

**Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет
Кафедра микологии и альгологии**

МАТЕРИАЛЫ

**Всероссийской конференции с международным участием
«Микология и альгология России. XX – XXI век: смена парадигм»,**

посвященной

**100-летию кафедры микологии и альгологии биологического
факультета МГУ имени М.В. Ломоносова,**

**110-летию со дня рождения профессора Михаила Владимировича
Горленко,**

памяти профессора Юрия Таричановича Дьякова

17 – 19 ноября 2018 г.



Москва

УДК 582.26/27 + 582.28 (075.8)

ББК 28.591я43

М34

М34 Материалы Всероссийской конференции с международным участием, «Микология и альгология России. XX – XXI век: смена парадигм», посвященной 100-летию кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, 110-летию со дня рождения профессора Михаила Владимировича Горленко, памяти профессора Юрия Таричановича Дьякова. – Москва: Издательство «Перо», 2018 – 264 с.

ISBN 978-5-00122-742-7

В сборнике представлены обзорные доклады и результаты исследований по различным направлениям микологии, альгологии и фитопатологии, а также материалы по истории развития этих направлений в России. Многоплановый характер исследований может быть интересен широкому кругу специалистов и студентов биологических специальностей.

Конференция поддержана грантом РФФИ № 18-04-20093 г



УДК 582.26/27 + 582.28 (075.8)

ББК 28.591я43

ISBN 978-5-00122-742-7

© Авторы, 2018

Кафедра микологии и альгологии биологического факультета МГУ: история и достижения (к 100-летию юбилею)

Кураков А.В.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
kurakov57@mail.ru*

Кафедра микологии и альгологии МГУ единственное в России учебное заведение, осуществляющее направленную подготовку специалистов в этой области знаний (студентов, аспирантов и стажеров).

Объекты изучения — грибы, лишенизированные грибы (лишайники), грибоподобные организмы и водоросли, представители разнообразных эукариотных организмов, познание которых требует комбинации различных подходов.

Главная задача кафедры — подготовка широко образованных специалистов, способных сочетать знания в области систематики, цитологии, экологии, физиологии, биохимии, молекулярной биологии этих организмов, их применения в биотехнологиях.

Кафедра образовалась в 1918 г. и называлась кафедрой низших растений. Она возникла из лаборатории низших растений, созданной при кафедре ботаники МУ профессором И.Н. Горожанкиным. Кафедра появилась в процессе острой дискуссии о развитии ботаники вообще и о дифференцированной подготовке специалистов по низшим растениям. Победила точка зрения проф. Л.И. Курсанова, прозорливо предвидевшего огромную самостоятельную роль низших растительноподобных организмов в природе и народном хозяйстве.

Профессор **Лев Иванович Курсанов** (1877 – 1955) стал первым заведующим кафедры. Ему помогали 2 ассистента, лаборант и препаратор. С момента своего основания и по настоящее время кафедра ведет общефакультетский курс “Низшие растения”, а также малый практикум и летнюю практику по морфологии и систематике водорослей, грибов и лишайников для всех специальностей биологического факультета.

Специализация на кафедре начиналась с третьего курса, что сохранилось и поныне. Своим студентам Л.И. Курсанов читал микологию; для них проводился большой практикум по методике исследования низших растений и микроскопической технике. Постепенно сложился новый состав кафедры из учеников Л.И. Курсанова, который проработал с ним долгое время. Кроме профессора Курсанова было 2 доцента, которые вели большой практикум (Н.А. Комарницкий и Е.С. Ключникова), 2 ассистента (Н.И. Цешинская и Т.П. Сизова), один научный сотрудник (Н.П. Горбунова), лаборант (С.П. Кузина) и препаратор. Это был профессиональный коллектив с высокими требованиями к педагогической работе и широкими научными интересами.

Кафедры активно отзывалась на запросы практики, и это способствовало расширению диапазона научных исследований на кафедре. С помощью кафедры было организовано несколько лабораторий по изучению гниения древесины в постройках, на железных дорогах и в самолетостроении. В этих лабораториях работали выпускники кафедры. Успешно развивалось фитопатологическое направление на кафедре и изучение больного растения с точки зрения влияния гриба-паразита на физиологические функции растения. В Ботаническом обществе была создана секция микологии и фитопатологии. Во время Великой отечественной войны кафедра находилась в Ашхабаде и вернулась в Москву в 1943 г. Сотрудники кафедры принимала участие в установлении причины гибели животных, вызванных употреблением кормов, пораженных плесневыми грибами. Курсанов и его ученики (З.Э. Беккер и др.) принимали участие в изучении алиментарно-токсической алейки у людей, вспыхнувшей в конце ВОВ. После ВОВ большое место стало занимать изучение грибов-продуцентов антибиотиков. Кафедра готовила специалистов для антибиотической промышленности, в организации которой принимал участие Л.И. Курсанов. Под его непосредственным влиянием позднее на биолого-почвенном факультете была создана лаборатория антибиотиков.

Сотрудниками кафедры были написаны известные всем биологам “Курс низших растений”, “Микология”, “Определитель низших растений” в 5 томах, “Определитель пенициллов и аспергиллов” и ряд других ценных учебных пособий.

