

БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 631.445 : 551.34 : 631.466.1(292.481)

РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ
В ТОРФЯНЫХ МЕРЗЛОТНЫХ ПОЧВАХ ЮЖНОЙ ТУНДРЫ

© 2022 г. Ю. А. Виноградова^{1,*}, Е. М. Лаптева^{1,**}, В. А. Ковалева^{1,***}, Е. М. Перминова^{1,****}

¹Институт 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 15.02.2022 г.

После доработки 20.02.2022 г.

Принята к публикации 24.02.2022 г.

Исследованы состав и структура биомассы микроскопических грибов, видовое разнообразие культивируемых микромицетов в сезонно-талых (СТС) и мерзлых (ММП) слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры (бассейн верхнего течения р. Коротаиха, Большеземельская тундра, Ненецкий автономный округ). Показано, что биомасса грибов в СТС бугристого торфяника варьирует от 0.44 до 21.46 мг/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.). В структуре биомассы СТС доминирует мицелий, с функционально активными гифами (81–100%). В мерзлых слоях торфа, за исключением мочажин, биомасса грибов представлена в основном только спорами в пределах $0.12 \pm 0.02 - 5.90 \pm 0.46$ мг/г а.с.п. Таксономический список культивируемых микромицетов включает 58 видов с учетом двух форм стерильного мицелия. Отдел *Mucoromycota* представлен 15 видами (25%) из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*. Доминирует по числу видов род *Penicillium* (17 видов). Роды *Akanthomyces*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, *Oidiodendron* включают единичные виды. По частоте встречаемости структура комплекса микромицетов исследуемых мерзлотных торфяных почв представлена в основном случайными (40–50%) и редкими видами (33–45%). Доля частых составляет 12–19%, доминирующих – 2–5%. Наиболее обильны в СТС два вида – *Talaromyces funiculosus* (29%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%), в ММП – *Talaromyces funiculosus* (53%). В СТС наибольшим видовым разнообразием грибов характеризуются почвы торфяного бугра – 26–28 видов, в почвах мочажин количество видов культивируемых микромицетов минимально – 13 видов. В мерзлотных слоях почв торфяного бугра количество видов – 24–25, в мочажине – 13. Основу комплекса микромицетов составляют психротолерантные (45–53%) и мезофильные (44–45%) виды. На долю видов, растущих только при температуре 4°C, приходится всего 5–10%. К ним относятся *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium lividum* и *P. italicum*.

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

DOI: 10.31857/S0026364822030126

ВВЕДЕНИЕ

Торфяники являются важной частью полярных экосистем. Они представляют удобный модельный объект для изучения влияния изменений климата на процессы функционирования и биоразнообразие наземных экосистем (Basińska et al., 2020). Торфяники формируются в условиях близкого стояния грунтовых вод, определяющих активное развитие в составе напочвенного покрова влаголюбивых мхов (*Sphagnum*) и трав (*Carex*, *Eriophorum*, и др.) (Lin et al., 2014). Для торфяников как природных образований характерна значительная аккумуляция органического вещества (Lamit et al., 2017; Juan-Ovejero et al., 2020) за счет низкой скорости разложения растительных остатков под влиянием факторов окружающей среды, в т.ч. низких температур, оказывающих влияние на скорость протекания биохимических процессов в почвах и функционирование их микробного комплекса (Ozerskaya et al., 2008; Winsborough, Basiliko, 2010; Preston et al., 2012; Zucconi et al., 2012; Kochkina et al., 2014; Vinogradova et al., 2019, 2021). Сложный и многофакторный процесс торфообразования протекает с участием микроорганизмов-деструкторов, среди которых первоочередное место занимают микроскопические грибы (Thormann et al., 2006; Artz et al., 2007; Elliott et al., 2015; Asemaninejad et al., 2017). В болотных экосистемах северных регионов микроскопические грибы играют доминирующую роль в структуре почвенной биоты

(Fenner et al., 2007; Juan-Ovejero et al., 2020; Vinogradova et al., 2019, 2021), несмотря на упрощенную трофическую структуру (Lapteva et al., 2017; Vinogradova et al., 2019, 2021) и укороченный жизненный цикл в почвах наземных экосистем Субарктики и Арктики (Andersen, 2013). Они являются важным связующим звеном в биогеохимических процессах торфообразования, контролируя скорость процессов накопления и разложения торфа (Ji et al., 2021; Xue et al., 2021).

В связи с активным освоением месторождений полезных ископаемых Арктической зоны Российской Федерации (Vochneva et al., 2021) и слабой изученностью биоразнообразия почв ее наземных экосистем (Blaud et al., 2015), в последние годы особое внимание уделяется изучению специфики состава и особенностей функционирования биоты в почвах тундровой зоны (Eveline et al., 2019; Dorota et al., 2021), в т.ч. торфяных почв бугристых болот (Matyshak et al., 2017; Yakushev et al., 2019). Ранее нами были установлены параметры таксономического разнообразия культивируемых микроскопических грибов, выявлены особенности их распределения в системе сезонно-талых (СТС) и многолетнемерзлых (ММП) слоев торфяников лесотундры (Vinogradova et al., 2019). Установлено, что общее количество видов микромицетов в торфяных почвах бугристых мерзлотных болот лесотундры представлено 83 видами. Наибольшим видовым разнообразием (69 видов) отличается верхняя часть СТС (0–29 см), минимальным (23 вида) — надмерзлотная часть торфяной залежи (40–55 см). В постоянно мерзлой части торфа видовое разнообразие, благодаря присутствию в ней значительного количества спор, сохраняется на сравнительно высоком уровне — выделено в совокупности 44 вида. Наиболее обильны в мерзлых почвах бугристых болот лесотундры *Talaromyces funiculosus*, *Penicillium simplicissimum*, *P. spinulosum* и *Umbelopsis vinacea*. Кроме того, нами выявлены закономерности формирования комплексов культивируемых микромицетов в СТС бугристых торфяников южной тундры (Vinogradova et al., 2021). Показано, что видовое разнообразие микромицетов в СТС торфяных бугров тундры определяется 40 видами микроскопических грибов. Доминируют *Pseudogymnoascus pannorum*, *Mortierella alpina* и светлоокрашенный стерильный мицелий; по обилию ведущие позиции занимают *Talaromyces funiculosus* (28%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%). Показано, что микрорельеф торфяных бугров (наличие на их поверхности микропонижений, микроповышений и лишенных растительности оголенных пятен торфа) оказывает влияние на величину грибной биомассы, видовой состав культивируемых микромицетов и видовую насыщенность их ведущих родов при близких значениях общего числа видов (20–21 вид).

Цель данной работы заключалась в выявлении особенностей распределения биомассы микроскопических грибов и ее структуры, а также в изучении разнообразия культивируемых микромицетов в системе “сезонноталые—многолетнемерзлые слои” торфяной залежи бугристых болот южной тундры.

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 району Коротаихо-Приуральского округа Предуральско-Уральской подпровинции Европейско-Западносибирской тундровой провинции подзоны южных тундр (Lavrinenko, 2013), для которого характерно распространение ивняково-мелкоерниковых тундр в сочетании с плоскобугристыми заозерными болотными комплексами.

Исследования проводили в бассейне верхнего течения р. Коротаиха. 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). Детальная характеристика микрорельефа поверхности торфяных бугров и растительного покрова в пределах болотного комплекса приведена в нашей предыдущей работе (Vinogradova et al., 2021). Мощность торфяной залежи в пределах торфяных бугров составляет порядка 210–290 см, мочажин (топей) — 100 см. Оттаивание торфяной залежи (глубина СТС) на момент отбора проб произошло в зависимости от рельефа и характера растительного покрова в пределах торфяных бугров — от 30 (на участках с кустарничково-моховыми растительными сообществами) до 40 см (на участках оголенных торфяных пятен), в мочажинах — до 37–40 см.

Исследовали комплексы микромицетов СТС и ММП торфяных почв трех основных элементов микрорельефа болотной экосистемы: (1) торфяной олиготрофной деструктивной мерзлотной почвы торфяного бугра, приуроченной к центральной части оголенного торфяного пятна (P1); (2) торфяной олиготрофной мерзлотной почвы торфяного бугра, приуроченной микроповышению с хорошо развитой кустарничково-моховой растительностью (P2); (3) торфяной олиготрофной мерзлотной почвы мочажины (топи) с осоково-сфагновым сообществом (P3). Отбор проб по



Рис. 1. Плоскобугристый болотный комплекс, расположенный в центральной части Большеземельской тундры (подзона южной тундры): а – общий вид болота; б – растительный покров торфяных бугров; в – растительное сообщество мочажины.

глубине сезонного оттаивания почв проводили в опорных разрезах, с учетом изменения в пределах активных слоев ботанического состава торфа и степени его разложения. Пробы торфа из мерзлых горизонтов отбирали буром, позволяющим извлечь мерзлые керны без нарушения их структуры. Пробы торфа извлекали с соблюдением условий, препятствующих их контаминации (Methods., 1991). До начала микологических исследований образцы торфа хранили в морозильной камере при температуре $-18...-20^{\circ}\text{C}$.

