

УДК 631.445 : 551.34 : 631.466.1 (292.481)

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ В МНОГОЛЕТНЕМЕРЗЛЫХ ТОРФЯНИКАХ ЛЕСОТУНДРЫ

© 2019 г. Ю. А. Виноградова^{1,*}, Е. М. Лаптева^{1,**}, В. А. Ковалева^{1,***}, Е. М. Перминова^{1,****}¹ ИБ ФИЦ 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 23.10.2018 г.

После доработки 01.12.2018 г.

Принята к публикации 16.05.2019 г.

Исследован комплекс микромицетов в торфяной залежи двух плоскобугристых болот (бассейн нижнего течения р. Печора, лесотундра). Таксономический список микроскопических грибов представлен 83 видами. Отдел *Mucoromycota* включает 15 видов (19%) из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*, отдел *Ascomycota* – 64 вида (78%). Доминирует по числу видов род *Penicillium* (36 видов). Остальные роды – *Aspergillus*, *Isaria*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Oidiodendron*, *Trichoderma*, *Tolypocladium* – представлены единичными видами. Наибольшим видовым разнообразием грибов (38 видов) отличается верхняя часть сезонно-талого слоя (глубина 0–20 см). В надмерзлотных слоях (40–55 см) и мерзлых слоях торфа (50–115 см) количество видов составляет 23 и 43, соответственно. Основу комплекса микромицетов составляют психротолерантные виды, растущие в диапазоне температур 4–25°C. По частоте встречаемости структура комплекса представлена случайными видами (50%), на долю редких (27%), частых и доминирующих приходится 8–15%. Наиболее обильны в верхней части сезонно-талого слоя *Talaromyces funiculosus* (20%), *Penicillium spinulosum* (18%), *Umbelopsis vinacea* (18%), в надмерзлотных слоях – *Talaromyces funiculosus* (21%), *Penicillium simplicissimum* (16%), *Umbelopsis vinacea* (15%) и *P. spinulosum* (12%), в многолетнемерзлых слоях торфа – *Talaromyces funiculosus* (33%), *Penicillium spinulosum* (21%) и *Umbelopsis vinacea* (10%).

Ключевые слова: бугристые болота, мерзлота, микроскопические грибы, структура биоразнообразия, торфяники

DOI: 10.1134/S0026364819060072

ВВЕДЕНИЕ

Экосистемы бугристых болот – неотъемлемый компонент природных ландшафтов криолитозоны. Они широко распространены в зоне тундры и лесотундры, где на их долю приходится более 10% площади (Soil., 2010). Бугристые болота формируются в условиях распространения многолетней мерзлоты и отличаются специфичным бугристо-мочажинным микрорельефом. Характерная особенность бугристых болот лесотундры – наличие мерзлоты в торфяных буграх и как правило ее отсутствие в мочажинах (топях). Сезонно-талые слои (СТС) и многолетнемерзлая порода (ММП) торфяных бугров различаются по ботаническому составу и физико-химическим свойствам (Kaverin et al., 2016), отражающим особенности процессов торфообразования и торфонакопления в болотных экосистемах Севера (Pastuhov et al., 2017).

Сложный и многофакторный процесс торфообразования протекает с участием микрооргани-

мов-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 настоящее время изучена специфика состава и структуры микоценозов в торфяных почвах талых болот бореальной зоны в пределах Восточно-Европейской равнины (Golovchenko et al., 2013; The functioning..., 2013; Sizonenko et al., 2016). Установлены некоторые особенности состава и разнообразия микромицетов в СТС бугристых (Lapteva et al., 2017), полигональных (Kirtsideli, 2009) болот и заболоченных территорий (Kirtsideli, 2014) Субарктического и Арктического секторов Европейского Северо-Востока. Показано, что в почвах Крайнего Севера в структуре микромицетного комплекса доминирующие позиции занимают *Pseudogymnoascus pannorum*, *Penicillium chrysogenum*, *P. expansum* и *Trichoderma viride*, в бугристо-полигональных болотных экосистемах значимую роль играют *Acremonium strictum* и *Phoma* sp. (Kirtsideli, 2009). В многолетне-

мерзлых грунтах Арктики чаще всего встречаются виды микромицетов с широким адаптационным потенциалом – виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Cladosporium* и *Pseudogymnoascus* (Ozerskaya et al., 2008). Остаются слабо исследованными вопросы изменения структуры почвенных микромицетов в толще торфяных отложений бугристых болот Севера. Оценка разнообразия микоценозов, представленных в СТС и ММП торфяников, весьма актуальна для прогнозных оценок скорости разложения торфа при снижении границы вечной мерзлоты в условиях возможного регионального и глобального потепления климата.

Цель работы заключалась в выявлении особенностей состава комплекса микроскопических грибов в сезонно-талых и многолетнемерзлых слоях торфяной залежи бугристых болот лесотундры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в северо-западной части Большеземельской тундры. Территориально район исследования расположен в границах Ненецкого автономного округа, севернее Полярного круга, в регионе с массивно-островным распространением ММП.

Непосредственными объектами исследования послужили два болотных массива, один из которых (Болото I) расположен в пределах правобережной надпойменной террасы долины р. Печора (67°39'10.7" с.ш.; 53°23'24.9" в.д.), второй (Болото II) – к северо-востоку от первого, на водораздельной плоской равнине (67°40'26.3" с.ш.; 53°25'11.9" в.д.). Основную часть площади рассматриваемых болотных комплексов занимают плоские бугры высотой до 1–1.5 м с мелкобугорковатым нанорельефом. Растительный покров характерен для плоскобугристых болот лесотундры (Alekseeva, 2010). В пределах торфяных бугров развиты кустарничково-мохово-лишайниковые сообщества из *Betula nana* L., *Ledum decumbens* L., *Empetrum hermaphroditum* L., *Vaccinium vitis-idaea* L. В мохово-лишайниковом ярусе – преимущественно дикрановые мхи и лишайники из родов *Cladonia*, *Cetraria* и *Flavocetraria*. Мочажины заняты пушицево-осоково-сфагновыми сообществами. Почвы бугров – торфяные олиготрофные мерзлотные, мочажин – торфяные олиготрофные.

Деградация торфяников выражена слабо: в пределах бугра оголенные торфяные пятна встречаются единично, имеют небольшие по диаметру размеры. Мощность торфяной залежи в рассмотренных болотных массивах порядка 200–240 см, подстилается песками. Верхняя граница мерзлоты на момент отбора проб находилась на глубине 40–55 см.

