*. Issue 2. St. Petersburg, Nauka, 1998 (in Russ.).
- *Brandrud T.-E. Tricholoma matsutake.* The IUCN Red List of Threatened Species 2020: e.T76267712A76268018. 2020.
 - https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T76267712A76268018.en
- Bukharova N.V., Zmitrovich I.V. Aphyllophoroid fungi of the "Bastak" Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 2014. V. 48 (6). P. 343–354 (in Russ.).
- Bulakh E.M. Agaricoid fungi of the Khankaisky Nature Reserve. In: Problems of conservation of wetlands of international importance: Lake Khanka: proceedings of the II international scientific and practical conference. Vladivostok, OOO RIC Ideya, 2006, pp. 22–25 (in Russ.).
- Bulakh E.M. The first data on agaricoid fungi of coniferous forests in the Botchinsky State Nature Reserve (Khabarovsk Territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2013. V. 47 (2). P. 83–88 (in Russ.).
- Bulakh E.M. Mushrooms of the forests of the Russian Far East. Vladivostok, Dalnauka, 2015 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Bukharova N.V., Malysheva V.F. et al. Basidiomycetous fungi. In: Plants, fungi and lichens of the Sikhote-Alin Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2016, pp. 393–457 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K. Fungi. Basidiomycota. In: Flora, mycobiota and vegetation of the "Ussuriyskiy" Nature Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2006, pp. 156–205 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K., Nazarova M.M. et al. Fungi. Basidiomycetes. In: Flora, mycobiota and vegetation of the Bastak Nature Reserve. Vladivostok, Dalnauka, 2007, pp. 170–208 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K., Taranina N.A. Basidiomycetous macromycetes of the Zeysky Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 2003. V. 37 (2). P. 1–7 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Vasilyeva N.V. First data on aphyllophoraceous fungi of the "Botchinskiy" State Nature Reserve (Khabarovsk Territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2011. V. 45 (2). P. 119–124 (in Russ.).
- Dahlberg A., von Bonsdorff T., Brandrud T.-E. Boletopsis grisea. The IUCN Red List of Threatened Species 2019:

- e.T58521185A58521192. 2019. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T58521185A58521192.en
- Dai Y.C., Wang Z., Binder M., Hibbett D.S. Phylogeny and a new species of Sparassis (Polyporales, Basidiomycota): evidence from mitochondrial atp6, nuclear rDNA and rpb2 genes. Mycologia. 2006. V. 98 (4). P. 584–592.
- Erofeeva E.A. Contribution to ecology and distribution of three species of agaricoid fungi in the Russian Far East.In: Komarov's Memorial Readings. 2016. V. 64. P. 232–235 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bukharova N.V. First data on aphyllophoroid fungi of the Anyuiskiy National Park (Khabarovsk Territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2018. V. 52 (3). P. 167–173 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M. An addition to basidial macromycetes' biota of the Verkhnebureinsky district (Khabarovsky Krai). In: Contemporary Problems of Regional Development: Materials of the IV Intern. conference (Birobidzhan, October 9–12, 2012). Birobidzhan, 2012, p. 138 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M. First data on the agaricoid basidiomycetes of the Anyuiskiy National Park (Khabarovsk Territory). Mikologiya i fitopatologiya. 2015. V. 49 (2). P. 80–90 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Bulakh E.M. To the agaricoid basidiomycetes biota of the Anyuiskiy National Park (Khabarovsk Territory). In: Modern problems of regional development: Materials of the VI International Conference. Birobidzhan, 2016, pp. 214–216 (in Russ.).
- Gorbunova I.A., Rebriev Yu.A. Rare species of gasteromycetes of Russia. Rastitelnyi mir Aziatskoi Rossii. 2017. V. 2 (26). P. 3–9 (in Russ.).
- Index Fungorum. 2020. http://indexfungorum.org/names/names.asp. Accessed 10.01.2020
- Kałucka I.L., Svetasheva T. Fomitopsis officinalis. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T75104087A75104095. 2019. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-3.RLTS.T75104087A75104095.en
- Kiyashko A., Svetasheva T. Bondarcevomyces taxi. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T125435401A125435685. 2019. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T125435401A125435685.en
- Kochunova N.A. Aphyllophoroid fungi of Interfluve of the Amur-River and the Zeya-River (the Amur Region). Uchenye zapiski Zabaikalskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015. V. 1 (60). P. 23–30 (in Russ.).
- Kochunova N.A. Xylotrophic basidiomycetous fungi in Zeiskii nature reserve (Amurskaya Oblast). In: Komarov's Memorial Readings. 2016. V. 64. P. 119–137 (in Russ.).
- *Komin P.A.* The area of shiitake mushroom [*Lentinula edodes* (Berk.) Pegler] in Primorsky Region. Vestnik KrasGAU. 2017. V. 4 (127). P. 178–181 (in Russ.).
- Kotiranta H., Shiryaev A.G. Aphyllophoroid fungi (Basidiomycota) in Tunguska River basin, central East Siberia, Russia. Karstenia. 2015 (2016). V. 55. P. 43–60.
- Koval E.Z. Mycoflora of the "Kedrovaya Pad" Nature Reserve. In: Flora and vegetation of the Kedrovaya Pad Nature Reserve. Vladivostok, BPI DVO AN SSSR, 1972. P. 105–144 (in Russ.).

- Krom I.Yu., Ageev D.V., Bulyonkova T.M. Chroogomphus sibiricus Griby Sibiri. 2020. https://mycology.su/chroogomphus-sibiricus.html. Accessed: 26.02.2020 (in Russ.).
- Lyubarskiy L.V., Vasilyeva L.N. Wood-destroying fungi of the Far East. Novosibirsk, Nauka, 1975 (in Russ.).
- Mukhin V.A., Kotiranta H., Knudsen H. et al. Distribution, frequency and biology of Laricifomes officinalis in the Asian part of Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2005. V. 39 (5). P. 34–42.
- Nazarova M.M. Paxillaceae, Gomphidiaceae, Strobilomycetaceae. In: Lower plants, fungi and bryophytes of the Soviet Far East. Fungi. V. 1: Basidiomycetes. Leningrad, Nauka, 1990, pp. 371–385 (in Russ.).
- *Nikolaeva T.L.* Hydnaceous fungi. In: Flora of sporiferous plants of the USSR. V. 6. Fungi. Moscow, Leningrad, 1961 (in Russ.).
- Red Data Book of Khabarovsk Territory: rare and endangered species of plants and animals. Khabarovsk, Izdatelskii dom "Priamurskie vedomosti", 2008c (in Russ.).
- Red Data Book of Primorsky Krai: Plants. Rare and endangered species of plants and fungi. Vladivostok, AVK "Apelsin", 2008a (in Russ.).
- Red Data Book of the Russian Federation. Plants and fungi. Moscow, KMK Publ., 2008b (in Russ.).
- Red Data Book of the Republic of Buryatia: rare and endangered species of animals, plants and fungi. Ulan-Ude, 2013 (in Russ.).
- Red Data Book of the Zabaikalskiy Territory. Plants. Novosibirsk, OOO "Dom mira", 2017 (in Russ.).
- Red Data Book of the Amur Region: rare and endangered species of animals, plants and fungi: The Official Directory. Blagoveshchensk, 2019a (in Russ.).
- Red Data Book of Khabarovsk Territory: rare and endangered species of plants, fungi and animals: Official Edition. Voronezh, OOO "Mir", 2019b (in Russ.).
- Red Data Book of the Magadan Region: rare and endangered species of animals, plants and fungi. Magadan, Okhotnik, 2019c (in Russ.).
- Red Data Book of Sakhalin Region: plants and fungi. Kemerovo, OOO "Tekhnoprint", 2019d (in Russ.).
- Ryoo R., Sou H.D., Ka K.H. et al. Phylogenetic relationships of Korean *Sparassis latifolia* based on morphological and ITS rDNA characteristics. J. Microbiol. 2013. V. 51 (1). P. 43–48.
- Sazanova N.A. Macromycetes of the Magadan Region. Magadan, SVNTs DVO RAN, 2009 (in Russ.). Svetasheva T.Yu. About criteria of selection of fungi for the Red Data Book of Russia. In: Modern mycology in Russia: Materials of the 3th Congress of Mycologists of Russia. Moscow, 2015. V. 4. P. 121–123 (in Russ.).
- Svetasheva T., Bulakh E. Gyroporus punctatus. The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T125434480A125435575. 2019. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T125434480A125435575.en
- Svetasheva T.Yu., Rebriev Yu.A., Voronina E.Yu. et al. Proposals for a new edition of the Red Book of the Russian Federation: agaricoid and gasteroid basidiomycetes. In: Modern mycology in Russia: Materials of the 4th Congress of Mycologists of Russia. Moscow, 2017. V. 6 (1), pp. 156–157 (in Russ.).
- *Vorobyov D.P.* Wild trees and shrubs of the Far East. Leningrad, Nauka, 1968 (in Russ.).

- Zhao Q., Feng B., Yang Z.L. et al. New species and distinctive geographical divergences of the genus Sparassis (Basidiomycota): evidence from morphological and molecular data. Mycol. Progress. 2013. V. 12. P. 445–454.
- Zmitrovich I.V., Ezhov O.N., Ershov R.V. On Salix-associated Polyporus pseudobetulinus and P. choseniae in Russia. Karstenia. 2010. V. 50 (2). P. 53–58.
- Агеев Д.В., Бульонкова Т.М. (Ageev, Bulyonkova) Болетопсис серый (*Boletopsis grisea*) Грибы Сибири. 2020. https://mycology.su/boletopsis-grisea.html (дата обращения: 26.01.2020).
- Азбукина З.М., Богачева А.В., Булах Е.М. и др. (Azbukina et al.) Грибы // Кадастр растений и грибов заповедника "Кедровая падь". Списки видов. Владивосток: Дальнаука, 2002а. С. 67—123.
- Азбукина З.М., Богачева А.В., Борисов Б.А. и др. (Azbukina et al.) Грибы // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. Владивосток: Русский остров, 2002b. С. 124—170.
- Азбукина З.М., Булах Е.М., Пармасто Э.Х. (Azbukina et al.) Грибы // Флора и растительность Большехехцирского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1986. С. 30—70.
- Азбукина З.М., Булах Е.М., Васильева Лар.Н. (Azbukina et al.) Грибы // Грибы, лишайники, водоросли и мохообразные Комсомольского заповедника (Хабаровский край). Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 14–48.
- Азбукина З.М., Пармасто Э.Х., Булах Е.М. и др. (Azbukina et al.) Грибы // Флора Верхнеуссурийского стационара. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 23—64.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Булах Е.М. (Bulakh) Агарикоидные грибы заповедника "Ханкайский" // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка: труды II международной научно-практической конференции. Владивосток, ООО РИЦ Идея, 2006. С. 22–25.
- Булах Е.М. (Bulakh) Грибы лесов Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 2015. 404 с.
- Булах Е.М. (Bulakh) Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах хвойных лесов государственного природного заповедника "Ботчинский" (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 2. С. 83–88.
- Булах Е.М., Бухарова Н.В., Малышева В.Ф. и др. (Bulakh et al.) Базидиальные грибы // Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 393—457.
- Булах Е.М., Говорова О.К. (Bulakh, Govorova) Грибы. Basidiomycota // Флора, растительность и микобиота заповедника "Уссурийский". Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 156—205.
- Булах Е.М., Говорова О.К., Назарова М.М. и др. (Bulakh et al.) Грибы. Класс Basidiomycetes // Флора, микобиота и растительность заповедника "Бастак". Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 170−208.
- *Булах Е.М., Говорова О.К., Таранина Н.А.* (Bulakh et al.) Базидиальные макромицеты Зейского заповедника // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 2. С. 1—7.

- Булах Е.М., Васильева Н.В. (Bulakh, Vasilyeva) Первые сведения об афиллофоровых грибах государственного природного заповедника "Ботчинский" (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 2. С. 119—124.
- *Бухарова Н.В.*, *Змитрович И.В.* (Bukharova, Zmitrovich) Афиллофороидные грибы заповедника "Бастак" // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 343—354.
- Воробьев Д.П. (Vorobyov) Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- Горбунова И.А., Ребриев Ю.А. (Gorbunova, Rebriev) Редкие виды гастероидных базидиомицетов России // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 2. Вып. 26. С. 3–9.
- *Ерофеева Е.А.* (Erofeeva) К экологии и распространению трех видов агарикоидных грибов на Дальнем Востоке России // Комаровские чтения. 2016. Вып. 64. С. 232—235.
- Ерофеева Е.А., Булах Е.М. (Erofeeva, Bulakh) Дополнение к биоте базидиальных макромицетов Верхнебуреинского района Хабаровского края // Материалы IV Междунар. конференции "Современные проблемы регионального развития" (Биробиджан, 9—12 октября 2012 г.). Биробиджан, 2012. С. 138.
- Ерофеева Е.А., Булах Е.М. (Erofeeva, Bulakh) К биоте агарикоидных базидиомицетов Анюйского национального парка (Хабаровский край) // Материалы VI Междунар. конференции "Современные проблемы регионального развития". Биробиджан, 2016. С. 214—216.
- *Ерофеева Е.А., Булах Е.М.* (Erofeeva, Bulakh) Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах Анюйского национального парка (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 2. С. 80—90.
- Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В. (Erofeeva, Bukharova) Первые сведения об афиллофороидных грибах национального парка "Анюйский" (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 3. С. 167—173.
- Кочунова Н.А. (Kochunova) Афиллофороидные грибы Амуро-Зейского междуречья (Амурская область) // Ученые записки Забайкальского государственного университета. 2015. № 1 (60). С. 23—30.
- Кочунова Н.А. (Kochunova) Ксилотрофные базидиальные грибы Зейского заповедника (Амурская область) // Комаровские чтения. Владивосток, 2016. Вып. 64. С. 119—137.
- Комин П.А. (Komin) Ареал гриба шиитаке [Lentinula edodes (Berk.) Pegler] в Приморском крае // Вестник КрасГАУ. 2017. № 4 (127). С. 178—181.
- Коваль Э.З. (Koval) Микофлора заповедника "Кедровая Падь" // Флора и растительность заповедника "Кедровая Падь". Владивосток, БПИ ДВО АН СССР, 1972. С. 105—144.
- Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов (Red Data Book of the Amur Region): официальный справочник. Благовещенск: Изд-во Дальневост. гос. аграр. ун-та, 2019. 499 с.
- Красная книга Забайкальского края. Растения (Red Data Book of the Zabaikalskiy kray). Новосибирск: ООО "Дом мира", 2017. 384 с.

- Красная книга Магаданской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов (Red Data Book of the Magadan Region). Магадан: Охотник, 2019. 356 с.
- Красная книга Приморского края: Растения. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов (Red Data Book of Primorsky Krai). Владивосток: АВК "Апельсин", 2008. 688 с.
- Красная книга Республики Бурятия: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов (Red Data Book of the Republic of Buryatia). Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО РАН, 2013. 688 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (Red Data Book of the Russian Federation). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2008. 855 с.
- Красная книга Сахалинской области: Растения и грибы (Red Data Book of Sakhalin Oblast). Кемерово: ООО "Технопринт", 2019. 352 с.
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных (Red Data Book of Khabarovsk Territory). Хабаровск: Издательский дом "Приамурские ведомости", 2008. 632 с.
- Красная книга Хабаровского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений, грибов и животных (Red Data Book of Khabarovsk Territory): официальное издание. ИВЭП ДВО РАН. Воронеж: ООО "Мир", 2019. 604 с.

- Кром И.Ю., Агеев Д.В., Бульонкова Т.М. (Krom et al.) Мокруха сибирская (*Chroogomphus sibiricus*) Грибы Сибири. 2020. https://mycology.su/chroogomphus-sibiricus.html (дата обращения: 26.01.2020).
- *Любарский Л.В., Васильева Л.Н.* (Lyubarskiy, Vasilyeva) Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.
- Назарова М.М. (Nazarova) Паксилловые, мокруховые, шишкогрибовые // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 1: Базидиомицеты. Л.: Наука, 1990. С. 371—385.
- Николаева Т.Л. (Nikolaeva) Флора споровых растений СССР. Т. 6. Грибы. Ежовиковые грибы. М., Л.: АН СССР, 1961. 433 с.
- Сазанова Н.А. (Sazanova) Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 196 с.
- Светашева Т.Ю. (Svetasheva) О критериях отбора видов грибов для Красной книги России // Современная микология в России: Материалы III Междунар. микологического форума (Москва, 14—15 апр. 2015 г.). М.: Национальная академия микологии, 2015. Т. 4. С. 121—123.
- Светашева Т.Ю., Ребриев Ю.А., Воронина Е.Ю. и др. (Svetasheva et al.) Предложения в новое издание Красной книги РФ: агарикоидные и гастероидные базидиомицеты // Современная микология в России. М.: Национальная академия микологии. 2017. Т. 6. № 1. С. 156—157.