Численность спор, длину и жизнеспособность грибного мицелия, величину биомассы грибов учитывали методом люминесцентной микроскопии (Methods., 1991) с использованием красителя – флюоресцеин-диацетата (ФДА), позволяющего дифференцировать мицелий с нарушенной (мертвой) и ненарушенной (живой) клеточной стенкой (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 $\times 400$. Биомассу вычисляли с учетом измеренного диаметра спор грибов и длины фрагментов мицелия в соответствии с формулами, приведенными в работе (Polynskaya, 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 ($\text{pH} = 4.5$), среда Гетчинсона, глюкозо-пептонный дрожжевой агар, сусло-агар] при разных температурах оттаивания замороженных образцов торфа ($25, 35, 52^{\circ}\text{C}$) и культивирования посевов ($4, 25^{\circ}\text{C}$) (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.).

Микромицеты идентифицировали с использованием современных определителей (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Egorova, 1986; Pitt, 1991; Aleksandrova, 2006; Domsch, 2007). Названия и положения таксонов унифицировали с использованием баз данных CBS (www.indexfungarum.org) и MycoBank (<http://www.mycobank.org>). В совокупности из 60 образцов торфа выделено в чистую культуру 58 видов грибов с учетом двух форм стерильного мицелия.

Для характеристики комплекса микромицетов использовали индексы видового разнообразия Шеннона (H), выравненности Пиелу (E), доминирования Симпсона (D) (Magurran, 1992), а также показатели частоты встречаемости и относительного обилия видов (Kurakov, 2001). Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью плагина программы ExcelToR (Novakovskiy, 2016).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биомасса микроскопических грибов и ее структура. Биомасса грибов в торфяниках плоскобугристого болота варьирует в зависимости от участка и глубины отбора – от 0.12 ± 0.02 до 21.46 ± 5.02 мг/г а.с.п. Основной вклад в ее структуру вносят споры грибов (60–80%), на долю биомассы мицелия приходится 20–40% от общей биомассы грибов. Мицелий грибов представлен в основном функционально активными гифами беспряжкового мицелия. Максимальной величиной биомассы грибов характеризуются СТС, где она может достигать величин порядка 21.50 ± 5.00 мг/г а.с.п., в мерзлых слоях торфа биомасса грибов не превышает 5.90 ± 0.50 мг/г а.с.п., минимальные значения грибной биомассы (до 0.12 ± 0.02 мг/г а.с.п.) отмечены в подстилающих минеральных слоях ММП (рис. 2).

Известно, что биомасса грибов в почвах тундровой зоны изменяется в значительных пределах. В почвах Кольского п-ова средние значения биомассы составляют 1.80–10.19 мг/г почвы (Копе-

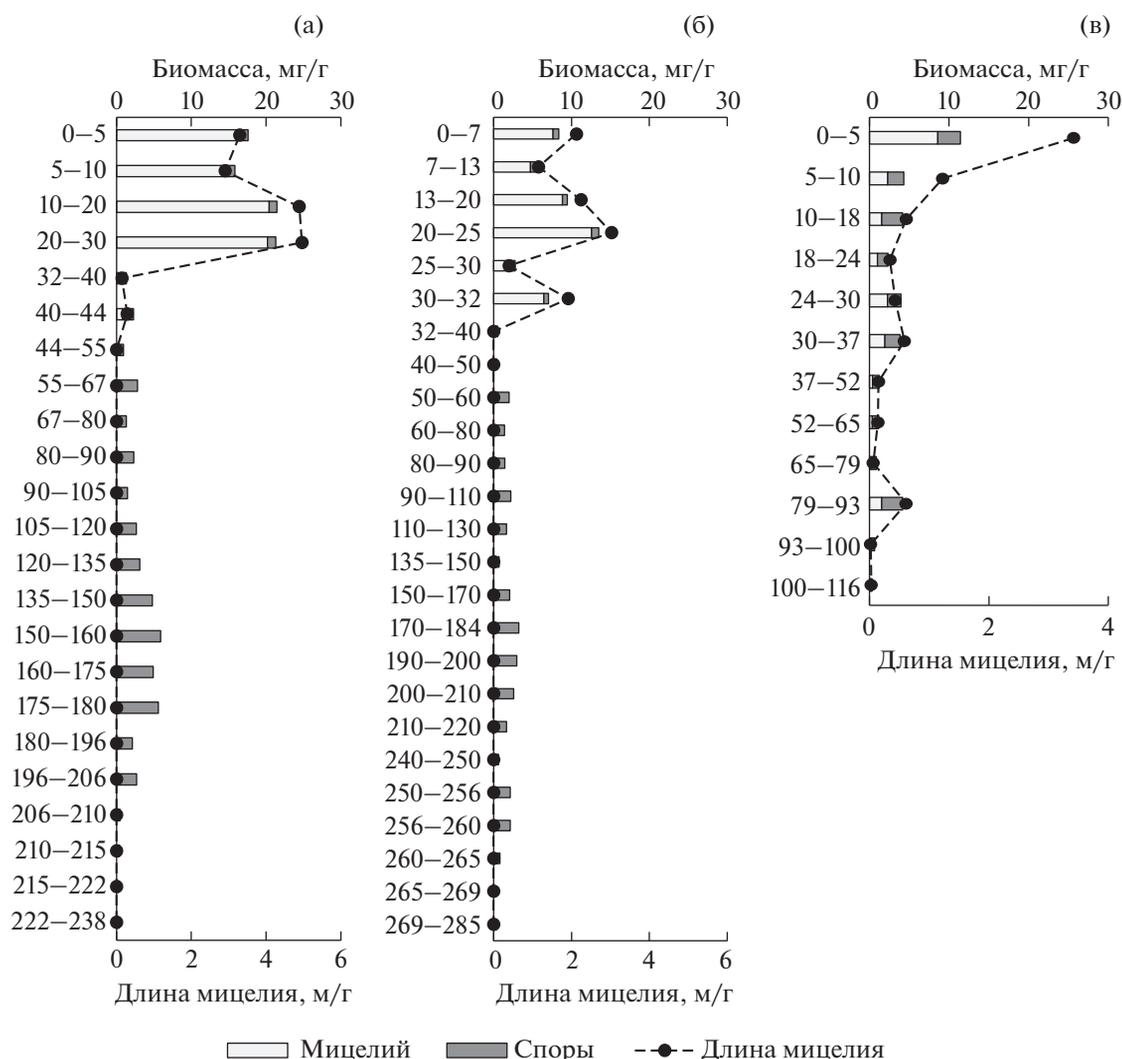


Рис. 2. Изменение биомассы мицелия, спор грибов и длины мицелия в торфяниках плоскобугристого болота южной тундры: а – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного торфяного пятна (P1); б – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью (P2); в – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины (P3).

jkova, 2018), в почвах Воркутинской тундры – 7.90–14.80 мг/г (Ananyeva et al., 2008), в торфяниках лесотундры – 1.60–15.20 мг/г (Lapteva et al., 2017), в активных слоях торфяников южной тундры – от 0.44 до 21.46 мг/г а.с.п. (Vinogradova et al., 2021). В высокоарктических тундрах (мерзлотных почвах) архипелага Земля Франца-Иосифа биомасса грибов существенно ниже – она варьирует в пределах от 0.27 до 0.40 мг/г (Nikitin et al., 2020). В немерзлотном торфянике (мощностью до 3 м) южной тайги биомасса грибов составляет – 42–76 мг/г (Golovchenko et al., 2020).

Деятельные слои в торфяниках считаются нестабильной средой (Fungi..., 2019), так как подвергаются циклам замораживания-оттаивания. Их нижняя часть выполняет роль своеобразного температурного буфера, поскольку находится между слоями

сезонного промерзания и ММП. Это влияет на условия увлажнения и аэрируемость различных слоев СТС (верхняя часть, нижняя часть деятельного слоя), что в свою очередь определяет активность микробных сообществ и величину их биомассы (Mraham et al., 2017). Ранее проведенными исследованиями было показано, что в мерзлотных почвах архипелага Земля Франца-Иосифа максимальное развитие мицелия грибов отмечено только в лишайниковых корочках и очесе мхов (51–84% от общей микробной биомассы), с экспоненциальным его снижением с глубиной (от 6 до 47% от общей микробной биомассы) (Nikitin et al., 2020). Аналогичная картина распределения длины грибного мицелия (0.27–3.50 тыс. м/г) отмечена и для верхнего 0–50 см слоя в торфяных мерзлотных почвах карстового образования (Golovchenko et al., 2019).

