

КОМПЛЕКСЫ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ МИКРОМИЦЕТОВ ТОРФЯНЫХ ПОЧВ БУГРИСТЫХ БОЛОТ В ГОРНЫХ ЛАНДШАФТАХ ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА

© 2024 г. В. А. Ковалева^{1,*}, Ю. А. Виноградова^{1,**}, Е. М. Лаптева^{1,***}, С. В. Денева^{1,****},
Е. М. Перминова^{1,*****}

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

*e-mail: kovaleva@ib.komisc.ru

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

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

****e-mail: denewa@rambler.ru

*****e-mail: perminova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 29.04.2023 г.

После доработки 13.10.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Исследованы численность и видовой состав культивируемых микроскопических грибов в торфяных буграх и мочажинах плоскобугристых болот в горных ландшафтах Приполярного Урала (северная часть национального парка “Югыд ва”, Республика Коми). Численность грибов в исследуемых торфяных почвах варьирует в пределах 0.4–242 тыс. КОЕ/г а.с.п. с максимальными значениями в верхнем слое живых мхов Болота I – 242 ± 66.2 тыс. КОЕ/г а.с.п. В мочажинах болот численность микромицетов относительно невысока: в мочажине Болота I – 28.6 ± 7.1 тыс. КОЕ/г а.с.п., в мочажине Болота II – 32.9 ± 25.5 тыс. КОЕ/г а.с.п. Таксономический список культивируемых микромицетов включает 61 вид грибов из 15 родов, двух отделов и стерильный мицелий. Отдел *Mucoromycota* представлен 17 видами из родов *Absidia*, *Actinomucor*, *Mucor*, *Mortierella*, *Umbelopsis*. Большая часть выделенных грибов относится к отделу *Ascomycota* (43 вида из 10 родов). Доминирует по числу видов род *Penicillium* (21 вид). По частоте встречаемости структура комплекса микромицетов болотного массива представлена редкими и случайными видами – 53%, на долю видов часто встречающихся и доминирующих приходится соответственно 34 и 13%. Группа доминантов по частоте встречаемости представлена видом *Pseudogymnoascus pannorum* и стерильным мицелием. К часто встречающимся относятся виды: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium canescens*, *P. granulatum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. verrucosum*, *Talaromyces funiculosus*. Наиболее обильны в слое живых мхов – *Penicillium spinulosum* (17%), *P. thomii* (18%), *Talaromyces funiculosus* (19%). В сезоннотальных слоях торфа высоким обилием характеризуются виды: *Pseudogymnoascus pannorum* (11%), *Talaromyces funiculosus* (14%) и стерильный мицелий (16%). В глеевых горизонтах доминирующим по обилию является вид *Pseudogymnoascus pannorum* (78%), а в мерзлых слоях торфа обнаружены только единичные колонии стерильного мицелия.

Ключевые слова: бугристые болота, микроскопические грибы, Приполярный Урал, торфяники.

DOI: 10.31857/S0026364824030044, **EDN:** viydlq

ВВЕДЕНИЕ

Болота занимают огромные пространства по всему земному шару и на территории России. В Республике Коми их площадь составляет порядка 10% от общей площади региона. Болотные экосистемы играют особую роль в круговороте углерода в биосфере (Vitt et al., 2000; Turunen et al., 2002). С одной стороны, они обеспечивают сток углерода из атмосферы, накапливая его в виде торфяных залежей, с другой – являются

мощнейшим источником парниковых газов (Schneider et al., 2018). Смещение равновесия между потреблением и производством углекислого газа и метана влияет на изменения функций болотных экосистем (Strack et al., 2004; Andersen et al., 2006). Соотношение между интенсивностью потоков углерода определяется продуктивностью болотных экосистем, глубиной торфяной залежи и скоростью минерализации растительных остатков (Andersen et al., 2013). Для оценки роли болот в углеродном балансе биосферы

необходимо расширить представления о структуре и составе микробных сообществ торфяных почв, особенно в северных регионах, и их функций в преобразовании органического вещества.

Условия, сформировавшиеся в торфяной залежи, определяют превалирование микроскопических грибов в разнообразии микробных сообществ (Andersen et al., 2006). Почвенные микромицеты имеют физиологическую и метаболическую адаптацию к низким температурам и концентрации кислорода, кислой реакции среды, недостатку питательных элементов в торфяниках, и, кроме этого, они участвуют в разложении сложных полимеров органического вещества с помощью синтеза внеклеточных ферментов (Thormann et al., 2004; Thormann, 2006b; Golovchenko et al., 2013).

В настоящее время получены данные о таксономическом составе комплексов культивируемых микромицетов в торфяных почвах болот бореальной зоны (Thormann et al., 2001; Golovchenko et al., 2002, 2013; Thormann, Rice, 2007; Grum-Grzhymaylo, Bilanenko, 2012; Khabibullina et al., 2014; Sizonenko et al., 2016; Grum-Grzhymaylo et al., 2018). Установлены некоторые особенности таксономического состава грибов в сезонноталых слоях торфяных почв мерзлотных бугристых болот лесотундры (Lapteva et al., 2017; Vinogradova et al., 2019) и южной тундры европейского северо-востока России (Vinogradova et al., 2021; Vinogradova et al., 2023). При этом для целостной картины видового разнообразия микромицетов арктического региона недостаточно данных о видовом разнообразии микромицетов в торфяных почвах болотных комплексов как равнинной части криолитозоны, так и ее горных массивов.

В горных ландшафтах Урала болотные экосистемы, по сравнению с равнинными, занимают незначительные территории, но они представлены практически во всех высотных поясах. В отличие от торфяников равнинных территорий, формирование мерзлотных бугристых болот в условиях Приполярного Урала связано как с историей торфонакопления, так и с геологическими процессами и процессами аллювиальной седиментации, что обуславливает наличие в толще торфяной залежи минеральных прослоек (Goncharova et al., 2017). При этом болота Урала слабо изучены как с точки зрения их типологии, характеристики растительности, так и оценки почвообразовательных процессов (Goncharova et al., 2017; Joosten et al., 2017). Территории Приполярного Урала представляют собой огромное многообразие болотных комплексов депрессий и склонов. Бугристые болота Приполярного Урала приурочены к районам с суровым климатом и наличием

многолетнемерзлых грунтов. В торфяных отложениях и многолетнемерзлых торфах таких экосистем законсервировано значительное количество органического углерода (Pastukhov, 2016, 2022). Именно такие болотные экосистемы, развивающиеся в экстремальных условиях, имеют высокий потенциал видового разнообразия почвенных микроорганизмов, определяющих функционирование болот в глобальном масштабе.

Цель работы заключалась в выявлении особенностей состава комплексов микроскопических грибов торфяных почв бугристых болот горных ландшафтов Приполярного Урала.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на территории Республики Коми в горных ландшафтах Приполярного Урала (северная часть национального парка “Югыд ва”). Болотные массивы на Приполярном Урале относительно невелики по размерам. Бугристые болота приурочены чаще всего к крупным межгорным котловинам, обычно связаны с долинами рек, петляющих по плоскому днищу котловин, обязательным при этом является наличие мерзлых грунтов.

Объектами исследования послужили два болотных массива, приуроченных к межгорной долине р. Балбанью. Болото I расположено у подножия склона горы Старик-из ($65^{\circ}10'20.8''$ с.ш., $60^{\circ}14'16.9''$ в.д.), Болото II расположено на надпойменной террасе в межгорной долине реки ($65^{\circ}11'47.2''$ с.ш., $60^{\circ}13'31.8''$ в.д.) (рис. 1).

Торфяные бугры в пределах рассматриваемых болот плоские, имеют овальную форму. Ширина бугров 15–50 м, длина — до 200 м, высота — около 0.5–1.5 м. Поверхность торфяных бугров мелкобугорковатая, мочажин — мелкокочковатая. Мерзлота в них залегает на глубине 40–60 см, в мочажинах — за пределами метрового слоя почвы. Общая мощность торфяной залежи невысокая — от 30–40 см в поймах рек до 1–1.5 м в болотных массивах у подножия горных склонов.

Растительный покров торфяных бугров довольно однообразный: кустарничково-лишайниковый или кустарничково-морошково-мохово-лишайниковый. Он образован типичными для кустарничковых тундр и северных болот видами: *Andromeda polifolia*, *Betula nana*, *Empetrum hermaphroditum*, *Eriophorum vaginatum*, *Ledum palustre*, *Oxycoccus microcarpus*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium uliginosum*. В напочвенном покрове наряду со мхами (*Sphagnum fuscum*, *Sphagnum russowii*, *Polytrichum strictum*) господствуют лишайники (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*,



Рис. 1. Объекты исследования (межгорная долина р. Балбаныю, Приполярный Урал): А – Болото I; Б – Болото II.