Образцы торфа для изучения состава и структуры сообществ микроскопических грибов в плоскобугристых торфяниках лесотундры отбирали из СТС опорных разрезов и прикопок, которые за-

кладывали на трех близлежащих к месту расположения опорных разрезов торфяных буграх. Пробы торфа из мерзлых горизонтов извлекали методом ручной выемки (Болото I) и с использованием бура, позволяющего извлечь мерзлые керны без нарушения их структуры (Болото II). Пробы торфа отбирали с соблюдением условий, препятствующих их контаминации (Methods..., 1991), с учетом изменения в пределах СТС ботанического состава торфа и степени его разложенности, в ММП – послойно через 10–15 см. Для возможности сопоставления полученных данных, использовали образцы торфа, характеризующие верхние слои СТС (до 20 см), нижние слои СТС, контактирующие с верхней границей ММП (от 40 до 55 см), и мерзлую часть торфяника (от 55 до 115 см от поверхности почвы). Такой подход позволил выявить различия в распределении микроскопических грибов в толще торфяников и оценить закономерности изменения таксономического состава комплекса культивируемых микромицетов при переходе от СТС к ММП. До начала микологических исследований образцы торфа хранили в морозильной камере при температуре –18–20°C. Выделение микроскопических грибов из образцов торфа проводили с использованием различных питательных сред (подкисленная среда Чапека, сусло-агар, среда Сабуро, среда Гетчинсона). Для наиболее полного выявления разнообразия культивируемых микромицетов применяли размораживание образцов многолетнемерзлых отложений при разных температурах (25, 35, 52°C) и культивирование посевов при температурах 4, 25 и 35°C (Ozerskaya et al., 2008; Kochkina et al., 2014). Данные по общей численности микромицетов, полученные методом посева на агаризованные среды, выражали в КОЕ/г абсолютно сухой почвы (а.с.п.). В совокупности проанализировано 25 образцов торфа.

Таксономическую принадлежность микромицетов верифицировали с использованием современных определителей (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Egorova, 1986; Pitt, 1991; Aleksandrova, 2006; Domsch, 2007). Названия и положения таксонов унифицировали с помощью базы данных CBS (www.indexfungarum.org) и MycoBank (<http://www.mycobank.org>).

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенные микологические исследования позволили выделить из образцов торфяной зале-

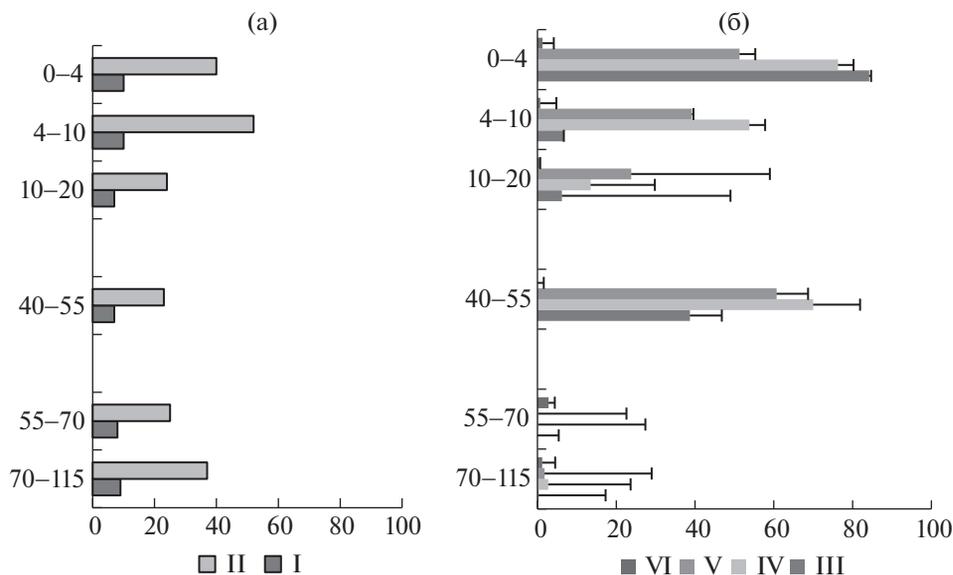


Рис. 1. Изменение таксономического разнообразия (а) и численности (б) микроскопических грибов в торфяной залежи плоскобугристого болота лесотундры по данным посева на среду Чапека (III), сусло-агар (IV), среду Сабуро (V) и среду Гетчинсона (VI). а: по оси абсцисс отложено число родов (I) и видов (II); б: по оси абсцисс отложено число КОЕ/г а.с.п. $\times 1000$. По оси ординат — глубина взятия образца торфа (см). Планками погрешности показана величина среднего квадратического отклонения.

жи двух плоскобугристых болот, формирующихся в биоклиматических условиях лесотундры, 83 вида микромицетов (табл. 1). Таксономический список включает 14 родов, в т.ч. две формы стерильного мицелия. Его основу (66 видов) составляют анаморфные грибы. Отдел *Mucoromycota* представлен 15 видами из родов *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*.

По видовой насыщенности преобладает род *Penicillium*, который доминирует в почвах бореальной зоны (Khabibullina et al., 2014; The functioning., 2013), в торфяных почвах полярных (Шотландия) и альпийских регионов (Artz et al., 2007; Gomes et al., 2018), а также в мерзлых грунтах Арктики и Антарктики (Sonjak et al., 2006; Kochkina et al., 2011; Vlasov et al., 2012; Marfenina et al., 2016). В рассмотренных нами торфяниках он представлен 38 видами, что составляет 79% от всех выделенных и идентифицированных видов. Остальные роды — *Aspergillus*, *Isaria*, *Chaetomium*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Oidiodendron*, *Trichoderma*, *Tolyocladium* — представлены единичными видами (табл. 1). Неидентифицированные изоляты стерильного мицелия рассмотрены нами в составе групп стерильного светло- и темноокрашенного мицелия (Vlasov et al., 2012).

Расчет величины пространственной частоты встречаемости (Kurakov, 2001) показал, что в торфяниках лесотундры основу структуры комплекса культивируемых микромицетов составляют случайные виды (50%), на долю редких приходится 27%, частых и доминирующих — 15 и 8% соответственно. По мнению ряда авторов (Kirtsideli et al., 2014; Xiong et al., 2014), увеличение доли редких и

случайных видов в комплексах почвенных микромицетов способствует большей стабильности системы в случае изменения экологических условий. Группу доминантов составляют *Penicillium spinulosum* (96%), *P. simplicissimum* (76%), *P. lanosum* (68%) и светлоокрашенные *Mycelia sterilia* (76%).

По обилию ведущую позицию занимают три вида: *Talaromyces funiculosus* (25%), *Penicillium spinulosum* (18%) и *Umbelopsis vinacea* (15%). Вторую группу, обилие которых варьирует в пределах от 1 до 8%, составляют 15 видов: *Penicillium simplicissimum* (7%), *Pseudogymnoascus pannorum* (5%), *Penicillium* sp. (3%), *Penicillium thomii* (3%), светлоокрашенные *Mycelia sterilia* (3%), *Penicillium lanosum* (2%), *P. lividum* (2%), *P. canescens* (2%), *Mortierella alpina* (2%), *Penicillium granulatum* (2%), *P. citreonigrum* (2%), *P. decumbens* (1%), *P. glabrum* (1%), *P. camemberti* (1%), *Trichoderma polysporum* (1%). Для остальных идентифицированных видов показатель обилия $< 1\%$. Как видим, среди наиболее обильных видов преобладают виды рода *Penicillium*, которые демонстрируют адаптивные механизмы к доминированию в экстремальных условиях в почвах северных регионов (Kochkina et al., 2011; Vlasov et al., 2012).