В исследованном нами торфянике, формирующемся в биоклиматических условиях южной тундры, наибольшие величины биомассы мицелия отмечены в деятельных слоях СТС до глубины 25–30 см. При этом в зависимости от микрорельефа торфяного бугра и биотопа величина грибной биомассы может существенно различаться. Максимальными значениями биомассы мицелия грибов характеризуются верхние слои СТС (глубина 0–30 см) почвы торфяного пятна (P1) – 21.46 ± 5.02 мг/г а.с.п. Это обусловлено их лучшей прогреваемостью и присутствием здесь значительного количества фрагментов функционально активных гиф (с ненарушенной клеточной стенкой) грибов – 2.90–4.96 тыс. м/г а.с.п. (рис. 2). На участках торфяного бугра с хорошо развитой растительностью (P2) и в мочажине (P3) величина биомассы грибов в верхнем слое СТС практически в 2 раза ниже – соответственно 5.3–13.5 мг/г а.с.п. (глубина 0–25 см) и 2.3–11.4 мг/г а.с.п. (глубина 0–24 см), что сопряжено с меньшими параметрами длины мицелия – соответственно 1.15–3.03 и 0.34–3.42 м/г а.с.п. Причем если в почвах торфяного бугра (P1 и P2) наблюдается некоторое увеличение данного показателя с глубиной и концентрирование мицелия грибов на глубине 10–30 см, то в почве P3 он сконцентрирован преимущественно в самых верхних слоях торфа – 1.23–3.42 м/г а.с.п. (глубина 0–10 см). Ниже показатели длины мицелия и величины биомассы грибов в этом биотопе снижаются в 2–10 раз, приближаясь к таковым в надмерзлотном слое СТС. Это обусловлено существенным ухудшением в почвах P2 и особенно P3 условий функционирования микроскопических грибов, требовательных к аэрированности почв и уровню их увлажнения (Hogg et al., 2006). Подтверждением этому может служить тот факт, что в почве P3 уже на глубине 5–10 см присутствует значительное количество “мертвого” мицелия (с нарушенной клеточной стенкой) – до 49% от суммарной длины мицелия.

В ММП почв торфяного бугра (P1, P2) мицелий грибов полностью отсутствует (рис. 2). Снижение биомассы мицелия и его полное отсутствие с глубиной отмечалось также в торфяниках карстовых ландшафтов Тульской обл. (Golovchenko et al., 2019). Причинами отсутствия грибного мицелия в нижних слоях торфа может быть заполненность ультрамикрорепрой водой, ненасыщенность болотных вод кислородом (Alekhina et al., 2002), а в многолетнемерзлых слоях торфа – лимитирующее действие постоянно низких температур (Nassan et al., 2016). Однако в почве мочажины (P3) мицелий был встречен нами практически во всех слоях ММП торфяной залежи, включая подстилающий мерзлый минеральный слой суглинка (глубина 100–116 см). Параметры длины мицелия в этом слое невелики – 33.33 ± 47.14 м/г а.с.п., причем мицелий представлен в основном беспряжковыми гифами с ненарушенной клеточной стен-

кой. В отличие от почв P1 и P2, в мерзлых слоях торфа почвы P3 на долю мицелия приходится до 9–37% общей биомассы микроскопических грибов, а в подстилающем мерзлом слое – до 25%. Наличие живых гиф грибов в мерзлых слоях торфяной залежи мочажины может свидетельствовать о том, что она, скорее всего, в годы с экстремально теплыми погодными условиями под влиянием отепляющего действия болотных вод может оттаивать на более значительную глубину, по сравнению с почвами мерзлых торфяных бугров, которые, благодаря специфике своего формирования, оторваны от их воздействия.

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., 2020). При этом максимальной численностью спор отличаются СТС мочажины – 153–328 млн кл./г а.с.п., минимальной (20 ± 2 млн кл./г а.с.п.) – верхние слои СТС (глубина 0–7 см) почвы торфяного бугра под старничково-моховой растительностью (P2). Для сравнения, в почвах осоково-сфагновых топей болотных массивов Томской области число спор в торфяной залежи составляет 60–80 млн кл./г (Sergeeva, Inisheva, 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). В мерзлотных почвах Земли Франца-Иосифа численность спор грибов составляет – 0.08–0.20 млн кл./г (Nikitin et al., 2020), в оголенных пятнах торфа без сфагнового очеса немерзлотных торфяников – 141–223 млн кл./г (Golovchenko et al., 2020).

Известно, что экстремальные условия Арктики и Субарктики определяют преимущественное присутствие в мерзлых слоях микромицетов в споровом состоянии (Ruisi et al., 2007; Andersen et al., 2013; Kochkina et al., 2014; Lapteva et al., 2017), отсутствие их устойчивого размножения и метаболической активности в слоях ММП (Fungi..., 2019). В мерзлых слоях торфяных бугров (P1, P2) исследуемого нами болотного комплекса биомасса грибов представлена в основном только спорами, в почве мочажины (P3) на их долю приходится от 63 до 91% общей грибной биомассы. Биомасса спор грибов варьирует в пределах от 0.12 ± 0.02 до 5.90 ± 0.46 мг/г а.с.п. Однако максимально она сконцентрирована в срединной части ММП: в почве P1 – на глубине 135–180 см, где величина биомассы спор изменяется от 4.78 ± 0.38 до 5.58 ± 3.66 мг/г а.с.п., в почве P2 – на глубине 170–210 см от 2.57 ± 0.07 до 3.24 ± 0.62 мг/г а.с.п., в почве P3 – на глубине 79–93 см – 4.18 ± 2.76 мг/г а.с.п.

Таксономическая структура и видовое разнообразие культивируемых микромицетов. В целом комплекс культивируемых микромицетов, представлен-

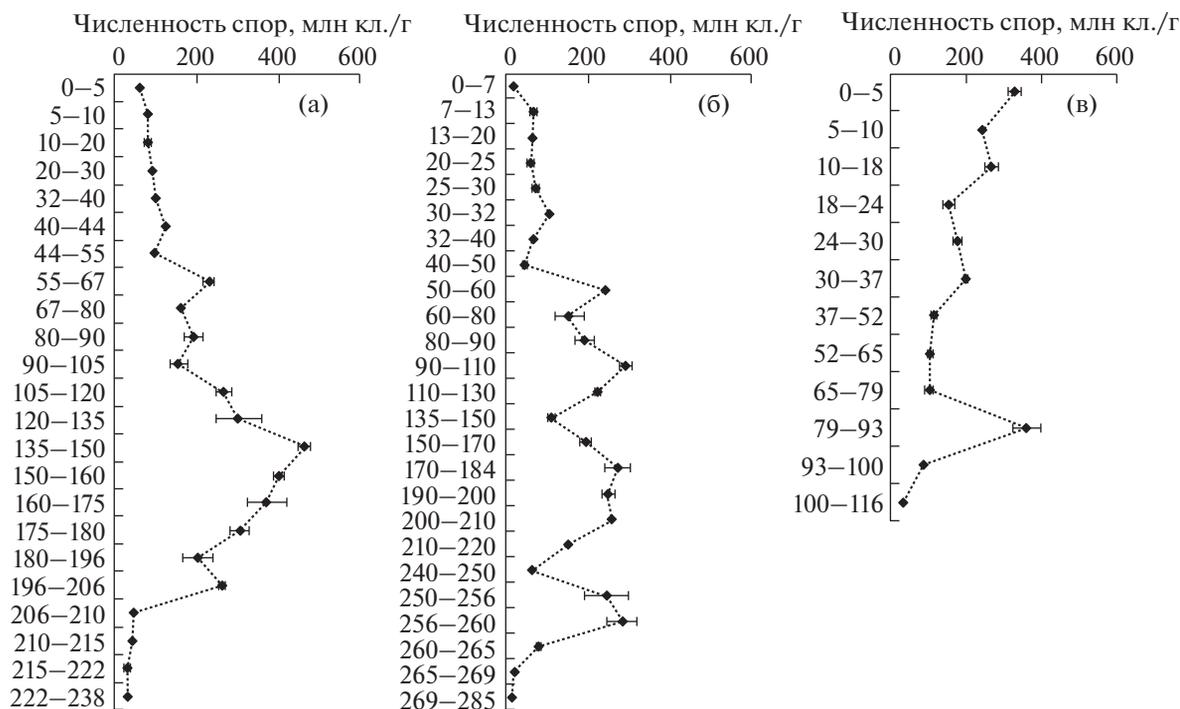


Рис. 3. Профильное распределение численности спор грибов в сезонноталых и мерзлых слоях торфяных почв плоскобугристого болотного комплекса южной тундры: а – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного торфяного пятна; б – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; в – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

ных в торфяных почвах бугристого болота южной тундры, характеризуется невысоким таксономическим разнообразием (индекс $H = 1.05$), низким значением выравненности ($E = 0.26$) и высоким значением индекса Симпсона ($S = 0.77$). Из образцов торфяной залежи болотного массива выделено 58 видов грибов (с учетом двух форм стерильного мицелия) из 11 родов (табл. 1). Основу микоценозов составляют представители отдела *Ascomycota* – 42 вида из 11 родов. По видовому богатству преобладает род *Penicillium* (17 видов, 31% от общего количества выделенных видов). Род *Trichoderma* включает 6 видов, род *Aspergillus* – 5 видов, род *Talaromyces* – 3 вида, род *Cladosporium* – 2 вида, род *Chaetomium* – 2 вида, род *Oidiodendron* – 2 вида, род *Akanthomyces* – 1 вид, род *Alternaria* – 1 вид, род *Isaria* – 1 вид, род *Pseudogymnoascus* – 1 вид (табл. 1). Отдел *Mucoromycota* представлен 15 видами, что составляет 38% от общего количества выделенных видов, с ведущими родами *Mucor* (4 вида), *Mortierella* (8 видов), *Umbelopsis* (3 вида). Неидентифицированные изоляты стерильного мицелия рассмотрены в составе групп стерильного светло- и темноокрашенного мицелия (Vlasov et al., 2012). В целом структура комплексов микромицетов исследуемых мерзлотных торфяных почв представлена случайными видами (40–50%), редкими (33–45%) и частыми (12–19%), на долю доминирующих видов приходится всего 2–5%.