C. gracilis, *C. cuculata*, *Flavocetraria nivalis*, *F. cuculata*, *Peltigera scabrosa* и др.).

Растительность мочажин (топей) отличается большим разнообразием и представлена осоково-моховыми, осоково-сфагновыми, разнотравно-моховыми сообществами. В травяно-кустарничковом ярусе доминируют *Betula nana*, *Comarum palustre*, *Carex aquatilis*, *C. rariflora*, *C. chordorrhiza*, *Comarum palustre*, *Calamagrostis lapponica*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum russeolum*, *Rubus chamaemorus*, моховой покров сложен сфагновыми (*Sphagnum lindbergii*, *S. riparium*, *S. warnstorffii*), бриевыми (*Warnstorfia exannulata*, *Paludella squarrosa* и др.) и печеночными мхами.

Почвы бугров – торфяные олиготрофные мерзлотные, мочажин – торфяные олиготрофные. Специфической особенностью почв торфяных бугров является их разнокачественное строение (табл. 1), обусловленное как спецификой формирования торфяной залежи в течение длительной истории эволюции болотной экосистемы, так и особенностями миграции веществ с поверхностным стоком в условиях горных ландшафтов и процессами поемно-аллювиальной седиментации. Верхняя часть торфяной залежи, характеризующая современные условия формирования болотных экосистем, представлена типичным верховым торфом (ТО). В его составе преобладает *Sphagnum fuscum* при участии *S. angustifolium* и *S. russowii*. В срединной части (глубина 38–55 см) торф имеет осоково-сфагновый и пушицево-сфагновый состав (ТТ1). Нижние слои торфа (глубже 55–65 см) сложены преимущественно остатками осок и гипновых мхов (ТТ2). На глубинах 22–38 см (Болото I), 18–55 см (Болото II, профиль а) и 32–48 (Болото II, профиль б) в торфяной залежи четко прослеживаются прослойки опесчанного суглинка (G), содержащего значительное

количество растительных остатков кустарников (карликовой березки, ив) и пушицы. Степень разложения торфа изменяется по глубине залежи от 3 до 40%.

Образцы торфа для изучения состава и структуры комплекса культивируемых микроскопических грибов отбирали из мочажин Болота I и Болота II и опорных разрезов на торфяных буграх Болота I и Болота II (профиль а и профиль б) в соответствии с общепринятыми методиками и соблюдением стерильных условий (Kurakov, 2001). Из каждого слоя и каждой глубины сезонноталого слоя (СТС) образцы отбирали методом ручной выемки в трехкратной повторности с учетом изменения ботанического состава торфа и степени его разложенности, из мерзлого слоя – с использованием бура. До начала микологических исследований образцы торфа хранили в морозильной камере при температуре –18 ... –20 °С.

Выделение микроскопических грибов проводили методом посева из серийных разведений на агаризованные среды (среда Чапека, сусло-агар, среда Сабуро) в пятикратной повторности для каждого образца (Methods..., 1991). Численность культивируемых грибов выражали в колонии образующих единицах в расчете на грамм абсолютно сухой почвы (КОЕ/г а.с.п.) Отдельные колонии грибов отсеивали, начиная с пятых сут, окончательный учет колоний микромицетов проводили на 7–10-е сут.

Идентификацию выделенных чистых культур проводили на основании культурально-морфологических признаков с использованием определителей для конкретной таксономической группы (Ellis, 1971; Ramirez, 1982; Egorova 1986; Pitt, 1991; Aleksandrova et al., 2006; Domsch et al., 2007). Название и положения таксонов унифицировали с

Таблица 1. Строение почвенных профилей и глубины отбора проб в опорных разрезах, заложенных в пределах торфяных бугров и мочажин исследованных болотных комплексов

Болото I				Болото II					
Торфяной бугор		Мочажина		Торфяной бугор (профиль а)		Торфяной бугор (профиль b)		Мочажина	
Горизонт	Глубина, см	Горизонт	Глубина, см	Горизонт	Глубина, см	Горизонт	Глубина, см	Горизонт	Глубина, см
СЖМ ¹	0–2	ТО ²	0–20	СЖМ	0–3	СЖМ	0–3	ТО	0–10
О	2–4	—	—	ТО	3–8	ТО	3–10	ТО	10–20
ТО	4–10	—	—	ТО	8–14	ТО	12–20	—	—
ТО	10–18	—	—	ТОte	14–18	ТОte	20–32	—	—
ТОte	18–22	—	—	G	18–22	G1	32–42	—	—
G	22–30	—	—	G	22–32	G1 ⊥	42–48	—	—
G	30–38	—	—	G	32–45	—	—	—	—
ТТ1	38–45	—	—	G	45–55	—	—	—	—
ТТ1	45–50	—	—	ТТ1 ⊥	55–65	—	—	—	—
ТТ2	55–60	—	—	—	—	—	—	—	—
ТТ2 ⊥ ³	60–70	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. ¹Слой живого мха; ²образцы торфа не отбирали из-за обводненности профиля (мочажины) или наличия мерзлоты (торфяные бугры); ³знаком ⊥ отмечены мерзлые слои торфа.

использованием международной базы данных Index Fungorum (2023).

Для характеристики комплекса культивируемых микромицетов использовали индексы видового разнообразия Шеннона (H), выравненности Пилелу (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

Общая численность микромицетов

Согласно данным литературы, численность почвенных микроскопических грибов в торфяниках арктического региона, развивающихся в суровых природно-климатических условиях, варьирует в достаточно широких пределах. Так, в верховых болотах Кандалакшского залива Белого моря численность разных видов почвенных грибов изменяется в пределах 10^3 – 10^5 КОЕ/г в.с.п. (Grum-Grzhymaylo, Bilanenko, 2012). В плоскобугристых болотах лесотундры европейского Северо-Востока численность микромицетов в профиле торфяной залежи варьирует от 10^2 до 10^4 КОЕ/г а.с.п. (Vinogradova et al., 2019), в бугристых болотах тундры – от 10^3 до 10^5 КОЕ/г а.с.п. (Lapteva et al., 2017; Vinogradova et al., 2021; Vinogradova et al., 2023). В болотных комплексах

Приполярного Урала численность почвенных микроскопических грибов в верхних слоях торфяных почв составляет 0.4–242 тыс. КОЕ/г а.с.п. Это выше по сравнению с почвами и грунтами Полярного Урала, где численность микроскопических грибов 0.9–4.9 тыс. КОЕ/г (Kirtsideli, 2016).

Среди изученных профилей максимальными значениями общей численности микромицетов отличается слой живых мхов почвы торфяного бугра Болота I – 242.0 ± 66.2 тыс. КОЕ/г а.с.п. (рис. 2, а). В аналогичных слоях профилей Болота II-а и Болота II-б численность микромицетов значительно ниже и составляет – 41.7 ± 14.4 и 81.2 ± 6.8 тыс. КОЕ/г а.с.п. соответственно. Это может быть обусловлено спецификой расположения болотных комплексов в ландшафте и различиями в их теплообеспеченности: Болото I занимает подножие восточного, более прогреваемого склона горного массива, Болото II находится в тени северо-западного склона.

Наиболее низкими значениями численности микромицетов характеризуются мочажины. В мочажине Болота I численность микромицетов – 28.6 ± 7.1 тыс. КОЕ/г а.с.п., в мочажине Болота II – 32.9 ± 25.5 тыс. КОЕ/г а.с.п. Благодаря значительному пространственному варьированию, численность грибов в верхнем слое (0–20 см) сфагнового торфа мочажин достоверно не различается в рассмотренных болотных комплексах.