В профиле торфяников разнообразие комплекса культивируемых микромицетов снижается с глубиной. Горизонты концентрации видового разнообразия ограничены в рассмотренных нами болотных экосистемах верхним 10-сантиметровым слоем торфяной залежи. Максимум видов смещен на глубину 4–10 см (рис. 1). Это обусловлено не только концентрацией здесь корней сосудистых растений, но и менее стабильными усло-

Таблица 1. Видовое разнообразие микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот лесотундры и их относительное обилие (%)

| Виды микромицетов | Слои торфа | | |
|--|------------------|------------------------|-----------|
| | Верхний слой СТС | Надмерзлотный слой СТС | ММП |
| | 0–15 (20) см | 40–55 см | 55–115 см |
| <i>Mucoromycota</i> | | | |
| <i>Mortierella alpina</i> Peyronel | 2.82 | 0.87 | 0.03 |
| <i>M. biramosa</i> Tiegh. | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. horticola</i> Linnem. | 0.04 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. humicola</i> Oudem. | 0.47 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. minutissima</i> Tiegh. | 0.06 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. polycephala</i> Coem. | 0.08 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. pygmaea</i> Chalab. | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>M. verticillata</i> Linnem. | 0.06 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Mortierella</i> sp. | 0.57 | 0.00 | 0.03 |
| <i>Mucor hiemalis</i> Wehmer | 0.13 | 0.00 | 0.23 |
| <i>M. acemosus</i> Fresen. | 0.38 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Mucor</i> sp. | 0.04 | 0.00 | 0.03 |
| <i>Umbelopsis isabellina</i> W. Gams | 0.17 | 0.87 | 0.00 |
| <i>U. ramanniana</i> W. Gams | 0.15 | 0.00 | 1.50 |
| <i>U. vinacea</i> Arx | 17.57 | 15.09 | 10.29 |
| <i>Ascomycota</i> | | | |
| <i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl. | 0.11 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Aspergillus fumigatus</i> Fresen. | 0.04 | 0.00 | 0.00 |
| <i>A. flavus</i> Link | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>A. niger</i> Tiegh. | 0.02 | 0.00 | 0.03 |
| <i>A. ochraceus</i> G. Wilh. | 0.02 | 0.00 | 0.03 |
| <i>Aspergillus</i> sp. | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Isaria ochracea</i> Boud. | 0.21 | 1.02 | 0.00 |
| <i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.) Link | 0.13 | 0.00 | 0.00 |
| <i>C. cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries | 0.02 | 0.00 | 0.03 |
| <i>Chaetomium globosum</i> Kunze | 0.06 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Chrysosporium merdarium</i> (Ehrenb.) J.W. Carmich. | 0.28 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Oidiodendron cereale</i> (Thüm.) G.L. Barron | 0.04 | 0.00 | 0.10 |
| <i>O. gracile</i> Zhdanova | 0.25 | 0.00 | 0.00 |
| <i>O. griseum</i> Robak | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>O. maius</i> G.L. Barron | 0.13 | 0.00 | 0.07 |
| <i>O. tenuissimum</i> (Peck) S. Hughes | 0.02 | 0.00 | 0.43 |
| <i>Oidiodendron</i> sp. | 0.00 | 0.00 | 0.33 |
| <i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx | 0.00 | 0.00 | 0.03 |
| <i>P. camemberti</i> Thom | 0.70 | 2.32 | 0.60 |
| <i>P. canescens</i> Sopp | 1.57 | 5.81 | 1.17 |
| <i>P. chrysogenum</i> Thom | 0.40 | 1.31 | 1.50 |
| <i>P. citreonigrum</i> Dierckx | 2.04 | 2.61 | 0.23 |
| <i>P. commune</i> Thom | 0.00 | 0.00 | 0.10 |
| <i>P. decumbens</i> Thom | 2.23 | 0.00 | 0.00 |

Таблица 1. Окончание

| Виды микромицетов | Слой торфа | | |
|---|------------------|------------------------|-----------|
| | Верхний слой СТС | Надмерзлотный слой СТС | ММП |
| | 0–15 (20) см | 40–55 см | 55–115 см |
| <i>P. dierckxii</i> Biourge | 0.13 | 0.00 | 0.13 |
| <i>P. digitatum</i> Sacc. | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling | 2.35 | 0.00 | 1.47 |
| <i>P. gladioli</i> Machacek | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. granulatum</i> Bainier | 0.36 | 0.00 | 3.51 |
| <i>P. griseofulvum</i> Dierckx | 0.00 | 1.16 | 0.00 |
| <i>P. hirsutum</i> Dierckx | 0.00 | 0.00 | 0.53 |
| <i>P. hirsutum</i> Dierckx | 0.00 | 0.00 | 0.20 |
| <i>P. implicatum</i> Biourge | 0.04 | 0.00 | 0.33 |
| <i>P. italicum</i> Wehmer | 0.00 | 0.00 | 0.53 |
| <i>P. jensenii</i> K.W. Zaleski | 0.15 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. lanosum</i> Westling | 1.10 | 7.84 | 2.27 |
| <i>P. lapidosum</i> Raper et Fennell | 0.00 | 0.00 | 0.07 |
| <i>P. lividum</i> Westling | 1.57 | 0.73 | 2.81 |
| <i>P. miczynskii</i> K.W. Zaleski | 0.04 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. mthomii</i> Maire | 3.03 | 0.58 | 3.27 |
| <i>P. mturbatum</i> Westling | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. olivicolor</i> Pitt | 0.04 | 0.00 | 0.40 |
| <i>P. oxalicum</i> Currie et Thom | 0.00 | 0.00 | 0.03 |
| <i>P. phoeniceum</i> J.F.H. Beyma | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. raistrickii</i> G. Sm. | 0.23 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. restrictum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott | 0.47 | 0.73 | 0.03 |
| <i>P. roqueforti</i> Thom | 0.38 | 0.00 | 0.00 |
| <i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom | 4.85 | 15.67 | 6.81 |
| <i>P. spinulosum</i> Thom | 18.02 | 11.76 | 20.74 |
| <i>P. velutinum</i> J.F.H. Beyma | 0.00 | 0.00 | 0.03 |
| <i>P. verrucosum</i> Dierckx | 0.08 | 3.05 | 0.20 |
| <i>P. vinaceum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott | 0.04 | 0.00 | 0.43 |
| <i>P. waksmanii</i> K.W. Zaleski | 0.17 | 1.89 | 0.00 |
| <i>Penicillium</i> sp. 1 | 2.52 | 1.74 | 4.38 |
| <i>Penicillium</i> sp. 2 | 0.15 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Talaromyces diversus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad | 0.74 | 0.15 | 0.07 |
| <i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert | 19.63 | 20.46 | 32.80 |
| <i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert | 0.21 | 2.18 | 0.37 |
| <i>T. verruculosus</i> (Peyronel) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| <i>Trichoderma koningii</i> Oudem. | 0.13 | 0.00 | 0.00 |
| <i>T. polysporum</i> (Link) Rifai | 1.34 | 0.00 | 0.00 |
| <i>T. viride</i> Schumach. | 0.04 | 0.00 | 0.07 |
| <i>Trichoderma</i> sp. | 0.02 | 0.00 | 0.03 |
| <i>Tolypocladium inflatum</i> W. Gams | 0.02 | 0.00 | 0.00 |
| Mycelia sterilia c/o | 4.03 | 1.89 | 0.77 |
| Mycelia sterilia т/o | 0.02 | 0.00 | 0.00 |

Таблица 2. Показатели структуры комплекса микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот лесотундры

| Показатели | Слои торфа | | |
|--|------------------|------------------------|-----------|
| | Верхний слой СТС | Надмерзлотный слой СТС | ММП |
| | 0–15 (20 см) | 40–55 см | 55–115 см |
| Количество выделенных видов | 69 | 23 | 44 |
| Индекс видового разнообразия Шеннона (H) | 1.79 | 1.75 | 1.54 |
| Индекс выравненности Пиелу (E) | 0.43 | 0.56 | 0.41 |
| Индекс доминирования Симпсона (1-D) | 0.89 | 0.88 | 0.93 |
| Индекс полидоминантности Вильямса (1/D) | 9.3 | 9.2 | 14.12 |
| Коэффициент Сёренсена–Чекановского (Ks) | – | 63% | – |
| | | 55% | |

виями поверхностного слоя (глубина 0–4 см), представленного очесом мхов и фрагментами лишайников. Этот горизонт подвержен быстрому иссушению при повышении температур воздуха и дефиците осадков в летний период года. Однако уже с глубины 10 см количество идентифицированных видов снижается практически в 2 раза и сохраняется на этом уровне как в нижней части СТС на границе с мерзлой толщей, так и в ММП. В болотных экосистемах таежной зоны наибольшим таксономическим разнообразием также характеризуются верхние слои торфяной залежи, но на более значительную глубину – до 50 см от поверхности почвы (The functioning., 2013), нежели в мерзлых болотах лесотундры.