Группу доминантов (по частоте встречаемости) составляют *Pseudogymnoascus pannorum* (79%), *Talaromyces funiculosus* (67%), светлоокрашенные мицелия стерилия (62%). Достаточно высокий процент доминирования стерильного мицелия является реакцией на холодовой стресс, который включает синтез меланиноподобных пигментов, образование высокомеланизированных или стерильных гиф (Ruisi et al., 2007). По относительному обилию в торфяной залежи болотного комплекса доминируют *Talaromyces funiculosus* (82%), *Pseudogymnoascus pannorum* (19%), *Penicillium canescens* (15%), *P. simplicissimum* (14%). Все эти виды – обычные виды почвенных микоценозов в наземных экосистемах Арктики (Kochkina et al., 2011; Edgington et al., 2014; Kirtsideli, 2015).

Разнообразие микромицетов в СТС представлено 39 видами ($H = 2.58$). Доминируют виды отдела *Ascomycota* (73% от общего количества видов), с наибольшим количеством видов рода *Penicillium* (12 видов). Доминирование видов отдела *Ascomycota* является типичным для торфяников арктических и субарктических территорий (Lamit et al., 2017). Отдел *Mucoromycota* включает 11 видов (27%) с преобладанием видов рода *Mortierella* (7 видов). Основная концентрация видов отдела *Mucoromycota* в верхних активных слоях обусловлена способностью разлагать целлюлозу и полифенольные

Таблица 1. Видовое разнообразие микромицетов и их относительное обилие (%) в сезонноталых (I) и многолетне-мерзлых (II) слоях торфяных мерзлотных почв плоскобугристого болота южной тундры

Виды микромицетов	В совокупности для всех почв		Почвы					
			торфяной бугор				мочажина	
			P1*		P2**		P3***	
	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>Mucoromycota</i>								
<i>Mortierella alpina</i> Peyronel	7.55	1.45	6.93	1.45	6.7	1.58	17.99	0
<i>M. alliacea</i> Linnem.	0.05	0.00	0.30	0	0	0	0	0
<i>M. antarctica</i> Linnem.	0.93	0.00	1.20	0	0	0	10.07	0
<i>M. humicola</i> Oudem.	0.88	0.21	2.71	0.23	0	0	5.76	0
<i>M. horticola</i> Linnem.	1.19	0.00	6.93	0	0	0	0	0
<i>M. polycephala</i> Coem.	0.00	0.26	0	0	0	3.48	0	0
<i>M. schmuckeri</i> Linnem.	0.41	0.00	2.41	0	0	0	0	0
<i>Mortierella</i> sp.	3.41	0.50	11.45	0	1.71	4.11	2.16	0
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	0.00	0.43	0	0	0	5.70	0	0
<i>M. hiemalis</i> Wehmer	0.88	0.24	1.51	0.05	0.82	2.53	0	0
<i>M. racemosus</i> Fresen.	0.00	0.05	0	0	0	0.63	0	0
<i>Mucor</i> sp.	0.10	0.24	0	0.21	0.14	3.16	0	0
<i>Umbelopsis ramanniana</i> (Möller) W. Gams	0.05	0.00	0	0	0.07	0	0	0
<i>U. isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	0.00	0.55	0	0.59	0	0	0	0
<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx	2.79	0.78	3.92	0.85	2.67	0	1.44	0
<i>Ascomycota</i>								
<i>Akanthomyces muscarius</i> (Petch) Spatafora, Kepler et B. Shrestha	0.21	0.00	1.2	0	0	0	0	0
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	0.10	0.00	0.6	0	0	0	0	0
<i>Aspergillus flavus</i> Link	0.00	0.09	0	0	0	0.95	0	2.70
<i>A. ochraceus</i> G. Wilh.	0.00	0.07	0	0.05	0	0	0	2.70
<i>A. fumigatus</i> Fresen.	0.00	0.19	0	0	0	2.22	0	2.70
<i>A. niger</i> Tiegh.	0.00	0.14	0	0	0	0	0	16.22
<i>Aspergillus</i> sp.	0.00	0.02	0	0	0	0	0	2.70
<i>Isaria ochracea</i> Boud.	0.10	0.36	0	0	0.14	4.75	0	0
<i>Chaetomium spirale</i> Zopf	0.00	0.14	0	0	0	1.90	0	0
<i>Chaetomium</i> sp.	0.00	0.07	0	0	0	0.95	0	0
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	0.10	0.02	0.6	0.03	0	0.32	0	0
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	0.00	0.09	0	0	0	0.95	0	0
<i>Oidiodendron griseum</i> Robak	0.00	0.07	0	0	0	0	0	8.11
<i>O. maius</i> G.L. Barron	0.10	0.00	0	0	0.14	0	0	0
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis et D.L. Lindne	16.35	2.94	20.18	2.64	14.84	6.96	23.02	0
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	0.16	0.05	0.90	0	0	0.32	0	2.70
<i>P. chrysogenum</i> Thom	0.00	0.07	0	0.08	0	0	0	0
<i>P. decumbens</i> Thom	5.59	0.00	0.60	0	7.25	0	0	0
<i>P. canescens</i> Sopp	1.91	13.42	1.51	14.36	2.19	3.48	0	0
<i>P. camemberti</i> Thom	0.98	0.00	0	0	1.30	0	0	0
<i>P. citreonigrum</i> Dierckx	0.83	0.64	0	0.70	1.03	0	0.72	0
<i>P. granulatum</i> Bainier	0.00	0.09	0	0	0	0.32	0	8.11

Таблица 1. Окончание

Виды микромицетов	В совокупности для всех почв		Почвы					
			торфяной бугор				мочажина	
			P1*		P2**		P3***	
	I	II	I	II	I	II	I	II
<i>P. implicatum</i> Biourge	0.00	0.19	0	0	0	2.53	0	0
<i>P. italicum</i> Wehmer	0.00	0.38	0	0.41	0	0	0	0
<i>P. lanosum</i> Westling	1.03	0.02	0	0.03	1.37	0	0	0
<i>P. lividum</i> Westling	1.97	0.00	0	0	2.6	0	0	0
<i>P. roqueforti</i> Thom	0.10	0.05	0.60	0.05	0	0	0	0
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	6.31	7.68	0	8.38	6.98	0	14.39	0
<i>P. spinulosum</i> Thom	0.72	5.38	0	5.87	0.96	1.90	0	0
<i>P. thomii</i> Maire	3.10	0.00	2.41	0	3.56	0	0	0
<i>P. waksmanii</i> K.W. Zaleski	0.00	2.23	0	2.43	0	0	0	0
<i>Penicillium</i> sp.	2.22	0.59	3.31	0.26	1.64	3.80	5.76	8.11
<i>Talaromyces rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	1.50	0.05	0	0	1.98	0.63	0	0
<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	28.82	52.97	1.51	57.55	36.18	0	16.55	27.03
<i>T. diversus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	0.16	0.00	0	0	0.21	0	0	0
<i>Trichoderma koningii</i> Oudem.	1.40	0.02	7.23	0	0.14	0.32	0.72	0
<i>T. harzianum</i> Rifai	0.36	0.12	2.11	0.13	0	0	0	0
<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier	0.21	0.00	1.20	0	0	0	0	0
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	0.05	0.00	0.30	0	0	0	0	0
<i>T. viride</i> Pers.	0.31	0.24	1.20	0.21	0.07	0	0.72	5.41
<i>Trichoderma</i> sp.	0.16	0.00	0.90	0	0	0	0	0
Светлоокрашенные mycelia sterilia	6.57	5.24	15.66	3.44	5.06	26.27	0.72	13.51
Темноокрашенные mycelia sterilia	0.31	1.52	0.60	0	0.27	20.25	0	0

Примечание. *P1 – торфяная олиготрофная деструктивная мерзлотная почва оголенного пятна; **P2 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; ***P3 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

соединения. Изобилие видов отдела *Mucoromycota* в болотных массивах происходит за счет устойчивых и толстостенных спор, которые способны сохранять жизнеспособность в течение длительного времени (Lin et al., 2012). Доминирование видов рода *Mortierella* среди *Mucoromycota* обусловлено способностью активно разрушать хитин, что было доказано экспериментально (Young-Ju et al., 2008). Следует отметить, что, в отличие от торфяников лесотундры, где виды рода *Aspergillus* отмечались нами в основном в СТС (Vinogradova et al., 2019), в торфяной залежи бугристого болота южной тундры виды рода *Aspergillus* нами были идентифицированы только при исследовании образцов торфа из мерзлых слоев торфяной залежи (табл. 1). При этом их максимальным разнообразием характеризовались слои торфа ММП в мочажине (P3).