В профильном распределении грибов в торфяной залежи Болота I четко выделяется два пика

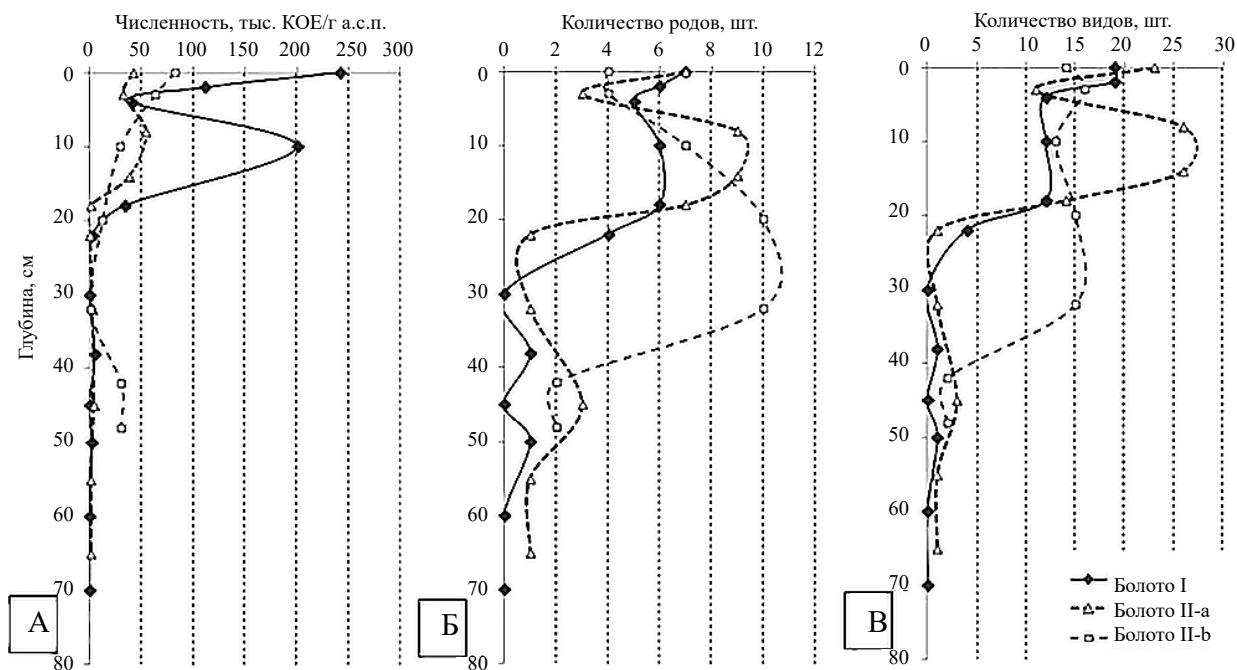


Рис. 2. Профильное распределение численности (А), количества родов (Б) и видов (В) в почвах торфяных бугров болотных комплексов Приполярного Урала.

численности (рис. 2, а). Первый пик приурочен к слою живых мхов и уже отмерших растительных остатков. Он обусловлен высокой численностью микроскопических грибов фитопланы и разных групп деструкторов торфа. Здесь выделено 19 видов микромицетов из 7 родов (рис. 2, б, в). С глубиной видовое разнообразие почвенных грибов снижается. Однако на глубине 8–16 см нами отмечен второй пик численности грибов, появление которого связано с активным ростом колоний вида *Pseudogymnoascus pannorum* на фоне общего уменьшения видов (12 видов из 6 родов). В минеральных слоях профиля (22–38 см) численность и количество видов микромицетов резко снижается и сохраняется на этом уровне в нижележащих мерзлых слоях торфа (рис. 2, а, в). В последних грибы встречаются единично и представлены колониями стерильного мицелия.

В профиле Болота II-а высокая численность микромицетов выявлена в слое живых мхов и в слое торфа на глубине 5–11 см (рис. 2, а). Вниз по профилю торфяной залежи численность грибов снижается и достигает минимума (0.4 ± 0.8 тыс. КОЕ/г а.с.п.) в минеральном слое G (глубина 19–29 см). Распределение численности соотносится с профильным изменением видового разнообразия микромицетов. Максимальное число видов идентифицировано при исследовании образцов, отобранных из слоя живых мхов (23 вида из 7 родов) и верхних слоев торфа на глубине 5–11 см (26 видов из 9

родов), минимальное — на глубине 55–65 см, где в мерзлых слоях торфа обнаружен только стерильный мицелий (рис. 2, б, в).

В профиле Болото II-б максимальными показателями численности микромицетов также характеризуется слой живых мхов (рис. 2, а). Вниз по профилю численность грибов постепенно снижается. Однако в этом профиле отмечен второй пик видового разнообразия грибов, который приурочен к нижним слоям торфа — на глубине 29–39 см он достигает своего максимума (15 видов из 10 родов) и затем резко снижается в минеральных слоях профиля (рис. 2, б, в).

Таксономическая структура и видовое разнообразие комплексов культивируемых микроскопических грибов

Анализ таксономической структуры комплексов микромицетов показал, что в целом почвы бугристых болот Приполярного Урала характеризуются высокими показателями видового разнообразия. Из образцов торфяной залежи болотного массива выделен 61 вид из 15 родов и двух отделов, включая стерильный мицелий (табл. 2).

Отдел *Mucoromycota* представлен 17 видами из двух порядков — *Mortierellales* и *Mucorales*, что составляет 28% от всего видового состава. Наиболее богатый по видовому разнообразию род *Mortierella* представлен семью видами, из которых *Mortierella alpina*

Таблица 2. Структура комплекса микроскопических грибов в торфяных почвах бугристых болот Приполярного Урала (на основе расчета частоты встречаемости, %)

Выделенные виды	Болото I		Болото II		
	Торфяной бугор	Мочажина	Торфяной бугор		Мочажина
			профиль а	профиль б	
<i>Mucoromycota</i>					
<i>Mortierellales</i>					
<i>Mortierella alpina</i> Peyron	40	30	75	50	30
<i>M. horticola</i> Linnem.	—	20	25	25	—
<i>M. humicola</i> Oudem.	20	30	25	50	65
<i>M. turficola</i> Y. Ling	—	—	25	—	—
<i>M. monospora</i> Linnem.	—	—	—	—	15
<i>M. polycephala</i> Coem.	—	—	—	—	30
<i>Mortierella</i> sp.	20	20	75	50	65
<i>Mucorales</i>					
<i>Absidia</i> sp.	—	—	—	50	—
<i>Actinomucor elegans</i> C.R. Benj. et Hesselt.	—	—	—	25	—
<i>Actinomucor</i> sp.	—	—	—	—	15
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	40	—	75	75	—
<i>M. racemosus</i> Fresen.	—	—	25	—	—
<i>Mucor</i> sp.	40	—	100	25	—
<i>Umbelopsis isabellina</i> W.Gams	—	—	50	50	30
<i>U. ramanniana</i> W.Gams	40	—	75	50	15
<i>U. vinacea</i> Arx	20	—	50	50	15
<i>Umbelopsis</i> sp.	—	—	25	—	—
<i>Ascomycota</i>					
<i>Dothideales</i>					
<i>Aureobasidium pullulans</i> G. Arnaud	20	—	25	—	15
<i>Eurotiales</i>					
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	20	—	—	—	—
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	—	—	25	—	—
<i>P. camemberti</i> Sopp	40	—	25	50	—
<i>P. canescens</i> Sopp	20	—	75	50	—
<i>P. chrysogenum</i> Thom	—	—	10	—	—
<i>P. decumbens</i> Thom	40	—	25	50	—
<i>P. digitatum</i> Sacc.	—	—	25	25	—
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	10	—	—	25	—
<i>P. granulatum</i> Bainier	40	10	75	50	—
<i>P. implicatum</i> Biourge	40	—	—	25	—
<i>P. italicum</i> Wehmer	—	—	25	—	—
<i>P. lanosum</i> Westling	40	—	25	50	—
<i>P. lividum</i> Westling	40	—	50	75	15
<i>P. miczynskii</i> K.M. Zalessky	20	10	25	—	—
<i>P. roqueforti</i> Thom	—	—	—	25	—
<i>P. simplicissimum</i> Thom	60	10	50	50	—
<i>P. spinulosum</i> Thom	40	10	75	75	—
<i>P. thomii</i> K.M. Zalessky	40	—	50	25	15

