

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ



На правах рукописи



ГРУМ-ГРЖИМАЙЛО
Ольга Алексеевна

**МИКРОМИЦЕТЫ ЗАБОЛАЧИВАЮЩИХСЯ ВОДОЕМОВ
ПОБЕРЕЖЬЯ КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ**

Специальность 03.02.12 – микология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

29 НОЯ 2012

Москва 2012

Работа выполнена на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, на Беломорской Биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М.В. Ломоносова, в лаборатории генетики университета г. Вагенинген, Нидерланды

Научный руководитель

кандидат биологических наук
Биланенко Елена Николаевна

Официальные оппоненты

доктор биологических наук, проф.
Марфенина Ольга Евгеньевна
кандидат биологических наук
Семёнова Татьяна Александровна

Ведущая организация

Институт биохимии и физиологии микроорганизмов имени Г.К. Скрыбина РАН,
отдел «Всероссийская коллекция микроорганизмов»

Защита диссертации состоится 7 декабря 2012 года в 15.30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, МГУ имени М.В. Ломоносова, Биологический факультет (аудитория М-1), т/факс: (495) 939-39-70

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 2 ноября 2012 года

Ученый секретарь

диссертационного совета,
Кандидат биологических наук



М.А. Гусаковская

Актуальность исследования. Болота побережья Кандалакшского залива Белого моря уникальны по происхождению. Они образуются путем отделения от моря из-за быстрого поднятия суши (0.5 см/год), дальнейшего опреснения и заболачивания (Пантюлин и др., 2011). Эти процессы сопровождаются изменением свойств данных водоемов и условий обитания в них живых организмов, поэтому по мере отдаления от моря происходит закономерная смена морской биоты на пресноводную и характерную для торфяников. Грибы, выполняющие в любых сообществах важную роль деструкторов, симбионтов, паразитов и патогенов, несомненно, сопутствуют эволюции отшнуровывающихся от моря водоемов (их число на побережье Кандалакшского залива оценивается от одной до нескольких сотен), однако в литературе практически отсутствуют сведения, касающиеся микобиоты подобных экосистем.

Конечной стадией развития заболачивающихся водоемов исследованного региона являются верховые болота, доминирующая растительность которых – сфагновые мхи. Болота характеризуются неблагоприятными для развития организмов условиями анаэробно-кислотной среды, низких температур, повышенной кислотности и влажности, наличия азота в виде сложных органических веществ и ингибирующего влияния фенольных соединений. Сложный процесс торфообразования невозможно понять, если не учитывать деятельность микроорганизмов-деструкторов, бактерий и грибов, способных функционировать в таких условиях (Thormann et al., 2004a, 2006, 2007; Панкратов и др., 2005; Качалкин, 2010). Изучению грибов в торфяниках посвящен ряд работ, однако отсутствие целостной картины микробиологической деструкции обусловлено недостатком данных как по биоразнообразию грибных сообществ в разных типах торфяных почв, особенно северных районов, так и по функциональной значимости отдельных видов грибов на разных этапах сукцессии (Грум-Гржимайло и др., 2010). Исследование специфики структуры сообщества микромицетов, формирующегося в разновозрастных торфяниках, составляет необходимое звено в изучении процесса торфообразования в целом.

Работа посвящена характеристике микобиоты разных компонентов заболачивающихся водоемов, отражающих практически все стадии развития болот в регионе исследования, с использованием морфологических, культуральных и молекулярных данных.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучить микобиоту разных компонентов заболачивающихся водоемов побережья Кандалакшского залива Белого моря.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Характеризовать таксономическую структуру сообщества грибов разных компонентов болот, находящихся на разной высоте над уровнем моря, с использованием морфолого-культуральных и молекулярных методов.
- Выяснить положение видов неясной таксономии в общей системе грибов с использованием подходов молекулярной филогении.
- Определить количественное содержание зачатков культивируемых грибов во всех компонентах водоемов разной степени заболачивания.
- Создать коллекцию культур микромицетов из исследованных экотопов.
- Выявить закономерности распределения микромицетов по профилю разных компонентов болот различной степени удаленности от моря и заболачивания.
- Изучить образцы сфагновых мхов разной степени деструкции с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) и молекулярными методами.
- Проанализировать скорость линейного роста распространенных в торфяниках видов грибов при разных значениях pH.
- Исследовать особенности роста часто встречающихся видов грибов на средах с разными источниками углерода в кислых и щелочных условиях.
- Исследовать способность к росту и особенности морфологии видов грибов из торфяников верховых болот в условиях дефицита кислорода.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование культивируемых грибов торфа и ила прибеломорских болот разной степени опреснения и заболачивания. Использование наряду с морфолого-культуральными молекулярных данных позволило впервые установить таксономическую структуру сообщества грибов, включая стерильные морфотипы, среди которых значительная доля принадлежит базидиомицетам. Обнаружены новые для науки таксоны грибов. Новые данные получены в отношении распределения грибов в зависимости от стадии формирования торфяника. Для оз. Кисло-Сладкое получены микологические данные, характеризующие его как водоем переходного типа, сохраняющий связь с морем. Обнаружение обильного развития грибов на поверхности разлагающихся участков сфагнума и присутствия

ДНК грибов в тканях без видимых повреждений, возможности роста на соединениях, преимущественно входящих в состав мхов, развития при различных значениях pH среды, а также в условиях гипоксии, позволило расширить представление об участии грибов в деструкции разных компонентов сфагновых болот по всему профилю торфяника.

Практическая значимость. Создана и поддерживается коллекция грибов из торфа и ила сфагновых болот, включающая группу грибов - деструкторов сложных полимерных соединений, а также группу энтомопатогенных видов грибов. На базе коллекции возможен поиск потенциальных объектов для биотехнологии. Представленная характеристика видового состава и экологии грибов в водоемах на разных этапах заболачивания позволяет оценить их роль и значимость в процессе торфообразования, выявить наиболее активных деструкторов органического материала торфа и ила.

Ацидофильные и ацидотолерантные грибы могут быть использованы как модели для изучения адаптаций к кислым условиям местообитаний, а энтомопатогенные виды – для разработки средств биозащиты от насекомых.

Выявленные особенности структуры сообществ грибов в болотных экосистемах могут быть использованы при чтении курса лекций по экологии грибов.

Секвенированные 334 участка ДНК 219 штаммов грибов (ITS, LSU, SSU rDNA) депонированы в GenBank NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>), где им присвоены номера: JQ768386-JQ768405, JQ780611-JQ780667, JX507628-JX507735, JX535036-JX535187.

Апробация работы. Результаты работы были доложены на Европейском конгрессе микологов «XV Congress of European Mycologists» (Санкт-Петербург, Россия, 2007); 2-м и 3-м Съездах микологов России (Москва, Россия, 2008, 2012); научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им Н.А. Перцова (ББС, Россия, 2008); Азиатском конгрессе микологов «XII Congress of Asian Mycologists and XII International Marine and Freshwater Mycology Symposium) (Taichung, Taiwan, 2009); заседаниях лаборатории генетики Университета г.Вагенинген (Wageningen, The Netherlands, 2011) и кафедры Микологии и альгологии Биологического ф-та МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия, 2012).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 9 работ.

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения, списка литературы и 21 приложения. Работа изложена на 236 страницах, содержит 21 таблицу и 78 рисунков, приложения с 21 рисунком и 12 таблицами. Список литературы включает 170 источников, из них 107 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В обзоре литературы приведены сведения по распространению, типам и особенностям болот. Проведен подробный анализ современного состояния проблемы изучения сообществ микромицетов верховых болот в целом и результатов микологических исследований торфяников и почв Прибеломорской таежной зоны. Представлены материалы о роли грибов в деструкции разных слоев торфяников, рассмотрены особенности экологии отдельных видов. Приведены данные, касающиеся способности микромицетов к росту в условиях гипоксии. Обсуждается значение торфяников в глобальных процессах биосферы и актуальность исследования болотных экосистем.