В верхней части СТС в совокупности выделено 69 видов микромицетов. Основной вклад в численность комплекса культивируемых микромицетов вносят *Talaromyces funiculosus* (показатель обилия – 20%), *Umbelopsis vinacea* (18%), *Penicillium spinulosum* (18%). 79% от общего числа видов характеризуются показателями обилия менее 1%, на долю остальных видов приходится от 1 до 7%. Более активное прогревание верхних слоев СТС торфяных бугров в летний период обусловило, по всей видимости, присутствием здесь видов рода *Aspergillus* – *Aspergillus fumigatus*, *A. flavus* и *A. niger*. Их изоляты преимущественно выделялись из образцов торфа с глубины 4–10 и 10–20 см. Возможно, отсутствие этих видов в поверхностном слое торфяной залежи (0–4 см) плоскобугристых болотных комплексов лесотундры связано с их низкой конкурентной способностью в условиях активного роста других видов, более адаптированных к неблагоприятным условиям среды.

К отличительной особенности комплекса микромицетов верхней части СТС следует отнести также наличие в нем темноокрашенных видов грибов, таких как *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, изоляты которых не были выделены из образцов нижней части СТС. Известно, что синтез темных пигментов типа ме-

ланинов в клеточной стенке грибов обеспечивает их устойчивость к неблагоприятным факторам среды, таким как низкая влажность почв, солнечная радиация, гамма-излучение, ультрафиолетовое излучение, а также выраженному антропогенному воздействию (Marfenina et al., 2011; Dobrovolskaya et al., 2015). Микромицетный комплекс надмерзлотной части СТС (40–55 см), где температура почвы приближается к околонулевым значениям, представлен в основном анаморфными грибами, включая *Penicillium* (14 видов), *Talaromyces* (3 вида), *Pseudogymnoascus* (1 вид) и светлоокрашенный стерильный мицелий (табл. 1). Активно спорулируют и наиболее обильны виды: *Talaromyces funiculosus* (21%), *Penicillium simplicissimum* (16%), *Umbelopsis vinacea* (15%), *Penicillium spinulosum* (12%). Кроме того, здесь выделены виды рода *Penicillium* (*P. waksmanii*), являющиеся активными продуцентами вторичных метаболитов (группы алкалоидов) (Antipova et al., 2011), протеазных внеклеточных ферментов, участвующих в гидролизе крупных белковых молекул (Graminho et al., 2013), а также микотоксинов (Mycotoxins., 1984). В целом комплекс культивируемых микромицетов верхней части СТС и его надмерзлотного слоя характеризуются невысокими значениями индекса Шеннона и индекса выравненности Пиелу (табл. 2) при значимом доминировании единичных видов (индекс Симпсона 0.88–0.89).

Известно, что экстремальные условия Арктики и Субарктики определяют преимущественное присутствие в ММП микромицетов в споровом состоянии (Ruisi et al., 2007; Andersen et al., 2013; Kochkina et al., 2014; Mysyakina et al., 2016; Lapteva et al., 2017). Для более полного выявления (реактивации) разнообразия грибов рекомендовано использование богатых питательных сред, содержащих углеводы, витамины, аминокислоты (Kochkina et al., 2014). Использование таких сред при проведении наших исследований выявило достаточно высокое видовое разнообразие микромицетов в глубоких слоях торфяной залежи, которые находятся в многолетнем мерзлом состоянии (рис. 1).

Микромицеты мерзлых слоев торфа (55–115 см), длительно находящиеся в законсервированном состоянии под воздействием отрицательных температур, представлены 44 видами. Из них к отделу *Ascomycota* относятся 37 видов, в т.ч. 31 – к роду *Penicillium*. Роды *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus* включают единичные виды. Наибольшим видовым разнообразием грибов (37 видов) характеризуются нижние, более разложенные (до 45%), слои ММП (70–115 см), торф которых сложен древесно-осоковыми и осоковыми растительными остатками (рис. 1).

В структуре комплекса микромицетов ММП наиболее обильны *Talaromyces funiculosus* (33%), *Penicillium spinulosum* (21%) и *Umbelopsis vinacea* (10%). Значительное обилие вида *Talaromyces funiculosus*, выявленное как в СТС, так и в ММП, обусловлено тем, что это характерный представитель торфяных почв верховых и низинных болот (Grum-Grzhymaylo et al., 2010, 2012). Его детекция при посеве почвенных суспензий образцов торфа из слоев ММП, равно как и рост колоний южного вида *Aspergillus niger*, могут быть связаны с консервацией спор и сохранением этих видов в многолетнемерзлой толще торфяной залежи в качестве свидетелей прошлых этапов развития бугристого торфяника лесотундры в голоцене.

Следует отметить, что в комплексе культивируемых микромицетов СТС (до глубины 20 см) и некоторых слоев ММП (73–90 см) нами были идентифицированы изоляты из рода *Oidiodendron*. Как свидетельствуют данные литературы (Thormann, 2006; Grum-Grzhymaylo et al., 2010; Andersen et al., 2013), виды рода *Oidiodendron* активно участвуют в разложении сфагновых мхов, разрушая с помощью ферментов полифенольные полимеры (Rice et al., 2006), кроме того, они отмечены как микоризообразователи вересковых растений (Chambers et al., 2000). Анализ состава торфа показал, что на указанных глубинах, где были выделены изоляты рода *Oidiodendron*, торф сложен в основном остатками сфагновых мхов (до 65%) и растительных остатков сосны и хвощей (до 40 и 45%, соответственно).

Вид *Pseudogymnoascus pannorum* широко представлен как в почвах таежной зоны (Khabibullina et al., 2014), так и в торфяниках лесотундры. В условиях низких температур он проявляет галопсихротолерантные свойства, о чем свидетельствует его присутствие в криопэгах, морских отложениях, в почвах прибрежных территорий Антарктиды (Osono et al., 2012; Godinho et al., 2015; Hirose et al., 2017). Устойчивость *Pseudogymnoascus pannorum* к экстремальным условиям низких температур обусловлена способностью вырабатывать в условиях стресса большое количество полиненасыщенных жирных кислот (Weinstein et al., 2000).