To the Rare Basidiomycetes Red List of the Khabarovsk Territory

E. A. Erofeeva^{a,#}, N. V. Bukharova^{b,##}, N. A. Kochunova^{c,###}, and E. M. Bulakh^{b,####}

^a Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the Far East branch of the Russian Academy of Sciences, Birobidzhan, Russia

^b Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

^c Amur Branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS, Blagoveshchensk, Russia

#e-mail: nadya808080@mail.ru

##e-mail: nadya808080@mail.ru

###e-mail: taraninan@yandex.ru

####e-mail: bulakh55@mail.ru

There are 16 basidiomycetous macrofungi species in the Red Book of the Khabarovsk Territory: Amanita cesare-oides, Clavariadelphus pistillaris, Cortinarius violaceus, Dictyophora duplicata, Fomitopsis officinalis, Ganoderma lucidum, Grifola frondosa, Harrya chromipes, Hericium coralloides, Leucoagaricus nympharum, Pleurotus djamor, Polyporus umbellatus, Porphyrellus porphyrosporus, Sparassis crispa, Strobilomyces strobilaceus, Tylopilus atrobrunneus. Now, Dictyophora duplicata is recommended to be removed from the rare species Red List due to taxonomic changes. Hericium coralloides is more common in the Khabarovsk Territory than previously thought and is to be excluded from the Red List, too. Sparassis crispa has been redefined as S. latifolia and is considered regionally rare. Six species are proposed to be added to the Red List of the region: Bondarcevomyces taxi, Chroogomphus sibiricus, Gyroporus punctatus, Lentinula edodes, Leucopholiota lignicola, Tricholoma caligatum. Monitoring of habitats and population status in the region is offered for five more species: Boletopsis grisea, Cryptoporus volvatus, Favolus pseudobetulinus, Gomphus clavatus, Hericium flagellum. All findings have come from the south part of the Khabarovsk Territory. Six species have been found in the region for the first time. Also, newly found habitats of some rare species are provided. Most of the specimens have been herbarized and annotations are cited. Field observations for some species are also given.

Keywords: basidiomycetous fungi, mushrooms, rare species, Red Book, Red List, Russian Far East

_____ БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ____ ЭКОЛОГИЯ

УЛК 631.466.1: 574.47

DYNAMICS OF COMPLEXES OF MICROFUNGI IN THE PROCESS OF OVERGROWING SPOIL TIPS OF COAL MINES IN THE SOUTHERN TUNDRA ZONE (KOMI REPUBLIC)

© 2021 V. A. Iliushin^{1,*} and I. Yu. Kirtsideli^{1,**}

¹ Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St. Petersburg, Russia *e-mail: ilva94@yandex.ru **e-mail: microfungi@mail.ru

Received November 11, 2020; revised November 30, 2020; accepted December 23, 2020

The material for this investigation was samples spoil tips of coal mines from the northern region of the Komi Republic (near the Vorkuta city). Samples were obtained from spoil tips of coal mines with different ages: formed (exploited), 10-year-old, 20-year-old and 45-year-old. 39 species of microfungi from 29 genera were isolated. An increase in the number, biomass and species diversity depending on the age of the spoil tips of coal mines were shown. Species of the genera *Botrytis*, *Cladosporium*, *Penicillium*, and *Pseudogymnoascus* were identified both in the spoil tips of coal mines and in the control soils of the southern tundra. Only in the control samples of soils from the southern tundra species from the genera *Cosmospora*, *Glaciozyma* and some other were identified. Modification of micromycete complexes was also noted, depending on the age of the spoil tips of coal mines. It is shown that microfungi complexes of the spoil tips of coal mines are much closer to each other than to the southern tundra community those. The processes of the formation of the mycobiota which is characteristic of the natural soils of this region are extremely slow.

Keywords: Arctic, coal mines, Komi Republic, microfungi, micromycetes, southern tundra, species diversity, spoil tips, succession, Vorkuta

DOI: 10.31857/S0026364821020045

INTRODUCTION

The northern region of the Komi Republic is in the permafrost zone. Despite the severity of the subarctic climate, this region has great economic importance (Kuznetsov et al., 2016).

Vorkuta city is located in the southern tundra zone. Despite the relative development and economic potential of this region, few studies have been devoted to the mycobiota of the ecosystems of the Polar Urals and the Urals. The soils of the northern, southern and mountainous tundra (Stenina, 1974; Khabibullina, 2009; Kirtsideli et al., 2010, 2011; Kovaleva et al., 2020) and the soils subjected to agricultural development (Khabibullina, Panyukov, 2010; Kovaleva et al., 2017) were the most investigated soils. However, the territories that were affected by the greatest anthropogenic impact, which include the territories associated with coal mining, were the least investigated territories. Thus, an investigation of the soil microbiota, plant community, and soils in the area affected by the spoil tip of the Vorkutinskaya coal mine is noted (Khabibullina et al., 2015).

Coal mining is accompanied by the destruction of natural ecosystems and the formation of new technogenic landscapes. Coal mining can spread over large areas in the case of the long-term large-scale operation of mines and open pits. The discovery of the Pechora coal basin dates to 1924, but its s development started in 1931. At the peak of economic development in the 1980s, 13 mines functioned in Vorkuta and nearby villages. This proliferation led to the transformation of significant areas of the city into various forms of landscape that consist of spoil tips of coal mines. Currently, coal is mined in a closed way by the Zapolyarnaya, Vorkutinskaya, Komsomolskaya, and Vorgashorskaya mines, as well as by open pit mining at the Yunyaginsky open pit. There is also the Pechorskaya Central Concentration Plant (Vorkuta..., 2011).

Some micromycetes are able to settle on rocky substrates in natural and technogenic ecosystems (Vlasov et al., 2005; Gadd, 2010). These technogenic ecosystems include spoil tips of coal mines. In addition to the lack of nutrients and water, microscopic fungi of spoil tips, due to the subarctic climate, are subject to prolonged exposure to low temperatures, repeated cycles of freezing and thawing, ultraviolet (UV) radiation and low humidity (Ruisi et al., 2006).

The formation of spoil tips is associated with the removal of deep mine heavy clay and sand-pebble rocks to the surface. Due to this removal, the surface layer of the spoil tip, whose heavy clay and sandy-pebble nature is the primary substrate for the growth of micro-

Table 1. Sampling locations

Samples	Mine	Horizons	Coordinates	Projective cover
Formed (exploited) spoil tip	Pechorskaya CCP	Not formed	67°30′18″N 63°40′44″E	0%
10-year-old spoil tip	Zapolyarnaya	1 (0-10 cm)	67°29′31″N 63°46′54″E	0%
		2 (10-40 cm)		
20-year-old spoil tip	Komsomolskaya	1 (0-10 cm)	67°33′09″N 63°50′40″E	1-2%
		2 (10-40 cm)		
45-year-old spoil tip	Komsomolskaya	1 (0-10 cm)	67°35′51″N 63°50′06″E	15%
		2 (10-20 cm)		
		3 (20–40 cm)		
Control (soils of southern tundra)		1 (0-3 cm)	67°27′09.9″N	100%
			64°01′08.3″E	
		2 (3-20 cm)		
		3 (20-50 cm)		

fungi, is practically devoid of available organic matter. Primary succession occurs with natural overgrowth of waste dumps, and young technogenic soils are formed (Egorova et al., 2013). Soil formation begins with the weathering of the original rock, including weathering due to biogenic weathering (Frouz et al., 2011). Simultaneously, microscopic fungi have a central role in the formation of young soils and participate in biogenic weathering and the formation of humus and mycorrhiza of plants-pioneers (Detheridge et al., 2018). Note that the succession will proceed especially slowly in the Arctic, since the northern ecosystems are more vulnerable to technogenic impact and biological processes at high latitudes are decelerated (Krause-Jensen, Duarte, 2014).

Due to the presence of soil tips that formed at different times, it is possible to study the biodiversity dynamics of microfungi in spoil tips over a sufficiently long period of time. Note that reclamation was not carried out on spoil tips in the Vorkuta region, which facilitates observation of the natural succession of spoil tips.

The purpose of this study was to explore the dynamics of microscopic fungi complexes of spoil tips in coal mines during the process of their overgrowth in the southern tundra zone (Komi Republic).

MATERIALS AND METHODS

Sampling. The research materials were samples obtained at the end of July 2019 from the spoil tips of the Komsomolskaya and Zapolyarnaya coal mines and the spoil tip of the Pechora Central Processing Plant near the city of Vorkuta (67°30′ N, 64°02′ E). The samples were obtained from 10-year-old, 20-year-old and 45-year-old spoil tips of the coal mines. Samples were also taken from the spoil tip, which is still being exploited (formed). Soils of the southern tundra (dwarf-willow-cotton tundra and grass-moss tundra) were employed as the control. Geobotanical descriptions were performed on the selected sites, soil profiles were

constructed, and average samples of soils and spoil tips rock were selected (Table 1).

Samples of rock and soil for mycological analysis were collected in individual sterile 50-milliliter plastic tubes. The depth of sampling was determined by the soil horizons. All samples were stored at 4°C.

Isolation and identification. Fungi were isolated by serial dilutions followed by sowing a soil or rock suspension on a Czapek's agar (CZA) (Raper, Thom, 1949; Goldman, Green, 2015). The fungi were cultivated in the dark at 20°C and 4°C. Chloramphenicol (100 mg/L) was added to the culture medium to suppress the growth of bacteria. The initial identification of fungal isolates was carried out based on the morphological characteristics using the most common determinant after their isolation in a pure culture (Domsch et al., 2007). For micromorphological examination, microscopy by Carl Zeiss AxioImager A1 was employed.

Some isolates were also identified by molecular methods. The cultures employed for molecular studies were cultivated on Czapek's agar (CZ) at 20°C for 14 days. Deoxyribonucleic acid (DNA) was extracted by using a Diamond DNA Plant kit (ABT, Russia, Barnaul) according to the manufacturer's instructions. The internal transcribed spacer (ITS) region was applied as a phylogenetic marker. ITS rDNA region (ITS1-5.8S-ITS2) was amplified using the polymerase chain reaction (PCR) primers ITS1 (5'-TCC-GTA-GGT-GAA-CCT-TGC-GG-3') and ITS4 (5'-TCC-TCC-GCT-TAT-TGA-TAT-GC-3') (White et al., 1990). Upon completion of the amplification, the samples were detected by an electrophoretic method in 1.5% agarose gel with GelRed. The obtained DNA fragments were sequenced by the commercial company BioBeagle (St. Petersburg, Russia) via the Sanger method. Sequences were inspected and assembled using BioEdit version 7.1.9. Newly generated sequences were compared to the available sequences in the GenBank database (National Center for Biotechnology Information, NCBI) by using the Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) instrument (http://blast.nc-bi.nlm.nih.gov/Blast.cgi). In addition, the followed criteria were applied to interpret the sequences from the GenBank database: for query coverage and sequence identities ≥98%, the genus and species were accepted; for query coverage and sequence identities between 95% and 97%, only the genus was accepted (Godinho, 2013).

The names and positions of the taxa of microfungi were unified using the database www.indexfungo-rum.org/Names/fungic.asp.

Characterisation of the complexes of fungi. Colonies were counted after 10 days (20°C) of cultivation and 30 days (4°C) of cultivation. Data on the total number of micromycetes were expressed in colony-forming units per 1 g of absolutely dry soil (CFU/g). Biomass indicators were determined by luminescent microscopy in accordance with the generally accepted method (Hoch et al., 2005). To characterise the structures of fungal complexes, the relative abundance of species and genera were employed (Magguran, 1988, 2004).

The Shannon index of Diversity and Pielou index were utilised to characterise the structure of a fungi biota (Magguran, 1988, 2004). To study the similarity of micromycete complexes, we used the tree clustering method, where the distances between two clusters were estimated using the Ward method (Ward, 1963). To estimate the expected number of species in areas studies and the completeness of the study, we employed the approach developed by the Gotelli, Colwell and Chao (Colwell et al., 2012) based on an algorithm for generating samples.

Statistical processing was performed using the statistical software package MS Excel 2007, Statistica 10.0 and EstimateS 9.

RESULTS AND DISCUSSION

Analysis of the structures of microfungi complexes. From the research, 39 species of microscopic fungi were identified (Table 2); they belong to 29 genera. The specific abundance of the main genera of fungi in the spoil tips of the coal mines is shown in Figure 1.

Eight species were identified in the formed (exploited) spoil tip, which belongs to the genera *Botrytis*, *Cladosporium*, *Penicillium*, and *Pseudogymnoascus*. Isolates of the genera *Botrytis* and *Penicillium* accounted for 38% each, whereas *Cladosporium* accounted for – 18%. The genus *Botrytis* was represented by only one species – *Botrytis elliptica*. The percentage of *Pseudogymnoascus pannorum* isolates was 6%.

Representatives of 10 species from 9 genera were identified in samples of a 10-year-old spoil tip. The percentage of *Pseudogymnoascus pannorum* isolates was 30%. The percentage of micromycetes of the genus

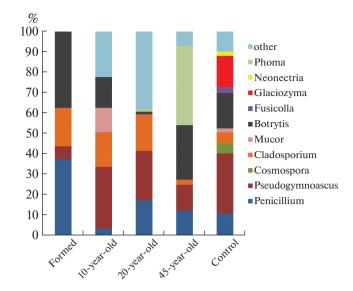


Fig. 1. Specific abundance of isolates of the genera of micromycetes in spoil tips of coal mines.

Cladosporium was 17%, whereas that of the genus Botrytis was 15%.

In the soil of a 20-year-old spoil tip, the species diversity of fungi increased to 16 species from 11 genera. It was also dominated by the genus *Pseudogymnoascus* and *Cladosporium*. The percentage of isolates of these species was 24% and 18%, respectively, whereas the percentage of isolates of the genus *Penicillium* was 18%. A remarkable fact is the discovery of the acidophilic species *Acidea extrema* in a 20-year-old spoil tip.

Earlier this species was detected in various extreme ecosystems, such as the coal mines of the Czech Republic and Antarctic deserts and tailings of the cinnabar deposit in the Altai Republic (Hujslova et al., 2014; Ilyushin, 2017).

The species diversity in the 45-year-old spoil tip was 14 species from 11 genera. The species of the genus *Phoma* (39%) dominated in this spoil tip. The percentage of *Penicillium* (13%), *Pseudogymnoascus* (12%) and *Botrytis* (27%) remained significant. The percentage of fungi of the genus *Cladosporium* has dropped significantly to 2%.

As a result of the studies that were carried out, 30 species of microscopic fungi were identified in the control samples (southern tundra soil) (Table 2), which belong to 23 genera. The species diversity in the soils of the southern tundra near Vorkuta was substantially higher than that in the rock of spoil tips. The dominant species were *Pseudogymnoascus pannorum* (30%), *Botrytis elliptica* (17%) and *Glaciozyma antarctica* (15%). The latter is a yeast characteristic of Antarctica (Li et al., 2020). The discovery of this species in the northern region of the Komi Republic enables it to be classified as a bipolar species (Wirtz et al., 2008). The control also included a significant percentage of mi-

Table 2. Micromycetes isolated from spoil tips of coal mines and soils of the tundra (control) CFU/g at 20°C

•	*				,)						
Species	Accession	Formed	Horiz 10-year-o	Horizons of 10-year-old spoil tip	Horizons of 20-year-old spoil tip	ons of d spoil tip	of 45-y	Horizons of 45-year-old spoil tip	ooil tip	Horiz (soils c	Horizons of control (soils of south tundra)	ntrol ındra)
	number	dn nods	1	2	1	2	1	2	3	1	2	3
Acidea extrema Hujslová et M. Kolařík MW176126, MW176122	MW176126, MW176124	0	0	0	6	47	0	0	0	0	0	0
Alternaria consortialis (Thüm.) J.W. Groves et S. Hughes		0	0	0	0	0	0	0	0	35	0	0
Aspergillus flavus Link		0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	35
A. fumigatus Fresen.		0	0	0	0	0	6	0	0	35	0	0
Botrytis cinerea Pers.		0	0	0	0	0	103	93	75	0	0	0
B. elliptica (Berk.) Cooke	MW176125	28	28	35	6	0	383	47	28	2520	1050	700
Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G.A. de Vries		5	7	0	6	0	0	0	0	630	140	35
C. herbarum (Pers.) Link		0	0	0	0	0	0	0	0	105	35	35
C. sphaerospermum Penz.		6	14	49	103	19	47	6	6	70	175	35
Coniochaeta hoffmannii (J.F.H. Beyma) Z.U. Khan, Gené et Guarro	MW176128	0	0	0	0	0	37	6	0	0	0	0
Cordyceps farinosa (Holmsk.) Kepler, B. Shrestha et Spatafora		0	0	0	92	6	0	0	0	0	0	0
Cosmospora berkeleyana (P. Karst.) Gräfenhan, Seifert et Schroers		0	0	0	0	0	0	0	0	210	875	175
Fusarium tricinctum (Corda) Sacc.	MW176144	0	0	0	0	0	0	0	0	35	0	0
Fusicolla merismoides (Corda) Gräfenhan, Seifert et Schroers	MW176134	0	0	0	0	0	0	0	0	35	700	70
F. ossicola Lechat et Rossman	MW176147	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	0
Glaciozyma antarctica (Fell, Statzell, I.L. Hunter et Phaff) M. Groenew. et Q.M. Wang	MW176139	0	0	0	0	0	0	0	0	2835	700	175
Helicodendron multiseptatum Abdullah MW176136	MW176136	0	0	0	0	0	0	0	0	0	35	0
Juxtiphoma eupyrena (Sacc.) Valenz Lopez, Crous, Stchigel, Guarro et Cano	MW176135	0	0	0	0	0	0	6	0	35	0	0
Leptosphaeria sclerotioides (Preuss ex Sacc.) Gruyter, Aveskamp et Verkley	MW176131, MW176132	0	7	0	0	0	6	37	19	70	210	35

Table 2. (Contd.)