Глава 2. Материалы и методы

Материалы. Материалами для исследования послужили образцы сфагнома, торфа, ила, почвы и прибрежного грунта водоемов разной степени заболоченности, расположенных на разной высоте относительно уровня моря и удаленности от него, в окрестностях Беломорской Биологической Станции (ББС) им. Н.А. Перцова (66°34'N, 33°08'E) МГУ (рис. 1). Для анализа микобиоты было отобрано 117 образцов в июне-августе 2007-2010 гг. Образцы торфа около озер Верхнее, Круглое и Ершовские стерильно отбирали с помощью пробоотборочного бура в скважинах через каждые 0.5м снизу вверх, начиная с максимальной глубины. В деятельном слое (до 0.5м) ножом отбирали образцы торфа через каждые 0.1м, очеса, живой части сфагнома, почвы из разных слоев почвенных разрезов. Образцы придонного глубинного и поверхностного ила отбирали с разной глубины каждые 0.5м стерильно методом дайвинга и фридайвинга, с поверхности дна и с глубины ~0.3м в каждой точке отбора (табл. 1, 2). До посева образцы хранили в холодильнике при температуре +4°C в течение 1-2 суток. Были собраны доминирующие виды сфагнома для определения, части живых мхов разной степени деструкции для фиксации и исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа и анализа ДНК грибов.

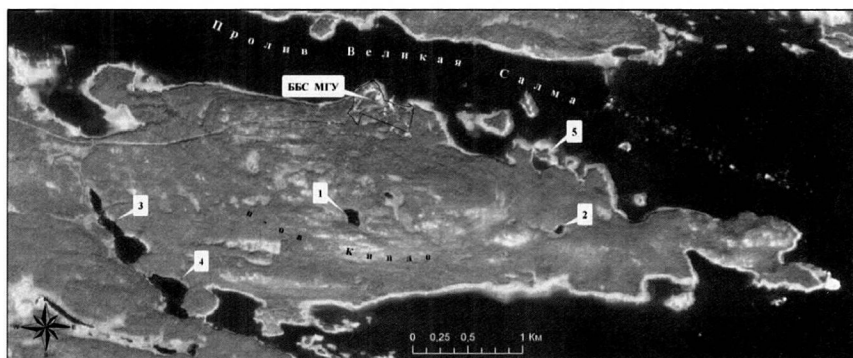


Рис. 1. Расположение исследованных болот на п-ве Киндо: 1 – оз. Верхнее (87 м над уровнем моря); 2 – оз. Круглое (27.5 м над ур. моря), 3 – оз. Ершовское Верхнее (4 м над ур. моря), 4 – оз. Ершовское Нижнее (3 м над ур. моря), 5 – оз. Кисло-Сладкое (1-2 м над ур. моря).

Таблица 1. Краткая характеристика образцов из торфа и ила 4-х водоемов

Озеро	Сфагновый торф			Придонный ил		
	кол-во образцов	pH	Глубина отбора (м)	кол-во образцов	pH	Глубина отбора (м)
Верхнее	22	4.1	0-2.0	6	6.0	1.0-2.4
Круглое	21	4.1	0-1.4	6	6.0-6.5	1.6-2.5
Ершовское Верхнее	19	5.5	0-1.8	4	5.5-8.0	0.7-1.8
Ершовское Нижнее	-	-	-	6	5.5-8.0	1.1-2.4

Таблица 2. Характеристика образцов из разных компонентов оз. Кисло-Сладкое

Компоненты озера	Число образцов	pH	Глубина отбора (м)
Торф сфагновый	9	5.0-6.0	0-0.3
Торф осоковый	5	5.0	0-0.1
Прибрежная лесная почва	8	6.0	0-0.3
Грунт литорали	13	6.5-8.5	0-0.1
Ил придонный	7	5.0-6.0	0.5-3.5

Анализ грибов в образцах: посев, учет, изоляция, идентификация. Для выделения и культивирования микромицетов образцы методом разведения сеяли на стандартные и селективные агаризованные среды (табл. 3). Учет выросших колоний, изоляцию на пробирки с питательной средой и посев на диагностические среды проводили поэтапно в течение 1-2 недель инкубации посевов при температуре 21-23°C.

Таблица 3. Среды для выделения и культивирования микромицетов

Тип	Название	pH
стандартные	сусло-агар (СА)	5.5
	голодный агар (ГА)	6.5
селективные	агар на основе вытяжки из сфагнома (BC)	4.5
	агар на основе лимонно-кислого буфера (ЛБ)	4.0
	агар на основе щелочного фосфатного буфера (ЩА)	9.0
	агар на основе полуморской воды из оз. Кисло-Сладкое (МВ)	8.0

Микроскопировали и фотографировали при помощи световых микроскопов марок Микмед-2, Leica DM 2500, Carl Zeiss Axioskop 40 FL. Идентификацию грибов по морфолого-культуральным признакам проводили с использованием отечественных и зарубежных определителей. Для молекулярной идентификации анализировали нуклеотидные последовательности регионов ITS1-5.8S-ITS2, 28S и 18S рДНК. Амплификацию региона ITS из чистых культур грибов проводили с использованием праймеров ITS1F и ITS4R, региона LSU с праймерами LR0R и LR9, региона SSU с праймерами NS1 и NS8. Для секвенирования использовали праймеры, с которыми амплифицировали, а также LR7, NS4 (Vilgalys et al., 1990; White et al., 1990). Амплификацию и секвенирование региона ITS ДНК грибов из тканей сфагнома проводили с праймерами NSA3, NLC2, NS11, NLB4 (Martin et al., 2005). Обрабатывали последовательности с использованием пакета программ Lasergene Package 7.1 (DNA Star), сравнивали их с данными GenBank (NCBI, Blast similarity search) и депонировали.

Названия таксонов и их положение в системе приводятся в соответствии с 9 изданием Словаря грибов Эйнсворта и Бисби (Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi (9th ed.), 2001), электронный вариант в интернете <http://www.indexfungorum.org/>.

Частоту встречаемости вида рассчитывали как отношение числа образцов, где вид был встречен, к общему числу образцов (%). **Удельное обилие рода** определяли как процентное отношение количества колониеобразующих единиц (КОЕ) данного рода к общему количеству КОЕ всех родов, **видовое разнообразие рода** определяли как число видов данного рода в торфянике. Обсчет данных производили в программе Microsoft Office Excel 2007. Для оценки биоразнообразия с помощью программы PAST 2.14 (Hammer et al., 2001) рассчитывали индексы альфа-разнообразия (Шеннона, выровненности,

доминирования Симпсона, Бергера-Паркера), и бета-разнообразия (коэффициенты Сьёренсена и Жаккара) (Лебедева и др., 1999; Zak et al., 2004).

Построение филогенетических деревьев проводили на базе частичных последовательностей участков ITS и LSU. Нуклеотидные последовательности для построения филогенетических деревьев были использованы из материалов статей с описаниями и данных NCBI. Для выравнивания, обработки полученного набора сиквенсов и сшивки разных участков ДНК использовали программы MAFFT 6 (Katoh et al., 2009), MEGA 4 (Tamura et al., 2007), BioEdit (Hall, 1999), Mesquite (Maddison et al., 2010). Тестировали наборы сиквенсов каждого гена для выбора наилучшей эволюционной модели, обчисляли по принципу максимального правдоподобия (maximum likelihood) (ML) для байесовского вывода (Bayesian inference) (BI), по информационному критерию Акаике (Akaike Information Criterion) (AIC) в программе jModelTest 0.1.1 (Posada, 2008). Байесовский анализ осуществляли в программе MrBayes 3.1.2 (Ronquist et al., 2005), ML – в GARLI 2.0 (Zwickl, 2008), NJ – в MEGA 4. Редактировали с использованием программ MrEnt v. 2.2 (Zuccon et al., 2010), TreeGraph 2 (Stöver et al., 2010) и Adobe Illustrator CS5.1.

Исследование сфагнома разной степени деструкции в СЭМ. Сфагнум фиксировали в 2.5% растворе глутар альдегида в фосфатном буфере, обезвоживали в серии растворов этанола (30%→50%→70%→96%) и в ацетоне, с последующим высушиванием в критической точке и напылением углеродом и металлом. Исследовали образцы с помощью сканирующего электронного микроскопа марки Jeol (JSM – 6380, Япония).

Изучение способности роста микромицетов в условиях гипоксии. На агаризованную глюкозо-пептонную среду сеяли 51 вид грибов в двух повторностях, одну из которых помещали в контейнер с газогенераторами GENbox, создающих условия гипоксии, а другую оставляли на воздухе (контроль). Инкубирование проводили в термостате при температуре 25°C в течение месяца.