Различия в комплексах микромицетов верхней части СТС и ММП в бугристых болотах лесотунд-

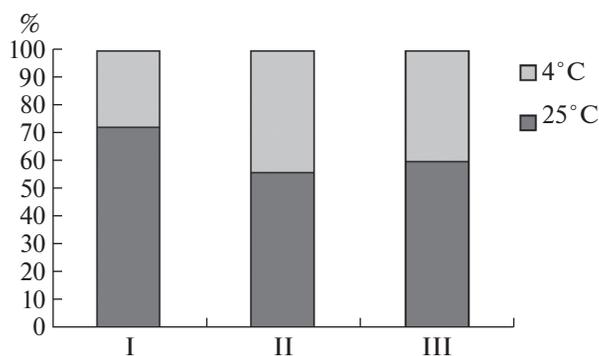


Рис. 2. Доля (%) видов микромицетов в торфяной залежи бугристого болота, дающих рост колоний при различных температурах культивирования: I – верхняя часть СТС (0–20 см); II – надмерзлотный слой СТС (40–55 см); III – многолетнемерзлая толща торфа (55–115 см).

ры (коэффициент $K_s = 63\%$) и нижней части СТС и ММП ($K_s = 55\%$) обусловлены разнокачественностью состава торфа в пределах профиля и свидетельствуют о сложной истории формирования бугристых болотных комплексов лесотундры. Сравнительно высокое количество обнаруженных видов микромицетов в мерзлых слоях торфа (Ruisi et al., 2007; Cantrell et al., 2011; Kochkina et al., 2014; Lapteva et al., 2017) связано со стабильно низкими температурами, отсутствием влияния стрессовых факторов окружающей среды (Turetsky, 2004; Andersen et al., 2013; Hassan et al., 2016; Villarreal et al., 2016), а также способностью микромицетов сохранять в состоянии экзогенного покоя свою жизнеспособность (Feofilova et al., 2012; Zucconi et al., 2012; Mussyakina et al., 2016), вырабатывая криопротекторные углеводы и экзополисахариды, позволяющие выживать в условиях длительного воздействия низких температур (Weinstein et al., 2000).

Исследование видового состава микроскопических грибов с учетом различных температур культивирования показало, что комплекс микромицетов представлен психротолерантными видами. Однако в верхней части СТС (0–20 см) основное количество видов (23 вида) составляют мезофилы, дающие рост колоний и спорулирующие при температуре 25°C (рис. 2). Именно при этих температурах были выделены изоляты (например, виды *Aspergillus*), которые являются представителями почв южных регионов (Marfenina et al., 2014; Galimzyanova et al., 2015; Nikitin et al., 2017).

Для нижней части СТС, где микромицеты функционируют в диапазоне околонулевых температур, оптимальной температурой для выделения максимального видового разнообразия грибов оказалось использование температур культивирования в пределах от 4 до 25°C (психрофилы). Только при культивировании чашек Петри при

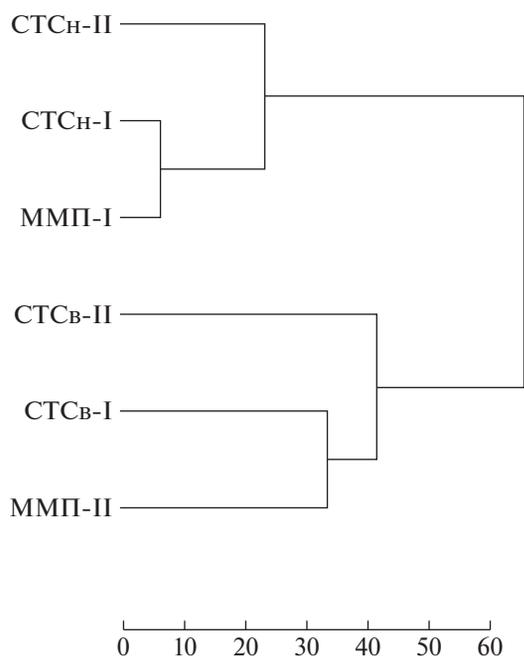


Рис. 3. Дендрограмма сходства комплексов культивируемых микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот, расположенных на надпойменной террасе (I) и водораздельной равнине (II): СТСв – верхняя часть сезонно-талого слоя; СТСн – надмерзлотный слой торфа; ММП – мерзлая часть торфяной залежи (кластеризация – по Варду, мера расстояния – Манхеттенское расстояние).

температуре 4°C были детектированы такие виды как *Isaria ochracea*, *Penicillium lividum*, *P. verrucosum*, *P. waksmanii*. В ММП максимальное разнообразие микромицетов учтено только при применении богатых углеводных сред (сусло-агар, среда Сабуро) и температуре культивирования 25°C (выделено 15 видов грибов). Именно такая температура культивирования и использование сред с высоким содержанием углеводов позволяют активно спорулировать микромицетам, выделяемым из слоев грунта, длительно находящимся в мерзлом состоянии (Ozerskaya et al., 2008).

Сравнительный анализ комплекса культивируемых микромицетов двух плоскобугристых болот выявил их специфичность. Торфяные отложения болотного комплекса, формирование которого приурочено к водораздельной равнине (Болото II), характеризуется более высоким разнообразием микроскопических грибов (73 вида). В болотном комплексе, расположенном на надпойменной террасе (Болото I), количество идентифицированных видов микромицетов ниже (44 вида). Общими для обоих болотных массивов являются 33 вида микромицетов из родов *Mortierella*, *Mucor*, *Umbelopsis*, *Aspergillus*, *Isaria*, *Cladosporium*, *Oidiodendron*, *Penicillium*, *Pseudogymnoascus*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Mycelia sterilla* (светло- и темноокрашенные). Наибольшим видовым разнообразием видов

рода *Penicillium* характеризуется Болото II – 35 видов (48% от общего количества видов), в Болоте I род *Penicillium* представлен 17 видами (39% от общего количества выделенных видов). Низкое значение коэффициента Сёренсена-Чекановского (12.5%) свидетельствует о значимой разнице рассмотренных болотных комплексов по видовому составу микоценозов, что может быть обусловлено спецификой их образования и различиями в стратиграфии ботанического состава торфяных залежей. В отличие от Болота I, где максимум видового разнообразия приходится на верхний слой СТС (индекс Шеннона 2.74, в нижней части СТС и ММП соответственно 1.18 и 1.84), все проанализированные слои торфяной залежи Болота II характеризуются близкими значениями индекса Шеннона (2.32–2.50).

Кластерный анализ полученных данных подтверждает специфичность комплекса культивируемых микромицетов в различных слоях торфяной залежи (рис. 3). Наиболее близки по качественному составу микромицетов нижние слои СТС и ММП торфяной залежи плоскобугристого комплекса, расположенного на надпойменной террасе. Вместе с ними образует единый кластер и надмерзлотный слой торфа Болота II. Это обусловлено преимущественным (или значительным) участием в их сложении сфагнового торфа.

Таким образом, получены новые данные о составе и распределении микроскопических грибов в системе “верхние слои СТС – надмерзлотные слои СТС – ММП” торфяной залежи плоскобугристых болот лесотундры. Основу комплекса микромицетов составляют психротолерантные виды, дающие рост колоний в диапазоне температур 4–25°C. В верхней части СТС, наиболее прогреваемой и теплообеспеченной, ведущую роль играют мезофилы.

Структура комплекса микромицетов торфяной залежи плоскобугристых болот лесотундры представлена случайными видами (51%), что свидетельствует о стабильном состоянии комплекса культивируемых микромицетов в торфяниках лесотундры и их устойчивости к изменению экологических условий.