Комплекс микромицетов СТС торфяной залежи болотного комплекса представлен случайными видами – 46–55%, на долю редких приходится 25–38%, частых – 8–27%, доминирующих видов – 0–8% соответственно. Аналогичное распределение видов микромицетов отмечено и при исследовании торфяников лесотундры (Vinogradova et al., 2019). По относительному обилию в СТС торфяной залежи рассмотренного болотного массива микромицеты в основном представлены видами, обилие которых <1% (24 вида, 60% от общего количества видов), 1–8% (14 видов, 35% от общего количества видов). Явными доминантами являются только два вида – *Talaromyces funiculosus* (29%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (16%). Доминирование *Talaromyces funiculosus* отмечено также

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

Показатели	Слой торфяной залежи					
	СТС			ММП		
	P1	P2	P3	P1	P2	P3
Количество выделенных видов, шт.	28	26	13	25	24	13
Индекс видового разнообразия Шеннона (H)	2.70	2.29	2.07	2.57	1.76	2.26
Индекс выравненности Пиелу (E)	0.81	0.70	0.81	0.80	0.56	0.88
Индекс доминирования Симпсона (S) (1-D)	0.90	0.83	0.86	0.88	0.71	0.89
Индекс полидоминантности Вильямса (1/D)	10.30	5.74	6.90	8.38	3.50	9.16

в очесе сфагнома олиготрофной торфяной почвы (Golovchenko et al., 2020).

В СТС почвы торфяного бугра P1 (оголенное торфяное пятно) доминируют *Pseudogymnoascus pannorum* (20%) и светлоокрашенный стерильный мицелий (16%), в почве P2 (под кустарничково-моховой растительностью) на первое место выходит *Talaromyces funiculosus* (36%), в почве P3 (мочажина с осоково-сфагновой растительностью) – *Mortierella alpina* (18%), *Penicillium simplicissimum* (14%), *Pseudogymnoascus pannorum* (23%), *Talaromyces funiculosus* (17%). Минимальным количеством видов грибов характеризуются СТС мочажин (13 видов). В СТС почв торфяного бугра количество видов составляет – 26–28 видов. При этом комплекс СТС оголенного торфяного пятна (P1) характеризуется наибольшими значениями индекса видового разнообразия Шеннона (H = 2.70), выравненности Пиелу (E = 0.81) и Симпсона (S = 0.90) по сравнению с двумя другими участками болотного массива (P2 и P3) (табл. 2).

Наиболее разнообразна по числу видов грибов верхняя часть СТС торфяной залежи (глубина 0–5 см). В ней идентифицировано в зависимости от участка 10–11 видов. В СТС высокое число видов сохраняется до глубины 25 см в почве торфяного бугра P2, где сконцентрирована основная масса корней кустарничков – *Ledum decumbens*, *Betula nana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*. В СТС почвы оголенного торфяного пятна (P1) отмечено два пика по числу видов микромицетов: первый на глубине 0–5 см, второй – в средней части (глубина 20–26 см). Аналогичная картина (два пика видового разнообразия в профиле) отмечена также в активном слое почвы мочажины (P3), где второй пик числа видов приурочен к глубине 10–18 см (9 видов). Более подробный анализ комплекса СТС опубликован в нашей более ранней работе (Vinogradova et al., 2021). Только в сезонно-талых слоях почвы торфяного пятна выявлен вид *Cladosporium cladosporioides* (Vinogradova et al., 2021). В торфяной почве с кустарничково-моховой растительностью встречены виды *Isaria*

ochracea, *Oidiodendron majus*, являющийся микоризным эндофитом вересковых (Rice, 2006).

При переходе от СТС к мерзлым слоям торфа в почвах болотного массива незначительно снижается количество видов грибов в почвах торфяного бугра (P1 и P2) с наибольшими значениями индексов биоразнообразия грибного сообщества в почве P1 (табл. 2). Минимальным количеством видов грибов представлены мерзлые слои торфа в мочажине (13 видов). При этом грибное сообщество ММП почвы P2 (под кустарничково-моховой растительностью) характеризуется низкими значениями индексов Шеннона, Пиелу, Симпсона и полидоминантности $S_{1/D}$ (1.76; 0.56; 0.71; 3.5), в сравнении с микоченозами мерзлых слоев торфа двух других почв – P1 и P3.

В мерзлых слоях торфяной залежи под оголенным торфяным пятном (P1) обильны – *Talaromyces funiculosus* (45%), *Penicillium spinulosum* (19%), под кустарничково-моховой растительностью (P2) – светлоокрашенный (30%) и темноокрашенный (16%) стерильный мицелий, в мочажине (P3) – *Talaromyces funiculosus* (24%), *Aspergillus niger* (17%). Отличительной чертой торфяников южной тундры является высокое разнообразие рода *Aspergillus* (5 видов) только в мерзлых слоях торфа (табл. 1). Как правило, наиболее разнообразны грибы, образующие конидии (*Aspergillus* spp., *Chrysosporium* spp., *Cladosporium* spp. и *Penicillium* spp.). Возможно, они представляют дремлющую фазу этих таксонов, что позволяет им выживать в условиях мерзлоты (Ozerskaya et al., 2009). Виды родов *Cladosporium*, *Penicillium*, *Aspergillus* являются широко распространенными в мерзлых слоях торфа. Эти виды вызывают ряд заболеваний у растений и животных, их распространение в окружающей среде при оттаивании мерзлоты может приводить к значительному ущербу (Fungi., 2019).

Микроскопические грибы обычно концентрируются в верхних слоях торфяной залежи (глубина 0–30 см), пространственное варьирование (горизонтальная дифференциация) видового разнообразия грибов в торфяниках обусловлена как изменениями растительного покрова и, соответствен-

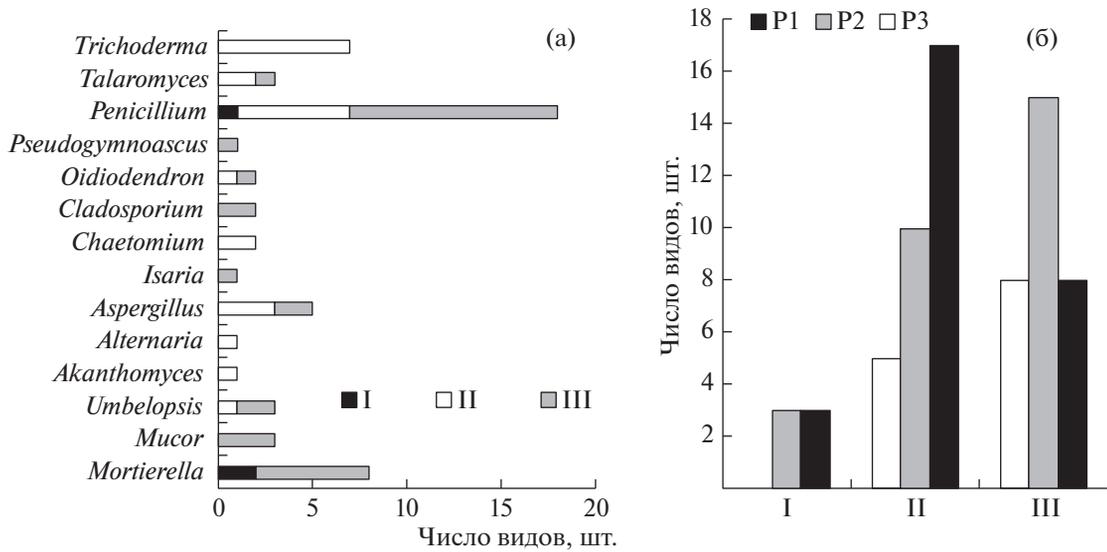


Рис. 4. Число видов ведущих родов микромицетов (а), дающих рост колоний при различных температурах культивирования, и их распределение по разным типам почв (б): I – рост колоний только при температуре 4°C; II – рост колоний только при температуре 25°C; III – рост колоний как при температуре 4°C, так и при 25°C; P1 – торфяная олиготрофная деградированная мерзлотная почва оголенного пятна; P2 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва торфяного бугра с развитой кустарничковой растительностью; P3 – торфяная олиготрофная мерзлотная почва мочажины.