	_			٠						• • •	(•
∢	Accession	Formed	HOFIZ 10-year-ol	Horizons or 10-year-old spoil tip	Horizons of 20-year-old spoil tip	ons or d spoil tip	of 45-y	HOTIZONS of 45-year-old spoil tip	ooil tip	HOLL (soils	Horizons of control (soils of south tundra)	ontrol undra)
	number	spoil tip	1	2	1	2	1	2	3	1	2	3
-	MW176142, MW177782	0	7	42	0	28	19	6	6	0	0	0
		0	21	28	0	0	0	0	0	315	140	70
	MW176138	0	0	0	0	0	0	0	0	350	105	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	35	105	0
	MW176123, MW176148	0	0	0	6	6	0	0	0	735	210	70
	MW176143	5	0	7	6	37	19	6	0	210	105	35
		5	0	0	0	0	0	0	0	70	0	0
		5	7	0	99	6	28	19	19	455	175	175
		0	0	0	0	0	187	37	28	700	350	175
		14	0	0	6	0	0	0	0	140	35	35
	MW176140	0	0	0	0	6	0	0	0	0	35	0
	MW176127	0	0	0	47	19	0	0	0	0	0	0
	MW176146	0	0	0	0	0	0	0	0	35	105	0
	MW176129, MW176130, MW176141	0	0	0	6	0	849	196	28	105	0	0
	MW176133	0	28	7	0	0	0	0	0	0	0	0
	MW176137, MW176149	S	46	77	95	121	187	93	99	5390	1400	525
		0	0	0	0	0	0	0	0	175	70	35
	MW176145	0	0	0	0	0	0	0	0	0	70	0
		0	0	0	6	19	0	0	0	0	35	35
		0	0	0	6	0	0	6	0	0	0	0

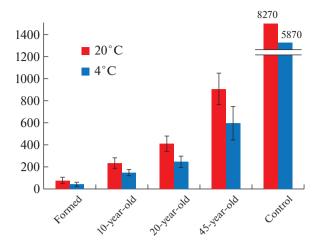


Fig. 2. Number of microfungi (CFU/g) in the spoil tips of the coal mine at 20°C and 4°C.

croscopic fungi of the genera *Cladosporium* (5%), *Cosmospora* (5%) and *Paraphoma* (4%).

The presence of *Pseudogymnoascus pannorum* was observed in all studied rock of spoil tips and soils. Moreover, in most of the spoil tips and control soils that we studied, this species was dominant with a percentage of 12–30%. In the formed spoil tip, its percentage is only 6%, which apparently, is due to the instability of the newly formed community. This species is noted as dominant in Arctic and Antarctic soils and permafrost samples. This species is an oligotroph that can quickly populate substrates that are unsuitable for other species (Hayes, 2012).

Note the high percentage of fungi of the genus *Cladosporium* in young spoil tips. In the formed, 10-year and 20-year spoil tips, the percentage of fungi of this genus was at the level of 17–18%. Micromycetes of the genus *Cladosporium* are distributed throughout our planet and occupy many ecological niches (Bensch et al., 2012).

Number of microfungi and biomass. The number of microfungi (CFU/g) in the spoil tips of the coal mine was relatively low (Fig. 2). This indicator increased with the age of the spoil tips. Thus, in the formed (exploited) spoil tip, the quantity of microscopic fungi was on average 12 times lower than that in the 45-year-old spoil tip at 20°C. The number of microscopic fungi in the spoil tips was significantly lower than that in the control (southern tundra soil). When cultivated at 4°C, the regularities number of microfungi growth with increasing age of the spoil tips of the coal mine is preserved. However, the number of microfungi in this cultivation regime was lower since fungi did not develop, for which the minimum growth temperature was higher than 4°C.

The biomass in the spoil tips of the coal mine was also relatively low. This indicator increased with the age of the spoil tips. Thus, in a 10-year spoil tip, the

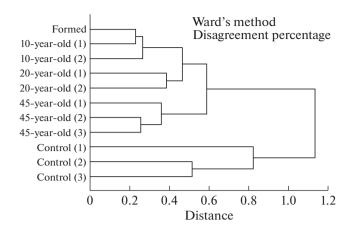


Fig. 3. Dendrograms of the similarity among complexes of micromycetes in spoil tips of coal mines, taking into account separation by horizons.

biomass of microscopic fungi was on average 4 times lower than that in a 45-year spoil tip and amounted to 0.09 mg/g of rock. In the 20-year spoil tip, the biomass was already 1.4 times lower on average than that in the 45-year spoil tip and amounted to 0.26 mg/g.

The soils of the north are characterised by a predominance of propagules in the upper horizon. With depth, from the litter to the mineral horizons, the number of micromycetes decreases (Kirtsideli et al., 2011). We observed this trend in the control and the older spoil tips (45- and 20 year-old spoil tips). However, in a young 10-year-old spoil tip, the number of micromycetes increases with depth. Thus, the upper horizon contained 197 CFU/g, and then the underlying horizon contained 271 CFU/g. This finding is probably due to the formation of the spoil tip. During its formation, the rock that was on the surface and contained viable propagules was submerged under the new mine rock. Over time, the number of propagules in the upper horizon increases, which we observed for the 20-year spoil tip.

Comparison of micromycete complexes. From the data presented in the dendrogram (Fig. 3), the micromycete complexes are divided into four clusters. The first cluster combines the complexes of micromycetes that inhabit the formed spoil tip and those in different horizons of the 10-year spoil tip. The second cluster consists of micromycete complexes from a 20-year spoil tip. The third group includes micromycete complexes from different horizons of the 45-year spoil tip. The fourth cluster includes complexes of micromycetes from different soil horizons in the southern tundra (control). Moreover, the spoil tip communities are much closer to each other than to the southern tundra community. This finding indicates that the process of the formation of the mycobiota characteristic of the natural soils of this region is extremely slow.

To evaluate and compare the mycobiota of spoil tips were used the Shannon index of diversity and the Pielou index (Table 3). The lowest diversity indices were observed for micromycete complexes of young spoil tips (formed and 10-year-old). With the age of the spoil tips, with the development of the succession, this indicator increases. The highest Shannon index of diversity is characteristic of the soils of the southern tundra (control). The lowest uniformity of species abundance (Pielou index) is also characteristic of the soils of the southern tundra. This is due to the simultaneous presence of pronounced dominants, such as *P. pannorum*, *Botrytis elliptica*, *Glaciozyma antarctica*, and a large number of rare species.

As indicated by the graphs of species accumulation (Fig. 4) and the values of the Chaol index, we identified most of the expected species in the control (southern tundra soils), which comprised 91% of all expected species. However, in the spoil tips, the percentage of identified species from the expected species decreased. Moreover, the younger is the spoil tip, the lower is the detection rate probably due to the instability of the complexes and the detection of random species in them, as well as the small number of isolates in comparison with the control. Thus, for the formed (exploited) spoil tip, where the complex of micromycetes has not formed, we identified only 63% of the expected species in the graph of the species accumulation, which is not shown in the figure due to an extremely small number of isolates.

Table 3. Shannon index of diversity (H) and Pielou evenness index (E) of mycobiota of spoil tips of coal mines (medium for horizons)

Habitats	Н	Е
Formed (exploited) spoil tip	0.785224	0.869486
10-year-old spoil tip	0.797004	0.797004
20-year-old spoil tip	0.913081	0.758297
45-year-old spoil tip	0.823262	0.718298
Control (soils of tundra)	1.004004	0.673213

Thus, the data obtained indicate the presence of micromycetes in the spoil tips of coal mines of different ages. The differences in the complexes of micromycetes in the formed 10-year-, 20-year- and 45-year-old spoil tips are shown, taking into account their horizons. A comparison of these complexes with the complexes of the micromycetes of the southern tundra soil is also shown. The dynamics of the indicators of the number, biomass and composition of micromycete complexes with an increase in the age of the spoil tips are shown, which can be considered stages of succession. With an increase in the time elapsed after stopping the exploitation of the spoil tip, the number of species gradually increases and the number and biomass increase, which indicates an increase in the stability of the complexes and the changes that occur during the succession.

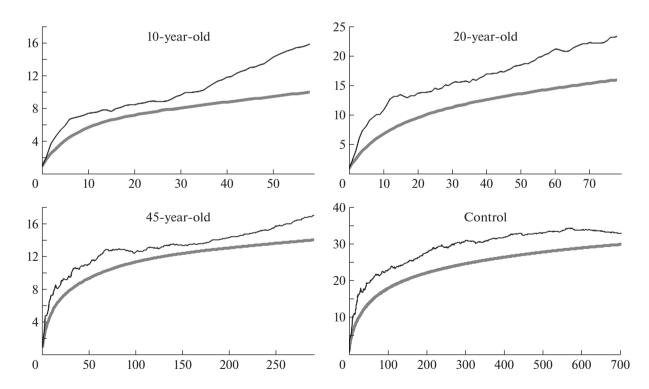


Fig. 4. Bootstrap analysis results that show the dependence of species richness of microfungi in spoil tips and control soils from the number of investigated isolates. The thin lines show the average values of the Chaol index (expected number of species) as the number of studied isolates increases, and the solid lines represent the smoothed curves of species accumulation, in depending on the number of isolates (along the abscissa axis, the number of isolates; along the ordinate axis, the number of species).

The authors are grateful to the ecologists of Vorkutaugol O.S. Geleta and N.S. Vishnyauskene for help with sampling. This study was carried out as part of the state assignment according to the thematic plan of the Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (theme N AAAA-A19-119020890079-6). The research was done using equipment of The Core Facilities Center "Cell and Molecular Technologies in Plant Science" at the Komarov Botanical Institute RAS (St.-Petersburg, Russia).

REFERENCES

- Bensch K., Braun U., Groenewald J.Z. et al. The genus Cladosporium. Stud. Mycol. 2012. V. 72 (1). P. 1–401. https://doi.org/10.3114/sim0003
- Colwell R.K., Chao A., Gotelli N.J. et al. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. J. Plant Ecol. 2012. V. 5 (1), P. 3–21.
- Detheridge A.P., Comont D., Callaghan T.M. et al. Vegetation and edaphic factors influence rapid establishment of distinct fungal communities on former coal-spoil sites. Fungal Ecol. 2018. V. 33. P. 92–103. https://doi.org/10.1016/j.funeco.2018.02.002
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, 2007.
- Egorova L.N., Shchapova L.N., Kovaleva G.V. et al. Soil micromycetes of technogenic landscapes in the south Primorsky territory. Mikologiya i Fitopatologiya. 2013. V. 47 (4). P. 218–222 (in Russ.).
- Frouz J., Cajthaml T., Kríbek B. et al. Deep, subsurface microflora after excavation respiration and biomass and its potential role in degradation of fossil organic matter. Folia Microbiol. 2011. V. 56. P. 389–396. https://doi.org/10.1007/s12223-011-0062-9
- Gadd G.M. Metals, minerals and microbes: Geomicrobiology and bioremediation. Microbiology. 2010. V. 156. P. 609–643.
 - https://doi.org/10.1099/mic.0.037143-0
- Godinho V.M., Furbino L.E., Santiago I.F. et al. Diversity and bioprospecting of fungal communities associated with endemic and cold-adapted macroalgae in Antarctica. The ISME J. 2013. V. 7. P. 1434–1451.
- Goldman E., Lorrence H.G. Practical handbook of microbiology, 3rd ed. CRC Press, Boca Raton, USA, 2001.
- Hayes M.A. The Geomyces fungi: Ecology and distribution. BioScience. 2012. V. 62. P. 819–823. https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.9.7
- Hoch H.C., Galvani C.D., Szarowski D.H. et al. Two new fluorescent dyes applicable for visualization of fungal cell walls. Mycologia. 2005. V. 97 (3). P. 580–588.
- Hujslová M., Kubátová A., Kostovčík M. et al. Three new genera of fungi from extremely acidic soils. Mycol. Progress. 2014. V. 13 (3). P. 819–831. https://doi.org/10.1007/s11557-014-0965-3
- Ilyushin V.A. Study of micromycetes of technogenic ecosystems associated with the extraction of metal ores in the Altai Republic. In: Ekologiya Rossii i sopredelnyh territoriy: Materialy XXII Mezhdunar. ekol. studencheskoy konf. Novosibirsk, 2017, p. 63 (in Russ.).

- Khabibullina F.M. Soil mycobiota of natural and anthropogenically disturbed ecosystems in the northeast of the European part of Russia fungi. Dr. Sci. Thesis. Syktyvkar, 2009 (in Russ.).
- Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Panyukov A.N. Transformation of vegetation, soils, and soil microbiota in the impact zone of the coal mine "Vorkutinskaya". Theoretical and Applied Ecology. 2015. 4. P. 30–37 (in Russ.).
 - https://doi.org/10.25750/1995-4301-2015-4-030-037
- Khabibullina F.M., Panyukov A.N. Microbiota transformation under the influence of agriculture in tundra zone. Theoretical and Applied Ecology. 2010. V. 3. P. 52–58 (in Russ.).
- Kirtsideli I. Yu., Novozhilov Yu.K., Bogomolova E.V. et al. Microfungi complexes in soils of tundra coenoses developed on acid rocks of polar Ural. Mikologiya i Fitopatologiya 2010. V. 44 (1). P. 37–46 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Novozhilov Yu.K., Bogomolova E.V. Microfungi complexes in soils developed on basic and ultramafic rocks of polar Ural. Mikologiya i Fitopatologiya. 2011. V. 45(6). P. 513–521 (in Russ.).
- Kovaleva V.A., Deneva S.V., Panyukov A.N. et al. Soil fungi as components of postagrogenic biogeocoenoses in tundra. Vestnik IB Komi NC UrO RAN. 2017. V. 3. P. 7—14 (in Russ.).
- Kovaleva V.A., Deneva S.V., Lapteva E.M. Microbiological characteristics of virgin and post-agrogenic tundra soils (example of the arctic zone of the Komi Republic). Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk. 2020. V. 5. P. 5–16 (in Russ.).
- Krause-Jensen D., Duarte C.M. Expansion of vegetated coastal ecosystems in the future Arctic. Frontiers in Marine Science. 2014. https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00077
- Kuznetsov S.K., Timonina N.N., Kuznetsov D.S. Resource and value potential of mineral resources of Arctic zone of Timan-Nothern Ural region. Vestnik IG Komi NC UrO RAN. 2016. 11. P. 31–39 (in Russ.).
- *Li A.-H.*, *Yuan F.-X.*, *Groenewald M. et al.* Diversity and phylogeny of basidiomycetous yeasts from plant leaves and soil: Proposal of two new orders, three new families, eight new genera and one hundred and seven new species. Stud. Mycol. 2020. V. 96. P. 17–140. https://doi.org/10.1016/j.simyco.2020.01.002
- Magguran A.E. Ecological diversity and its measurement. Croom Helm. London, 1988.
- Magurran A.E. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. Oxford, 2004.
- Raper K.B., Thom C. A manual of the Penicillia. The Williams and Wilkins Company, Baltimore, 1949.
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L. et al. Fungi in Antarctica. Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2007. V. 6. P. 127–141.
- Stenina T.A. Biological activity of some soils of the Komi ASSR. In: Materialy po pochvam Komi ASSR, Syktyvkar, 1974, pp. 35–42 (in Russ.).
- Vlasov D.Y., Abakumov E.V., Nadporozhskaya M.A. et al. Lithosols of King George Island, western Antarctica. Eurasian Soil Science. 2005. V. 38 (7). P. 681–687.
- Vorkuta a city on coal, a city in the Arctic. Respublikanskiy ekologicheskiy tsentr po izucheniyu i okhrane vo-

- stochno-evropeyskikh tundr. Syktyvkar, Komi respublikanskaya tipografiya. 2011. (in Russ.).
- Ward J. Hierarchical grouping to optimize an objective function. J. Amer. Statistical Association. 1963. V. 58. P. 236–244.
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M. (eds), PCR Protocols: A guide to methods and applications. Academic Press, San Diego, Calif, 1990. P. 315–322.
- Wirtz N., Printzen C., Lumbsch H.T. The delimitation of Antarctic and bipolar species of neuropogonoid Usnea (Ascomycota, Lecanorales): a cohesion approach of species recognition for the Usnea perpusilla complex. Mycol. Res. 2008. V. 112. P. 472–484. https://doi.org/10.1016/j.mycres.2007.05.006
- Воркута город на угле, город в Арктике (Vorkuta). Республиканский экологический центр по изучению и охране восточно-европейских тундр; (отв. ред.-сост. М.В. Гецен). Сыктывкар, Коми республиканская типография. 2011. 511 с.
- *Егорова Л.Н., Щапова Л.Н., Ковалева Г.В. и др.* (Egorova et al.) Почвенные микромицеты техногенных ландшафтов на юге Приморского края // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47. № 4. С. 218—222.
- Ильюшин В.А. (Ilyushin) Изучение микромицетов техногенных экосистем, связанных с добычей металлических руд республики Алтай. Экология России и сопредельных территорий: Материалы XXII Междунар. экол. студенческой конф. Новосиб. гос. ун-т. Новосибирск: ИПЦ НГУ, 2017. С. 63.
- Кирцидели И.Ю., Новожилов Ю.К., Богомолова Е.В. и др. (Kirtsideli et al.) Комплексы микромицетов в почвах тундровых ценозов, сформированных на кислых горных породах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 1. С. 37—46.