В верхней части сезонно талых слоев (0–20 см) торфяников лесотундры наряду с аскомицетами в разложении торфа участвуют зигомицеты, представители которых являются пионерными видами – это виды родов *Mortierella*, *Mucor*, *Umbelopsis*. В надмерзлотных слоях (40–55 см) и в мерзлой части торфяной залежи (55–115 см) основными деструкторами торфа являются аскомицеты, причем доминируют виды рода *Penicillium* (57–61%). Во всех рассмотренных слоях торфа комплекс наиболее обильных видов представлен 3–4 видами: в верхней части СТС – *Talaromyces funiculosus* (19%), *Penicillium spinulosum* (18%) и *Umbelopsis vinacea* (18%), в надмерзлотных слоях – *Umbelopsis vinacea*

(15%), *Talaromyces funiculosus* (21%), *Penicillium simplicissimum* (16%), *P. spinulosum* (12%). В многолетнемерзлых слоях торфа на первое место по обилию выходит *Talaromyces funiculosus* (33%), с сохранением доминирующей роли *Penicillium spinulosum* (21%) и снижением роли *Umbelopsis vinacea* (10%).

Комплексы культивируемых микромицетов в плоскостратных болотных экосистемах лесотундры существенно различаются как по количеству видов микроскопических грибов, так и по их качественному составу, что обусловлено спецификой формирования болот, их ландшафтным положением и различиями в ботаническом составе торфа.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН “Выявление общих закономерностей формирования и функционирования торфяных почв на территории Арктического и Субарктического секторов Европейского Северо-Востока России” (АААА-А17-117122290011-5) и проекта УрО РАН “Микробные сообщества криогенных почв как основа стабильного функционирования наземных экосистем Арктики и Субарктики в условиях меняющегося климата и антропогенного воздействия” (АААА-А17-117122190039-0).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aleksandrova A.V., Velikanov L.L., Sidorova I.I.* Key to species of the genus *Trichoderma*. Mikologiya i fitopatologiya. 2006. V. 40. P. 457–468 (in Russ.).
- Alekseeva R.N.* Specific features of present mires in the Usa river basin. Lesovedenie. 2010. V. 3. P. 53–58 (in Russ.).
- Andersen R., Chapman S.J., Artz R.R.E.* Microbial communities in natural and disturbed peatlands: a review. Soil Biol. Biochem. 2013. V. 57. P. 979–994. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2012.10.003>
- Antipova T.V., Zhelifonova V.P., Baskunov B.P., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Kozlovsky A.G.* New producers of biologically active compounds-fungal strains of the genus *Penicillium* isolated from permafrost. Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya. 2011. V. 47 (3). P. 318–323 (in Russ.). <https://dx.doi.org/10.1134/S0003683811030033>.
- Artz R.E., Anderson I.C., Chapman S.J., Hagn A., Schloter M., Potts J.M., Campbell C.D.* Changes in fungal community composition in response to vegetational succession during the natural regeneration of cutover peatlands. Microb. Ecol. 2007. V. 54. P. 508–522. <https://doi.org/10.1007/s00248-007-9220-7>
- Asemaninejad A., Thorn R.G., Lindo Z.* Experimental climate change modifies degradative succession in boreal peatland fungal communities. Microb. Ecol. 2017. V. 73. P. 521–531. <https://doi.org/10.1007/s00248-016-0875-9>
- Cantrell S.A., Dianese J.C., Fell J., Gunde-Cimerman N., Zalar P.* Unusual fungal niches. Mycologia. 2011. V. 103 (6). P. 1161–1174. <https://doi.org/10.3852/11-108>
- Chambers S.M., Liu G., Cairney W.G.* ITS rDNA sequence comparison of ericoid mycorrhizal endophytes from *Woolliapungens*. Mycol. Res. 2000. V. 104. P. 168–174. <https://doi.org/10.1017/S0953756299001306>
- Dobrovolskaya T.G., Zvyagintsev D.G., Chernov I.Y., Golovchenko A.V., Zenova G.M., Lysak L.V., Manucharova N.A., Marfenina O.E., Polyanskaya L.M., Stepanov A.L., Umarov M.M.* The role of microorganisms in the ecological functions of soils. Pochvovedenie. 2015. V. 9. P. 1087–1096. <https://doi.org/10.1134/S1064229315090033>
- Domsh K.H., Gams W., Anderson T.H.* Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eshing. 2007.
- Egorova L.N.* Soil fungi of the Far East: *Hyphomycetes*. Leningrad, Nauka, 1986 (in Russ.).
- Elliott D.R., Caporn S.J.M., Nwaishi F., Nilsson R.H., Sen R.* Bacterial and fungal communities in a degraded ombrotrophic peatland undergoing natural and managed revegetation. PLoS One. 2015. V. 10. P. 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124726>
- Ellis M.B.* Dematiaceous *Hyphomycetes*. Kew, UK. 1971.
- Feofilova E.P., Ivashechkin A.A., Alekhin A.I., Sergeva Ya.E.* Fungal spores: dormancy, germination, chemical composition, and role in biotechnology (review). Appl. Biochem. Microbiol. 2012. V. 48. P. 1–11. <https://doi.org/10.1134/S0003683812010048>
- Galimzyanova N.F., Kireeva N.A., Bakaeva M.D., Grigoriadi A.S., Rafikova G.F.* Fungi of the genus *Aspergillus* in the main types of Bashkortostan soils. Vestnik Bashkirskogo universiteta. 2015. V. 20. P. 115–118 (in Russ.).
- Godinho V.M., Gonçalves V.N., Santiago I.F., Figueredo H.M., Vitoreli G.A., Schaefer C.G.R., Barbosa E.C., Oliveira J.G., Alves T.M.A., Zani C.L., Junior P.A.S., Murta S.M.F., Romanha A.J., Kroon E.G., Cantrell C.L., Wedge D.E., Duke S.O., Ali A., Rosa C.A., Rosa L.H.* Diversity and bioprospection of fungal community present in oligotrophic soil of continental Antarctica. Extremophiles. 2015. V. 19. P. 585–596. <https://doi.org/10.1007/s00792-015-0741-6>
- Golovchenko A.V., Zvyagintsev D.G., Kurakov A.V., Semenova T.A.* Abundance, diversity, viability, and factorial ecology of fungi in peatbogs. Pochvovedenie. 2013. V. 1. P. 80–97 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S1064229313010031>.
- Gomes E.C.Q., Godinho V.M., Silva D.A.S., de Paula M.T.R., Vitoreli G.A., Zani C.L., Alves T.M.A., Junior P.A.S., Murta S.M.F., Barbosa E.C., Oliveira J.G., Oliveira F.S., Carvalho C.R., Ferreira M.C., Rosa C.A., Luiz H., Rosa L.H.* Cultivable fungi present in Antarctic soils: taxonomy, phylogeny, diversity, and bioprospecting of antiparasitic and herbicidal metabolites. Extremophiles. 2018. V. 22. P. 381–393. <https://doi.org/10.1007/s00792-018-1003-1>
- Graminho E.R., Silva R.R., Cabral T.P.F., Arantes E.C., Rosa N.G., Juliano L., Okamoto D.N., Oliveira L.C.G., Kondo M.Y., Juliano M.A., Cabral H.* Purification, characterization, and specificity determination of a new serine protease secreted by *Penicillium*. Appl. Biochem. Biotechnol. 2013. V. 169. P. 201–214. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9974-3>
- Grum-Grzhymaylo O.A., Bilanenko E.N.* Microfungi as a component of bogs ecosystems. Mikologiya i fitopatologiya. 2010. V. 44. P. 485–496 (in Russ.).