Анализ линейной скорости роста грибов при разных значениях pH. В стеклянные трубки со средой CA на основе цитратного, карбонатного и фосфатного буферов со значениями pH от 3 до 10 сеяли 36 изолятов распространенных в болотах микромицетов в двух повторностях, инкубировали в течение месяца на свету при температуре 23°C, регулярно отмечали край растущих колоний и анализировали полученные результаты с помощью графиков скорости роста (мм/сут), построенных в программе Excel.

Исследование особенностей роста на разных источниках углерода.

Проводили посев 36 изолятов часто встречающихся в болотах грибов на агаризованные среды с фосфатными буферами (рН 6, рН 8) в двух повторностях. Использовали 16 углеводов, соответствующих химическому составу сфагновых мхов: глюкоза, арабиноза, ксилоза, галактоза, фруктоза, манноза, целлобиоза, сахароза, галактуроновая кислота, ксилан березовый, пектин яблочный, гуаран, целлюлоза, хитин, лигнин и таниновая кислота. Контролем служили среды без сахаров. Инкубирование и анализ результатов проводили как в предыдущем эксперименте.

Глава 3. Результаты и обсуждение

Таксономическое разнообразие и показатели численности культивируемых микромицетов торфа и ила заболачивающихся водоемов.

В данном разделе подробно охарактеризован видовой состав мицелиальных грибов из разных компонентов водоемов, находящихся на разных стадиях заболачивания (озера Верхнее, Круглое, Ершовское Верхнее, Ершовское Нижнее, Кисло-Сладкое). Всего изолировали 328 видов грибов, из которых 209 (64%) принадлежали отд. *Ascomycota*, 36 видов (11%) – отд. *Basidiomycota*, 10 видов (3%) – отд. *Zygomycota*, 73 стерильных морфотипа не идентифицировали. Средняя численность жизнеспособных зачатков грибов составляет 10^2 – 10^5 КОЕ на 1 г сухой массы образца. Преобладание грибов из отд. *Ascomycota* за счет анаморфных видов было общей особенностью для микобиоты всех исследованных водоемов (рис. 2). Наибольшее число выделенных анаморфных видов принадлежит к роду *Penicillium* (42 вида), в основном секциям *Monoverticillata* и *Biverticillata-Symmetrica*. Сходная закономерность отмечена и для молодых формирующихся почв в отсутствие древесной растительности (Егорова, 2012). Удельное обилие рода *Penicillium* в среднем составляет в торфе 29.5 %, в иле 11.5 %.

В торфе водоемов, давно потерявших связь с морем и находящихся на стадиях верховых или переходных болот, типичными (по показателям временной и пространственной частот встречаемости) были виды *Penicillium spinulosum*, *P.funiculosum*, *P.glabrum*, *P.thomii*, *P.variabile*, *Cladosporium bruhnei*, *C.cladosporioides*, *C.herbarum*, *C.sphaerospermum*, *Beauveria bassiana*, *Oidiodendron griseum*, *Tolypocladium inflatum*, *Phlebiopsis gigantea*, *Aureobasidium*

pullulans и *Trichoderma viride* (рис. 4). Отмечены виды, известные как деструкторы сфагновых мхов (*O.griseum*, *O.maius*, *O.periconioides*, *P.funiculosum*, *P.spinulosum*, *P.thomii*). Четкой корреляции состава видов грибов с изменением глубины образцов торфа не наблюдали. Наибольшее число видов микромицетов выделено из верхних и самых глубинных слоев торфяников.

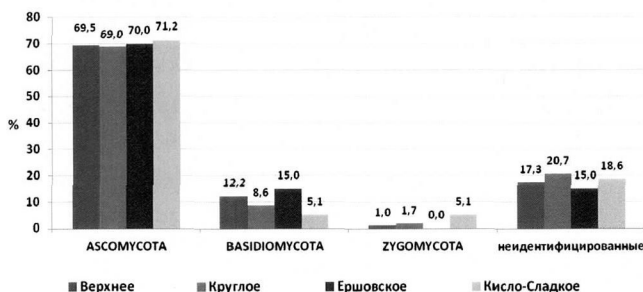


Рис. 2. Представленность отделов грибов в озерах Верхнее, Круглое, Ершовские и Кисло-Сладкое

В придонном иле, в отличие от торфа, наиболее частыми были стерильные мицелии и виды *Tolypocladium inflatum*, *Trichoderma hamatum*, *T.polysporum*, *T.viride*, *Penicillium funiculosum*, *P.roseopurpureum*, *P.spinulosum*, *Aureobasidium pullulans*, *Sistotrema brinkmannii*, *Ascomycota* sp., *Scopulariopsis brumptii*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Geotrichum candidum*, *Acrodontium crateriforme*, *Emericellopsis minima* и *Helotiales* spp. Отмечены виды, характерные для морских местообитаний (*Acremonium potronii*, *A.strictum*, *E.minima*). Из образцов поверхностного ила выделялось больше грибов, чем из глубинного ила.

Ниже приведен список выделенных видов микромицетов. Знаком * отмечены виды, таксономическое положение которых подтверждено молекулярными методами.

ZYGOMYCOTA

i.s.: **Mortierellales**: Mortierellaceae: **Mortierella** *elongata* Linnem.*, *M. lignicola* (G.W. Martin) W. Gams et R. Moreau, *M. longicollis* Dixon-Stew.;

i.s.: **Mucorales**: Mucoraceae: **Mucor** *circinelloides* Tiegh., *M. hiemalis* Wehmer*, *M. racemosus* Fresen.; Umbelopsidaceae: **Umbelopsis** *isabellina* (Oudem.) W. Gams, *U.ramanniana* (Möller) W. Gams, *U. vinacea* (Dixon-Stew.) Arx, *Umbelopsis* sp.

ASCOMYCOTA

Saccharomycetes:

Saccharomycetales: Dipodascaceae: **Geotrichum** *candidum*;

Dothideomycetes:

Botryosphaeriales: Botryosphaeriaceae: **Neoscytalidium dimidiatum** (Penz.) Crous et Slippers;

Capnodiales: Davidiellaceae: **Cladosporium antarcticum** K. Schub., Crous et U. Braun, *C. bruhnei* Linder, *C. cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries*, *C. herbarum* (Pers.) Link*, *C. langeronii* (Fonseca, Leão et Nogueira) Vuill.*, *C. sphaerospermum* Penz., *Cladosporium* spp. (1-4)*, 5-8;

Dothideales: Dothioraceae: **Aureobasidium pullulans** (de Bary) G. Arnaud, **Sydowia polyspora** (Bref. et Tavel) E. Müll.*, *Dothideales* sp.*;

Pleosporales: Pleosporaceae: **Alternaria alternata** (Fr.) Keissl., *Alternaria* sp. 1*, sp. 2*, **Dendryphiella salina** (G.K. Sutherl.) Pugh et Nicot*, **Phaeosphaeria** sp.; i.s.: **Phoma poolensis** var. *verbascicola* (Ellis et Kellerm.) Aa et Boerema*, *Pleosporales* spp. (1-5)*;

i.s.: Myxotrichaceae: **Oidiodendron ambiguum** Peyronel et Malan, *O. echinulatum* G.L. Barron, *O. griseum* Robak, *O. maius* var. *citrinum* (Barron) Rice a. Currah, *O. periconioides* Morrall, *Oidiodendron* sp.;

i.s.: Pseudoeurotiaceae: **Teberdina hygrophila** Sogonov, W. Gams, Summerb. et Schroers*;

Dothideomycetes spp. 1*, 2*;

Leotiomycetes:

Helotiales: Helotiaceae: **Crocicreas** sp.*, *Helotiaceae* sp.*; Sclerotiniaceae: **Botryotinia** sp.*, **Botrytis cinerea** Pers., **Sclerotinia** sp.; i.s.: **Cadophora fastigiata** Lagerb. et Melin*, *C. luteo-olivacea* (J.F.H. Beyma) T.C. Harr. et McNew*, *C. malorum* (Kidd et Beaumont) W. Gams*, *C. melinii* Nannf., *Cadophora* spp. 1, 2, *Helotiales* spp. (1-17)*;

i.s: i.s.: **Geomyces pannorum** (Link) Sigler et J.W. Carmich.*;