- Кирцидели И.Ю., Новожилов Ю.К., Богомолова Е.В. (Kirtsideli et al.) Комплексы микроскопических грибов в почвах, сформированных на основных и ультраосновных горных породах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 6. С. 513—521.
- Ковалева В.А., Денева С.В., Лаптева Е.М. (Kovaleva et al.) Микробиологическая характеристика целинных и постагрогенных тундровых почв (на примере арктической зоны республики Коми) // Труды Карельского научного центра РАН. № 5. 2020. С. 5—16.
- Ковалева В.А., Денева С.В., Панюков А.Н. и др. (Kovaleva et al.) Почвенные грибы как компоненты постагрогенных биоценозов в тундре. Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 3. С. 7—14.
- Кузнецов С.К., Тимонина Н.Н., Кузнецов Д.С. (Kuznetsov et al.) Ресурсный и стоимостной потенциал полезных ископаемых арктической зоны Тимано-Североуральского региона // Вестник Института геологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. № 11. С. 31–39.
- Стенина Т.А. (Stenina et al.) Биологическая активность некоторых почв Коми АССР. Материалы по почвам Коми АССР. Сыктывкар, 1974. С. 35–42.
- Хабибуллина Ф.М. (Khabibullina) Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем северо-востока европейской части России: дисс. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 364 с.
- Хабибуллина Ф.М., Панюков А.Н. (Khabibullina, Panyukov) Трансформация микробиоты под влиянием сельскохозяйственного освоения почв в тундровой зоне // Теоретическая и прикладная экология. 2010. № 3. С. 52–58.
- Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Панюков А.Н. (Khabibullina et al.) Трансформация растительности, почв и почвенной микробиоты в зоне воздействия породных отвалов угольной шахты "Воркутинская" // Теоретическая и прикладная экология. 2015. № 4. С. 30—37.

Динамика комплексов микроскопических грибов в процессе зарастания породных отвалов угольных шахт в зоне южной тундры (Республика Коми)

В. А. Ильюшин $^{a,\#}$, И. Ю. Кирцидели $^{a,\#\#}$

^a Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия [#]e-mail:ilva94@yandex.ru ^{##}e-mail: microfungi@mail.ru

Материалом для исследования послужили образцы породных отвалов угольных шахт севера Республики Коми (вблизи Воркуты). Пробы отбирались из отвалов разного возраста: формируемого (эксплуатируемого), 10-летнего, 20-летнего и 45-летнего. Было выделено 39 видов микроскопических грибов из 29 родов. Показано увеличение численности, биомассы и видового разнообразия в процессе сукцессии. Как в породных отвалах, так и в контрольных почвах южных тундр выявлялись виды родов *Botrytis*, *Cladosporium*, *Penicillium*, *Pseudogymnoascus*. Только в контрольных образцах присутствовали микромицеты родов *Cosmospora*, *Glaciozyma* и ряд других. Отмечено также изменение состава комплексов микромицетов, в зависимости от возраста породных отвалов. Показано, что сообщества отвалов гораздо ближе между собой, чем с сообществом южной тундры, т.е. процесс формирования микобиоты, характерный для природных почв этого региона, происходит крайне медленно.

Ключевые слова: Арктика, Воркута, биоразнообразие, микромицеты, микроскопические грибы, породные отвалы, Республика Коми, сукцессия, угольные шахты, южная тундра

____ БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ____ ЭКОЛОГИЯ

УЛК 582.284 : 549.25

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СПОСОБНОСТЬ АГАРИКОМИЦЕТОВ К АККУМУЛЯЦИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ В УСЛОВИЯХ УРБОЭКОСИСТЕМЫ

© 2021 г. Д. В. Попыванов^{1,*}, А. А. Широких^{1,**}

¹ Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 610007 Киров, Россия *e-mail: Ifast@mail.ru

> **e-mail: aleshirokikh@yandex.ru Поступила в редакцию 31.03.2020 г. После доработки 15.04.2020 г. Принята к публикации 11.05.2020 г.

Впервые составлены видовые списки и охарактеризована эколого-трофическая структура агарикомикоты парково-рекреационных зон г. Кирова и прилегающего к городу природного лесного массива. Установлено, что наибольшей частотой встречаемости в городских парках и скверах характеризуются агарикомицеты ксилотрофых видов, в то время как в лесном массиве подзоны южной тайги виды из разных эколого-трофических групп представлены практически в равном соотношении. Впервые получены сведения о биосорбции Cu, Pb, Zn в базидиомах грибов, собранных в 6 различных экотопах на территории г. Кирова. Установлено, что в условиях урбоэкосистемы наиболее высокое накопление грибами Zn и Pb, в разрезе отдельных эколого-трофических групп, характерно для микоризообразователей, а накопление Cu — для подстилочных сапротрофов.

Ключевые слова: ксилотрофы, коэффициенты накопления, медь, микоризообразователи, подстилочные сапротрофы, свинец, таксономическая структура, цинк

DOI: 10.31857/S0026364821020082

ВВЕДЕНИЕ

Города, являющиеся крупными промышленными центрами, включают в себя, как правило, достаточное количество рекреационных территорий, которые выполняют культурно-оздоровительные, санитарно-гигиенические, эстетические, почвозащитные и водоохранные функции. В то же время, городская среда испытывает существенную нагрузку от промышленных предприятий, теплоэнергетического комплекса и ежегодно растущего числа автотранспорта.

Возрастающая антропогенная нагрузка на урбоэкосистемы приводит к снижению их устойчивости и биоразнообразия. В связи с этими неутешительными тенденциями остро встает вопрос о способах оценки отдельных экосистемных компонентов с целью принятия управленческих решений для долгосрочного рационального природопользования.

Одними из наиболее опасных в городской среде загрязняющих веществ являются соединения тяжелых металлов (ТМ) по причине их высокой токсичности, подвижности и способности к биоаккумуляции (de Miguel et al., 1997; Dabakhov et al., 2005; Korolev, Boev, 2017; Hussain et al., 2019). В г. Кирове 17 предприятий имеют гальванические цеха (Ashikhmina, 2012), в связи с чем Си, Zn и Рb являются приоритетными загрязнителями терри-

тории города. Способностью обильно накапливать данные соединения характеризуются базидиальные макромицеты (Churakov et al., 2000; Tsvetnova et al., 2001; Shcheglov, Tsvetnova, 2002; Ivanov, Kostychev, 2007; Kostychev, 2009; Otnyukova et al., 2012; Anishchenko et al., 2016), в силу чего они могут представлять интерес для экологического мониторинга состояния среды.

Изучению сообществ агарикомицетов на территории парково-рекреационных зон промышленных городов уделено значительно меньшее внимание, чем на ненарушенных природных территориях. В литературе присутствуют лишь отрывочные сведения о видовом разнообразии агарикомицетов в городской среде (Dremova, 2014; Shilkova, 2015; Palamarchuk, Kirillov, 2017; Savelyev, Kikeeva, 2018), сведений о видах, аккумулирующих ТМ в условиях города, тоже недостаточно (Demirbaş, 2001; Yamaç et al., 2007; Ivanov et al., 2008; Kostychev, 2012; Širić et al., 2017; Abulude, Ndamitso, 2018; Kokkoris et al., 2019).

Содержание ТМ в плодовых телах агарикомицетов, равно как и структура агарикомикоты, ранее на территории г. Кирова практически не изучались.

Целью данной работы являлось выявление особенностей биоаккумуляции тяжелых металлов представителями различных эколого-трофических групп базидиомицетов в условиях городской

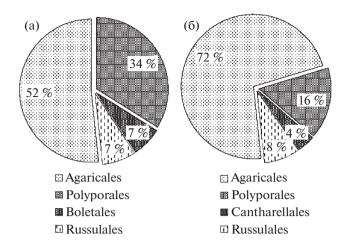


Рис. 1. Соотношение представителей различных порядков в парках и скверах г. Кирова (а) и в загородном лесу фоновой территории пос. Порошино (б).

среды (на примере парково-рекреационных зон г. Кирова), а также определение видового состава агарикомикоты.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Места сбора плодовых тел агарикомицетов, а также отбора почвы и древесины были привязаны к паркам и скверам города, как наиболее характерным местообитаниям грибов в городских условиях. Обследована территория транспортной, промышленной и рекреационной зон г. Кирова, представленная в разной степени преобразованными аналогами естественных дерново-подзолистых почв (Albic retisols), общей площадью 79.8 га (рис. 1). В составе древостоя городских экотопов в основном присутствуют лиственные породы: Acer platanoides, Acer negundo, Tilia cordata, Quercus robur, Betula pendula. В качестве фоновой выбрана территория лесного массива вблизи п. Порошино, на противоположном городу берегу р. Вятки, где древостой представлен хвойными породами: Picea abies, Abies sibirica. Сбор природного материала проводился в осенний период, с сентября по октябрь. Сбор плодовых тел осуществляли в течение трех лет с 2015 по 2017 гг. В общей сложности на территории г. Кирова и фоновой территории было собрано и обработано 145 образцов агарикомицетов, 51 образец почвы, 24 образца древесины, каждый образец — в трехкратной повторности.

Сбор образцов плодовых тел грибов осуществляли маршрутным методом, описание и фиксацию материала проводили по стандартной методике (Bondartsev, Singer, 1950). Морфологические признаки изучали с помощью микроскопа Leica DM 2500 (Германия), с использованием стандартного набора реактивов. При идентификации видов макромицетов были использованы определители по различным таксонам агарикомицетов

(Bondartseva, 1998; Nunez, Ryvarden, 2000; Niemelä, 2001; Лессо, 2003; Knudsen, Vesterholt, 2008; Kibby, 2009). Название обнаруженных видов грибов приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (2020).

Собранные плодовые тела грибов высушивали при 70°C до постоянного веса и размалывали до однородной массы с помощью лабораторной мельницы. Полученные образцы хранили в zipпакетах для предотвращения набора влаги. Пробы древесины отбирали при помощи сверла и аккумуляторной дрели, путем высверливания керна на глубину до 7 см. Пробы почвы отбирали из поверхностного слоя 0-5 см методом конверта с площади 100 м². Навески каждого из субстратов массой 1 г для озоления помещали в муфельную печь при 450°C. Валовое содержание Cu, Zn, Pb в плодовых телах грибов и древесине определяли на атомно-абсорбционном спектрометре Shimadzu-АА-6800 с предварительным растворением зольного остатка в 1 мл 1 M HCl (Otmahov et al., 2004). Пробы почвы анализировали тоже методом атомноабсорбционной спектрометрии, предварительно экстрагируя воздушно-сухие образцы аммонийноацетатным буфером (рН 4.8) (Vorobyova, 2006).

Содержание ТМ в мицелии определяли атомно-абсорбционным методом после озоления в муфельной печи с последующим растворением зольного остатка в 1М НСІ. Учет и анализ данных вели при помощи электронного каталога, построенного на основе программы Microsoft Excel. Рассчитывали коэффициенты накопления (Кн) как отношение концентрации ТМ в базидиомах грибов к концентрации его в субстрате (почве или древесине). Кн позволяет определить способность к накоплению ТМ, выявить виды-биоконцентраторы ТМ (при Кн > 1). Частоту встречаемости грибов (%) определяли как отношение числа экотопов, в которых гриб обнаружен к числу всех обследованных экотопов. Для определения степени сходства микобиоты различных экотопов использовали индекс Сёренсена-Чекановского (Ks), рассчитываемый по формуле K = 2c/(a+b), где а и b-число видов, обнаруженных в каждом из сравниваемых экотопов, c — число общих для них видов.

Статистическая обработка экспериментальных данных была выполнена с использованием пакета прикладных программ Microsoft Excel 2007 и Statistica 12.0. При обработке полученных данных применяли одномерный анализ вариационных рядов (средние величины признака и их ошибки) (Lakin, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На территории парково-рекреационных зон г. Кирова обнаружено 56 видов агарикомицетов, принадлежащих к 4 порядкам и 25 семействам (табл. 1). На фоновой территории (пос. Порошино) было обнаружено 25 видов агарикомицетов,

Сравниваемый			Экото	пы города				
показатель, количество	сквер комбината ИСКОЖ	парк им. Гагарина	парк Победы	Александров- ский сад	аллея на площади Лепсе	парк им. Кирова	Суммарно в городе	Фон п. Порошино
Порядки	4	2	4	3	4	4	4	4
Семейства	8	9	12	13	8	15	25	15
Роды	10	13	17	17	8	20	41	22
Виды	10	13	20	20	8	21	56	25

Таблица 1. Сравнительный анализ таксономического состава агарикомицетов в различных экотопах г. Кирова и фоновой территории пос. Порошино

Таблица 2. Матрица степени сходства (Ks) видового состава агарикомицетов в различных экотопах города и базидиомикотой фоновой территории

	Сквер комбината ИСКОЖ	Парк им. Гагарина	Парк Победы	Александров- ский сад	Аллея на площади Лепсе	Парк им. Кирова	Пос. Порошино (ФОН)
Сквер комбината ИСКОЖ		0.19	0.20	0.13	0.22	0.39	0.11
Парк им. Гагарина	0.19		0.24	0.24	0.19	0.35	0.11
Парк Победы	0.20	0.24		0.30	0.29	0.29	0.13
Александровский сад	0.13	0.24	0.30		0.29	0.34	0.18
Аллея на площади Лепсе	0.22	0.19	0.29	0.29		0.28	0.12
Парк им. Кирова	0.39	0.35	0.29	0.34	0.28		0.22
Пос. Порошино (ФОН)	0.11	0.11	0.13	0.18	0.12	0.22	

принадлежащих к четырем порядкам и 15 семействам (рис. 1) (Ainsworth, 2008).

Среди всех обнаруженных видов (73 вида агарикомицетов) только 8 видов встречались одновременно в городских экотопах и фоновой территории (лесного массива пос. Порошино). Наибольшее количество общих видов принадлежит порядку Agaricales [Agaricus bisporus (J.E. Lange) Imbach, Flammulina velutipes (Curtis) Singer, Gymnopus dryophilus (Bull.) Murrill, Hebeloma mesophaeum (Pers.) Quél., Megacollybia platyphylla (Pers.) Kotl. et Pouzar, Pholiota aurivella (Batsch) P. Kumm., Tricholoma terreum (Schaeff.) Р. Китт.]. Из представителей порядка Polyporales общим был вид Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt. Биота агарикомицетов в городе характеризуется более богатым видовым разнообразием, чем биота фоновой территории. С наибольшей частотой в городе встречались микоризообразующие виды Tricholoma terreum (100%), Paxillus involutus (Batsch) Fr. (66%) и ксилотроф *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst. (83%).

Для оценки степени сходства между микобиотой в различных экотопах использовали индекс Сёренсена—Чекановского (Ks). Установлена высокая специфичность таксономического состава

агарикомицетов в каждом из экотопов. Кѕ имели низкие значения, изменяясь от 0.13 до 0.39 (табл. 2).

Низкое сходство может объясняться разным возрастом древостоев в обследованных парках и скверах, который варьирует от 50 лет в парке им. С.М. Кирова до 200 лет в Александровском саду. Максимальные различия выявлены между сообществами агарикомицетов фоновой территории и агарикомикотой парка им. Ю.А. Гагарина (Ks = 0.11), а также сквера комбината ИСКОЖ (Ks = 0.11).

Согласно классификации, предложенной А.Е. Коваленко (Kovalenko, 1980) с некоторыми дополнениями О.В. Морозовой (Могоzova, 2001) выявленные виды относятся к следующим трофическим группам: Le — ксилотрофы, Мг — симбиотрофы, St — подстилочные сапротрофы. Наиболее многочисленной по количеству видов в городской среде была группа ксилотрофов (59%) (рис. 2).

Большее распространение ксилотрофов объясняется наиболее благоприятными условиями для их произрастания: возрастные насаждения лиственных пород, ослабленные антропогенной нагрузкой, позволяют ксилотрофам без труда колонизировать доступный субстрат. Кроме того, для многих ксилотрофных грибов характерна субстратная специализация, которая выражается в их

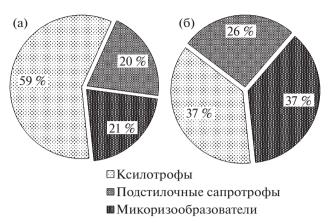


Рис. 2. Соотношение видов из разных эколого-трофических групп в парках и скверах г. Кирова (а) и в загородном лесу фоновой территории пос. Порошино (б).

приуроченности к древесным остаткам определенных видов деревьев.

Виды-симбиотрофы доминируют в хвойных и хвойно-широколиственных лесах, образуя микоризу с древесными доминантами, что также отмечено другими авторами (Burova, 1986; Malysheva, Malysheva, 2008).