но, химического состава торфа, так и структурой мерзлых слоев (Lin et al., 2014). В толще ММП исследованного нами торфяника количество видов грибов в зависимости от глубины варьировало от нулевых значений до 12 видов. В мерзлых слоях почвы P2 максимальное количество видов (8) идентифицировано в образцах, отобранных с глубины 265–269 см, минимальное (3 и 1 виды соответственно) – отмечено в слоях торфа на глубине 130–150 см и 240–250 см, что соотносится с низким содержанием здесь спор грибов, соответственно 110.8 ± 9.0 и 66.0 ± 7.0 млн кл. г почвы. В мерзлых слоях почвы P1 под оголенным торфяным пятном максимальным количеством видов (12) характеризуются глубины 55–67 см и 120–135 см. Минимальное количество видов грибов (2–3 вида) на глубинах 215–222 см и 222–235 см сопряжено с низким содержанием здесь спор грибов ($46 \pm 3 - 29 \pm 4$ млн кл. г почвы). В почве P3 (мочажина) максимум видов грибов (7) на глубине 79–93 см коррелирует с максимальным количеством здесь спор грибов (361 ± 37 млн кл. г почвы). Минимальными по числу видов и спор грибов представлены глубины 65–79 см и 100–116 см, соответственно трех и двух видов, количество спор грибов 104 ± 10 и 36.0 ± 0.8 млн кл. г почвы. Такие различия в численности и видовом разнообразии культивируемых видов грибов могут быть обусловлены различиями в качественном составе торфа и специфике мерзлоты (сухая мерзлота, льдистая мерзлота; различная толщина шпиров льда и пр.).

В арктических и субарктических регионах одним из основных факторов стресса для микроор-

ганизмов 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 СТС и ММП торфяной залежи исследованного нами плоскобугристого болота южной тундры основное количество грибов составляют виды-психротолеранты, дающие рост колоний как при температуре 4, так и 25°C, а также виды-мезофилы, культивируемые только при температуре 25°C (рис. 4). К типичным психротолерантам относятся виды родов *Mucor*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, *Cladosporium*.

Только при температуре культивирования 4°C были учтены такие виды, как *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium italicum*, *P. lividum*. Отмеченные виды рода *Mortierella* часто встречаются в составе микоценозов торфяных олиготрофных почв болотных экосистем таежной зоны (Sizonenko et al., 2016), *Penicillium lividum* – в полу-гидроморфных и гидроморфных почвах средней тайги (Sizonenko et al., 2016; Khabibullina et al., 2014). При исследовании этих почв данные виды активно росли при стандартных условиях культивирования (температура 20–25°C). Не исключено, что развитие колоний этих видов в почвах тундрового торфяника только при температуре 4°C на средах Чапека, сусло-агар, а не во всем диапазоне использованных температур, обусловлено их низкой конкурентоспособностью в условиях оптимальных для роста и развития температур, в связи

с чем психротолерантные и мезофильные виды микромицетов получали в данном случае преимущество для своего развития.

В СТС болотного массива основу микоценозов составляют психротолерантные и мезофильные — по 18 видов. На их долю приходится 89–100%. Виды, давшие рост колоний только при температуре 4°C, составляют 11% — *Mortierella alliacea*, *Mucor schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium lividum*. Наибольшее количество видов грибов-мезофилов представлено в почве P1 (61%), самой теплообеспеченной в летний период. Грибы-психротолеранты наиболее представлены в почве P2, занимающей участки торфяного бугра с хорошо развитым кустарничково-моховым покровом (54%), играющим экранирующую роль при поступлении в почву тепла в летний период, а также в почве мочажины (62%). В микоценозах почвы мочажины, несмотря на наличие во всей толще деятельного слоя СТС значительного количества спор ($154 \pm 14 - 328 \pm 17$ млн кл./г почвы), микромицеты, активно размножающиеся при низких температурах (виды-психрофилы), не зафиксированы.

В мерзлых слоях торфа комплекс микромицетов представлен психротолерантными (22 вида) и мезофильными (20) видами, что составляет до 98% от всех выделенных видов грибов. На долю психрофильных видов, растущих только при температуре 4°C, приходится 2%. Эта категория микромицетов представлена только одним видом — *Penicillium italicum*. Он относится к специфичным фитопатогенам, предпочитающим в качестве субстрата различные виды цитрусовых культур (Hocking, 2014), но также зафиксирован в почвах таежной зоны (Egorova, 1986). В качестве редкого вида *Penicillium italicum* был встречен нами также в составе микоценозов мерзлой части торфа в торфяниках лесотундры, где этот вид давал рост колоний при температуре 4–25°C (Vinogradova et al., 2019).

Несмотря на то, что большая часть нашей планеты холодна, большинство адаптированных к холоду микроорганизмов являются мезофильными или психротолерантными (психротрофными), а не психрофильными видами (Russell, 2006; Vinogradova et al., 2019). В почвах Антарктики (полярных экосистемах) доминируют в основном микроскопические грибы с оптимальным температурным эффектом с широким диапазоном культивирования (4–25°C). В исследованном нами торфянике южной тундры наибольшее количество видов-мезофилов представлено в почве торфяного бугра под кустарничковой растительностью — 12 видов (50%), минимальное — в почвах оголенного торфяного пятна и мочажины (10 и 9 видов соответственно). Грибы-психротолеранты максимально сосредоточены в почвах P1 и P2 — по 12 видов в каждой, минимальное количество в почве P3 — 3 вида (*Aspergillus fumigatus*, *A. niger*, *Mortierella alpina*).

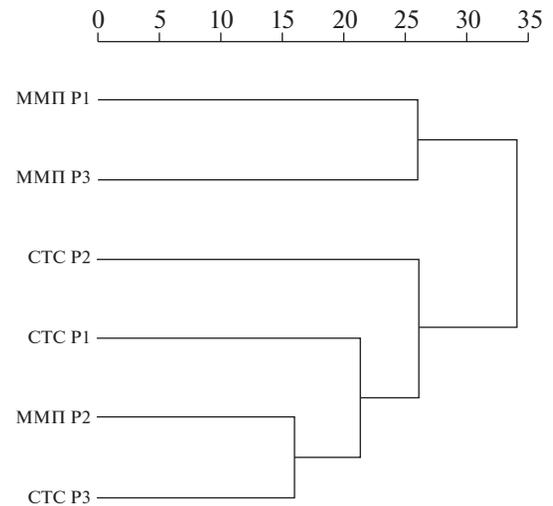


Рис. 5. Дендрограмма сходства комплексов микромицетов в сезоннотальных (СТС) и мерзлых (ММП) слоях торфяной залежи плоскобугристого болота южной тундры (кластеризация по Варду, мера расстояния — Манхэттенское расстояние): P1, P2, P3 — см. табл. 1.

В целом комплексы культивируемых микромицетов, представленные в торфяной залежи (СТС и ММП) исследованного бугристого болотного комплекса, достаточно близки. Коэффициент Сёренсена—Чекановского (Ks) при сравнении между трех пар почв варьирует от 51 до 100%. Согласно результатам кластерного анализа, почвы рассмотренных биотопов по составу видов культивируемых микромицетов образуют два кластера (рис. 5). Первый кластер представлен сезоннотальными слоями всех трех участков и мерзлыми слоями торфяной почвы оголенного пятна, в которых структура, состав и степень разложения торфа достаточно близки. Второй кластер образуют мерзлотные слои почвы бугорка с кустарничково-моховой растительностью и мочажины, общность видового состава микромицетов в которых может определяться присутствием или преобладанием в составе торфа фрагментов сфагновых мхов, а также наличием опада и корней сосудистых растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены закономерности пространственного распределения грибной биомассы и видового разнообразия культивируемых микромицетов в пределах торфяной толщи торфяных почв плоскобугристого болотного комплекса, формирующегося в биоклиматических условиях южной тундры. Показано, что основная биомасса грибов сосредоточена в СТС бугристого торфяника — 0.44–21.46 мг/г а.с.п. В структуре биомассы СТС доминирует мицелий, с функционально активными гифами (81–100%). В мерзлых слоях содержание биомассы грибов в 1.9–3.6 раза ниже по сравнению с наибо-

лее прогреваемыми в летний период СТС. В мерзлых слоях биомасса грибов представлена в основном только спорами в пределах $0.12 \pm 0.02 - 5.90 \pm \pm 0.46$ мг/г а.с.п.

Показано, что сообщества культивируемых почвенных микромицетов представлены 58 видами микроскопических грибов из 11 родов, включая две формы стерильного мицелия. Доминируют в структуре микоценозов *Pseudogymnoascus pannorum* (79%), *Talaromyces funiculosus* (67%) и светлоокрашенный стерильный мицелий (62%). Видовой состав микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот южной тундры на 40–50% случаен, что свидетельствует о стабильном состоянии комплекса культивируемых микромицетов в торфяниках южной тундры и их устойчивости к изменению экологических условий.

Ведущие позиции по обилию в сезонноталых слоях занимают *Pseudogymnoascus pannorum* (16%) и *Talaromyces funiculosus* (29%), в мерзлотных — *Penicillium canescens* (13%) и *Talaromyces funiculosus* (53%). Отличительной чертой торфяников южной тундры является присутствие основного видового разнообразия рода *Aspergillus* (5 видов) только в мерзлотных слоях исследуемого болотного массива. При этом в торфяниках лесотундры видовое разнообразие рода *Aspergillus* наблюдается в основном в сезонноталых слоях (Vinogradova et al., 2019).