Leotiomycetes spp. (1-6)*;

Eurotiomycetes:

Chaetothyriales: Herpotrichiellaceae: **Cladophialophora humicola** Crous et U. Braun, **Phialophora europaea** de Hoog, Mayser et Haase, *P. lagerbergii* (Melin et Nannf.) Conant, *P. verrucosa* Medlar, *Phialophora* sp.;

Eurotiales: Trichocomaceae: **Aspergillus proliferans** G. Sm., *A. repens* (Corda) Sacc., *A. tubingensis* Mosseray*, *A. ustus* (Bainier) Thom et Church, *A. versicolor* (Vuill.) Tirab., **Eurotium** sp.*, **Penicillium aculeatum** Raper et Fennellm, *P. aurantiogriseum*

Dierckx, *P. brevicompactum* Dierckx, *P. chermesinum* Biourge, *P. citreonigrum* Dierckx, *P. citrinum* Thom, *P. corylophilum* Dierckx, *P. decumbens* Thom, *P. dierckxii* Biourge, *P. diversum* Raper at Fennell, *P. duclauxii* Delacr., *P. expansum* Link, *P. funiculosum* Thom*, *P. glabrum* (Wehmer) Westling, *P. griseofulvum* Dierckx, *P. implicatum* Biourge, *P. janczewskii* K.M. Zalesky, *P. multicolor* Grig.-Man. et Porad., *P. nalgiovense* Laxa, *P. purpurescens* (Sopp) Biourge, *P. restrictum* J.C. Gilman et E.V. Abbott, *P. rolfsii* Thom, *P. roseopurpureum* Dierckx, *P. rugulosum* Thom, *P. sclerotiorum* J.F.H. Beyma, *P. solitum* Westling, *P. spinulosum* Thom*, *P. thomii* Maire*, *P. variabile* Sopp, *P. verruculosum* Peyronel, *P. vinaceum* J.C. Gilman et E.V. Abbott, *P. waksmanii* K.M. Zalesky, *Penicillium* spp. 1-10;

Onygenales: Onygenaceae: ***Chrysosporium*** sp.;

Sordariomycetes:

Chaetosphaeriales: Chaetosphaeriaceae: ***Chaetosphaeria*** sp.*;

Coniochaetales: Coniochaetaceae: ***Coniochaeta*** spp. 1*, 2*, ***Lecythophora mutabilis*** (J.F.H. Beyma) W. Gams et McGinnis*;

Diaporthales: Togniniaceae: ***Phaeoacremonium*** spp. 1-4;

Hypocreales: Cordycipitaceae: ***Beauveria bassiana*** (Bals.-Criv.) Vnill., ***B. brongniartii*** (Sacc.) Petch, ***Baeuveria*** sp., ***Cordyceps militaris*** (L.) Link, ***Engyodontium album*** (Limber) de Hoog, ***Lecanicillium evansii*** Zare et W. Gams, ***L. muscarium*** (Petch) Zare et W. Gams, ***Lecanicillium*** spp. 1-5, ***Tolypocladium cylindrosporum*** W. Gams*, ***T. geodes*** W. Gams*, ***T. inflatum*** W. Gams*, ***T. nubicola*** Bissett, ***T. tundrense*** Bissett; Hypocreaceae: ***Trichoderma asperellum*** Samuels, Lieckf. et Nirenberg, ***T. hamatum*** (Bonord.) Bainier, ***T. harzianum*** Rifai, ***T. koningii*** Oudem. ***T. piluliferum*** J. Webster et Rifai, ***T. polysporum*** (Link) Rifai*, ***T. viride*** Pers., ***Trichoderma*** spp. 1-4;

Nectriaceae: ***Fusarium avenaceum*** (Fr.) Sacc., ***F. graminearum*** Schwabe, ***Fusarium*** sp., ***Volutella*** sp.*, ***Zythiostroma pinastri*** (P. Karst.) Höhn., ***Nectriaceae*** sp.*; i.s.: ***Acremonium charticola*** (Lindau) W. Gams, ***A. implicatum*** (J.C. Gilman et E.V. Abbott) W. Gams, ***A. fuci*** Summerb., Zuccaro et W. Gams*, ***A. potronii*** Vuill.*, ***A. strictum*** W. Gams*, ***Acremonium*** spp. (1-4)*, 5, ***Emericellopsis minima*** Stolck, ***Emericellopsis*** sp., ***Memmoniella echinata*** (Rivolta) Galloway, ***Stachybotrys chartarum*** (Ehrenb.) S. Hughes, ***S. dichroa*** Grove;

Microascales: Microascaceae: ***Scopulariopsis brumptii*** Salv.-Duval;

Ophiostomatales: Ophiostomataceae: ***Sporothrix*** sp.;

Sordariales: Chaetomiaceae: ***Humicola fuscoatra*** Traaen, ***Humicola*** sp.;

i.s.: Plectosphaerellaceae: *Gibellulopsis nigrescens* (Pethybr.) Zare, W. Gams et Summerb., *Plectosphaerella* sp.*, *Pochonia bulbillosa* (W. Gams et Malla) Zare et W. Gams*;

i.s.: i.s.: i.s.: *Acrodontium crateriforme* (J.F.H. Beyma) de Hoog, *A. simplex* (F. Mangenot) de Hoog, *Hansfordia* sp., *Polyscytalum fecundissimum* Riess, *Stephanosporium atrum* Dal Vesco;

Pezizomycotina spp. 1*, 2*;

Ascomycota spp. (1-9)*

BASIDIOMYCOTA

Agaricomycetes:

Agaricales: Physalacriaceae: *Cylindrobasidium laeve* (Pers.) Chamuris*, *Strobilurus tenacellus* (Pers.) Singer*; Strophariaceae: *Pholiota* sp.*;

Cantharellales: Clavulinaceae: *Clavulinaceae* sp.*; Hydnceae: *Sistotrema brinkmannii* (Bres.) J. Erikss.*, *Sistotrema* spp. (1-4)*;

Gloeophyllales: Gloeophyllaceae: *Gloeophyllum sepiarium* (Wulfen) P. Karst.*;

Hymenochaetales: Hymenochaetaceae: *Phellinus* sp.*;

Polyporales: Fomitopsidaceae: *Antrodia xantha* (Fr.) Ryvarden*, *Antrodia* spp. (1-3)*

Xylobolus sp.*, *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst.*; Phanerochaetaceae: *Antrodiella romellii* (Donk) Niemelä*, *Ceriporiopsis subvermisporea* (Pilát) Gilb. et Ryvarden*, *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich*; Polyporaceae: *Neolentinus* sp.*, *Polyporus* sp.*; *Polyporales* sp.*;

Russulales: Amylostereaceae: *Amylostereum areolatum* (Chaillet ex Fr.) Boidin*; Peniophoraceae: *Peniophora piceae* (Pers.) J. Erikss.*, *Peniophora* sp.1*;

i.s.: i.s.: *Resinicium bicolor* (Alb. et Schwein.) Parmasto*, *Resinicium* sp.*; *Agaricomycetes* spp. 1*, 2*;

Tremellomycetes:

Tremellales: Trichosporonaceae: *Trichosporon lignicola* (Diddens) Fell et Scorretti;

Basidiomycota spp. (1-5)*;

Mycelia sterilia 73 морфотипа.

Специфика видового состава грибов заболачивающихся водоемов Кандалакшского залива Белого моря обусловлена, прежде всего, их происхождением. Результаты геологических исследований и диатомового анализа придонных отложений свидетельствуют о том, что все болота п-ва Киндо раньше были морем (Романенко и др., 2012, Шапоренко и др., 2005). По данным

геоботанических исследований торфяных залежей, развитие заболачивающихся водоемов п-ва преимущественно идет по направлению от мезотрофных к аапа и олиготрофным (Олюнина, 2008). По полученным нами результатам видовой состав микромицетов исследованных водоемов на уровне таксонов высокого ранга (отделы и классы грибов) имеет сходные черты (рис. 2). По мере отдаления от моря изменяется представленность разных родов и, как следствие, порядков грибов, происходит смена доминирующих видов и в торфе, и в иле болот п-ва Киндо (рис. 3, 4).