Листовой опад, являющийся субстратом для подстилочных сапротрофов, в городах удаляется коммунальными службами, в связи с чем данная группа представлена в городах небольшим количеством видов. В естественном лесу фоновой территории распределение видов по эколого-трофическим группам, напротив — относительно равномерное. Значительное количество симбиотрофных грибов в таежных лесах определяется разнообразием микотрофных древесных пород (ель, сосна, пихта, лиственница, береза, осина и др.), а также смещенными к пессимуму условиями их произрастания.

Изученные виды грибов принимают участие в биологической аккумуляции тяжелых металлов в условиях городских зеленых насаждений. Определение валового содержания Сu, Zn и Pb в плодовых телах грибов, собранных на территории парково-рекреационных зон, показало, что величина сорбции варьирует в широких пределах в зависимости от экотопа, вида гриба и от природы металла.

Наиболее высоким содержанием ТМ (317.9 мкг/г) отличались плодовые тела грибов-микоризообразователей, собранных в промышленной зоне (аллея на пл. Лепсе) (табл. 3).

Сопоставление данных по содержанию ТМ в плодовых телах грибов из различных эколого-трофических групп и субстрате (почве) позволяет заключить, что суммарное накопление ТМ увеличивается в плодовых телах грибов всех эколого-трофических групп в направлении с юга и юго-запада на северо-восток, аналогично ранее отмеченному для почв (табл. 4).

Уровень накопления ТМ в базидиомах для разных металлов был не одинаков. Так, для видов всех эколого-трофических групп наиболее высокие значения аккумуляции были отмечены в отношении Zn (рис. 3). В меньших количествах плодовые тела грибов сорбировали из городской среды Сu и Рb. Данная закономерность наблюдалась во всех обследованных экотопах, в том числе, и на фоновой территории.

Максимальные значения Zn отмечены у следующих микоризообразующих видов (мкг/г): Paxillus involutus — до 293.3, Tricholoma terreum — до 286.0, Hebeloma crustuliniforme (Bull.) Quél. — 253.8; Pb: Tricoloma terreum — 147.8; T. sciodes (Pers.) C. Martín — 60.2; Cu: Infundibulicybe geotropa (Bull.) Нагтаја — 74.1, Paxillus involutus — 71.6. Виды, накапливающие высокие концентрации Zn из группы подстилочных сапротрофов (мкг/г): Clitocybe

Таблица 3. Средние значения суммарного накопления TM (мкг/г) в плодовых телах грибов из разных функциональных зон

Экотоп		Эколого-трофические групп	Ы
Skoton	ксилотрофы	микоризообразователи	подстилочные сапротрофы
	Промышл	енная зона	
Аллея на пл. Лепсе	118.7	317.9	н/о
Парк Победы	108.0	238.7	151.5
	Рекреацио	онная зона	•
Александровский сад	105.0	233.0	112.2
Парк им. Гагарина	95.5	71.7	143.0
	Транспор	тная зона	•
Сквер комб. ИСКОЖ	269.7	281.4	303.8
Парк им. Кирова	111.5	196.9	153.0
	Фоновая т	территория	•
Пос. Порошино (ФОН)	78.2	152.3	214.8

Экотоп		Подвижные	формы, мкг/г	
Экогоп	Cu ²⁺	Pb ²⁺	Zn ²⁺	Суммарно
	Промы	шленная зона		
Аллея на площади Лепсе	2.1 ± 0.2	0.7 ± 0.2	16.5 ± 0.4	19.3
Парк Победы	0	0	9.1 ± 2.8	9.1
	Рекреа	ционная зона	ı	ı
Александровский сад	0.5 ± 0.2	3.1 ± 0.6	27.1 ± 0.4	30.8
Парк им. Гагарина	0.5 ± 0.1	4.7 ± 0.2	13.9 ± 1.9	19.1
	Транс	портная зона	'	'
Сквер комбината ИСКОЖ	0.1 ± 0.1	11.0 ± 2.1	14.5 ± 0.1	25.6
Парк им. Кирова	0.7 ± 0.2	2.7 ± 0.6	13.1 ± 2.7	16.5
	Фонов	ая территория	•	
Лес в Порошино	0	0	4.8 ± 2.1	4.8

Таблица 4. Содержание подвижных форм ТМ (мкг/г) в почве, 0-5 см

rivulosa (Pers.) P. Kumm. – 276.1, C. phyllophila (Pers.) P. Kumm. – 210.1, Agaricus bisporus – 201.5.

Высокие значения Zn в плодовых телах *Paxillus involutus* отмечены также в работах других авторов, так, установлено, что концентрация Zn может достигать 540 мкг/г, Pb - 4.7 мкг/г, Cu - 120 мкг/г (Brzostowski et al., 2011). Плодовые тела *Tricholoma terreum*, согласно данным других авторов, накапливают Zn до 179 мкг/г, Cu - до 51 мкг/г, Pb - до 4.4 мкг/г (Sazanova et al., 2017).

Подстилочные сапротрофы накапливали также наибольшие концентрации Cu (мкг/г): Agaricus bisporus — 173.8; Lycoperdon perlatum Pers. — 129.8. Рb в максимальных концентрациях в группе был отмечен у вида Melanoleuca polioleuca (Fr.) Kühner et Maire — 121.1 мкг/г. Agaricus bisporus в работах других исследователей аккумулировал Cu до 107 мкг/г, Pb — до 29.7 мкг/г, Zn до 57.2 мкг/г (Sazanova et al., 2017). Способность Lycoperdon perlatum к активному накоплению Cu — до 70 мкг/г отмечена и другими исследователями (Sarikurkcu et al., 2015).

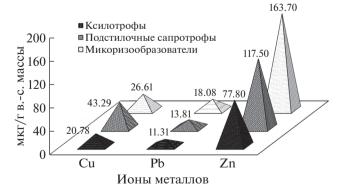


Рис. 3. Усредненные данные по биоаккумуляции ТМ базидиомицетами (мкг/г в.-с. массы). Группа микоризообразователей характеризуется в среднем более высокими концентрациями Zn и Pb (163.7 и 18.1 мкг/г), чем ксилотрофы и подстилочные сапротрофы.

По литературным данным, виды рода *Melanoleuca* накапливают в плодовых телах Pb - 2.68 - 3.74 мкг/г, Zn - 75 - 150 мкг/г (Kula et al., 2011).

Несмотря на то, что в среднем ксилотрофы уступали видам других эколого-трофических групп в накоплении Zn среди них также встречались виды с высоким содержанием этого элемента в базидиомах (мкг/г): *Bjerkandera adusta* — 247.6; *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. — 243.5; Pb: *Armillaria ostoyae* (Romagn.) Herink — 53.0; Cu: *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd — 90.6; *Coprinellus disseminatus* (Pers.) J.E. Lange — 72.5.

Расчет Кн металлов для представителей разных эколого-трофических групп показал, что все агарикомицеты в городской среде активнее всего концентрируют из субстратов Сu, затем Zn и, в последнюю очередь — Pb (рис. 4).

В разрезе отдельных эколого-трофических групп ксилотрофы характеризовались меньшими значениями коэффициентов накопления ТМ ($K_{\rm H}$ от 0 до до 15.29 в зависимости от металла), по сравнению с микоризообразователями ($K_{\rm H}$ от 12 до 53)



Рис. 4. Усредненные данные по коэффициентам накопления ($K_{\rm H}$) ТМ базидиомицетами из разных эколого-трофических групп.

Таблица 5. Накопление ТМ в плодовых телах базидиомицетов, характеризующихся высокой (≥50%) частотой встречаемости в городских экотопах

Виды грибов	Содержани	е элементов, мкг/г	вс. массы		циент нак (среднее)	
	Cu	Pb	Zn	Cu	Pb	Zn
Tricholoma terreum (*M)	17.3/10.9-23.6	35.0/0.0-147.7	185.3/17.0-286.0	36.06	17.46	16.79
Bjerkandera adusta (*K)	14.3/1.2-36.0	10.8/0.0-23.7	96.7/23.1-247.6	1.48	0.43	3.43
Paxillus involutus (M)	40.3/13.1-71.6	18.8/1.0-54.2	224.1/139.4—293.3	123.16	16.65	16.81
Agaricus bisporus (* Π)	79.5/38.1-173.8	15.2/0.9-20.0	116.1/21.7—201.5	360.68	4.26	12.00
Trametes hirsuta (K)	33.99/5.45-90.63	3.65/0.0-10.95	55.25/39.61-74.95	3.72	0.14	3.31
Cerioporus squamosus (K)	18.6/7.4-41.0	13.5/3.4-22.0	65.1/10.8-192.3	1.70	0.56	1.17
Heterobasidion annosum (K)	23.0/1.7-46.3	16.4/0.0-58.8	130.5/41.0-243.5	2.20	0.65	3.62
Postia stiptica (K)	8.9/3.0-13.6	13.0/0.0-19.7	54.9/12.1-136.9	0.87	0.52	1.17
Trametes gibbosa (K)	15.9/8.0-29.6	7.3/0.0-12.4	46.0/9.1-80.0	1.47	0.19	3.33
T. versicolor (K)	9.2/2.5-12.7	12.5/0.0-30.2	80.3/62.8-97.7	0.93	0.51	4.65
Melanoleuca polioleuca (Π)	52.5/40.3-53.6	58.2/11.5-121.1	156.2/129.6—172.3	292.73	8.79	13.13
Pluteus cervinus (Π)	16.9/12.3-19.3	8.8/0.0-9.7	103.7/40.9-145.2	19.47	2.57	9.91
Trametes hirsuta (K)	34.0/5.4-90.6	3.6/0.0-11.0	55.3/39.6-75.0	3.72	0.14	3.31

Примечание. В числителе — среднее значение в плодовых телах (мкг/г), в знаменателе — минимум и максимум. *M — микоризообразователь, *K — ксилотроф, $*\Pi$ — подстилочный сапротроф.

и подстилочными сапротрофами ($K_{\rm H}$ от 5 до 110). При анализе $K_{\rm H}$ у микоризообразующих видов отмечали наибольшую способность к биоаккумуляции Сu, несмотря на ее низкую, в сравнении с другими металлами, концентрацию в плодовых телах. Максимальные $K_{\rm H}$ Cu имели виды Paxillus involutus — 511.4; Tricholoma terreum — 148.3; Hebeloma crustuliniforme — 139.1.

По способности сорбировать из субстратов Zn микоризообразователи (К_н 16) и подстилочные сапротрофы (К_н 13) в среднем различались несущественно. Наибольшие К, Zn отмечены у видов Tricholoma fulvum (DC.) Bigeard et H. Guill. -45.7; Hebeloma mesophaeum – 33.8; Tricoloma album (Schaeff.) Р. Китт. – 33.8. Кроме того, микоризообразующие виды характеризовались, по сравнению с видами других эколого-трофических групп, в 2.5-4 раза более высокими K_{H} Pb: *T. terre*um - 97.2; T. sciodes - 84.8; Paxillus involutus - 76.4. Подстилочные сапротрофы отличались от других эколого-трофических групп агарикомицетов самыми высокими K_{H} Cu (в среднем 110) (Agarius bisporus – 1241.7; Melanoleuca polioleuca – 452.1; Coprinus comatus (O.F. Müll.) Pers. — 135.5 и Lycoperdon perlatum — 129.8). Среди часто встречающихся в городской среде видов, максимальным содержанием Си отличался Agaricus bisporus (173.8 мкг/г), Pb — Tricholoma terreum (147.7 MK Γ/Γ), Zn – Paxillus invo*lutus* (293.3 мкг/г) (табл. 5).

Коэффициенты корреляции между содержанием ТМ в субстрате и их суммарным накоплением в базидиомах микоризообразователей и ксило-

трофов составили соответственно 0.31 и 0.46, что говорит о наличии слабой положительной связи между этими величинами, тогда как для подстилочных сапротрофов такая связь не установлена (r=-0.04). Установлена положительная корреляция между содержанием Pb в базидиомах из различных экотопов *Tricholoma terreum* (r=0.8), а также незначительная корреляция по Zn-B *Paxillus involutus* (r=0.52) и содержанием металлов в субстрате (табл. 6). Данный факт свидетельствует о дополнительных источниках поступления TM в плодовые тела, среди которых можно рассматривать аэрогенный путь поступления загрязнителей.

Показана значимость эколого-трофической специализации агарикомицетов как фактора, способного влиять на состав элементов-загрязнителей в плодовых телах агарикомицетов (рис. 5).

Способность накапливать Си возрастала в ряду ксилотрофы — микоризообразователи — подстилочные сапротрофы. Ксилотрофные виды агарикомицетов накапливают меньшее количество Си, Рb, Zn, чем представители других эколого-трофических групп. Микоризообразователи же, наоборот, способны накапливать Zn и Pb в больших количествах, чем другие виды.

Способность к накоплению ТМ плодовыми телами выражена в разной степени во всех экологотрофических группах исследованных агарикомицетов и носит специфический характер. Также установлено, что аккумулирование некоторых из изученных элементов базидиомами макромицетов может определяться их таксономической принадлежностью (рис. 6).

Таблица 6. Коэффициенты корреляции накопления тяжелых металлов агарикомицетами с высокой частотой встречаемости (\geq 50%) и содержанием этих металлов в субстрате

D.,		Коэффициенты корреляции	:					
Виды	Cu	Zn	Pb					
	Ксил	ютрофы						
Bjerkandera adusta	-1.00	0.21	-0.26					
Cerioporus squamosus	0.05	-0.31	0.01					
Heterobasidion annosum	-0.10	-0.52	0.47					
Trametes gibbosa	-0.48	0.57	-0.37					
T. versicolor	0.50	0.22	-0.92					
T. hirsuta	-0.50	-0.75	0.50					
Postia stiptica	-0.49	-0.26	0.59					
Микоризообразователи								
Tricholoma terreum	0.11	0.07	0.80					
Paxillus involutus	0.32	0.60	0.17					
	Подстилочн	ые сапротрофы	'					
Agaricus bisporus	-0.71	0.35	-0.05					
Melanoleuca polioleuca	-0.92	-0.60	0.71					
Pluteus cervinus	0.41	-0.62	0.84					

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных свидетельствует, что в эколого-трофической структуре агарикомицетов в городской среде доминируют ксилотрофы (59%), тогда как в структуре биоты агарикомицетов фоновой территории ксилотрофы, подстилочные сапротрофы и микоризообразователи представлены приблизительно в равных долях (37, 26 и 37% соответственно).

Выявлено отсутствие четко выраженной связи между аккумуляцией ТМ (Cu, Zn и Pb) плодовыми телами большинства базидиальных макромицетов (за исключением *Paxillus involutus*, *Tricholoma terre-um*) и содержанием металла в субстрате. Проведенный корреляционный анализ между величи-

ной накопления ТМ в плодовых телах, собранных в различных экотопах, и содержанием этих же металлов в субстрате, не выявил тесной связи (r = 0.12-0.17) между этими показателями. Это совпадает с результатами работ ряда зарубежных исследователей (Kokkoris et al., 2019). Возможным объяснением тому может служить слабая подвижность ионов тяжелых металлов в щелочной среде (Gäbler, 1997), которая характерна для большинства городов, благодаря промышленному и транспортному загрязнению (Ashikhmina, 2012). Кислотность почв г. Кирова изменяется от рН 7.5 до рН 8.2 на территории парково-рекреационных зон (Efremova et al., 2013), что не способствует высокой подвижности ионов металлов (Gäbler,



Рис. 5. Усредненные концентрации ТМ в плодовых телах базидиомицетов из разных эколого-трофических групп (мкг/г).

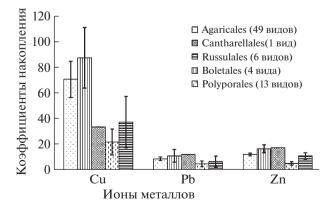


Рис. 6. Усредненные данные по коэффициентам накопления ТМ базидиомицетами разных порядков.

1997). Кроме того, на концентрацию элементов в плодовых телах оказывает влияние суммарное накопление металлов (Kokkoris et al., 2019; Borovička et al., 2019), а также аэрогенный способ поступления указанных поллютантов.