Таблица 2. Окончание

<i>P. verrucosum</i> Dierckx	40	10	50	75	—
<i>P. waksmanii</i> K.M. Zaleski	20	30	—	—	—
<i>Penicillium</i> sp.	40	—	75	50	—
<i>Talaromyces diversus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	40	10	25	50	15
<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	80	10	50	50	—
<i>T. purpureogenus</i> Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spiereb., Seifert, Peterson, Varga et Frisvad	—	—	10	—	—
<i>Helotiales</i>					
<i>Monilia</i> sp.	—	—	—	25	—
<i>Oidiodendron flavum</i> Svilv.	—	—	10	—	—
<i>O. griseum</i> Robak	20	—	25	25	15
<i>O. maius</i> G.L. Barron	20	—	25	25	—
<i>O. tenuissimum</i> S. Hughes	—	—	25	25	15
<i>O. truncatum</i> G.L. Barron	—	—	25	25	—
<i>Oidiodendron</i> sp.	—	10	75	50	15
<i>Hypocreales</i>					
<i>Gliocladium</i> sp.	—	—	—	25	—
<i>Metarhizium carneum</i> (Duché et R. Heim) Kepler, S.A. Rehner et Humber	—	30	—	—	—
<i>Trichoderma hamatum</i> Bainier	20	—	50	25	15
<i>T. harzianum</i> Rifai	20	—	75	25	50
<i>T. koningii</i> Oudemans	20	—	75	25	15
<i>T. polysporum</i> (Link) Rifai	—	—	75	25	15
<i>T. sympodianum</i> Kulik	40	—	75	75	30
<i>T. viride</i> Schumach.	20	—	75	25	15
<i>Trichoderma</i> sp.	20	—	75	75	30
<i>Saccharomycetales</i>					
<i>Dipodascus geotrichum</i> (E.E. Butler et L.J. Petersen) Arx	—	—	50	25	—
<i>Thelebolales</i>					
<i>Pseudogymnoascus pannorum</i> (Link) Minnis et D.L. Lindner	60	30	75	75	30
<i>Mycelia sterilia</i>	80	80	100	75	85

встречается повсеместно. Второй по богатству видами род *Umbelopsis* включает четыре вида, из которых виды *Umbelopsis ramanniana* и *U. vinacea* выявлены с высокой частотой встречаемости только в профилях Болота II. К редко встречающимся видам относятся *Absidia* sp., *Actinomucor elegans*, *Actinomucor* sp.

Часто встречающиеся виды *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea* являются типичными представителями торфяников как таежной, так и тундровой зоны (Golovchenko et al., 2002, 2013; Sizonenko et al., 2016; Vinogradova et al.,

2019, 2021). Это грибы-сапротрофы, использующие в первую очередь легкодоступные сахара в почвах исследуемых биоценозов, что связано с высоким содержанием слабо разложившихся органических веществ, особенно в верхних слоях торфа. Вид *Mucor hiemalis* встречается в самых разнообразных местообитаниях и типах почв, в том числе и торфяниках, способен к росту в широком диапазоне pH и толерантен к анаэробным условиям. В литературе он упоминается как обычный для торфяников вид, способный к деградации сфагновых мхов

вида *Sphagnum fuscum* (Thormann et al., 2002, 2004; Thormann, Rice, 2007; Domsch et al., 2007).

Остальные 43 вида принадлежат отделу *Ascomycota*, что составляет 70% от общего количества выделенных видов. Отдел представлен 6 порядками (*Dothideales*, *Eurotiales*, *Helotiales*, *Hypocreales*, *Saccharomycetales*, *Thelebolales*). Самый богатый по видовому разнообразию порядок *Eurotiales* содержит 24 вида из двух родов (39% от общего количества видов), включает в себя многовидовой род *Penicillium* (21 вид) и род *Talaromyces*, представленный тремя видами грибов (табл. 2). Грибы родов *Penicillium* и *Talaromyces* в основном являются типичными почвенными сапротрофами, способными развиваться при низкой доступности питательных веществ и усваивать трудноразлагаемые полимерные субстраты в местах, где слабо развиты минерализационные процессы. Благодаря обильному спороношению и мелким легким спорам грибы этих родов распространены повсеместно в тундровых торфяниках (Vinogradova et al., 2021, 2023).

Наиболее часто встречающиеся в торфяных почвах исследуемых болотных массивов виды порядка *Eurotiales* — *Penicillium canescens*, *P. granulatum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. verrucosum* и *Talaromyces funiculosus* — распространены в почвах арктического региона. Они способны расти в широком диапазоне температур, в том числе в экстремально холодных условиях (Kirtsideli, 2009, 2016; Kirtsideli et al., 2014, 2015; Vinogradova et al., 2021; Vinogradova et al., 2023). Вид *Penicillium canescens* отмечен как постоянно встречающийся и входящий в состав типичных доминантов комплексов почв полярных и альпийских регионов (Khabibullina, 2009; Kirtsideli, 2016). Виды *P. granulatum*, *P. verrucosum*, *P. thomii* встречаются в кислых лесных и тундровых почвах северных регионов (Domsch et al., 2007). Вид *P. thomii* вместе с видами *P. lividum*, *P. spinulosum*, характеризующимися высоким обилием, входит в группу доминантов почв верховых болот (Golovchenko et al., 2002, 2013; Grum-Grzhymaylo, Bilanenko, 2010). Он широко распространен в бугристых торфяниках южной тундры (Vinogradova et al., 2021), часто выделяется с живых и мертвых частей сфагновых мхов и активно участвует в процессах минерализации растительных остатков в торфяных залежах (Thormann et al., 2002, 2004; Thormann, 2006a). В наших исследованиях *P. thomii* выделен с разной частотой встречаемости: в Болоте I выделяется в большом обилии только на живых частях мхов, в профиле Болота II а обнаружен в верхних и нижних мерзлых слоях торфа, в профиле Болота II б встречается редко — единичные колонии обнаружены только в мерзлых слоях

торфа. Вид входит в группу редких и случайных видов для сообщества микромицетов мочажины Болота I, в мочажине Болота II не выделен.

Во всех исследованных нами почвах торфяных бугров повсеместно выделяется *P. spinulosum*. Этот вид распространен в кислых почвах северных областей России, Канады и Шотландии, вместе с *Talaromyces funiculosus* он является типичным для торфяников видом (Summerbell, 2005; Grum-Grzhymaylo, Bilanenko, 2012; Golovchenko et al., 2013; Bilanenko, Grum-Grzhymaylo, 2016; Vinogradova et al., 2019; Vinogradova et al., 2021; Vinogradova et al., 2023). Высокая встречаемость *Penicillium spinulosum* отмечена в почвах регионов со значительными суточными и сезонными колебаниями температуры, что характерно для верхних слоев торфяников Арктики и Субарктики. Кроме того, это один из немногих видов, который способен к разложению сфагновых мхов (Thormann et al., 2004). В слое живых мхов рассмотренных нами профилей обилие этого вида составляет 17% от общего обилия видов. В исследованных нами болотных комплексах также часто встречается вид *Talaromyces funiculosus*, способный к активной деструкции сфагновых мхов (Thormann et al., 2004; Thormann, Rice, 2007).

Второй по видовому богатству порядок — *Hypocreales* — включает девять видов (15% от общего количества видов), относящихся к трем родам. Порядок содержит семь видов из рода *Trichoderma* — по насыщенности видами данный род находится на втором месте после рода *Penicillium*. Виды рода *Trichoderma* — типичные почвенные сапротрофы, они широко распространены в северных почвах, а также в бугристых торфяниках равнинной тундры (Vinogradova et al., 2021). Виды *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii* и *T. viride* выделяются в большом количестве из верховых болот (Thormann et al., 2004; Grum-Grzhymaylo, Bilanenko, 2012; Grum-Grzhymaylo et al., 2018). При этом виды *T. hamatum* и *T. harzianum* известны как доминанты в низинных торфяниках (Golovchenko et al., 2013). По результатам наших исследований относительно высокое видовое разнообразие рода *Trichoderma* характерно для всех торфяников, но наиболее часто представители этого рода встречаются в почве профиля Болота II а.

Третьим по количеству видов является порядок *Helotiales*. Он представлен двумя родами (*Oidiodendron*, *Monilinia*). Род *Oidiodendron* включает в себя шесть видов. Известно, что виды рода *Oidiodendron* приурочены к торфяникам, ботанический состав торфяной залежи которых представлен сфагновыми мхами (Thormann et al., 2001, 2002, 2004; Sigler et al., 2005; Thormann, 2006b). Являются эрикоидными

микоризообразователями (*Oidiodendron maius*), способными к разложению лигнина, целлюлозы, хитина и других сложных органических веществ (Golovchenko et al., 2013).

В торфяных почвах болотных комплексов Приполярного Урала одним из доминантов по частоте встречаемости и обилию является вид *Pseudogymnoascus pannorum*, который широко распространен в торфяниках различного генезиса (Golovchenko et al., 2013; Bilanenko, Grum-Grzhymaylo, 2016; Grum-Grzhymaylo et al., 2018). Он относится к психротолерантным видам и обитает преимущественно в почвах тундры в условиях естественной криоконсервации (Shcherbakova et al., 2010; Kochkina et al., 2011, Vinogradova et al., 2019). Особенно активно он развивается в глубинных слоях при совокупном воздействии стрессовых факторов, таких как низкие температуры, анаэробные условия, перепады влажности и pH (Ozerskaya et al., 2008; Shcherbakova et al., 2010; Kochkina et al., 2011), что подтверждается высокими показателями частоты встречаемости и обилия данного вида в наших исследованиях.