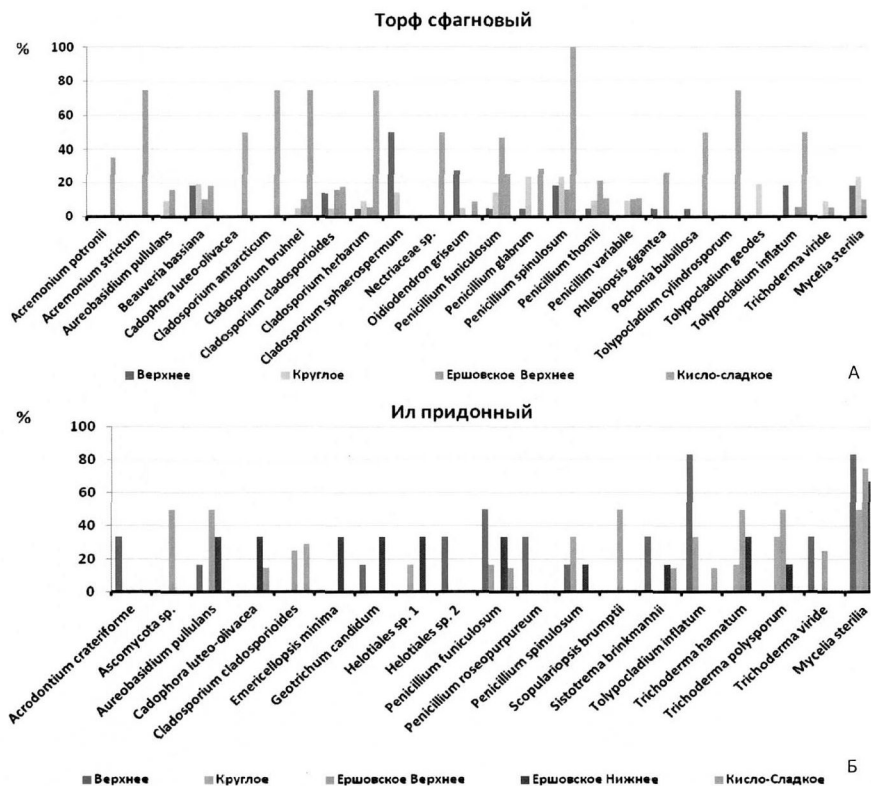


Рис. 3. Пространственная частота встречаемости наиболее распространенных видов микромицетов в сфагновом торфе (А) и иле (Б) заболачивающихся водоемов

В торфе около оз. Верхнее особенно представлены видами рода *Penicillium*, *Cladosporium*, в оз. Ершовские – род *Trichoderma*, представители отд. *Basidiomycota*. В торфе оз. Кисло-Сладкое возрастает число видов родов *Alternaria*, *Cadophora*, *Trichoderma*, *Tolypocladium*, *Acremonium*, много видов неясного таксономического положения из порядков *Pleosporales* и *Helotiales*. В иле всех озер высока доля таксонов неясного положения (*Helotiales* spp., *Leotiomycetes* spp., *Dothideomycetes* spp., *Ascomycota* spp.). Для этих групп построены филогенетические деревья. Приведенные здесь данные по группе *Acremonium*-подобных видов показывают их распределение преимущественно внутри клад *Emericellopsis*, *Sarocladium* и *breve* (рис. 5). Сходство микобиоты разных озер невелико. Типичными для торфа были виды *Penicillium funiculosum*, *P.spinulosum*, *Beauveria bassiana*, *Cladosporium cladosporioides*, *C.herbarum*, везде отмечены стерильные мицелии, особенно много их в торфе оз. Кисло-Сладкое. Из него с высокой частотой изолированы виды *P. spinulosum*, *Acremonium strictum*, *A.potronii*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Cladosporium antarcticum*, *C.bruhnei*, *C.herbarum*, *Tolypocladium cylindrosporum*, *T.inflatum*, *Pochonia bulbilosa*, *Nectriaceae* sp., которые или отсутствуют в торфе остальных болот, или встречаются единично (рис. 3,А). В иле отсутствуют общие для всех водоемов виды грибов, кроме стерильных мицелиев, доля которых по сравнению с торфом значительно выше. Виды *Tolypocladium inflatum*, *Trichoderma hamatum*, *T.polysporum* *Aureobasidium pullulans*, *Penicillium funiculosum*, *P.spinulosum*, наиболее высоко представлены в придонных отложениях некоторых озер (рис. 3,Б).

Торф представляется более стабильной системой по сравнению с илом, степень сходства состава видов грибов для торфа исследованных водоемов значительно выше, чем для ила. Значения коэффициентов сходства видового разнообразия для торфа составили от 0.21 до 0.42 (коэф. Сьёренсена) и от 0.12 до 0.26 (коэф. Жаккара), для ила от 0.02 до 0.15 и от 0.01 до 0.08, соответственно. На основании таких данных можно предположить, что, несмотря на различия в органическом составе сфагнового торфа разных болот, он представляет собой систему, в которой создаются селективные условия для роста и функционирования ограниченной группы грибов. Придонный ил озер представляет по сравнению с торфом более динамичную систему из-за различий в поступлении органики и подверженности внешним физико-химическим и

гидрологическим воздействиям. В отличие от торфа, в иле присутствуют морские отложения.

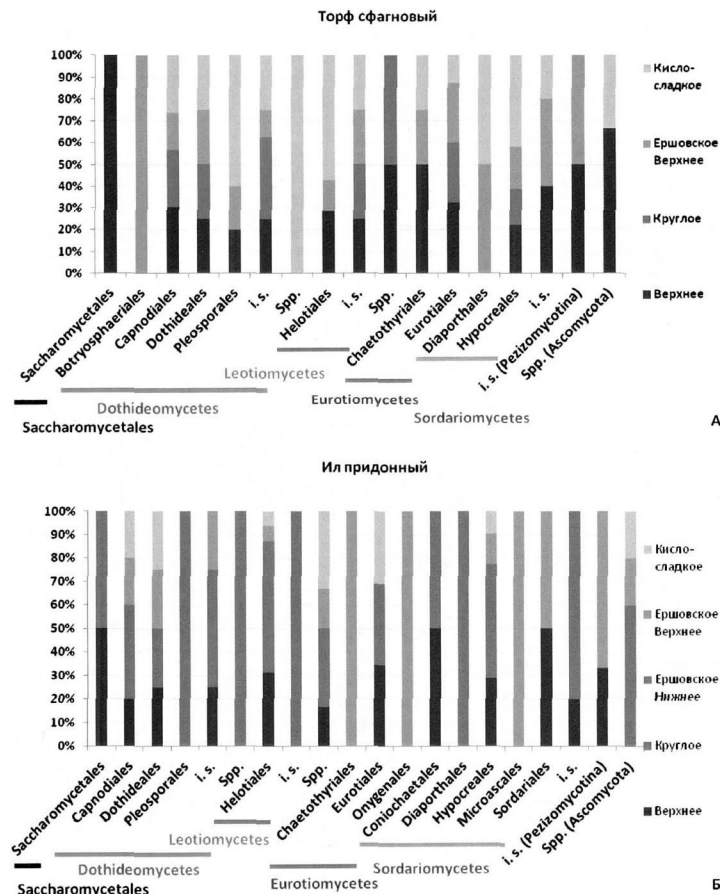
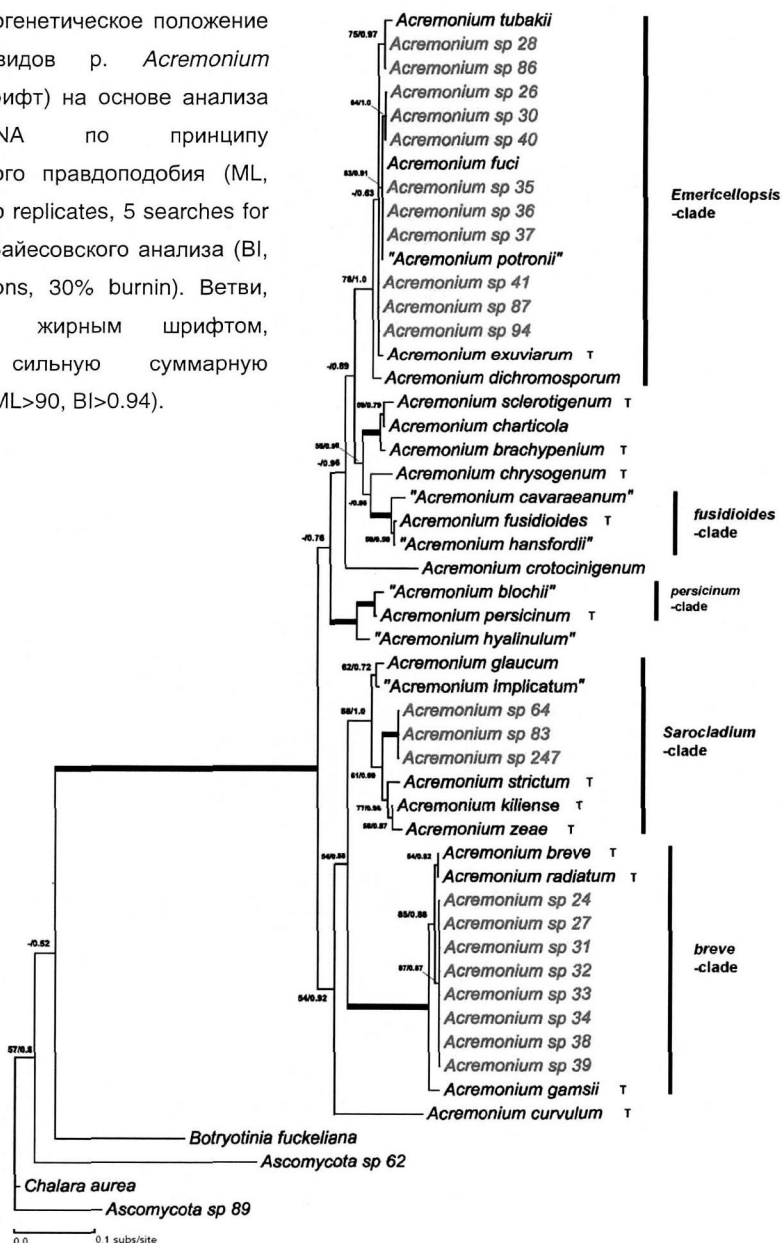