На основе расчета коэффициентов накопления выявлены виды-биоконцентраторы Cu (Кн): Agaricus bisporus — 1241.67, Paxillus involutus — 511.43, Melanoleuca polioleuca — 452.14, T. terreum —148.33, Zn: T. fulvum — 45.73, Clitocybe phyllophila — 43.41, Gymnopus dryophilus — 37.24, Tricholoma fulvum — 45.73, Hebeloma mesophaeum — 33.82, Tricholoma album — 33.76 и Pb: T. terreum — 97.21, T. sciodes — 84.75, Paxillus involutus — 76.36, Armillaria ostoyae — 74.58, Pholiota aurivella — 40.42. Полученные сведения о видах-биоконцентраторах в настоящее время представляют интерес для использования грибов в микоремедиации от загрязнения ТМ различных объектов и сред (Вharath et al., 2019; Demasi et al., 2017; Alves et al., 2017).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abulude F.O., Ndamitso M.M. Assessment of heavy metals in mushroom species obtained in akure, Nigeria AU – eJournal of Interdisciplinary Research. 2018. V. 3 (2). P. 194–201.
- Ainsworth G.C. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi. Cabi, 2008.
- Alves R.P., Bolson S.M., de Albuquerque M.P. et al. A potencial use of edible mushrooms *Pleurotus ostreatoroseus* Singer (*Pleurotaceae*) and *Lentinus sajor-caju* (Fr.) Fr. (*Polyporaceae*) in metal remediation processes. Revista De Biologia Neotropica. 2017. V. 14 (2). P. 82–90.
- Anishchenko L.N., Ladnova G.G., Frolova N.V. Features of the accumulation of heavy metals by the fruiting bodies of macromycetes under conditions of combined radiation-chemical pollution. Siberian J. Life Sciences and Agriculture. 2016. № 8 (80). P. 81–96 (in Russ.).
- Ashikhmina T.Ya. Features of urban ecosystems of the subzone of the southern taiga of the European Northeast. Kirov, 2012 (in Russ.).
- Bharath Y., Singh S.N., Keerthiga G. et al. Mycoremediation of contaminated soil in MSW sites. In: Waste management and resource efficiency. Singapore, 2019, pp. 321–329.
- Bondartsev A.S., Singer R. A handbook on collection of higher basidial fungi for their scientific study. Trudy Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova AN SSSR. 1950. V. 2 (6). P. 499–543 (in Russ.).
- Bondartseva M.A. Keybook to the fungi of Russia. The order Aphyllophorales. Issue 2. St. Petersburg, Nauka, 1998 (in Russ.).
- Borovička J., Braeuer S., Sácký J. et al. Speciation analysis of elements accumulated in *Cystoderma carcharias* from clean and smelter-polluted sites. Science of the total environment. 2019. V. 648. P. 1570–1581. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.202
- Brzostowski A., Falandysz J., Jarzyńska G. et al. Bioconcentration potential of metallic elements by Poison Pax (Paxillus involutus) mushroom. J. Environmental Science and Health. Pt A. 2011. V. 46. № 4. P. 378–393. https://doi.org/10.1080/10934529.2011.542387
- Burova L.G. Ecology of macromycetes. Nauka, Moscow, 1986 (in Russ.).

- *Churakov B.P., Lisov E.S., Evseeva N.A. et al.* Mycoindication of heavy metal pollution of forest ecosystems. Mikologiya i fitopatologiya. 2000. V. 34 (2). P. 57–61 (in Russ.).
- Dabakhov M.V., Dabakhova E.V., Titova V.I. Ecotoxicology and rationing problems. N. Novgorod, 2005 (in Russ.).
- de Miguel E., Llamas J.F., Chacón E. et al. Origin and patterns of distribution of trace elements in street dust: unleaded petrol and urban lead. Atmospheric Environment. 1997. V. 31 (17). P. 2733–2740. https://doi.org/00101-5
 - https://doi.org/10.1016/S1352-2310(97)
- Demasi S., Berruti A., Ajmone Marsan F. et al. Role of mycorrhization in the phytoremediation of heavy metals in urban soils. In: International symposium on greener cities for more efficient ecosystem services in a climate changing world 1215–2017. P. 311–314. https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2018.1215.57
- Demirbaş A. Heavy metal bioaccumulation by mushrooms from artificially fortified soils. Food Chemistry. 2001. V. 74. № 3. P. 293–301. https://doi.org/10.1016/S0308-8146(01)00155-8
- Dremova N.A. Xylotrophic basidiomycetes (Basidiomycota) as an indicator of the ecological state of the urban environment. Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2014. № 2. P. 150–155 (in Russ.).
- *Efremova V.A., Kondakova L.V., Dabakh E.V.* Chemical and biological assessment of urban soils. Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2013. V. 20 (5). P. 741–750 (in Russ.).
- Gäbler H.E. Mobility of heavy metals as a function of pH of samples from an overbank sediment profile contaminated by mining activities. J. Geochem. Exploration. 1997. V. 58 (2–3). P. 185–194. https://doi.org/10.1016/S0375-6742(96)00061-1
- Hussain M., Ullah S.H., Baqi A. et al. Study of heavy metals (Cd, Cu, Ni, Pb and Zn) in some medicinal plant species (Hertia intermedia, Cardaria chalepense, Scorzonera ammophila, Tamarix karelini, Astragalus auganus) at Pishin area in Balochistan, Pakistan. Pure and Applied Biology. 2019. V. 8 (1). P. 995–1007. https://doi.org/10.19045/bspab.2019.80040
- Index Fungorum. 2020. http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp. Accessed 08.01.2020.
- Ivanov A.I., Kostychev A.A. Character of accumulation of some metals and arsenic in basidiomes of fungi of the order Boletales. Mikologiya i fitopatologiya. 2007. V. 41 (6). P. 500–505 (in Russ.).
- Ivanov A.I., Kostychev A.A., Skobanev A.V. Accumulation of heavy metals and arsenic by basidioms of macromycetes of various ecological-trophic and taxonomic groups. Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal. 2008. № 3. P. 190–199 (in Russ.).
- *Kibby G.* Atlas of mushrooms: key to species. SPb., Amfora, 2009 (in Russ.).
- Knudsen H., Vesterholt J. Funga Nordica. Agaricoid, boletoid and cyphelloid genera. Nordsvamp, Copenhagen, Denmark, 2008.
- Kokkoris V., Massas I., Polemis E. et al. Accumulation of heavy metals by wild edible mushrooms with respect to soil substrates in the Athens metropolitan area (Greece). Science of the Total Environment. 2019. V. 685. P. 280–296. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.05.447
- Korolev A.N., Boev V.A. Heavy metals in soils and vegetable crops in the zone of influence of Semey cement plant (Republic of Kazakhstan). Vestnik Omskogo gosudarst-

- vennogo agrarnogo universiteta. 2017. № 3 (27). P. 74—79 (in Russ.).
- Kostychev A.A. Accumulation of lead and arsenic by fruit bodies of wild mushrooms in the Penza region. In: Sovremennaya mikologiya v Rossii. Moscow, 2012. P. 187 (in Russ.).
- Kostychev A.A. Possibility of using basidial macromycetes as bioindicators of environmental pollution by heavy metals and arsenic. Vestnik OGU. 2009. № 1. P. 108–112 (in Russ.).
- Kovalenko A.E. Ecological review of fungi from the orders of *Polyporales* s.str., *Boletales, Agaricales* s.str., *Russulales* in the mountain forests of the central part of the Northwest Caucasus. Mikologiya i fitopatologiya. 1980. V. 14 (4). P. 300–314 (in Russ.).
- Kula I., Solak M.H., Uğurlu M. et al. Determination of mercury, cadmium, lead, zinc, selenium and iron by ICP-OES in mushroom samples from around thermal power plant in Muğla, Turkey. Bulletin of environmental contamination and toxicology. 2011. V. 87 (3). P. 276–281. https://doi.org/10.1007/s00128-011-0357-1
- Lakin G.F. Biometrics. Vysshaya shkola, Moscow, 1990 (in Russ.).
- Lesso T. Mushrooms: keybook. Moscow, 2003 (in Russ.).
- Malysheva V.F., Malysheva E.F. Higher basidiomycetes of forest and meadow ecosystems of Zhiguli. Tovarish-chestvo nauchnykh izdaniy KMK, Moscow, SPb., 2008 (in Russ.).
- Morozova O.V. Agaricoid basidiomycetes of the southern taiga subzone of the Leningrad Region. Abstract of Cand. Sci thesis. SPb., 2001 (in Russ.).
- Niemelä T. Tinder mushrooms of Finland and the adjacent territory of Russia. Finnish museum of Natural History, Helsinki, 2001 (in Russ.).
- Nunez M., Ryvarden L. East Asian polypores. Vol. 1: Ganodermataceae and Hymenochaetaceae. Fungiflora, Oslo, 2000
- Otmakhov V.I., Petrova E.V., Pushkareva T.N. et al. Atomic emission method of analysis of mushrooms on the content of heavy metals and its use for the purposes of environmental monitoring. Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta. 2004. V. 307 (6). P. 44–46 (in Russ.).
- Otnyukova T.N., Zhizhayev A.M., Kutafyeva N.P. et al. Macromycetes as bioindicators of environmental pollution in the territory of the city of Krasnoyarsk and its vicinities. Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2012. № 11. P. 101–113 (in Russ.).
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V. Agaricoid basidiomycetes of Syktyvkar and the surrounding area (Republic of Komi). Mikologiya i fitopatologiya. 2017. V. 51. № 3. P. 137–146 (in Russ.).
- Sarikurkcu C., Tepe B., Kocak M.S. et al. Metal concentration and antioxidant activity of edible mushrooms from Turkey. Food Chem. 2015. V. 175. P. 549–555. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2014.12.019
- Savelev L.A., Kikeeva A.V. Agaricoid basidiomycetes of green spaces in Petrozavodsk (Republic of Karelia). Lesotekhnicheskiy zhurnal. 2018. V. 8 (1). P. 50–68 (in Russ.).
- Sazanova K.V., Velikova V.D., Stolyarova N.V. The accumulation of heavy metals by mushrooms. Ecological and species specificity, accumulation mechanisms, potential danger to humans. Medline.ru. 2017. V. 18. P. 336–361 (in Russ.).
- Shcheglov A.I., Tsvetnova O.B. Fungi as bioindicators of technogenic pollution. Priroda. 2002. № 11. P. 7–16 (in Russ.).

- Shilkova T.A. Agaricoid basidiomycetes of the city of Perm: taxonomic diversity and ecology. Cand. Biol. Thesis. Perm, 2015 (in Russ.).
- *Širić I., Kasap A., Bedeković D. et al.* Lead, cadmium and mercury contents and bioaccumulation potential of wild edible saprophytic and ectomycorrhizal mushrooms, Croatia. J. Environm. Sci. and Health. Pt B. 2017. V. 52 (3). P. 156–165. https://doi.org/10.1080/03601234.2017.1261538
- Tsvetnova O.B., Shatrova N.E., Shcheglov A.I. Accumulation of radionuclides and heavy metals by the mushroom complex of forest ecosystems. Sbornik nauchnykh trudov IYaI. Kiev. 2001. № 3 (5). P. 171–176 (in Russ.).
- Vorobyova L.A. Theory and practice of soil chemical analysis. Geos, Moscow, 2006 (in Russ.).
- Yamaç M., Yıldız D., Sarıkürkcü C. et al. Heavy metals in some edible mushrooms from the Central Anatolia, Turkey. Food Chem. 2007. V. 103 (2). P. 263–267. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2006.07.041
- Zaytsev G.N. Methods of biometric calculations. Nauka, Moscow, 1963 (in Russ.).
- Анищенко Л.Н., Ладнова Г.Г., Фролова Н.В. (Anishchenko et al.) Особенности накопления тяжелых металлов плодовыми телами макромицетов в условиях сочетанного радиационно-химического загрязнения // Siberian Journal of Life Sciences and Agriculture. 2016. № 8 (80). С. 81–96.
- Ашихмина Т.Я. (Ashikhmina) Особенности урбоэкосистем подзоны южной тайги Европейского Северо-Востока. Киров: Изд-во ВятГГУ, 2012. 282 с.
- Бондарцев А.С., Зингер Р. (Bondartsev, Singer) Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова. Сер. 2. 1950. № 6. С. 499—543.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- *Бурова Л.Г.* (Burova) Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 224 с.
- Воробьева Л.А. (Vorobyova) Теория и практика химического анализа почв. М.: Геос, 2006. 400 с.
- Дабахов М.В., Дабахова Е.В. Титова В.И. (Dabakhov et al.) Экотоксикология и проблемы нормирования. Н. Новгород: Нижегородская гос. с.-х. академия, 2005. 165 с.
- Дремова Н.А. (Dremova) Ксилотрофные базидиомицеты (Basidiomycota) как показатель экологического состояния городской среды // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2014. № 2. С. 150—155.
- Ефремова В.А., Кондакова Л.В., Дабах Е.В. (Efremova et al.) Химико-биологическая оценка состояния городских почв. Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20. № 5. С. 741—750.
- Зайцев Г.Н. (Zaytsev) Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1963. 256 с.
- Иванов А.И., Костычев А.А. Характер накопления некоторых металлов и мышьяка в базидиомах грибов порядка Boletales // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41. № 6. С. 500—505.
- Иванов А.И., Костычев А.А., Скобанев А.В. (Ivanov et al.) Аккумуляция тяжелых металлов и мышьяка базидиомами макромицетов различных эколого-трофических и таксономических групп // Поволжский экологический журнал. 2008. № 3. С. 190—199.
- Кибби Дж. (Kibby) Атлас грибов: Определитель видов. СПб.: Амфора, 2009. 269 с.

- Коваленко А.Е. (Kovalenko) Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300—314.
- Королев А.Н., Боев В.А. (Korolev, Boev) Тяжелые металлы в почвах и овощных культурах в зоне влияния цементного завода города Семей (Республика Казахстан) // Вестник Омского государственного аграрного университета. 2017. № 3 (27). С. 74—79.
- Костычев А.А. (Kostychev) Возможность использования базидиальных макромицетов в качестве биоиндикаторов загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами и мышьяком // Вестник ОГУ. 2009. № 1. С. 108—112.
- Костычев А.А. (Kostychev) Накопление свинца и мышьяка плодовыми телами дикорастущих грибов в условиях Пензенской области. Современная микология в России: материалы 3-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2012. С. 187.
- *Лакин Т.Ф.* (Lakin) Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 351 с.
- *Лессо Т.* (Lesso) Грибы: Определитель. М.: Издательство АСТ, 2003. 304 с.
- Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. (Malysheva, Malysheva) Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 242 с.
- Морозова О.В. (Morozova) Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2001. 22 с.
- Ниемеля Т. (Niemelä) Трутовые грибы Финляндии и прилегающей территории России. Хельсинки, 2001. 120 с.
- Отмахов В.И., Петрова Е.В., Пушкарева Т.Н. и др. (Otmakhov et al.) Атомно-эмиссионная методика анализа грибов на содержание тяжелых металлов и ис-

- пользование ее для целей экомониторинга // Известия Томского политехнического университета. 2004. Т. 307. № 6. С. 44–46.
- Отинокова Т.Н., Жижаев А.М., Кутафьева Н.П. и др. (Otnyukova et al.) Макромицеты как биоиндикаторы загрязнения окружающей среды территории г. Красноярска и его окрестностей // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2012. № 11. С. 101—113.
- Паламарчук М.А., Кириллов Д.В. (Palamarchuk, Kirillov) Агарикоидные базидиомицеты Сыктывкара и его окрестностей (Республика Коми) // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 3. С. 137—146.
- Савельев Л.А., Кикеева А.В. (Savelev, Kikeeva) Агарикоидные базидиомицеты зеленых насаждений города Петрозаводска (Республика Карелия) // Лесотехнический журнал. 2018. Т. 8. № 1 (29). С. 50–68.
- Сазанова К.В., Великова В.Д., Столярова Н.В. (Sazanova et al.) Накопление тяжелых металлов грибами. Экологическая и видовая специфичность, механизмы аккумуляции, потенциальная опасность для человека // Medline.ru. 2017. Т. 18. С. 336—361.
- *Цветнова О.Б., Шатрова Н.Е., Щеглов А.И.* (Tsvetnova et al.) Накопление радионуклидов и тяжелых металлов грибным комплексом лесных экосистем // Сборник науч. трудов ИЯИ. Киев. 2001. № 3 (5). С. 171—176.
- Чураков Б.П., Лисов Е.С., Евсеева Н.А. и др. (Churakov et al.) Микоиндикация загрязнения лесных экосистем тяжелыми металлами // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34 (2). С. 57–61.
- Шилкова Т.А. (Shilkova) Агарикоидные базидиомицеты города Перми: таксономическое разнообразие и экология. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 2015.
- *Щеглов А.И., Цветнова О.Б.* (Shcheglov, Tsvetnova) Грибы биоиндикаторы техногенного загрязнения // Природа. 2002. № 11. С. 7—16.

The Agaricomycetes Ability to Accumulation of Heavy Metals in Urban Ecosystem Environment

D. V. Popyvanov^{a,#} and A. A. Shirokikh^{a,##}

^a N.V. Rudnitsky Federal Scientific Agricultural Center of the North-East, Kirov, Russia [#]e-mail: Ifast@mail.ru ^{##}e-mail: aleshirokikh@yandex.ru

Ecological and trophic structure of *Agaricomycetes* species composition of parks and squares in Kirov and the surrounding natural forest area were studied. It was found that xylotrophic species are characterized by the highest frequency of occurrence in urban parks and squares. Surrounding natural forest area (the southern taiga subzone) species from different ecological and trophic groups are represented in almost equal proportions. For the first time, data on sorption of Cu, Pb and Zn in basidioms of fungi collected in six different ecotopes on the territory of Kirov were obtained. It was found that in the conditions of the urboecosystem, the highest accumulation of zinc and lead by fungi, in the context of individual ecological-trophic groups, is characteristic of mycorrhizal fungi, and the accumulation of copper is characteristic of saprotrophic fungi. Metal accumulation coefficients calculated for representatives of different ecological and trophic groups make it possible to rank metals according to accumulation activity in a row: Cu > Zn > Pb. The absence of a clear relationship between the accumulation of copper, zinc and lead in the fruit bodies of most basidiomycetes (with the exception of *Paxillus involutus*, *Tricholoma terreum*) and the metal content in the substrate was revealed. The correlation analysis between the amount of accumulation of heavy metals in fruit bodies collected in different ecotopes and the content of these same metals in the substrate showed almost no connection (r = 0.12-0.17) between these indicators.