Для бугристых торфяников Приполярного Урала, как и для различных почв высоких широт (Khabibullina, 2009; Kirtsideli, 2009; Kirtsideli et al., 2014, 2015), характерно обилие стерильного мицелия. Это является одной из особенностей болотных экосистем (Thormann, Rice, 2007; Sizonenko et al., 2016; Golovchenko et al., 2013, Vinogradova et al., 2019). Утрата почвенными грибами способности спорообразования является физиологической адаптацией к низким температурам почв в северных регионах (Kirtsideli, Tomilin, 1997; Golovchenko et al., 2013).

В целом сообщества микромицетов торфяных почв бугристых болот Приполярного Урала характеризуются высокими значениями индекса видового разнообразия, выравненностью, доминированием в сообществах небольшой группы видов, что подтверждается высокими значениями индексов Симпсона и полидоминантности Вильямса (табл. 3).

Профили Болота II характеризуются высоким видовым разнообразием микроскопических грибов: Болото II а — 48 видов из 11 родов ($H = 2.84$), Болото II б — 45 видов из 13 родов ($H = 2.72$). Наименьшее количество выделенных видов из исследуемых почв торфяников обнаружено в торфяном бугре Болота I — 36 видов из 10 родов ($H = 2.67$) (табл. 3).

В комплексе микромицетов торфяного бугра Болота I доминантами по частоте встречаемости (табл. 2) являются вид *Talaromyces funiculosus* и стерильный мицелий. В группу часто встречающихся видов входят: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *Penicillium camemberti*, *P. decumbens*, *P. granulatum*, *P. implicatum*, *P. lanosum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. verrucosum*, *Talaromyces diversus*, *Trichoderma sympodanum*, *Pseudogymnoascus pannorum*. К редким и случайным относятся виды: *Mortierella horticola*, *M. humicola*, *Umbelopsis vinacea*, *Aureobasidium pullulans*, *Penicillium aurantiogriseum*, *P. canescens*, *P. glabrum*, *P. miczynskii*, *P. waksmanii*, *Metarhizium carneum*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. viride*, *Oidiodendron griseum*, *O. maius*.

По показателю относительного обилия в слое живых мхов почвы торфяного бугра Болота I доминирующее положение занимают виды: *Penicillium thomii* (37% от общего обилия видов), *Talaromyces funiculosus* (16%), *P. spinulosum* (14%). В верхних сезоннотальных слоях торфа (0–22 см) вместе с *Talaromyces funiculosus* (16%) и *Penicillium spinulosum* (10%) высоким обилием характеризуются *Pseudogymnoascus pannorum* (13%), *Umbelopsis vinacea* (12%) и стерильный мицелий (14%). В минеральном слое (22–38 см) при низкой численности и видовом разнообразии микромицетов (рис. 2, а, б) абсолютные доминанты по обилию — *Pseudogymnoascus pannorum* (42%) и стерильный мицелий (50%).

В торфяной почве профиля Болота II а в группу доминантов по показателям частоты встречаемости, наряду со стерильным мицелием, входят: *Mortierella*

Таблица 3. Показатели видового разнообразия комплексов микроскопических грибов бугристых болот Приполярного Урала

Показатели	Болото I		Болото II		
	Торфяной бугор	Мочажина	Торфяной бугор		Мочажина
			профиль а	профиль б	
Количество выделенных видов	36	16	48	45	25
Индекс видового разнообразия Шеннона (H)	2.67	1.85	2.84	2.72	2.58
Индекс выравненности Пieloу (E)	0.74	0.67	0.73	0.71	0.80
Индекс доминирования Симпсона (1–D)	0.90	0.78	0.90	0.89	0.88
Индекс полидоминантности Вильямса (1/D)	9.94	4.48	10.49	9.11	8.59

alpina, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *Penicillium canescens*, *P. granulatum*, *P. spinulosum*, *Trichoderma harzianum*, *T. koningii*, *T. polysporum*, *T. sympodanum*, *T. viride*, *Pseudogymnoascus pannorum*. Типичные часто встречающиеся для этого торфяника виды: *Umbelopsis isabellina*, *U. vinacea*, *Penicillium lividum*, *P. thomii*, *P. simplicissimum*, *P. verrucosum*, *Talaromyces funiculosus*, *Trichoderma hamatum*. К редким и случайным видам относятся: *Aureobasidium pullulans*, *Dipodascus geotrichum*, *Mortierella horticola*, *M. humicola*, *M. turficola*, *M. monospora*, *M. polycephala*, *Mucor racemosus*, *Penicillium brevicompactum*, *P. camemberti*, *P. chrysogenum*, *P. decumbens*, *P. digitatum*, *P. lanosum*, *Talaromyces purpleogenus*, *T. diversus*, *Oidiodendron griseum*, *O. tenuissimum*, *O. flavum*, *O. maius*, *O. truncatum*.

Отличительной особенностью этого профиля является то, что в слое живых мхов по обилию доминируют виды рода *Trichoderma*: *Trichoderma hamatum* (16% от общего обилия видов), *T. harzianum* (9%), *T. polysporum* (9%). Вместе с вышеперечисленными видами в группу доминантов по обилию входят стерильный мицелий (14%) и *Talaromyces funiculosus* (9%). В верхних слоях торфа (0–15 см) высоким обилием характеризовались: стерильный мицелий (31%), *Umbelopsis isabellina* (7%), *Trichoderma hamatum* (5%), *T. harzianum* (6%), *Talaromyces diversus* (5%) и *Pseudogymnoascus pannorum* (5%). В минеральном слое (18–55 см) большая часть выросших колоний принадлежала *P. pannorum*, обилие которого в данном горизонте очень высоко – 69%. В нижнем мерзлом слое торфа (55–65 см) зафиксирован рост единичных колоний стерильного мицелия.

В торфяной почве профиля Болота II b по показателям частоты встречаемости доминируют виды: *Mucor hiemalis*, *Penicillium spinulosum*, *Talaromyces funiculosus*, *Pseudogymnoascus pannorum*. В группу часто встречающихся видов входят: *Mortierella alpina*, *M. humicola*, *Umbelopsis isabellina*, *U. ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium canescens*, *P. decumbens*, *P. granulatum*, *P. implicatum*, *P. lanosum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. verrucosum*, *Talaromyces diversus*, *Trichoderma sympodanum*. К редким видам относятся – *Mortierella horticola*, *Actinomucor elegans*, *Penicillium digitatum*, *P. glabrum*, *P. implicatum*, *P. thomii*, *P. roqueforti*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. polysporum*, *T. viride*, *Dipodascus geotrichum*, *Oidiodendron griseum*, *O. maius*, *O. tenuissimum*, *O. truncatum*.

В слое живых мхов высокими показателями обилия характеризуются следующие виды: *Penicillium spinulosum* (30% от общего обилия видов), *P. granulatum* (11%), *Talaromyces funiculosus* (27%). В верхних слоях торфа (12–20 см) доминируют *Penicillium spinulosum* (11%) и *Talaromyces funiculosus* (27%),

Pseudogymnoascus pannorum (13%) и *Trichoderma sympodanum* (8%). В нижних слоях профиля (20–42 см), несмотря на то, что сохраняется высокое видовое разнообразие и количество родов даже увеличивается (рис. 2, б, в), большинство видов относятся к группе случайных и только *Pseudogymnoascus pannorum* имеет высокие показатели обилия (21%), а также *Mucor hiemalis* (10%), *Umbelopsis vinacea* (10%) и стерильный мицелий (10%).

Мочажины болот характеризуются относительно невысоким видовым разнообразием (табл. 3). Комплекс микромицетов мочажины Болота I насчитывает 16 видов грибов. Доминирует по частоте встречаемости и обилию стерильный мицелий (32% от общего обилия видов), а также *Pseudogymnoascus pannorum* (15%), *Mortierella alpina* (13%), *M. humicola* (15%). Из мочажины Болота II выделено 25 видов грибов, из которых *Pseudogymnoascus pannorum* доминирует по обилию (12%) вместе с *Umbelopsis isabellina* (10%) и стерильным мицелием (18%). По частоте встречаемости доминируют *Mortierella humicola* и стерильный мицелий.