Рис. 4. Доля классов и порядков отд. *Ascomycota* среди микромицетов из сфагнового торфа (А) и придонного ила (Б) водоемов

Все заболачивающиеся водоемы п-ва Киндо представляют собой относительно молодые изменяющиеся сообщества, что подтверждается значениями для торфа и ила индексов биоразнообразия Шеннона (от 3.13 до 3.97) и выровненности системы (от 0.73 до 0.99). Наиболее выровненная система – придонный ил оз. Кисло-Сладкое (индекс выровненности 0.99), в котором отмечено наименьшее количество и видовое разнообразие грибов одновременно с максимальным числом стерильных мицелиев.

Рис. 5. Филогенетическое положение изолятов видов р. *Acremonium* (красный шрифт) на основе анализа LSU rDNA по принципу максимального правдоподобия (ML, 200 bootstrap replicates, 5 searches for any one) и Байесовского анализа (BI, 5M generations, 30% burnin). Ветви, выделенные жирным шрифтом, означают сильную суммарную поддержку (ML>90, BI>0.94).



Это предположительно связано с неблагоприятными условиями, характерными для придонного слоя оз. Кисло-Сладкое (наличием галоклина, термоклина и сероводорода). Минимальные значения индексов доминирования для торфа оз. Верхнее указывают на то, что торфяная залежь этого самого старшего из всех (7780±110 л.н.) водоема – наиболее стабильная система, в которой сформировалось относительно постоянное сообщество с наибольшим разнообразием грибов. В оз. Круглое (4380±80 л.н.), из-за особого гидрологического режима, отмечено их наименьшее разнообразие. Микобиота оз. Ершовские (810±40 л.н.), в одном из которых сохранился придонный соленый слой, разнообразна и обильна, преимущественно включает виды, характерные для сформировавшихся болот, в сочетании с небольшим количеством типичных для морских местообитаний грибов. Оз. Кисло-Сладкое представляет собой многокомпонентную систему с разнообразием условий, что отражает исследованная микобиота. Некоторые виды доминировали во всех компонентах озера, другие в одном или двух. *Tolypocladium inflatum* отмечен везде, *P. spinulosum* во всех компонентах кроме придонного ила. Только в торфе отмечены виды *Cadophora fastigiata*, *Cladosporium antarcticum*, *C. bruhnei*, в иле – виды *P. thomii*, *Sistotrema brinkmanni*, *Xylobolus* sp. В грунте литорали высокая встречаемость отмечена у видов *Acremonium potronii*, *Acremonium* spp., *P.funiculosum*, *Sistotrema brinkmannii*, *T.inflatum*, *P.glabrum*, *P.thomii*, *T.cylindrosporium*, *Dendryphiella salina* и *Trichoderma viride*. Преимущественно из прибрежной почвы были выделены виды *Penicillium glabrum*, *Trichoderma polysporum* и *Umbelopsis ramanniana*.

Спецификой болот северного региона по сравнению с зоной умеренного климатического пояса представляется наличие психротолерантных видов (высокая встречаемость *Geomyces pannorum*, *Tolypocladium inflatum*), большое количество и высокая численность видов, ассоциированных с насекомыми (*Beauveria bassiana*, *Engyodontium album*, *Pochonia bulbillosa*, виды рода *Tolypocladium*), значительная доля стерильных мицелиев.

Исследование сфагнома разной степени деструкции. Прямое наблюдение с помощью СЭМ показало интенсивное развитие в поврежденных местах мицелия и наличие спор грибов различной морфологии. На поверхности неповрежденных частей сфагнома грибов не обнаружили (рис. 6). Анализ внешне неповрежденных частей молекулярными методами показал наличие в образцах

ДНК грибов из пор. *Helotiales*, что свидетельствует о присутствии грибов внутри тканей сфагнома.

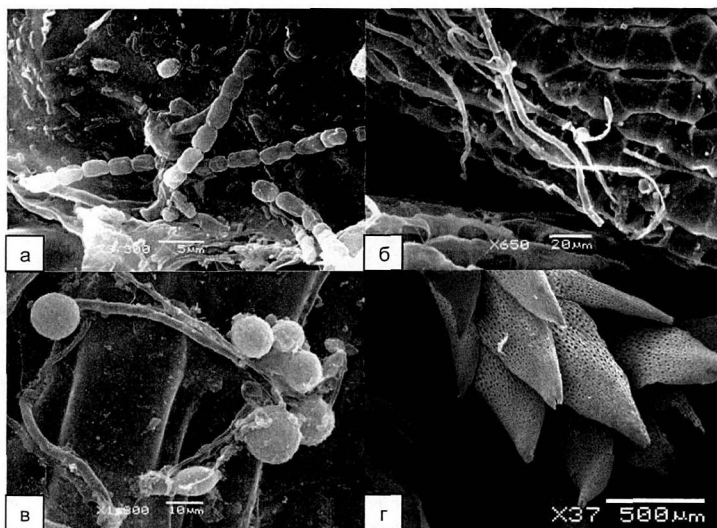


Рис. 6. а-в: споры и мицелий грибов на сфагнуме, г – неповрежденная часть сфагнома

Анализ линейной скорости роста грибов при разных значениях pH позволил разделить исследованные изоляты на 4 группы (рис. 7):

1 – облигатные ацидофилы, растущие в диапазоне значений pH от 3 до 7(8), с оптимумом pH 3-6. Это 15 изолятов видов *Sistotrema brinkmannii*, *Phlebiopsis gigantea*, *Helotiaceae* sp., *Helotiales* spp., *Botryotinia* sp., *Mollisia* sp., *Leotiomyces* sp., *Ascomycota* sp.

2 – факультативные ацидофилы, растущие в широком, 3(4)-9(10), диапазоне значений pH, с оптимумом в кислой области, или с одним оптимумом в кислой, другим в околонеutralной областях. Это 8 изолятов видов *Cadophora luteo-olivacea*, *Lecytophora mutabilis*, *Geomyces pannorum*, *Phoma poolensis* var. *verbascicola*, *Acremonium fuci*, *Dothideomyces* sp., *Leotiomyces* sp., *Ascomycota* sp.