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН “Криогенез как фактор формирования и эволюции почв арктических и бореальных экосистем европейского Северо-Востока в условиях современных антропогенных воздействий, глобальных и региональных климатических трендов” (№ 1021051101421-1-1.6.19).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Alekhina L.K., Golovchenko A.V., Pochatkova T.N.* The effect of hydrophysical soil properties on the structure of microbial complexes. *Eurasian Soil Science*. 2002. V. 35 (8). P. 890–897.
- 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 (3). P. 404–412. (in Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0026261708030168>
- Andersen R., Chapman S.J., Art 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>
- Artz R.E., Anderson I.C., Chapman S.J. et al.* Changes in fungal community composition in response to vegetational succession during the natural regeneration of cutover peatlands. *Microbial Ecol.* 2007. V. 54. P. 508–522.
<https://doi.org/10.1007/s00248-007-9220-7>
- Asemaninejad A., Thorn R.G., Branfireun B.A. et al.* Climate change favours specific fungal communities in boreal peatlands. *Soil Biol. Biochem.* 2018. V. 120. P. 28–36.
<https://doi.org/10.1007/s00248-016-0875-9>
- Basińska A.M., Reczug M.K., Gabkac M. et al.* Experimental warming and precipitation reduction affect the biomass of microbial communities in a *Sphagnum* peatland. *Ecological Indicators*. 2020. V. 112. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.106059>
- Bergero R., Giralanda M., Varese G.C. et al.* Psychrooligotrophic fungi from Arctic soils of Franz Joseph Land. *Polar Biology*. 1999. V. 21. P. 361–368. <https://dx.doi.org/>
<https://doi.org/10.1007/s003000050374>
- Blaud A., Lerch T.Z., Phoenix G.K. et al.* Arctic soil microbial diversity in a changing world. *Res. Microbiol.* 2015. V. 166. P. 796–813.
<https://doi.org/10.1016/j.resmic.2015.07.013>
- 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, 2014.
- Egorova L.N.* Soil fungi of the Far East: *Hyphomycetes*. Nauka, Leningrad, 1986. (in Russ.).
- Elliott D.R., Caporn S.J.M., Nwaishi F. et al.* Bacterial and fungal communities in a degraded ombrotrophic peatland undergoing natural and managed re-vegetation. *PLoS One* 2015. V. 10. P. 1–20.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124726>
- Ellis M.B.* Dematiaceous *Hyphomycetes*. Kew, 1971.
- Fenner N., Ostle N.J., McNamara N. et al.* Elevated CO₂ effects on peatland plant community carbon dynamics and DOC production. *Ecosystems*. 2007. V. 10. P. 635–647.
<https://doi.org/10.1007/s10021-007-9051-x>
- Fungi of Antarctica. In: Antarctic permafrost: An unexplored fungal microhabitat at the edge of life. Springer Nature, 2019, pp. 1–345.
- 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. P. 339–344.
<https://doi.org/10.1007/s002840010226>
- Golovchenko A.V., Semenova T.A., Anisimova O.V. et al.* The structure of microbial communities in the soils of regressive noncryosolic bog. *Eurasian Soil Science*. 2020. V. 53 (5). P. 668–674.
<https://doi.org/10.1134/S1064229320050063>
- Golovchenko A.V., Volkova E.M.* Microbial biomass and its structure in karst peats of Tula oblast. *Eurasian Soil Science*. 2019. V. 52 (3). P. 333–338.
<https://doi.org/10.1134/S1064229319030049>
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al.* Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. *Rev. Environm. Sci. Bio/Tech.* 2016. V. 15. P. 147–172.
<https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9>

- Hassan N., Rafiq M., Hayat M. et al. Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. *Rev. Environ. Sci. Bio/Tech.* 2016. V. 15. P. 147–172. <https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9>
- Hocking A.D. *Encyclopedia of food microbiology.* 2014. P. 471–481. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384730-0.00315-3>
- Hogg I.D., Cary C.S., Convey P. et al. Biotic interactions in Antarctic terrestrial ecosystems: are they a factor? *Soil Biol. Biochem.* 2006. V. 38. P. 3035–3040. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2006.04.026>
- Ji X., Abakumov E., Chigray S. et al. Response of carbon and microbial properties to risk elements pollution in arctic soils. *J. Hazardous Materials.* 2021. V. 408. P. 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124430>
- Juan-Ovejero R., Brionesa M.J.I., Opikb M. Fungal diversity in peatlands and its contribution to carbon cycling. *Appl. Soil Ecol.* 2020. V. 146. P. 1–11. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.103393>
- 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 Science.* 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\(62-71\)](https://doi.org/10.21782/KZ1560-7496-2019-2(62-71))
- Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Vaseneva I.Z. Micro-mycetes in podzolic and bog-podzolic soils in the middle taiga subzone of northeastern European Russia. *Pochvovedenie.* 2014. V. 10. P. 1228–1234 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1064229314100044>
- Kim Y.J., Zhao Y., Oh K.-T. et al. Enzymatic deacetylation of chitin by extracellular chitin deacetylase from a newly screened *Mortierella* sp. DY-52. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2008. V. 18 (4). P. 759–766.
- 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.).
- 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. *Microbiologiya.* 2014. V. 83. P. 236–244 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S002626171402012X>
- Korneykova 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 Sci.* 2018. V. 51 (1). P. 86–92. <https://doi.org/10.1134/S1064229318010106>
- Kostadinova N., Tosi S., Spassov A.B. Comparison of the oxidative stress response of two Antarctic fungi to different growth temperatures. *Polish Polar Research.* 2017. V. 38 (3). P. 393–408. <https://doi.org/10.1515/popore-2017-0015>
- Krab E.J., Monteux S., Dorrepaal E. Plant expansion drives bacteria and collembola communities under winter climate change in frost-affected tundra. *Soil Biol. Biochem.* 2019. V. 138. P. 107569. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.107569>
- 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.).
- Lamit L.J., Romanowicz K.J., Potvin L.R. et al. Patterns and diversity of fungal community depth stratification in *Sphagnum* peat. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2017. V. 93. P. 1–14. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix082>
- Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Vinogradova Yu.A. et al. Micro-mycetes in peat soils of palsa mires in the forest-tundra zone. *Vestnik Instituta biologii.* 2017. V. 3. P. 30–36 (in Russ.).
- Lavrinenko I.A. Geobotanical division into districts (regionalization) of the Bolshezemelskaya tundra and surrounding areas. *Geobotanicheskoe kartografirovaniye.* 2013. P. 74–92 (in Russ.). <https://doi.org/10.31111/geobotmap/2013.74>
- Lin X., Green S., Tfaily M.M. et al. Microbial community structure and activity linked to contrasting biogeochemical gradients in bog and fen environments of the glacial lake agassiz peatland. *Appl. Environ. Microbiol.* 2012. V. 78. P. 7023–7031. <https://doi.org/10.1128/AEM.01750-12>
- Lin X., Tfaily M.M., Steinweg J.M. et al. Microbial community stratification linked to utilization of carbohydrates and phosphorus limitation in a boreal peatland at Marcell Experimental Forest, Minnesota, USA. *Appl. Environ. Microbiol.* 2014. V. 80. P. 3518–3530. <https://doi.org/10.1128/AEM.00205-14>
- Magurran E. Ecological diversity and its measurement. *Mir, Moscow, 1992. Moskva* (in Russ.).
- Matyshak G.V., Bogatyrev L.G., Goncharova O.Yu. 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 Science.* 2017. V. 50 (10). P. 1115–1124. <https://doi.org/10.1134/S1064229317100064>
- Methods of soil microbiology and biochemistry. *Izdatelstvo MGU, Moscow, 1991* (in Russ.).
- Mitchell E.A.D., Gilbert D., Buttler A. et al. Structure of microbial communities in *Sphagnum* peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment. *Microbiol. Ecol.* 2003. V. 46. P. 187–199. <https://doi.org/10.1007/s00248-002-0008-5>
- Мрамah P.A., Taipale S., Rissanen A.J. et al. The impact of long-term water level draw-down on microbial biomass: A comparative study from two peatland sites with different nutrient status. *European J. Soil Biol.* 2017. V. 80. P. 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2017.04.005>
- Nikitin D.A., Lysak L.V., Mergelov N.S. et al. Microbial biomass, carbon stocks and CO₂ emission in soils of the Franz Josef Land: High Arctic tundra or polar deserts?