Сравнительный анализ комплекса культивируемых микромицетов выявил видоспецифичность микромицетов бугристых болот Приполярного Урала. В целом из торфяной залежи (торфяные бугры и мочажина) Болота II выделено 58 видов, Болота I – 39 видов. Общими для рассмотренных бугристых болот являются: *Mortierella alpina*, *M. humicola*, *M. horticola*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium canescens*, *P. camemberti*, *P. decumbens*, *P. granulatum*, *P. lanosum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. verrucosum*, *P. thomii*, *Talaromyces diversus*, *T. funiculosus*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. sympodanum*, *T. viride*, *Dipodascus geotrichum*, *Oidiodendron griseum*, *O. maius*, *Pseudogymnoascus pannorum*.

В исследуемых торфяниках группу доминантов по частоте встречаемости составляют вид *Pseudogymnoascus pannorum* и стерильный мицелий. К часто встречающимся видам относятся: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium canescens*, *P. granulatum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. verrucosum*, *Talaromyces funiculosus*.

Для всех рассмотренных почв высоким обилием в слое живых мхов характеризуются *Penicillium spinulosum* (17%), *P. thomii* (18%), *Talaromyces funiculosus* (19%). В сезоннотальных слоях торфа доминантами по обилию являются *Pseudogymnoascus pannorum* (11%), *Talaromyces funiculosus* (14%) и стерильный мицелий (16%). В минеральных слоях, где резко сокращаются численность грибов и видовое разнообразие,

доминирующим по обилию является *Pseudogymnoascus pannorum* (78%), а в мерзлых слоях торфа грибы встречаются в виде единичных колоний стерильного мицелия.

Сравнение видового состава сообществ микромицетов, представленных в бугристых болотах Приполярного Урала, с использованием коэффициента Сёренсена — Чекановского (Ks) показывает, что они близки между собой: для пар профилей “Болото I и Болото II-a”, “Болото I и Болото II-b”, “Болото II-a и Болото II-b” величина Ks составляет 76, 80 и 80% соответственно. Вероятно, природные факторы в пределах одного болотного массива на соседних участках определяют формирование аналогичных, но не идентичных грибных сообществ, обладающих своей специфичностью. Видовой состав микромицетов торфяных почв бугристых болот Приполярного Урала имеет сходство с торфяниками равнинных территорий тундры (Vinogradova et al., 2021) и лесотундры (Vinogradova et al., 2019; Vinogradova et al., 2023), где в состав доминантов входят *Talaromyces funiculosus*, *Pseudogymnoascus pannorum*, *Penicillium spinulosum*, *Umbelopsis vinacea* и высоким обилием характеризуется стерильный мицелий. В исследуемых торфяных почвах выявлено преобладание представителей рода *Penicillium*, что является одной из характерных особенностей микромицетных сообществ северных почв (Grishkan, 1997).

Среди выделенных грибов есть космополитные, широко распространенные в разных почвах и природных зонах виды — *Mucor racemosus*, *Umbelopsis isabellina*, *Penicillium canescens*, *P. camemberti*, *P. chrysogenum*, *P. decumbens*, *P. glabrum*, *P. lividum*, *P. implicatum*, *P. lanosum*, *P. simplicissimum* и др., а также виды — типичные представители торфяных залежей, участвующих в разложении сфагновых мхов: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium granulatum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*.

Кластерный анализ полученных данных подтверждает специфичность комплексов культивируемых микромицетов в разных слоях торфяных залежей (рис. 3). Четко выделяются два кластера, каждый из которых составлен, в свою очередь, еще из двух групп. Первый кластер объединяет в одну группу верхние (слой живых мхов) и нижние мерзлые слои торфяников. Наиболее близки по качественному составу микромицетов слои живых мхов Болота I и Болота II б. Второй кластер объединяет сезоннотальные слои торфяных залежей исследуемых болот, наиболее богатые по разнообразию грибов и близкие по видовому составу. Примыкает к этой группе слой живых мхов профиля Болота II-а. Мочажины изученных болот характеризуются относительно невысоким

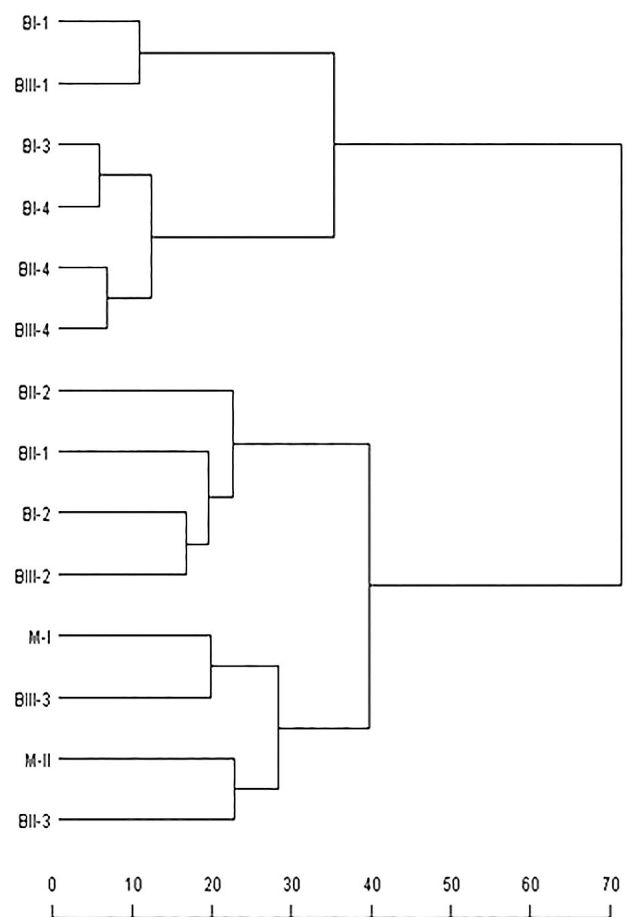


Рис. 3. Дендрограмма сходства комплексов культивируемых микромицетов торфяных почв бугристых болот Приполярного Урала: VI, VII, VIII — Болото I, Болото II-a, Болото II-b соответственно; MI, MII — мочажины Болота I и Болота II соответственно; VI-1 — слой живых мхов (СЖМ); VI-2 — слой торфа; VI-3 — минеральный слой; VI-4 — слой мерзлого торфа; VII-1 — СЖМ, VII-2 — слой торфа, VII-3 — минеральный слой; VII-4 — слой мерзлого торфа; VIII-1 — СЖМ; VIII-2 — верхний слой торфа; VIII-3 — нижний слой торфа; VIII-4 — минеральный слой. Кластеризация по Варду; мера расстояния — Манхэттенское расстояние.

видовым разнообразием микромицетов, сходным таксономическим составом как между собой, так с нижними слоями торфа профилей Болота II.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлены закономерности видового разнообразия культивируемых микромицетов в торфяных почвах бугристых болот Приполярного Урала. Показано, что сообщества микроскопических грибов представлены 61 видом из 15 родов, включая стерильный мицелий. Большая часть выделенных грибов относится к отделу *Ascomycota* (43 вида из 10 родов), в котором все выделенные грибы анаморфные,

не способные к образованию телеоморфы в культуре. Отдел включает виды из шести порядков: *Dothideales*, *Eurotiales*, *Helotiales*, *Hypocreales*, *Saccharomycetales*, *Thelebolales*. Доминирует по числу видов род *Penicillium* (21 вид). Отдел *Mucoromycota* представлен 17 видами из пяти родов и двух порядков — *Mortierellales* и *Mucorales*. Сообщества микромицетов торфяных почв бугристых болот Приполярного Урала характеризуются высокими значениями индекса видового разнообразия. Из торфяной залежи (торфяной бугор и мочажина) Болота I выделено 39 видов из 10 родов, а из Болота II (два профиля и мочажина) — 57 видов из 14 родов.

Комплексы почвенных микромицетов представлены преимущественно редкими и случайными видами. Группа доминантов по частоте встречаемости представлена видом *Pseudogymnoascus pannorum* и стерильным мицелием. Наиболее обильны в слое живых мхов *Penicillium spinulosum* (17%), *P. thomii* (18%), *Talaromyces funiculosus* (19%). В сезоннотальных слоях торфа высоким обилием характеризуются *Pseudogymnoascus pannorum* (11%), *Talaromyces funiculosus* (14%) и стерильный мицелий (16%). В минеральных слоях доминирующим по обилию является *Pseudogymnoascus pannorum* (78%), а в мерзлых слоях торфа обнаружены только единичные колонии стерильного мицелия.