- Grum-Grzhymaylo O.A., Bilanenko E.N.* The micromycete complexes of bogs at the Kandalaksha bay of the white sea. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2012. V. 46. P. 297–305 (in Russ.).
- Hassan N., Rafiq M., Hayat M., Shah A.A., Hasan F.* Psychrophilic and psychrotrophic fungi: a comprehensive review. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*. 2016. V. 15. P. 147–172. <https://doi.org/10.1007/s11157-016-9395-9>
- Hirose D., Hobara S., Tanabe Y., Uchida M., Kudoh S., Osono T.* Abundance, richness, and succession of microfungi in relation to chemical changes in Antarctic moss profiles. *Polar Biology*. 2017. V. 40. P. 2454–2468. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2157-5>
- Kaverin D.A., Pastukhov A.V., Lapteva E.M., Biasi C., Marushchak M., Martikainen P.* Morphology and properties of the soils of permafrost peatlands in the south-east of the Bolshezemelskaya tundra. *Eurasian Soil Science*. 2016. V. 49. P. 498–511. <https://doi.org/10.1134/S1064229316050069>
- Khabibullina F.M., Kuznetsova E.G., Vaseneva I.Z.* Micromycetes in podzolic and bog-podzolic soils in the middle taiga subzone of northeastern European Russia. *Pochvovedenie*. 2014. V. 10. P. 1228–1234. <https://doi.org/10.1134/S1064229314100044>
- Kirtsideli I.Yu.* Soil microfungi of the Barents Sea coast (near Varandey settlement). *Novosti sistematiki nizshih rastenii*. 2009. V. 43. P. 113–121 (in Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Barantsevich E.P., Krylenkov V.A., Sokolov V.T.* Microfungi from soil of polar island IzvestiaTsik (Kara Sea). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48. P. 365–371 (in Russ.).
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Ozerskaya S.M.* The structure of mycobiota in permafrost. *Mikologiya segodnya*. 2011. V. 2. P. 178–186 (in Russ.).
- Kochkina G.A., Ozerskaya S.M., Ivanushkina N.E., Chigineva N.I., Vasilenko O.V., Spirina E.V., Gilichinskii D.A.* Fungal diversity in the Antarctic active layer. *Microbiologiya*. 2014. V. 83. P. 236–244 (in Russ.). <https://doi.org/10.1134/S002626171402012X>
- Kurakov A.V.* Methods for isolation and characterization of complexes of microscopic fungi in terrestrial ecosystems. Moscow, Maks Press. 2001. P. 92 (in Russ.).
- Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Vinogradova Yu.A., Kaverin D.A., Pastukhov A.V.* Micromycetes in peat soils of palsa mires in the forest-tundra zone. *Vestnik Instituta Biologii*. 2017. V. 3. P. 30–36 (in Russ.).
- Magurran E.* Ecological diversity and its measurement. Trans. from English. Moskva, Mir, 1992 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Bubnova E.N., Semenova T.A., Ivanova A.E., Danilogorskaya A.A.* Microfungi of the genus *Aspergillus*: distribution and accumulation in different conditions of natural environments (on example of European Russia). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48. P. 139–150 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Makarova N.V., Ivanova A.E.* Opportunistic moulds in soils and upper soil air layers in megalopolis (on an example of region Tushino, Moscow). *Microbiology*. 2011. V. 80. P. 870–876. <https://doi.org/10.1134/S0026261711060142>
- Marfenina O.E., Nikitin D.A., Ivanova A.E.* The structure of fungal biomass and diversity of cultivated micromycetes in Antarctic soils (Progress and Russkaya stations). *Eurasian Soil Science*. 2016. V. 49. P. 934–941. <https://doi.org/10.1134/S106422931608007X>
- Methods of soil microbiology and biochemistry*. Moscow. 1991 (in Russ.).
- Mycotoxins: production, isolation, separation and purification*. Elsevier, Amsterdam, 1984.
- Mysyakina I.S., Bokareva D.A., Feofilova E.P., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E.* Germination of spores of mycelial fungi in relation to exogenous dormancy. *Mikrobiologiya*. 2016. V. 85. P. 290–294. <https://doi.org/10.1134/S0026261716030085>
- 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.).
- 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.).
- Osono T., Ueno T., Uchida M., Kanda H.* Abundance and diversity of fungi in relation to chemical changes in arctic moss profiles. *Polar Science*. 2012. V. 6. P. 121–131. <https://doi.org/10.1016/j.polar.2011.12.001>
- Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Knyazeva E.V., Gilichinskii D.A.* The structure of micromycete complexes in permafrost and cryopegs of the Arctic. *Microbiologiya*. 2008. V. 77. P. 542–550. <https://doi.org/10.1134/S0026261708040152>
- Pastukhov A.V., Kaverin D.A., Marchenko-Vagapova T.I., Kulizhskii S.P., Kuznetsov O.L., Panov V.S.* Dynamics of peat plateau near the southern boundary of the East European permafrost zone. *Eurasian Soil Science*. 2017. V. 50. P. 526–538. <https://doi.org/10.1134/S1064229317030097>
- Pitt J.* A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization, 1991.
- Ramirez C.* Manual and atlas of the *Penicillia*. Elsevier Biomedical Press, Amsterdam; N.-Y.; Oxford, Elsevier Biomedical Press, 1982.
- Rice A.V., Currah R.S.* *Oidiodendron maius*: Saprobe in *Sphagnum* peat, mutualist in ericaceous roots? In: *Schulz B., Boyle C., Sieber T.* (eds). *Microbial root endophytes*. Springer, Berlin, 2006, pp. 227–246.
- Ruisi S., Barreca D., Selbmann L., Zucconi L., Onofri S.* Fungi in Antarctica. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 2007. V. 6. P. 127–141. <https://doi.org/10.1007/s11157-006-9107-y>
- 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.).
- Soil Atlas of the Komi Republic*. Syktyvkar, 2010 (in Russ.).
- Sonjak S., Frisvad J.C., Gunde-Cimerman N.* *Penicillium* mycobiota in arctic subglacial ice. *Microbial. ecology*. 2006. V. 52 P. 207–216. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9086-0>
- The functioning of complexes of microorganisms in raised peat bogs an analysis of the reasons for the slow decomposition of peat. Moscow, KMK, 2013 (in Russ.).
- Thormann M.N.* The role of fungi in boreal peatlands. *Ecol. Stud.* 2006. V. 188. P. 101–123.