- Eurasian Soil Science. 2020. V. 53 (4). P. 467–484.
<https://doi.org/10.1134/s1064229320040110>
- Nikitin D.A., Marfenina O.E., Maksimova I.A.* Succession approach for the investigations of the species composition of microfungi and fungal biomass in antarctic soils. *Mikologiya i fitopatologiya* 2017. V. 51 (5). P. 211–219 (in Russ.).
<https://doi.org/10.3103/S0096392518030124>
- 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.* Fungi in permafrost. In: *R. Margesin* (ed.). *Permafrost soils*. Soil biology 16. Springer, Berlin, 2009. P. 85–95.
- Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al.* The structure of micromycete complexes in permafrost and cryopegs of the arctic. *Microbiologiya*. 2008. V. 77. P. 542–550 (in Russ.).
- Parish F., Sirin A., Charman D. et al.* Assessment on peatland, biodiversity and climate change. Main Report. Global Environment Centre, Kuala Lumpur and Wetlands International, Wageningen, 2008.
- 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. Abstract of Dr. Biol. Sci. thesis ... Moscow, 1996 (in Russ.).
- Porazinska D.L., Bueno de Mesquita C.P., Farrer E.C. et al.* Nematode community diversity and function across an alpine landscape undergoing plant colonization of previously unvegetated soils. *Soil Biol. Biochem.* V. 161. P. 108380.
<https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2021.108380>
- Preston M.D., Smemo K.A., Mclaughlin J.W. et al.* Peatland microbial communities and decomposition processes in the James Bay Lowlands. Canada. *Front. Microbiology*. 2012. V. 3. P. 70.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00070>
- 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: *B. Schulz, C. Boyle, T. Sieber* (eds). *Microbial root endophytes*. Springer, Berlin, 2006, pp. 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>
- Russell N.J.* Antarctic microorganisms: coming in from the cold. *Culture (Oxoid)*. 2006. V. 27. P. 1–4.
<https://doi.org/10.2350/07-05-0277>
- 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.).
- Sizonenko T.A., Khabibullina F.M., Zagirova S.V.* Soil microbiota of meso-oligotrophic peatland of middle taiga. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50. P. 115–123 (in Russ.).
- 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>
- Thormann M.N.* The role of fungi in boreal peatlands. *Ecological Studies*. 2006. V. 188. P. 101–123.
- 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>
- Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A. et al.* Soil fungi biomass and diversity of soil microfungi in the active layer of south tundra peatlands. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2021. V. 55 (2). P. 105–118 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0026364821020100>
- Vlasov D.Yu., Zelenskaya M.S., Kirtsideli I.Yu. et al.* Fungi on the natural and anthropogenic substrates in West Antarctica. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2012. V. 46. P. 20–26 (in Russ.).
- Winsborough C., Basiliko N.* Fungal and bacterial activity in northern peatlands. *Geomicrobiology J.* 2010. V. 27. P. 315–320.
<https://doi.org/10.1080/01490450903424432>
- Xue D., Liu T., Chen H. et al.* Fungi are more sensitive than bacteria to drainage in the peatlands of the Zoige Plateau. *Ecological Indicators*. 2021. V. 124. P. 1–12.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107367>
- 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>
- Young-Ju K., Zhao Y., Oh K.T. et al.* Enzymatic deacetylation of chitin by extracellular chitin deacetylase from a newly screened *Mortierella* sp. DY-52. *J. Microbiol. Biotechnol.* 2008. V. 18. P. 759–766.
- Zucconi L., Selbmann L., Buzzini P. et al.* Searching for eukaryotic life preserved in Antarctic permafrost. *Polar Biology*. 2012. V. 35. P. 749–757.
<https://doi.org/10.1007/s00300-011-1119-6>
- Александрова А.В., Великанов Л.Л., Сидорова И.И.* (Александрова et al.) Ключ для определения видов рода *Trichoderma* // *Микология и фитопатология*. 2006. Т. 40. № 6. С. 457–468.
- Ананьева Н.Д., Полянская Л.М., Сусьян Е.А. и др.* (Ананьева et al.) Сравнительная оценка микробной био-

- массы почв, определяемой методами прямого микроскопирования и субстратиндуцированного дыхания // Микробиология. 2008. Т. 77. № 3. С. 404–412.
- 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.
- Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А. и др. (Vinogradova et al.) Биомасса грибов и разнообразие культивируемых микромицетов в сезонноталом слое бугристых торфяников южной тундры // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 2. С. 105–118.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирицели И.Ю. и др. (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропогенных субстратах в Западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып. 1. С. 20–26.
- Егорова Л.Н. (Egorova) Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.
- Кирицели И.Ю. (Kiritsideli) Микроскопические грибы в почвах острова Хейса (Земля Франца-Иосифа) // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 151–160.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерзлоты // Микология сегодня. Т. 2. Национальная академия микологии. 2011. С. 178–186.
- Кочкина Г.А., Озерская С.М., Иванушкина Н.Е. и др. (Kochkina et al.) Разнообразие грибов деятельного слоя Антарктиды // Микробиология. 2014. Т. 83. № 2. С. 236–244.
- 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. 2016. Т. 50. № 6. С. 367–378.
- Лавриненко И.А. (Lavrinenko) Геоботаническое районирование Большеземельской тундры и прилегающих территорий // Геоботаническое картографирование. 2013. С. 74–92.
- Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Виноградова Ю.А. и др. (Lapteva et al.) Микроскопические грибы в мерзлотных торфяных почвах бугристых болот лесотундры // Вестник Института биологии Коми НЦ Уро РАН. 2017. № 3. С. 30–36.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии (Methods). М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение (Magurran). Москва: Мир, 1992. 161 с.
- Никитин Д.А., Марфенина О.Е., Максимова И.А. (Nikitin et al.) Использование сукцессионного подхода при изучении видового состава микроскопических грибов и содержания грибной биомассы в антарктических почвах // Микология и фитопатология. 2017. Т. 51. № 5. С. 211–219.
- 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.
- Озерская С.М., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е. и др. (Ozerskaya et al.) Структура комплексов микромицетов в многолетнемерзлых грунтах и криопэгах Арктики // Микробиология. 2008. Т. 77. № 4. С. 542–550.
- Сергеева М.А., Инишева Л.И. (Sergeeva et al.) Биохимические процессы в олиготрофных торфяных залежах Васюганского болота // Вестник ТПУ. 2008. Вып. 4 (78). С. 57–63.
- Сизоненко Т.А., Хабибуллина Ф.М., Загирова С.В. (Sizonenko et al.) Почвенная микробиота мезо-олиготрофного болота средней тайги // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 2. С. 115–123.
- Хабибуллина Ф.М., Кузнецова Е.Г., Васенева И.З. (Khabibullina et al.) Микромицеты подзолистых и болотно-подзолистых почв в подзоне средней тайги на северо-востоке европейской части России // Почвоведение. 2014. № 10. С. 1228–1234.

Diversity of Soil Microfungi in Permafrost Peat Soils of the Southern Tundra

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

^aInstitute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

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

The composition and structure of the biomass of microscopic fungi, the species diversity of cultivated micromycetes in seasonally thawed layers (STLs) and frozen layers of permafrost peatlands of the flat-hummocky swampy complex of the southern tundra (basin of the upper reaches of the Korotaikha River, the Bolshezemelskaya tundra, the Nenets Autonomous Okrug) have been studied. The fungal biomass in STLs of the hummocky peatland varies from 0.44 to 21.46 mg/g a.d.s. The structure of STL biomass is dominated by mycelium with functionally active hyphae (81–100%). In the frozen layers, the fungal biomass normally consists of spores within the range of $0.12 \pm 0.02 - 5.90 \pm 0.46$ mg/g a.d.s. The taxonomic list of cultivated micromycetes includes 58 species (including two forms of sterile mycelium). The *Mucoromycota* division is represented by 15 species (25%) from the *Mucor*, *Mortierella*, and *Umbelopsis* genera. The *Penicillium* genus dominates by the number of species (17 spe-

cies). The *Akanthomyces*, *Alternaria*, *Cladosporium*, *Chaetomium*, *Isaria*, *Pseudogymnoascus*, and *Oidiodendron* genera include single species. By the frequency of occurrence, the structure of the complex of micromycetes of the studied permafrost peat soils usually includes random (40–50%) and rare species (33–45%). The percent of frequent species is 12–19, that of dominant species – 2–5. *Talaromyces funiculosus* (29%) and *Pseudogymnoascus pannorum* (16%) are highly abundant in STLs and *Talaromyces funiculosus* (53%) in permafrost. In STLs, the soils at the peat spot without vegetation cover are highly species-diverse, i.e. 28 species. There are 26 in the soils at the hummock under dwarf shrubs and only 13 species in the soils at the swampy hollow. In the permafrost layers of the peat spot and hummock under dwarf shrubs and mosses, the number of species is 24–25, in the swampy hollow – 13. The complex of micromycetes is dominated by psychrotolerant (45–53%) and mesophilic (44–45%) species. The percent of psychrophiles accounts for only 5–10. The typical psychrophilic species growing at a cultivation temperature of 4°C in active and frozen layers are *Mortierella alliacea*, *M. schmuckeri*, *Mucor* sp., *Penicillium italicum*, *P. lividum*.

Keywords: Arctic, diversity, peatbogs, peatland, permafrost, microfungi, soil microbiology, structure