Комплексы микромицетов бугристых болот Приполярного Урала представлены как эвритопными видами, так и видами, характерными для торфяных почв разных природных зон: *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium granulatum*, *P. lividum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*, *T. viride*, *Oidiodendron griseum*, *O. maius* и *O. tenuissimum*. Среди доминантов по обилию встречаются типичные представители торфяных залежей, участвующие в разложении сфагновых мхов — *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium granulatum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *Talaromyces funiculosus*.

При сравнении сообществ микромицетов торфяных почв бугристых болот выявлена высокая степень сходства видовых составов. При этом комплексы микромицетов бугристых болот имеют свою специфичность. Так, в профиле Болота II а выявлено высокое обилие видов рода *Trichoderma* и в целом более высокое видовое разнообразие в отличие от двух других биотопов, что, возможно, связано с разнообразием растительного покрова в пределах одного болота в разные периоды формирования торфяной залежи.

Выполнение данной работы позволило получить новый уникальный материал, существенно расширяющий представление о видовом разнообразии торфяных почв. Исследование микромицетов бугристых болот Приполярного Урала в дальнейшем может помочь в характеристике и обосновании процессов функционирования бугристых болотных экосистем в северо-восточном секторе европейской Арктики. Однако выявленный видовой состав микромицетов в торфяных почвах бугристых болот нельзя считать полным как из-за пространственной ограниченности исследований, так и вследствие вариабельности видового богатства и структуры грибных сообществ в зависимости от структуры и состава торфяной залежи, характера и истории ее возникновения. Поэтому дальнейшие исследования сообществ почвенных микромицетов бугристых болот высоких широт криолитозоны остаются весьма актуальными.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ ФИЦ 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” (№ 122040600023-8).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aleksandrova A.V., Velikanov L.L., Sidorova I.I. Key to species of the genus *Trichoderma*. Mikologiya i fitopatologiya. 2006. V. 40 (6). P. 457–468. . (In Russ.).
- Andersen R., Chapman S.J., Artz 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>
- Andersen R., Francez A.J., Rochefort L. The physicochemical and microbiological status of a restored bog in Quebec: identification of relevant criteria to monitor success. Soil Biol. Biochem. 2006. V. 38. P. 1375–1387. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2005.10.012>
- Bilanenko E.N., Grum-Grzhimaylo O.A. A comparative analysis of the cultured micromycetes in oligotrophic peatlands of natural biosphere reservations located in the northern and central parts of Russia. Nature Conserv. Res. 2016. V. 1 (2). P. 90–95. <http://dx.doi.org/10.24189/ncr.2016.019>
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H. Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Eching, 2007.
- Egorova L.N. Soil fungi of the Far East: Hyphomycetes. Nauka, Leningrad, 1986. . (In Russ.).
- Ellis M.B. Dematiaceous *Hyphomycetes*. Kew, 1971.
- Golovchenko A.V., Kurakov A.V., Semenova T.A. et al. Abundance, diversity, viability, and factorial ecology of fungi in peatbogs.

- Eurasian Soil Sci. 2013. V.46 (1). P. 74–90.
<https://doi.org/10.1134/S1064229313010031>
- Golovchenko A.V., Semenova T.A., Polyakova A.V. et al.* The structure of the micromycete lump plex of oligotrophic peat bogs south taiga subzone of Western Siberia. *Mikrobiologiya*. 2002. V. 71 (5). P. 667–674. (In Russ.).
- Goncharova N.N., Lapteva E.M., Deneva S.V. et al.* Features of the formation of hummocky swamps in the mountain landscapes of the Subpolar Urals. Materials of International Field Symposium “Mire ecosystems of northeast Europe”. Syktyvkar, 2017, pp. 58–65. (In Russ.).
- Grishkan I.B.* Mycobiota and biological activity of soils in the upper Kolyma River. Dalnauka, Vladivostok, 1997. (In Russ.).
- Grum-Grzhymaylo O.A., Bilanenko E.N.* Microfungi as a component of bogs ecosystems. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2010. V. 44 (6). 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.).
- Grum-Grzhymaylo O.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N.* Mosaic structure of the fungal community in the Kislo-Sladkoe Lake that is detaching from the White Sea. *Polar Biology*. 2018. V. 41. P. 2075–2089.
<https://doi.org/10.1007/s00300-018-2347-9>
- Index Fungorum CABI Bioscience Database. <https://www.indexfungorum.org/>. Accessed 25.03.2023.
- Joosten H., Tanneberger F., Moen A.* Mires and peatlands of Europe. Status, distribution and conservation. Schweizerbart Science Publisher, Stuttgart, 2017.
- Khabibullina F.M.* Soil mycobiota of natural and anthropogenically disturbed ecosystems of the North-East of the European part of Russia. Abstract of Dr. Biol. Thesis. Syktyvkar, 2009. (In Russ.).
- 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. *Eurasian Soil Sci*. 2014. V. 47. P. 1027–1032.
<https://doi.org/10.1134/S1064229314100044.pdf>
- Kirtsideli I.Yu.* Soil microfungi of the Barents sea coast (near Varandey settlement). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2009. V. 43. P. 113–121. (In Russ.).
- Kirtsideli I.Yu.* Microscopic fungi in the soils of Hays Island (Franz Josef Land). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2015. V. 49. P. 151–160. (In Russ.).
- Kirtsideli I.Yu.* Microscopic fungi in soils and earths of arctic mountain systems. *Biosfera*. 2016. V. 8 (1). P. 63–68. (In Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Tomilin B.A.* Soil micromycetes from Northern Land Archipelago. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1997. V. 31 (6). P. 1–6. (In Russ.).
- Kirtsideli I.Yu., Vlasov D.Yu., Barantsevich E.P. et al.* Microfungi from soil of polar island Izvestia TSIK (Kara sea). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48 (6). P. 365–371. (In Russ.).
- Kochkina G.A., Ivanushkina N.E., Ozerskaya S.M.* Structure of mycobiota of permafrost. *Mikologiya segodnya*. 2011. V. 2. P. 178–184. (In Russ.).
- Kurakov A.V.* Methods for isolation and characterization of complexes of microscopic fungi in terrestrial ecosystems. Maks Press, Moscow, 2001. (In Russ.).
- Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Vinogradova Yu.A. et al.* Micromycetes in peatsoils of palsamires in the forest – tundra zone. *Vestnik Instituta Biologii*. 2017. V. 3. P. 30–36. (In Russ.).
- Magurran E.* Ecological diversity and its measurement. Mir, Moscow, 1992. (In Russ.).
- Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow, 1991. (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.).
- Ozerskaya S.M., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al.* The structure of micromycete complexes in permafrost and cryopegs of the Arctic. *Mikrobiologiya*. 2008. V. 77 (4). P. 482–489. (In Russ.).
- Pastukhov A.V.* Forecast of changes in soil organic carbon stocks under a moderate climatic scenario in the north of European Russia. *Cryosph. Earth*. 2016. V. 20 (4). P. 28–36. (In Russ.).
- Pastukhov A., Kovaleva V., Kaverin D.* Microbial community structure in ancient European Arctic peatlands. *Plants*. 2022. V. 11 (20). P. 2704–2714.
<https://doi.org/10.3390/plants11202704>
- Pitt J.* A laboratory guide to common *Penicillium* species. Commonwealth scientific and industrial research organization. N.S.W., 1991.
- Ramirez C.* Manual and atlas of the *Penicillia* Elsevier Biomedical Press, Amsterdam; N.Y.; Oxf., 1982.
- Schneider J., Jungkunst H.F., Ťupek B. et al.* Methane emissions from paludified boreal soils in European Russia as measured and modeled. *Ecosystems*. 2018. V. 21. P. 827–838.
<https://doi.org/10.1007/s10021-017-0188-y>
- Shcherbakova V.A., Kochkina G.A., Ivanushkina N.E. et al.* Growth of the fungus *Geomyces pannorum* under anaerobiosis. *Microbiology*. 2010. V. 79 (6). P. 845–848. (In Russ.).
- Sigler R., Gibas C.F.C.* Utility of a cultural method for identification of the ericoid mycobiont *Oidodendron maius* confirmed by IST sequence analysis. *Stud. Mycol*. 2005. V. 53. P. 63–74.
<https://doi.org/10.3114/sim.53.1.63>
- Sizonenko T.A., Khabibullina F.M., Zagirova S.V.* Soil microbiota of meso-oligotrophic peatland of middle taiga. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (2). P. 115–123. (In Russ.).
- Strack M., Waddington J.M., Tuittila E.S.* Effect of water table drawdown on northern peatland methane dynamics: implications for climate change. *Global Biogeochem. Cycles*. 2004. V. 18. P. 1–7.
<https://doi.org/10.1029/2003GB002209>
- Summerbell R.C.* Root endophyte and mycorrhizosphere fungi of black spruce, *Picea mariana*, in a boreal forest habitat:

- influence of site factors on fungal distributions. *Stud. Mycol.* 2005. V. 53. P. 121–145.
<http://dx.doi.org/10.3114/sim.53.1.121>
- Thormann M.N. Diversity and function of fungi in peatlands: a carbon cycling perspective. *Can. J. Soil Sci.* 2006a. V. 86. P. 281–293.
<https://doi.org/10.4141/S05-082>
- Thormann M.N. The role of fungi in boreal peatlands. *Ecol. Studies.* 2006b. V. 188. P. 101–123.
http://dx.doi.org/10.1007/978-3-540-31913-9_6
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a southern boreal bog in Alberta, Canada. *Bryologist.* 2001. V. 104. P. 548–559.
[https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2001\)104\[0548:mifsff\]2.0.CO;2!!](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2001)104[0548:mifsff]2.0.CO;2!!)
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon substrates. *Can. J. Microbiol.* 2002. V. 48. P. 204–211.
<https://doi.org/10.1023/A:1022845604385>
- Thormann M.N., Currah R.S., Bayley S.E. Patterns of distribution of microfungi in decomposing bog and fen plants. *Can. J. Bot.* 2004. V. 82. P. 710–720.
<https://doi.org/10.1139/b04-025>
- Thormann M.N., Rice A.V. Fungi from peatlands. *Fungal Diversity.* 2007. V. 24. P. 241–299.
https://doi.org/228500383_Fungi_from_peatlands
- Turunen J., Tomppo E., Tolonen K. Estimating carbon accumulation rate of undrained mires in Finland – application to boreal and subarctic regions. *The Holocene.* 2002. V. 12. P. 69–80.
<https://doi.org/10.1191/0959683602hl522rp>
- Vinogradova Yu.A., Kovaleva V.A., Perminova E.M. et al. Zonal patterns of changes in the taxonomic composition of culturable microfungi isolated from permafrost peatlands of the European Northeast. *Diversity.* 2023. V. 15 (5). P. 639–650.
<http://dx.doi.org/10.3390/d15050639>
- Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A. et al. Biomass of fungi and diversity of cultivated micromycetes in the seasonally thawed layer of hummocky peatlands of the southern tundra. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2021. V. 55 (2). P. 105–118. (In Russ.).
- Vinogradova Yu.A., Lapteva E.M., Kovaleva V.A., Perminova E.M. 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.).
- Vitt D.H., Halsey L.A., Bauer I.E. Spatial and temporal trends in carbon storage of peatlands of continental western Canada through the Holocene. *Can. J. Earth Sciences.* 2000. V. 37. P. 683–693.
<https://doi.org/10.1139/e99-097>
- 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.
- Виноградова Ю.А., Лантева 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., Лантева 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.
- Головченко А.В., Семенова Т.А., Полякова А.В. и др. (Golovchenko et al.) Структура микромицетного комплекса олиготрофных тофяников южно-таежной подзоны Западной Сибири // Микробиология. 2002. Т. 71. № 5. С. 667–674.
- Гончарова Н.Н., Лантева Е.М., Денева С.В. и др. (Goncharova et al.) Особенности формирования бугристых болот в горных ландшафтах Приполярного Урала // Мат-лы между. полевого симпозиума “Болотные экосистемы Северо-Востока Европы и проблемы экологической реставрации в зоне многолетней мерзлоты”. Сыктывкар, 2017. С. 58–65.
- Гришкан И.Б. (Grishkan) Микобиота и биологическая активность почв верховий Колымы. Владивосток: Дальнаука, 1997. 136 с.
- Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. (Grum-Grzhimailo, Bilanenko) Микроскопические грибы как компонент экосистемы верховых болот // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 6. С. 485–494.
- Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. (Grum-Grzhimailo, Bilanenko) Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандакшского залива белого моря // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 5. С. 297–305.
- Егорова Л.Н. (Egorova) Почвенные грибы Дальнего Востока: Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 207 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. и др. (Kirtsideli et al.) Комплексы микроскопических грибов в почвах и грунтах полярного острова Известий ЦИК (Карское море) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 365–371.
- Кирицели И.Ю. (Kirtsideli) Микроскопические грибы в почвах острова Хейса (Земля Франца Иосифа // Новости систематики низших растений. 2015. Т. 49. С. 151–160.
- Кирицели И.Ю. (Kirtsideli) Микроскопические грибы в почвах и грунтах арктических горных систем // Биосфера. 2016. Т. 8. № 1. С. 63–78.
- Кирицели И.Ю., Томилин Б.А. (Kirtsideli, Tomilin) Почвенные микромицеты архипелага Северная Земля // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. № 6. С. 1–6.
- Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Озерская С.М. (Kochkina et al.) Структура микобиоты многолетней мерзлоты //

- Микология сегодня. Т. 2. Национальная академия микологии. М., 2011. С. 178–186.
- Кураков А.В. (Kurakov) Методы выделения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных экосистем: учебно-методическое пособие. М.: Макс Пресс, 2001. 92 с.
- Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Виноградова Ю.А. и др. (Lapteva et al.) Микроскопические грибы в мерзлых торфяных почвах бугристых болот лесотундры // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. 2017. № 3. С. 30–36.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии (Methods) / под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Мэггарран Э. (Magurran) Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир, 1992. 161 с.
- 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.
- Пастухов А.В. (Pastukhov) Прогноз изменения запасов почвенного органического углерода при умеренном климатическом сценарии на севере Европейской России // Криосфера Земли. 2016. Т. 20. № 4. С. 28–36.
- 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. (Khabibullina) Микобиота почв естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока Европейской части России. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 45 с.
- Щербакова В.А., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е. и др. (Shcherbakova et al.) Исследование роста грибов *Geomyces pannorum* в условиях анаэробнозиса // Микробиология. 2010. Т. 79. № 6. С. 845–848.

Complexes of Cultivated Microfungi from Peatlands in the Mountain Landscapes of the Sub-Polar Urals

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

^a Institute of Biology of Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktывkar, Russia

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

^{##}e-mail: vinogradova@ib.komisc.ru

^{###}e-mail: lapteva@ib.komisc.ru

^{####}e-mail: denewa@rambler.ru

^{#####}e-mail: perminova@ib.komisc.ru

The study concerned the abundance and species composition of cultivated microfungi from peat soils and hollows of flat-palsa bogs in the mountain landscapes of the sub-Polar Urals (the northern part of National Park Yugyd Va). The number of fungi in the studied peat soils varied from 0.4 to 242 thousand CFUs/g a.d.s. with maximum values in the upper layer of live mosses of Bog I – 242±66.2 thousand CFUs/g a.d.s.. In the bog hollows, the abundance of micromycetes had relatively low values, in hollow of Bog I – 28.6±7.1 thousand CFUs/g a.d.s., in hollow of Bog II – 32.9±25.5 thousand CFUs/g a.d.s. The taxonomic list of cultivated micromycetes included 61 species of fungi from 15 genera, two divisions and *Mycelia sterilia*. The *Mucoromycota* division was represented by 17 species from the genera *Absidia*, *Actinomucor*, *Mucor*, *Mortierella*, and *Umbelopsis*. The majority of cultivated fungi belonged to the division *Ascomycota* (43 species from 10 genera). The genus *Penicillium* dominates by species number (21 species). Reasoning from the frequency of occurrence, the structure of the complex of microfungi included rare and random species by 53%. The share of frequent and dominant fungi accounted for 34 and 13%, respectively. The dominating group consisted of *Pseudogymnoascus pannorum* and sterile mycelium. Frequent species were *Mortierella alpina*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*, *U. vinacea*, *Penicillium canescens*, *P. granulatum*, *P. lividum*, *P. simplicissimum*, *P. spinulosum*, *P. thomii*, *P. verrucosum*, *Talaromyces funiculosus*. Most abundant in the layer of live mosses were *Penicillium spinulosum* (17%), *P. thomii* (18%), *Talaromyces funiculosus* (19%). In the seasonally thawed peat layers, the following species were highly abundant as *Pseudogymnoascus pannorum* (11%), *Talaromyces funiculosus* (14%), and sterile mycelium (16%). In the gley soil horizons, *Pseudogymnoascus pannorum* (78%) dominated by abundance. Only single colonies of sterile mycelium were found in frozen peat layers.

Keywords: microscopic fungi, palsa bogs, peatlands, sub-Polar Urals