3 – нейтрофилы, растущие в узком или широком диапазоне значений pH с оптимумом около 7. Это 9 изолятов видов *Acremonium potronii*, *Acremonium* sp., *Ascomycota* sp., *Helotiales* sp.

4 – факультативные алкалофилы, растущие в широком диапазоне значений pH с оптимумом в щелочной области. Это 4 изолята видов *Acremonium* spp., *Plectosphaerella* sp.

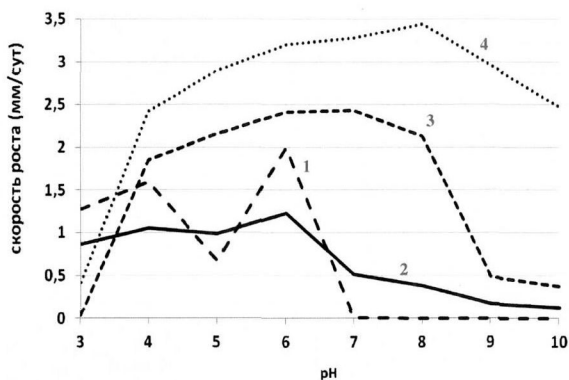


Рис. 7. Линейные скорости роста грибов при разных значениях pH: 1 – *S. brinkmannii*, облигатный ацидофил, 2 – *C. luteo-olivacea*, факультативный ацидофил, 3 – *Acremonium* sp., нейтрофил, 4 – *Plectosphaerella* sp., факультативный алкалофил

У многих видов наблюдалось два оптимальных для роста значения pH.

Анализ роста грибов на средах с разными источниками углерода. По результатам эксперимента исследованные виды можно разделить на 4 группы, в соответствии с которыми можно оценить возможное участие видов в процессе деструкции сфагновых мхов:

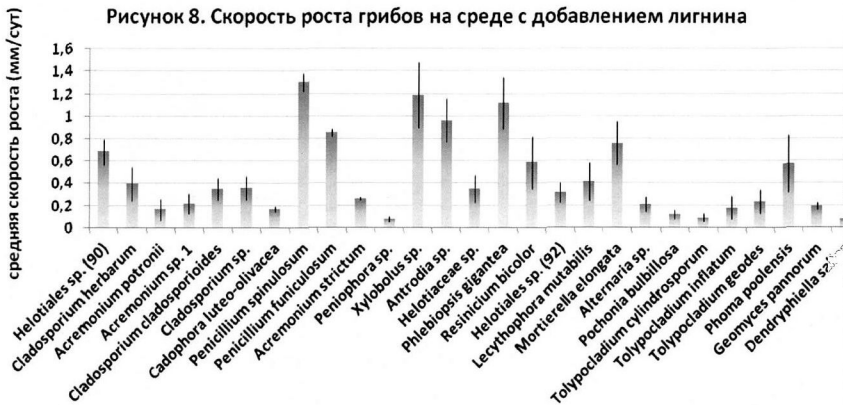
1 – предпочитительно использующие простые сахара (*Mortierella elongata*).

2 – предпочитительно использующие полисахариды (*Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *Cladosporium* sp., *Acremonium potronii*, *A. strictum*, *Acremonium* sp., *Peniophora* sp., *Xylobolus* sp., *Phlebiopsis gigantea*, *Resinicium bicolor*, *Phoma poolensis* var. *verbascicola*, *Helotiaceae* sp., *Lecythophora mutabilis*, *Tolypocladium cylindrosporium*, *T. geodes*).

3 – растущие примерно одинаково на всех средах (*Mucor hiemalis*, *Alternaria* sp., *Pochonia bulbillosa*, *Tolypocladium inflatum*, *Teberdinia hygrophila*, *Geomyces pannorum*, *Cadophora luteo-olivacea*, *Penicillium spinulosum*, *P. funiculosum*, *Plectosphaerella* sp., *Sistotrema* sp., *Trichoderma polysporum*, *T. viride*, *Helotiales* spp., *Acremonium* sp.).

4 – растущие на ограниченном количестве источников углерода (*Dendryphiella salina*, *Antrodia* sp., *Helotiales* sp.).

Интенсивность роста всех исследованных грибов на всех средах зависела от значений pH среды (6 и 8), некоторые виды росли только при pH 6, другие при обоих значениях, в кислых условиях скорость роста всегда была выше. Значительное число (29 из 36) видов грибов из болот показали способность к деградации с разной интенсивностью сложного полимера - лигнина (рис. 8).



На среде с таниновой кислотой росли 7 видов: *Cladosporium cladosporioides*, *Phoma poolensis* var. *verbascicola*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium funiculosum*, *P.spinulosum*, *Tolyposcladium cylindrosporium*, *Helotiaceae* sp.

Виды из сем. *Cordycipitaceae* и *Clavicipitaceae*, для которых известны ассоциации с насекомыми, интенсивно росли на средах с добавлением хитина. Из полисахаридов большинство грибов предпочитали яблочный пектин и гуаран.

Изучение способности роста микромицетов в условиях гипоксии. Из 51 исследованного вида колонии формировали лишь 4: *Penicillium funiculosum*, *Trichoderma viride*, *Beauveria bassiana* и стерильный мицелий, которые отличались отсутствием пигментации, низкой радиальной скоростью роста, аномальной морфологией мицелия (неравномерная толщина, фрагментация и скрученность гиф), низкой интенсивностью конидиогенеза. У спор *Penicillium funiculosum* впервые отмечена способность к почкованию в условиях гипоксии, а также наличие терминальных и интеркалярных спор с толстой оболочкой (рис. 9).

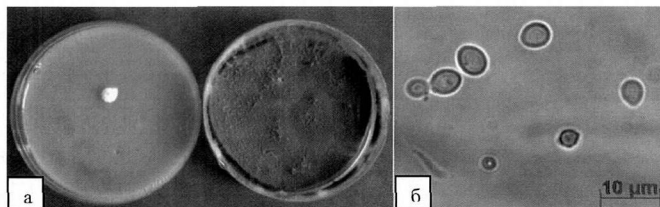


Рис. 9. а - Колонии *Penicillium funiculosum* в условиях гипоксии (слева) и в аэробных условиях (справа); б - Почкующиеся в условиях гипоксии споры *P. funiculosum*

Заключение

Наши исследования показали большое видовое разнообразие и высокую численность культивируемых грибов во всех компонентах заболачивающихся водоемов п-ва Киндо. Грибы представлены преимущественно сапробионтными видами аскомицетового аффинитета. Важным дополнением к существующим сведениям о биоразнообразии грибов в болотных экосистемах Севера являются полученные с помощью молекулярных методов данные о составе большой группы грибов неясной таксономии и стерильных мицелиев, среди которых показана значительная доля базидиомицетов и новых для науки таксонов аскомицетов. Несмотря на имеющиеся в литературе сводки о грибах в болотных системах, исследователи едины во мнении о практически полном отсутствии данных, касающихся северных болот. Исследования, проведенные в настоящей работе, позволяют говорить о специфике грибного сообщества в водно-болотной системе побережья Кандалакшского залива Белого моря. Она заключается в особенностях структуры комплексов культивируемых грибов в каждом из водоемов и, в частности, в значительной доле видов, известных как энтомопатогенные, а также в присутствии психротолерантных видов. Наши данные впервые свидетельствуют о большей стабильности сообщества грибов в торфе, чем в иле, об общности микобиоты илов формирующихся болот с морскими донными отложениями и подтверждают на основе анализа состава грибного сообщества непосредственную связь с морем водоема переходного типа – озера Кисло-Сладкое. Сведения об участии грибов в процессе деструкции сфагновых мхов значительно расширены как за счет прямого обнаружения мицелия, интенсивно развивающегося в местах деструкции, а также спор грибов на поверхности сфагнума, так и за счет молекулярных данных о наличии ДНК грибов внутри

неповрежденных частей мха. Роль грибов в процессе торфообразования подтверждена показателями роста на углеродных соединениях, входящих в состав мхов, включая сложные полимеры, в условиях меняющейся кислотности среды. Эти данные позволяют предположить участие большинства видов грибов на всех стадиях разложения болотных растений. Обсуждаемый в научной литературе вопрос о состоянии грибов в глубинах торфяных залежей пополнен сведениями о способности к медленному росту отдельных видов при дефиците кислорода и возможном изменении их физиологии.