Keywords: accumulation coefficients, copper, lead, mycorrhizal fungi, saprotrophic fungi, taxonomic structure, xylotrophic fungi, zinc

_ ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ _{_} РАСТЕНИЙ

STUDY OF VERTICILLIUM WILT PATHOGENESIS IN DIFFERENT COTTON GENOTYPES

© 2021 r. M. M. Khotamov^{1,*} and I. G. Akhmedzhanov^{2,**}

¹ Institute of Genetics and Plant Experimental Biology, Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan, 111208, Yukoru-Yuz, Tashkent Region, Uzbekistan

² Institute of Biophysics and Biochemistry at the National University of Uzbekistan, 100047 Tashkent, Uzbekistan
*e-mail: mansurhatamov@mail.ru

**e-mail: iskakhm@mail.ru

Received October 15, 2020; revised November 15, 2020; accepted December 23, 2020

The pathogenesis of Verticillium wilt in 8 varieties of cotton (*Gossypium hirsutum*) zoned in Uzbekistan has been established by the method of fluorescence diagnostics. According to the duration of the incubation period, indicating the rate of accumulation of the pathogen, and the presence of ruptures in the fluorescence zone of the vasicentric parenchyma, indicating the termination of its spread through tissues, all varieties were divided into 3 groups. The validity of such a division of varieties in terms of resistance to the pathogen was confirmed by the method of evaluating the indicator that characterizes the degree of staining of the stem vessels cut longitudinally from the soil level. Measurement of the physiological parameters of the hypersensitivity reaction of infected tissues allowed us to divide the studied cotton genotypes in more detail according to the degree of resistance to the causative agent of Verticillium wilt into 4 groups: 1 – unstable, in which there was no hypersensitivity reaction: Ibrat; 2 – susceptible varieties, the quantitative content of phytoalexin – Isohemigossypole in the tissues of which was fixed at a level less than $10 \,\mu\text{g/g}$ of raw tissue: Bukhoro-102, S-4727; 3 – medium-resistant varieties: Navbahor-2, Bukhoro-6, Sulton; 4 – resistant varieties: Gulbahor-2, Ishonch.

Keywords: cotton, fluorescence diagnostics, Gossypium hirsutum, hypersensitivity reaction, phytoalexins, stem

browning, Verticillium wilt

DOI: 10.31857/S0026364821020057

INTRODUCTION

One of the most important components of the adaptive capabilities of plants and the ability to produce a stable harvest in changing environmental conditions is their resistance to biotic factors, in particular to diseases (Dyakov, 1983; Hanson, 2000; Figen, 2002). Physiological and biochemical study of various aspects of the life of plants makes it possible to use the immune properties of the organism itself, with which help it defends itself against the attack of pathogens in nature.

A distinctive feature of the reaction of plants to the introduction of vascular pathogens is a number of successively developing processes that create barriers to the advancement of the fungus to the xylem vessels. In this case, the browning of the vascular walls occurs, associated with a change in polyphenolic compounds and necrosis of the cells surrounding the vessels, from which polyphenolic compounds diffuse into the vessels, causing lignification of their walls (Avazkhodjaev, Zeltzer, 1980; Avazkhodjaev et al., 1990). As a result, their mechanical strength increases, the penetration and spread of the parasite and the inflow of nutrients to it are limited, which increases the protection of the wall

components from the attack of fungus enzymes (Deising et al., 2009).

In this regard, the degree of browning of the longitudinal cut of the stem can be used as a criterion for assessing the wilt resistance of plants. In addition, the property of phenolic compounds and their oxidation products to fluoresce in ultraviolet light is used to diagnose plant diseases with wilt (Subba-Rao, 1954; Cohen, Ibrahim, 1975), and the rate of advancement of fluorescent substances front in the tissues of the infected cotton stem sections and the presence or absence of breaks in the fluorescence zones characterize the degree of its wilt resistance (Lanetskiy, 1970; Avazkhodjaev, Zeltzer, 1980).

The main manifestation of varietal immunity of cotton is the induction of a hypersensitivity reaction in plant tissues infected with the causative agent of Verticillium wilt. This increases the synthesis of fungitoxic substances, post-infectious inhibitors of growth and sporulation of the fungus, phenolic compounds of the gossypole series — phytoalexins (Metlitskiy, Ozeretskovskaya, 1985; Kodama et al., 1988; Avazkhodjaev et al., 1995; Kuc, 1995; Zeringue, 1995; Hammerschmidt, 1999; Hanson, 2000; Dyakov et al., 2001; Figen, 2002; Mavlanova, 2012; Konan et al., 2014), however, the in-

tensity of phytoalexin formation in different cotton genotypes differs markedly (Agaev et al., 2009; Kurbanbaev et al., 2011; Khotamov, Rejapova, 2019). In this regard, to characterize the resistance of cotton to Verticillium wilt, the generally accepted method for determining the parameters of the hypersensitivity reaction in infected plant tissues is used.

Considering that this method has been successfully tested on samples of the genetic collection of cotton from the Institute of Genetics and Experimental Biological of Plants of the Uzbek Academy of Sciences (Kurbanbaev et al., 2011; Khotamov, Rejapova, 2019), it is of interest to compare the content of phytoalexins, isohemigossypol and phytoalexin-equivalent, toxic to the causative agent of the disease, in tissues artificially infected with the fungus *Verticillium dahliae* Kleb. A comprehensive study, including various physiological and biochemical methods, can make it possible to establish the degree of wilt resistance of genotypes — representatives of cotton varieties zoned in Uzbekistan with a high probability.

The aim of this work was to study the resistance of cotton varieties to the Verticillium wilt causative agent by measuring the physiological parameters of the hypersensitivity reaction of tissues infected with the pathogen, the degree of staining and ultraviolet fluorescence of the plant stem longitudinal sections.

MATERIALS AND METHODS

In the experiment, 8 promising or zoned varieties of cotton (*Gossypium hirsutum*) were used: C-4727, Ibrat, Sulton of the Scientific Research Institute of Breeding and Seed Growing of Ministry of Agriculture of Uzbekistan, Bukhoro-6, Bukhoro-102 of the Scientific Research Institute of Cotton Growing of Ministry of Agriculture of Uzbekistan, Ishonch, Novbahor-2, Gulbahor-2 of the Institute of Genetics and Experimental Biology of Plants of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan.

The degree of plant injury was studied in artificial infection of cotton in phase with 5–6 true leaves by microcapillary inoculation the root neck zone with spore suspension of *Verticillium dahliae* race-2.

A monospore culture of *V. dahliae* from the Collection of Unique Scientific Subjects of Phytopathogens and Other Microorganisms of the Mycology Laboratory of the Institute of Genetics and Experimental Plant Biology of the Academy of Sciences of the Republic of Uzbekistan was grown for 8 days in test tubes on a solid Czapek medium of the following composition: NaNO₃ –3 g; KH₂PO₄ – 1 g; MgSO₄ – 0.5 g; KCl – 0.5 g; FeSO₄ – 0.01 g, sucrose – 30 g, agar-agar – 20 g per 1 liter of distilled water. The inoculation was carried out by the prick method on the surface of the agar medium. Conidia or microsclerotia of micromycetes, as well as a mixture of these fungal structures, were used separately as inoculum. Then, using the microbiological loop aseptically part conidia were transferred to pe-

tri dishes with Czapek medium where they are germinated in a thermostat at a temperature of 27°C in complete darkness. Spore suspension was prepared by shaking 2 ml of sterile distilled water in a test tube with a fungus culture of 10–15 days of age (Mavlanova, 2012). The density of fungal spores in suspension was calculated according to the method described in (Israeli et al., 1968). The suspension of fungal conidia obtained in a test tube, after calculating its density, was diluted at the required concentration.

Plants were infected by inoculum injection (2.5 mln spores/ml) using a triple injection into the stem with a syringe. The inoculum was discharged from the syringe as a drop of suspension at the end of the needle. The needle is inserted into the stem at an angle of 45°. The drop was sucked into the stem, and this gave visible confirmation of inoculation. The appearance of chlorosis on the lower leaves of cotton, yellowing of tissues and necrotization of areas of the leaf blade testified to infection of plants by wilt (Avazkhodjaev, Zeltzer, 1980).

Control over the germination of conidia in the tissues of the infected plant was carried out by the method of fluorescence diagnostics (Lanetsky, 1970). Observations of the development of infection by the formation and advancement of the front of fluorescent substances along the stem of cotton infected with wilt were carried out in a stream of UV rays in darkened conditions. The source of ultra-violet rays were mercury quartz lamp SVDSH-120A with filter UFS in PRK-4 unit, transmitting light waves in the range 3600–4000 Å. Longitudinal sections of cotton stalks were watched and value of the fluorescence band and its progress up to the point of growth of the germ were measured. The infected tissue of the stem fluoresces with bright yellowgreen light, and the intact tissue – with violet light. As control served plants, into the root neck of which distilled water was similarly introduced. In all cases, in the control group, formation of a specific fluorescence in the longitudinal sections was not observed.

When assessing the resistance of cotton to the causative agent of Verticillium wilt, an indicator was used that characterizes the degree of staining of the vessels of the stem cut in the longitudinal direction from the soil level (Avazkhodjaev, Zeltzer, 1980). The assessment of the degree of staining was carried out according to the scale for recording the staining of the stem vessels (in points from 0 to 3): 0 – no symptoms; 1 – light brown stripes of reddened vessels; 2 – dark brown stripes of stained vessels are visible; 3 – dark-brown stripes of painted vessels, death of the plant.

When studying the parameters of the hypersensitivity reaction, etiolated hypocotyls of cotton were used. Seedlings were grown in a thermostat at 24°C. The qualitative composition of phytoalexins (FA) was determined by thin layer chromatography on Silufol-UV-254 plates from Kavalier (Czech Republic). For the quantitative determination of isohemigossypol (IHG) and phytoalexin-equivalent (FA-E), cotton seedlings

were finely chopped with scissors, filled with chloroform at 1:3 ratio, and placed in a refrigerator for 24 hours. Then obtained chloroform extract containing FA was filtered from solid residues and dried with a water jet pump. The dried residue was dissolved in 1 ml of chloroform. The resulting chloroform eluate was used for coating Silufol UV-254 plates. The plates were placed in chromatographic chambers and a single separation was performed in a benzol – methanol (9:1) solvent system. Benzol and methanol must be anhydrous because with an admixture of water, the system turns out to be cloudy and unsuitable for analysis. The heat-dried chromatograms were viewed under UV light and developed with fluoroglicin (2% in 96% ethanol). For this, the plate was covered with a developing reagent using a spray gun, then left for several minutes in air to evaporate the solvent, after which the chromatograms were heated for 1 min in a thermostat at 100°C. Phytoalexins IHG and FA-E are stained in a stable dark crimson color. The quantitative determination of FA was carried out by elution of spots from chromatograms with a benzol-methanol mixture (9:1) and measurement of the color intensity on a photoelectrocolorimeter with a blue light filter. The eluate from the clean zone of the chromatogram was used as a standard. The quantitative content of IHG was calculated using a pre-drawn calibration graph using pure IHG preparation as a standard. The results obtained were expressed in µg per g of wet tissue of etiolated seedlings.

The experiments were carried out 3–4 times. The results were processed by methods of mathematical statistics according to Dospehov (1985).

RESULTS

The germination of infectious structures and the development of pathological processes in the tissues of infected plants was controlled by the formation and advancement of the fluorescence zone. Fluorescence diagnostics showed that in the infected tissues of all studied cotton genotypes, 48 hours after infection, a pathological process began, as evidenced by the formation of a specific fluorescent zone at the injection sites of the inoculum. Further studies of longitudinal sections of cotton in a stream of ultraviolet rays showed that the zone of fluorescent substances moves up towards the point of plant growth, spreading along the veins of leaves.

The study of the disease incubation period dynamics, the length of which was limited by the dosed inoculum (Avazkhodjaev, Zeltzer, 1980), showed a different degree of activation of plant defense reactions (Fig. 1). Thus, in the cotton varieties Gulbahor-2 and Ishonch, the rate of advancement of the fluorescence zone during the first 5 days of the incubation period was lower than in all other 6 varieties, in which by day 8, fluorescent substances, spreading along the leaf veins, reached the growth point. A week later, i.e. 15—16 days after infection, varieties S-4727, Ibrat and Buk-

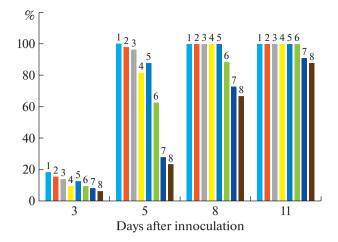


Fig. 1. Dynamics of fluorescent substances front advancement along the cotton stem. The ordinate shows the size of the fluorescence zone, in % of the stem length from the site of inoculation to the point of growth. Cotton varieties: 1 – Ibrat; 2 – S-4727; 3 – Bukhoro-102; 4 – Sulton; 5 – Bukhoro-6; 6 – Navbahor-2; 7 – Ishonch; 8 – Gulbahor-2.

horo-102 showed symptoms of wilt disease in the form of necrotic spots on plant leaves. Similar symptoms of the disease, but to a somewhat lesser extent, were manifested in varieties Navbahor-2, Sulton and Bukhoro-6 only by day 18–20 after artificial infection of plants. It should be noted that there are no signs of the disease in the cotton varieties Gulbahor-2 and Ishonch.

Thus, the differences in the infection of varieties appear at the earliest stages of the incubation period: Gulbahor-2 and Ishonch are characterized by a slower advance of the fluorescence front as compared to other cotton genotypes. At the same time, by the day 11 after infection, varieties Gulbahor-2 and Ishonch are observed numerous ruptures of fluorescence zones, indicating the pathogen spread cessation through plant tissues. To a comparatively lesser extent, ruptures of the fluorescent zones were observed in Navbahor-2 varieties and to a much lesser extent in Bukhoro-2 and Sulton. A continuous, without gaps, fluorescence zone in infected plants of the remaining three varieties (S-4727, Ibrat and Bukhoro-102) spreads along the veins of leaves with the manifestation of external signs of wilt disease. This indicates differences in duration of the incubation period in the studied varieties: its long duration in varieties Gulbahor-2 and Ishonch, to a certain extent, reflects resistance to the pathogen, the accumulation of which is slower (Agaev et al., 2009).

To confirm these conclusions, studies were continued, in which the degree of staining of the stem vessels was used as a criterion for assessing wilt resistance. By the degree of staining, according to the assessment in points, the plants were divided into 4 groups (0, 1, 2, 3) and the percentage of plants in each group was calculated from the total number used in the experiment.

As the obtained data showed, the infection of cotton with the causative agent of Verticillium wilt leads to a

Table 1. Distribution of cotton plants varieties in 4 groups in accordance with the degree of staining of stem vessels (in % of total plants number in each experimental group)

		Plant	groups	
Variety	(iı	-	rom 0 to	3)
varioty	0	1	2	3
Ibrat (control)	100	_	_	_
Ibrat (V. d.)	22.4	21.7	25.1	30.8
S-4727 (control)	100	_	_	_
S-4727 (V. d.)	36.9	17.7	24.2	21.2
Bukhoro-102 (control)	100	_	_	_
Bukhoro-102 (V. d.)	34.6	24.8	21.2	19.4
Sulton (control)	100	_	_	_
Sulton (V. d.)	56.4	18.8	16.5	8.3
Bukhoro-6 (control)	100	_	_	_
Bukhoro-6 (V. d.)	4 4.3	23.6	22.6	9.5
Navbahor-2 (control)	100	_	_	_
Navbakhor-2 (V. d.)	50.0	16.7	26.2	7.1
Ishonch (control)	100	_	_	_
Ishonch (V. d.)	74.1	14.8	11.1	_
Gulbahor-2 (control)	100	_	_	_
Gulbahor-2 (V. d.)	78.0	13.1	8.9	_

Note. V.d. — plants infected with spores of *Verticillium dahliae* (infection load -2.5 million spores/ml).

significant redistribution of the number of plants of all varieties in groups relative to the control (Table 1). So, for all varieties, the appearance of plants with weak signs of vessels staining (group 1) and with signs characteristic of group 2 was noted. The appearance of plants with traits belonging to the lethal group 3 was not detected only in representatives of 2 varieties (Ishonch, Gulbahor-2). At the same time, the largest

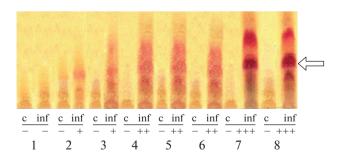


Fig. 2. The use of infected cells hypersensitivity biochemical markers in rapid assessment of cotton varieties disease resistance: 1 - Ibrat; 2 - S-4727; 3 - Bukhoro-102; 4 - Sulton; 5 - Bukhoro-6; 6 - Navbahor-2; 7 - Ishonch; 8 - Gulbahor-2; c - control (intact tissue); $\underline{\text{inf}} - \text{experiment}$ (infection with Verticillium wilt). IHG content: (+) - less than $10 \, \mu\text{g/g}$ of tissue; (++) - more than $10 \, \mu\text{g/g}$ of tissue; (+++) - merogenic concentrations; (-) - no reaction. The arrow indicates the zone corresponding to the IHG.

number of plants assigned to the lethal group 3 (more than 30%) were characteristic of Ibrat variety and, to a somewhat lesser extent (19–21%) Bukhoro-102 and S-4727. Varieties Sulton, Bukhoro-6 and Navbahor-2 occupied an intermediate position in this indicator, because the number of plants with dark brown stripes of stained vessels did not exceed 10%.