- Turetsky M.R.* Decomposition and organic matter quality in continental peatlands: The ghost of permafrost past. *Ecosystems*. 2004. V. 7. P. 740–750.
<https://doi.org/10.1007/s10021-004-0247-z>
- Villarreal P., Carrasco M., Barahona S., Alcaino J., Cifuentes V., Baeza M.* Tolerance to ultraviolet radiation of psychro-tolerant yeasts and analysis of their carotenoid, mycosporine, and ergosterol content. *Curr. Microbiol.* 2016. V. 72 (1). P. 94–101.
<https://doi.org/10.1007/s00284-015-0928-1>
- Vlasov D.Yu., Zelenskaya M.S., Kirtsideli I.Yu., Abakumov E.V., Krylenkov V.A., Lukin V.V.* Fungi on the natural and anthropogenic substrates in West Antarctica. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2012. V. 46. P. 20–26 (in Russ.).
- Weinstein R.N., Montiel P.O., Johnstone K.* Influence of growth temperature on lipid and soluble carbohydrate synthesis by fungi isolated from fellfield soil in the maritime Antarctic. *Mycologia*. 2000. V. 92. P. 222–229.
<https://doi.org/10.2307/3761554>
- Xiong J., Peng F., Sun H., Xue X., Chu H.* Divergent responses of soil fungi functional groups to short-term warming. *Microb. Ecol.* 2014. V. 68. P. 708–715.
<https://doi.org/10.1007/s00248-014-0385-6>
- Zucconi L., Selbmann L., Buzzini P., Turchetti B., Guglielmin M., Frisvad J. C., Onofri S.* Searching for eukaryotic life preserved in Antarctic permafrost. *Polar Biol.* 2012. V. 35. P. 749–757.
<https://doi.org/10.1007/s00300-011-1119-6>
- Александрова А.В., Великанов Л.Л., Сидорова И.И.* (Alexandrova et al.) Ключ для определения видов рода *Trichoderma* // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. № 6. С. 457–468.
- Алексеева Р.Н.* (Alekseeva) Особенности современных болот бассейна р. Уса // Лесоведение. 2010. № 3. С. 53–58.
- Антипова Т.В., Желифонова В.П., Баскунов Б.П., Озерская С.М., Иванушкина Н.Е., Козловский А.Г.* (Antipova et al.) Новые продуценты биологически активных соединений – грибы рода *Penicillium*, выделенные из вечной мерзлоты // Прикладная биохимия и микробиология. 2011. Т. 47. № 3. С. 318–323.
<https://dx.doi.org/10.1134/S0003683811030033>
- Атлас почв Республики Коми.* Сыктывкар, 2010. 356 с.
- Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Кирицели И.Ю., Абакумов Е.В., Крыленков В.А., Лукин В.В.* (Vlasov et al.) Грибы на природных и антропогенных субстратах в Западной Антарктике // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 1. С. 20–26.
- Галимзянова Н.Ф., Киреева Н.А., Бакаева М.Д., Григориади А.С., Рафикова Г.Ф.* (Galimzyanova et al.) Грибы рода *Aspergillus* в основных типах почв Башкортостана // Вестник Башкирского университета. 2015. Т. 20. № 1. С. 115–118.
- Головченко А.В., Звягинцев Д.Г., Кураков А.В., Семенова Т.А.* (Golovchenko et al.) Обилие, разнообразие, жизнеспособность и факторная экология грибов в торфяниках // Почвоведение. 2013. № 1. С. 80–97.
<https://doi.org/10.1134/S1064229313010031>
- Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н.* (Grum-Grzhimaуlo et al.) Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 297–305.
- Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н.* (Grum-Grzhimaуlo et al.) Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 6. С. 485–496.
- Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Чернов И.Ю., Головченко А.В., Зенова Г.М., Лысак Л.В., Манучарова Н.А., Марфенина О.Е., Полянская Л.М., Степанов А.Л., Умаров М.М.* (Dobrovolskaya et al.) Роль микроорганизмов в экологических функциях почв // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1087–1096.
- Егорова Л.Н.* (Egorova) Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 191 с.
- Кирицели И.Ю.* (Kirtsideli) Почвенные микроскопические грибы прибрежного района Баренцева моря (окрестности поселка Варандей) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 113–121.
- Кирицели И.Ю., Власов Д.Ю., Баранцевич Е.П., Крыленков В.А., Соколов В.Т.* (Kirtsideli et al.) Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий Цик (Карское море) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 365–371.
- 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., Чигинева Н.И., Василенко О.В., Спирина Е.В., Гиличинский Д.А.* (Kochkina et al.) Разнообразие грибов деятельного слоя Антарктиды // Микробиология. 2014. Том 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.
- Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Виноградова Ю.А., Каверин Д.А., Пастухов А.В.* (Lapteva et al.) Микроскопические грибы в мерзлотных торфяных почвах бугристых болот лесотундры // Вестник Института биологии Коми НЦ Уро РАН. 2017. № 3. С. 30–36.
- Марфенина О.Е., Бубнова Е.Н., Семенова Т.А., Иванова А.Е., Данилогорская А.А.* (Marfenina et al.) Грибы рода *Aspergillus*: распространение и условия накопления в разных природных средах (на примере европейской части России) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 3. С. 139–219.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии* / под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Мысякина И.С., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Бокарева Д.А., Феофилова Е.П.* (Mysyakina et al.) Прорастание спор мицелиальных грибов в связи с экзогенным покоем // Микробиология. 2016. Т. 85. № 3. С. 269–274.
- Мэггаран Э.* (Megarran) Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир, 1992. 161 р.
- 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., Князева Е.В., Гуличинский Д.А. (Ozerskaya et al.) Структура комплексов микромицетов в многолетнемерзлых грунтах и криопэгах Арктики // Микробиология. 2008. Т. 77. № 4. С. 542–550.

Сизоненко Т.А., Хабибуллина Ф.М., Загирова С.В. (Sizonenko et al.) Почвенная микробиота мезо-олиго-

трофного болота средней тайги // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 2. С. 115–123.

Функционирование микробных комплексов в верховых торфяниках – анализ причин медленной деградации торфа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 128 с.

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.

PROFILE DISTRIBUTION PATTERN OF MICROFUNGI IN THE PERMAFROST-AFFECTED PEATLAND OF FOREST-TUNDRA

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

^a Institute 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

Abstract—The micromycetes complex was studied in the soil of the permafrost-affected peatland (lower course of the Pechora River, forest tundra zone). Taxonomical list of microscopic fungi contains 83 species (including two forms of sterile mycelium). Division Mucoromycota contains eight species (19%) from genera *Mucor*, *Mortierella*, and *Umbelopsis*, division Ascomycota – 64 species (78%). The genus *Penicillium* contains the highest number of species (38). The other genera (*Aspergillus*, *Isaria*, *Cladosporium*, *Pseudogymnoascus*, *Chrysosporium*, *Oidiodendron*, *Trichoderma*, *Tolypocladium*) are presented by single species. The highest number of fungi (69 species, H = 1.79) species was found in the upper part of the active layer (depth 0–20 cm), the lowest – in the lower part of the active layer (40–50 cm, 21 species, H = 1.75) and permafrost layer (55–115 cm, 43 species, H = 1.54). Psychro-tolerant species growing at temperatures 4–25°C consist the core of micromycetes complex in the seasonally thawing and permafrost layers in the soil of the frost peat mound. According to the species abundance, the structure of micromycetes complex is presented by random species (50%) and rare species (27%), abundant species vary between 8–15% levels. *Talaromyces funiculosus* (20%), *Penicillium spinulosum* (18%), *Umbelopsis vinacea* (18%) were the most abundant in the upper part of the active layer. *Talaromyces sfuniculosus* (21%), *Penicillium simplicissimum* (16%), *Umbelopsisvinacea* (15%) were the most abundant in the lower part of the active layer. *Talaromyces funiculosus* (33%), *Penicillium spinulosum* (21%), *Umbelopsis vinacea* (10%) were the most abundant in the permafrost layers.

Keywords: biodiversity structure, peatbogs, peatland, permafrost, microfungi