Кроме научного интереса, связанного с изучением процессов превращения углеродных соединений в болотных экосистемах Севера, наши исследования представляют и практический интерес, обусловленный созданной коллекцией ацидофильных и ацидотолерантных грибов, включающей перспективные для биотехнологии таксоны.

Выводы

1. Впервые изучены культивируемые микромицеты водоемов, находящихся на разных стадиях заболачивания и степени отделения от Белого моря с использованием морфолого-культуральных и молекулярных методов. Установлено, что структура сообществ микромицетов заболачивающихся водоемов отражает их происхождение и географическое положение.
2. Установлена таксономическая структура сообщества грибов из разных компонентов водоемов, среди проанализированных 328 видов 209 (64%) составили анаморфные виды отд. *Ascomycota*, 36 видов (11%) отд. *Basidiomycota*, 10 видов (3%) отд. *Zygomycota*, 73 (18%) стерильных морфотипа не идентифицировали.
3. Проведенные для стерильных мицелиев и изолятов неясной таксономии молекулярные исследования на основе сиквенсов ядерных генов большой субъединицы рибосомальной ДНК и ITS (включая 5.8S рДНК) показали их преимущественную принадлежность аскомицетам порядков *Helotiales*, *Hypocreales* и *Pleosporales*, а также наличие значительной доли базидиомицетов.
4. Для сфагнового торфа заболачивающихся водоемов установлена высокая степень сходства состава видов грибов, доминируют виды родов *Penicillium*, *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Oidiodendron*, анаморфные виды рода *Cordyceps*. С высокой частотой представлены виды *Penicillium spinulosum*, *P. funiculosum*, *P. thomii*, *Oidiodendron griseum*, известные как деструкторы сфагновых мхов. Для

придонного ила характерны значительные флуктуации в составе видов грибов разных водоемов. Высоко представлены виды *Tolypocladium inflatum*, *Penicillium funiculosum*, *Trichoderma hamatum*, *T.polysporum*. Ил от торфа отличает преобладание стерильных мицелиев и характерных для морских местообитаний видов родов *Acremonium* (*A.potronii*, *A.strictum*), *Emericellopsis* (*E.minima*).

5. Численность зачатков культивируемых грибов в компонентах водоемов колеблется от 10^2 до 10^5 (10^4 для оз. Кисло-Сладкое) КОЕ на г сухого образца. Удельное обилие типичных видов грибов торфа составило 4.2-29.5%, частых видов ила 4.6-18.6 %.

6. Наибольшее видовое разнообразие и максимальная численность грибов отмечены в верхней части и на максимальных глубинах торфяных залежей, а также в поверхностных слоях придонного ила.

7. Обильное развитие мицелия и интенсивное спорообразование грибов на поверхности разрушающихся частей сфагнума подтверждено прямыми наблюдениями в сканирующем электронном микроскопе, молекулярными методами показано наличие ДНК грибов в тканях сфагнума без видимых повреждений.

8. Выявлены особенности структуры комплексов микромицетов торфа и ила водоемов в зависимости от степени удаленности от моря и заболачивания. Для торфа оз. Верхнее, наиболее далеко отстоящего от моря, получены показатели, характеризующие его как наиболее стабильную среди исследованных систему с большим видовым разнообразием и низкой степенью доминирования. Для отделяющегося от моря озера Кисло-Сладкое показана мозаичность в структуре микобиоты. Связь с морем подтверждает высокая встречаемость в торфе и, особенно, в иле видов, характерных для морских местообитаний.

9. В болотных экосистемах побережья Белого моря присутствуют виды грибов с разными типами адаптации к условиям среды: облигатные и факультативные ацидофилы, нейтрофилы и факультативные алкалофилы.

10. Установлено, что виды грибов из болот в большинстве своем растут с одинаковой скоростью как на простых, так и на сложных углеводах, входящих в состав сфагнума. Определена группа видов, предпочитательно использующих сложные полисахариды, единичные виды лучше растут на простых сахарах или на отдельных источниках углерода.

11. Показана способность *Penicillium funiculosum*, *Trichoderma viride*, *Beauveria bassiana* и стерильного мицелия к росту в условиях гипоксии. Отмечен медленный рост колоний, аномальная морфология мицелия, слабый конидиогенез грибов, развивающихся при дефиците кислорода. Впервые для конидий *P.funiculosum* показана способность к почкованию.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 6. С. 485–496.
2. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып. 5. С. 297–305.

Материалы и тезисы конференций

3. Биланенко Е.Н., **Грум-Гржимайло О.А.** Микромицеты торфяников верховых болот на территории национального парка Смоленское Поозерье. Историко-культурное наследие и природное разнообразие: опыт деятельности охраняемых территорий // Материалы юбилейной научно-практической конференции посвященной 15-летию национального парка Смоленское Поозерье. 8-10 июня. Смоленск: Смоленская городская типография. 2007. С. 25-41.
4. **Grum-Grzhimaylo O.A.**, Bilanenko E.N. Microfungal assemblages in decomposing Sphagnum spp. from bogs in National Park Smolenskoye Poozerye // Abstracts of XV Congress of European Mycologist (September 16-21, 2007). Saint Peterburg. 2007. P. 75.
5. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Микромицеты торфяников верховых болот на побережье Кандалакшского залива Белого моря // Второй Съезд микологов России. Тезисы докладов. М.: Национальная Академия Микологии. 2008. С. 384-385.
6. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Комплекс микромицетов верховых болот национального парка Смоленское поозерье // Экспедиционные исследования: состояние и перспективы. Первые международные чтения памяти Н.М. Пржевальского (материалы конференции). Смоленск. 2008. С. 90-95.
7. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Микромицеты торфяников верховых болот на побережье Кандалакшского залива в окрестностях ББС МГУ //

Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова 9-10 августа 2008 года. Москва. 2008. С. 233-239.

8. **Grum-Grzhimaylo O.A.**, Bilanenko E.N. Microfungal communities of bogs of the North-west and Central Russia: extreme inhabitations // Asian Mycological Congress 2009 and 11th International Marine and Freshwater Mycology Symposium. Abstract Book. Taichung. Taiwan. 15-19 November 2009. P. 146 – 147.

9. **Грум-Гржимайло О.А.**, Биланенко Е.Н. Микромикеты озера Кисло-Сладкое – отделяющегося водоема Белого моря // Современная микология в России. Том 3. Материалы 3-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии, 2012. С. 204.

Благодарности. От всей души благодарю Елену Николаевну Биланенко, моего научного руководителя в МГУ, за чуткое и внимательное руководство, неоценимую помощь и всестороннюю поддержку на всех этапах выполнения работы. Огромное спасибо Альфонсусу Й.М. Дебетс, моему научному руководителю в университете г. Вагенинген, за неподдельный интерес к моей работе, предоставленную возможность выполнить молекулярную часть нашего исследования в прекрасной лаборатории и поддержку на протяжении всей моей стажировки. Хочу поблагодарить дорогого коллегу Алексея Алексеевича Грум-Гржимайло за помощь в освоении молекулярных и филогенетических методов, дискуссии и ценные советы. Большое спасибо Е.Н. Бубновой, А.Э. Жадан, М.Л. Георгиевой и А.Б. Антроповой за полезные рекомендации, О.Е. Марфениной, Е.В. Ворцелневой и А.А. Семенову за помощь при сборе образцов и ценные советы, А. В. Макарову за предоставленные карты и схемы, И.О. Яценко, О.В. Яценко и Е.С. Шелягиной за геоботанические описания, О.В. Козловой за прекрасную подборку литературы в библиотеке ББС, Е.Д. Красновой и А.Н. Пантюлину за информацию об исключительных свойствах оз. Кисло-Сладкое, коллективам кафедры микологии и альгологии МГУ и лаборатории генетики университета г. Вагенинген за помощь и поддержку. Бесконечно благодарна директору Беломорской биостанции Александру Борисовичу Цетлину и всему коллективу ББС за уникальную возможность провести наше исследование, постоянное внимание, доброжелательность и готовность помочь в любое время.