The above data correlate with the number of plants with signs of infection by causative agent of Verticillium wilt. Thus, in Ibrat variety, about 35% of diseased plants were detected, in varieties S-4727 and Bukhoro-102, plants with similar signs of infection were noted in 24–26% of cases, in varieties Sulton, Bukhoro-6, Navbahor-2 this indicator did not exceed 14%, and resistant varieties (Ishonch and Gulbahor-2) were characterized, practically, by the absence of plants infected with wilt.

Figure 2 shows thin-layer chromatography on Silufol-UV-254 plates (chromatograms were developed by fluoroglicin) of chloroform extract from etiolated hypocotyls of cotton seedlings, 48 hours after artificial infection of plants with the causative agent of Verticillium wilt.

Chromatograms analysis made it possible to reveal that infection of plants with the causative agent of the disease induces a hypersensitivity reaction in the etiolated seedlings hypocotyls tissues of most of the cotton varieties used in the experiments, except for Ibrat variety. To the greatest extent, the hypersensitivity reaction is manifested in infected tissues of cotton varieties Ishonch and Gulbahor-2, the total content of phytoalexins in which reaches concentrations that are practically toxic for the pathogen. The varieties Sulton, Bukhoro-6, and Navbahor-2, under conditions of wilt infection, were characterized by a lower ability to induce phytoalexin formation processes, while IHG concentration exceeded 10 µg/g of raw tissue, but did not reach necrogenic. And a very weak reaction to infection was shown by varieties S-4727 and Bukhoro-102, the content of IHG in the tissues of which was lesser than $10 \mu g/g$ (Table 2).

Thus, the assessment of various genotypes by using biochemical markers of the hypersensitivity of infected cells made it possible to divide in more detail the cotton varieties studied in the experiment according to the degree of wilt resistance into 4 groups: 1 – unstable, in which the absence of a hypersensitivity reaction was noted: Ibrat; 2 – susceptible varieties, the quantitative content of IHG in the tissues of which was fixed at a level less than $10 \mu g/g$; Bukhoro-102, S-4727; 3 – medium resistant varieties: Bukhoro-6, Sulton; 4 – resistant varieties: Gulbahor-2, Ishonch. In addition, the Navbahor-2 variety, according to the phytoalexin formation indices, occupies an intermediate position between the groups of medium-resistant and resistant varieties, nevertheless, it was assigned to the group of medium-resistant varieties.

DISCUSSION

Recently, the widespread development of studies of the mechanism of the relationship between the host plant and the pathogen has made it possible to approach the understanding of physiological and biochemical factors from new positions that determine the resistance and susceptibility of cotton to verticillium wilt (Avazkhodjaev et al., 1995; Deising, 2009; Karademira et al., 2012; Le et al., 2020). These factors underlie various methods for identifying pathogen-resistant genotypes (Avazkhodiaev, Zeltzer, 1980; Hanson, 2000: Dvakov et al., 2001: Malinovsky, 2004: Celik et al., 2019). Among them, one can single out methods for determining the rate of growth of the zone of substances fluorescent in ultraviolet rays in the stems of plants infected with wilt and the degree of brownness of the cotton stem (Subba-Rao, 1954, Lanetsky, 1970; Metlitskiy, Ozeretskovskaya, 1985; Agaev et al., 2009). The use of these methods allowed us to divide a number of varieties zoned in Uzbekistan according to the values of the studied indicators into 3 groups.

Another effective method for determining the wilt resistance of plants is the method of measuring the physiological parameters of the hypersensitivity reaction of the tissues of artificially infected seedlings, which is based on measuring the content of phytoalexins, the particular importance of which in the protective reactions against wilt in cotton and other crops is noted in a number of studies (Cohen, Ibrahim, 1975; Kodama et al., 1988; Avazkhodjaev et al., 1995; Kuc, 1995; Hammerschmidt, 1999; Figen, 2002; Kurbanbaev et al., 2011; Mavlanova, 2012; Khotamov, Rejapova, 2019). Differences in the intensity of phytoalexin formation in the tissues of etiolated seedlings made it possible to assign more correctly 8 cotton genotypes to 4 groups that differ in the degree of resistance to the causative agent of Verticillium wilt.

Comparison of the experimental data on the efficiency of phytoalexin formation in the tissues of infected seedlings and the qualitative and quantitative indicators of the fluorescent zones of stem sections, as well as the degree of their staining in various cotton genotypes, showed the presence of certain dependencies between them. Calculation of the Pearson correlation coefficient (r_n) between the content of IHG as the main phytoalexin, which determines the efficiency of the reaction of cotton hypersensitivity to the phytopathogen, and the length of the fluorescence zone made it possible to establish the value $r_p = -0.92$ with an average error of the correlation coefficient $m_r = 0.058$. Thus, a high negative correlation was found between the compared indicators of resistance of different cotton varieties to the causative agent of Verticillium wilt: the shorter the length of the fluorescence zone of the infected tissues, the more effective the system of plant defense reactions, determined by the level of FA content in the tissues of resistant varieties. Conversely, a low level of IHG synthesis contributes to the unimpeded spread of the pathogen through the tissues of susceptible variet-

Table 2. The content of phytoalexins — isohemigossypol (IHG) and phytoalexin-equivalent (FA-E) in etiolated hypocotyls tissues of cotton varieties seedlings 48 hours after infection of plants with causative agent of Verticillium wilt

Variety	Phytoalexin content, μg/g raw tissue	
	IHG	FA-E
Ibrat	0.1 ± 0.09	0.2 ± 0.15
S-4727	9.0 ± 0.95	7.8 ± 0.92
Bukhoro-102	7.3 ± 0.88	6.9 ± 0.72
Sulton	18.4 ± 1.99	15.2 ± 1.61
Bukhoro-6	17.7 ± 1.79	13.4 ± 1.38
Navbahor-2	25.2 ± 2.39	19.8 ± 2.07
Ishonch	34.8 ± 3.53	25.7 ± 2.62
Gulbahor-2	32.6 ± 3.45	24.5 ± 3.01

Note. The confidence interval of the mean values was at least 95% ($P \le 0.05$).

ies, which is reflected in an increase in their fluorescence level. In addition, a fairly high correlation was found between the indices of the size of the fluorescence zone, as well as the content of phytoalexins on the one hand, and the number of plants with characteristic signs of wilt disease, on the other. The correlation coefficients between them are set at 0.86 ± 0.131 and - 0.88 ± 0.091 , respectively. This indicates the legitimacy of using these methods in the study of plant wilt resistance and a fairly accurate assessment of the degree of resistance of the studied cotton genotypes to the causative agent of Verticillium wilt – the fungus *V. dahliae*. A complex of physiological and biochemical studies established differences in the degree of wilt resistance of various varieties of cotton, which, according to this feature, are divided into groups: unstable (Ibrat), susceptible (C-4727, Bukhoro-102), medium-resistant (Sulton, Bukhoro-6, Navbahor-2) and resistant varieties (Ishonch, Gulbahor-2).

REFERENCES

Agaev G.M., Avazhodjaev M.H., Nabiev B.A. et al. Realization of immunology control of cotton plant in dependence on cultivation technologies. Uzbekskiy biologicheskiy zhurnal. 2009. № 3. P. 49–52 (in Russ.).

Avazkhodjaev M.Kh., Zeltzer S.S., Nuritdinova H. et al. Phytoalexins as a factor in wilt resistance of cotton. In: Handbook of phytoalexin metabolism and action. Marcel Dekker Inc., N.Y. etc., 1995, pp. 129–160.

Avazkhodjaev M.Kh., Nuritdinova H.V., Zeltzer S.S. Dynamics of pathological changes in xylem of the cotton plant under the influence of the fungus Verticillium dahliae. Mikologiya i Fitopatologiya. 1990. V. 24 (3). P. 240–244 (in Russ.).

Avazkhodjaev M.Kh., Zeltzer S.S. Physiological factors of cotton wilt resistance. Tashkent, 1980 (in Russ.).

Çelik S., Bardak A., Erdoğan O. Screening of upland cotton genotypes (*Gossypium hirsutum* L.) against cotton *Verti*-

- *cillium (Verticillium dahliae* Kleb) wilt. Bangladesh J. Bot. 2019. V. 48 (4). P. 1185–1192.
- Cohen V., Ibrahim R.K. Changes in phenolic compounds of sunflowers infected by *Plasmopara halstedii*. Can. J. Bot. 1975. V. 53 (22). P. 231–238.
- Deising H.B., Horbach R., Ludwig N. et al. Mechanisms of fungal Infection. In: The 3rd International Symposium on plant protection and plant health in Europe "Crop plant resistance to biotic and abiotic factors: Current potential and future demands". Berlin, Dahlem, 2009, pp. 290–302.
- Dospekhov B.A. Field experiment technique (with the basics of statistical processing of research results). Agropromizdat, Moscow, 1985 (in Russ.).
- Dyakov Yu. T. Physiological-biochemical mechanisms of resistance of plants to fungal diseases. In: Itogi Nauki i tekhniki. V. 3. Mechanisms of plants resistance to viruses and fungi. Moscow, 1983, pp. 5–90 (in Russ.).
- Dyakov Yu.T., Ozeretskovskaya O.L., Javakhia V.G. et al. General and molecular phytopathology. Moscow, 2001 (in Russ.).
- Hammerschmidt R. Phytoalexins: What have we learned after 60 years? Ann. Rev. Phytopathol. 1999. V. 37. P. 285—306.
- Hanson L.E. Reduction of Verticillium wilt symptoms in cotton following seed treatment with Trichoderma virens. J. Cotton Science. 2000. № 4. P. 224–231.
- *Izrailskiy V.P., Shklyar S.N., Beltyukova K.I. et al.* A guide for studying bacterial plant diseases. General issues. Kolos, Moscow, 1968 (in Russ.).
- Karademira E., Karademira Ç., Ekincia R. et al. Effect of Verticillium dahliae Kleb on cotton yield and fiber technological properties. Int. J. Plant Prod. 2012. V. 6 (4). P. 1735–6814.
- Khotamov M.M., Rejapova M.M. Resistance of variety Gossypium hirsutum L. species to Verticillium wilt. Int. J. Innovative Research in Multidisciplinary Field. 2019. V. 5 (5). P. 78–80.
- Kodama O., Suzuki T., Miyokawa J. et al. Ultraviolet induced accumulation of phytoalexines in rice leaves. Agr. Biol. Chem. 1988. V. 52. P. 2469–2473.
- Konan Y.K.F., Kouassi K.M., Kouakou K.L. et al. Effect of methyl jasmonate on phytoalexins biosynthesis and induced disease resistance to Fusarium oxysporum f. sp. vasinfectum in cotton (Gossypium hirsutum L.). Int. J. Agronomy. 2014. https://doi.org/10.1155/2014/806439
- Kuc J. Phytoalexins, stress metabolism and disease resistance in plants. Ann. Rev. Phytopathol. 1995. V. 33. P. 275–297.
- Kurbanbayev I.Zh., Agaev G.M., Khotamov M.M. et al. Characteristics of some samples of cotton germplasm for resistance to wilt disease. Uzbekskiy Biologicheskiy Zhurnal. 2011. № 2. P. 49–51 (in Russ.).
- Lanetsky V.P. Fluorescence of pathological metabolites in the vascular system of cotton plants infected with Verticillium. In: Science for plant protection. Voronezh, 1970, pp. 31–39 (in Russ.).
- Le D.P., Gregson A., Tran T.T. et al. Co-occurrence of defoliating and non-defoliating pathotypes of Verticillium dahliae in field-grown cotton plants in New South Wales, Australia. Plants. 2020. V. 9 (6). P. 750–758.

- *Malinovsky V.I.* Plant physiology. Textbook. university manual. Vladivostok, 2004 (in Russ.).
- Mavlanova S.A. Physiological and biochemical peculiarities of the induced resistance of cotton to sucking pests-insects and *Verticillium* wilt exitant. Cand. Biol. Sci. Thesis. Tashkent, 2012 (in Russ.).
- Metlitskiy L.V., Ozeretskovskaya O.L. How plants protect themselves from disease. Nauka, Moscow, 1985 (in Russ.).
- *Mert-Türk F.* Phytoalexins: Defense or just a response to stress? J. Cell Mol. Biol. 2002. № 1. P. 1–6.
- Subba-Rao N.S. Fluorescence phenomenal in fusariose wilt of cotton. J. Ind. Bot. Soc. 1954. V. 4. P. 33–36.
- Zeringue H.J. Cotton (Gossypium hirsutum) strategies of defense expression. In: Handbook of phytoalexin metabolism and action. Marcel Dekker Inc., N.Y. etc., 1995. pp. 161–198.
- Авазходжаев М.Х., Зельцер С.Ш. (Avazhojaev, Zeltzer) Физиологические факторы вилтоустойчивости хлопчатника. Ташкент: ФАН, 1980. 122 с.
- Авазходжаев М.Х., Нуритдинова Х., Зельцер С.Ш. (Avazhodjaev et al.) Динамика патологических изменений в ксилеме растений хлопчатника под воздействием гриба Verticillium dahliae // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24. № 3. С. 240—244.
- Агаев Г.М., Авазходжаев М.Х., Набиев Б.А. и др. (Agaev et al.) Реализация иммунологического контроля хлопчатника в зависимости от технологии его возделывания // Узб. биол. ж. 2009. № 3. С. 49–52.
- Доспехов Б.А. (Dospekhov) Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Дьяков Ю.Т. (Dyakov) Физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений к грибным болезням // Итоги науки и техники. Защита растений. Т. 3. Механизмы устойчивости растений к вирусам и грибам. Москва, 1983. С. 5—90.
- Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г. и др. (Dyakov et al.) Общая и молекулярная фитопатология. М.: Общество фитопатологов, 2001. 302 с.
- Израильский В.П., Шкляр С.Н., Бельтюкова К.И. и др. (Izrailskiy et al.) Руководство для изучения бактериальных болезней растений. Общие вопросы. Москва: Колос, 1968. 343 с.
- Курбанбаев И.Ж., Агаев Г.М., Хотамов М.М. и др. (Кurbanbaev et al.) Характеристика некоторых образцов гермоплазмы хлопчатника на устойчивость к вилтовой болезни. Узб. биол. журнал. 2011. № 2. С. 49—51.
- Ланецкий В.П. (Lanetskiy et al.) Флуоресценция патологических метаболитов в сосудисто-проводящей системе растений хлопчатника, инфицированного вертициллиумом // Наука защите растений. Воронеж, 1970. С. 31—39.
- Мавланова С.А. (Mavlanova) Физиолого-биохимические особенности индуцированной устойчивости хлопчатника к сосущим насекомым-вредителям и возбудителю вертициллезного вилта. Дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент, 2012. 132 с.
- Малиновский В.И. (Malinovskiy) Физиология растений. Учеб. пособие вузов. Владивосток: ДВГУ, 2004. 94 с.
- Метлицкий Л.В., Озерецковская О.Л. (Metlitskiy, Ozertsekovskaya) Как растения защищаются от болезней. М.: Наука, 1985. 114 с.

Исследование патогенеза вертициллезного вилта у различных генотипов хлопчатника

М. М. Хотамов^{a,#}, И. Г. Ахмеджанов^{b,##}

^a Институт генетики и экспериментальной биологии растений АН РУз, Юкору-Юз, Ташкентская область, Узбекистан ^b Институт биофизики и биохимии при Национальном университете Узбекистана, Ташкент, Узбекистан [#]e-mail: mansurhatamov@mail.ru

##e-mail: iskakhm@mail.ru

Методом флуоресцентной диагностики установлены особенности патогенеза вертициллезного вилта у 8 районированных в Узбекистане сортов хлопчатника (*Gossypium hirsutum*). По продолжительности инкубационного периода, свидетельствующего о скорости накопления патогена, и наличию разрывов зоны флуоресценции вазицентричной паренхимы, указывающих на прекращение его распространения по тканям, все сорта были разделены на 3 группы. Правомерность такого разделения сортов по устойчивости к патогену была подтверждена методом оценки показателя, характеризующего степень окрашивания сосудов стебля, разрезанного в продольном направлении от уровня почвы. Измерение физиологических параметров реакции сверхчувствительности инфицированных тканей позволило более детально разделить исследованные генотипы хлопчатника по степени устойчивости к возбудителю вертициллезного вилта на 4 группы: 1 — неустойчивые, у которых отмечено отсутствие реакции сверхчувствительности: Ибрат; 2 — восприимчивые сорта, количественное содержание ИГГ в тканях которых фиксировалось на уровне, меньшем 10 мкг/г: Бухоро-102, С-4727; 3 — среднеустойчивые сорта: Навбахор-2, Бухоро-6, Султон; 4 — устойчивые сорта: Гулбахор-2, Ишонч.

Ключевые слова: вертициллезный вилт, побурение стебля, реакция сверхчувствительности, фитоалексины, флуоресцентная диагностика, хлопчатник, *Gossypium hirsutum*