В 1954 г. Биолого-почвенный факультет переехал в новое здание на Ленинских горах, где кафедра получила обширное помещение (19 комнат) по сравнению с 5 комнатами в старом здании Ботанического корпуса МГУ. Коллектив кафедры активно участвовал в подготовке этого процесса: помогал в проектировании новых помещений, оснащении кафедры новым оборудованием, таблицами и другими наглядными пособиями. Переезд в новое здание создал предпосылки для дальнейшего развития кафедры.

Этой “обновленной” кафедрой с 1955 г. стал заведовать проф. **Михаил Владимирович Горленко** (1908-1994), позднее ставший чл.-корр. АН СССР и заслуженным деятелем науки. Он был известным фитопатологом, внесшим существенный вклад в понимание жизненных циклов облигатных паразитов, прежде всего мучнисторосяных грибов. М.В. Горленко способствовал дальнейшему развитию кафедры и фактически превратил ее в крупный микологический центр страны. Его организационные, педагогические и личные качества, особенно его доброжелательность и теплота, способствовали приходу на кафедру молодых сотрудников, большого числа аспирантов и студентов.

Педагогический состав кафедры увеличился незначительно, но количество научных сотрудников возросло до 10 человек, а лаборантский состав до 5 – 7. Научные сотрудники тоже принимали участие в педагогическом процессе, руководили курсовыми и дипломными работами студентов. Состав и содержание читаемых курсов периодически менялось в соответствии с общими тенденциями развития науки и требованиями к выпускникам кафедры со стороны производства. Наряду с традиционными курсами “Микология” (сначала читали Т.П. Сизова и М.В. Горленко, затем К.Л. Тарасов, Л.В. Гарибова и И.И. Сидорова), “Лихенология” (Л.В. Гарибова), “Физиология грибов” (З.Э. Беккер, затем Л.М. Левкина) были введены новые курсы: “Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям” (М.В. Горленко, затем Ю.Т. Дьяков), “Генетика грибов” (Ю.Т. Дьяков), «Вторичные метаболиты грибов» (И.И. Сидорова, Л.Л. Великанов), “Техническая микология” (Л.Л. Великанов, Л.М. Левкина, А.Я. Малкина, Т.С. Бобкова, Л.Н. Чекунова), “Таксономия несовершенных грибов” (И.И. Сидорова, Т.П. Сизова, затем В.П. Прохоров) и “Экология грибов” (Л.Л. Великанов). Изменена была программа большого практикума, в который вошли задачи по физиологии грибов (Г.Д. Успенская, Л.М. Левкина), цитологии грибов и водорослей (Н.П. Горбунова, Т.Ф. Коптяева). В этот период кафедра проводила летнюю практику на трех базах: Звенигородской и Беломорской биостанциях и в Пущино. Количество студентов значительно возросло в связи с появлением вечернего отделения на факультете.

Интересы заведующего кафедрой были достаточно широки, он стимулировал и поддерживал своих сотрудников в научных исследованиях. При нем исследования велись во многих направлениях. 1. Почвенные грибы (Т.П. Сизова, Е.Н. Биланенко), 2. Физиолого-биохимические особенности фитопатогенных грибов в связи с проблемой паразитизма (М.В. Горленко, Г. Успенская, Левкина, Чиннов, А.Н. Лихачев, Л.Л. Великанов, С.Н. Лекомцева и др.), 3. Генетика фитопатогенных грибов (Ю.Т. Дьяков и др.), 4. Систематика и экология разных групп грибов и лишайников (И.И. Сидорова, В.П. Прохоров, Т.Ю. Толпышева, Л.Л. Великанов, К.Л. Тарасов, Л.М. Левкина), 5. Биологические основы промышленного культивирования грибов (Л.В. Гарибова, А.И. Сафрай), 6. Онтогенез сине-зеленых водорослей (Н.П. Горбунова, Т.Ф. Коптяева), 7. Биоповреждения промышленных материалов и произведений искусства (Т.С. Бобкова, Л.Н. Чекунова, В.Л. Мокеева), ферменты дроворазрушающих грибов (И. Решетникова.). Горленко продолжал интересоваться мучнисторосяными грибами, а также видовым разнообразием макромицетов в лесах Нечерноземья. Эту работу он проводил совместно с молодыми сотрудниками кафедры (И.И. Сидорова). Альгологическое направление не расширилось в этот период. Здесь продолжала работать Н.П. Горбунова с

Т.Ф. Коптяевой по онтогенезу некоторых сине-зеленых водорослей под влиянием разных факторов внешней среды.

Исследования по генетике грибов впервые на кафедре начал Ю.Т. Дьяков. Совместно с Метлицким им была выдвинута гипотеза взаимной индукции, получившая экспериментальное подтверждение в зарубежных работах.

Благодаря стараниям М.В. Горленко, который предвидел хозяйственную важность проблемы биоповреждений, на факультете образовалась межкафедральная лаборатория по изучению биоповреждений промышленных материалов и произведений искусства, вызываемых живыми организмами. В этой лаборатории по биоповреждениям, вызываемым грибами и бактериями, работали сотрудники кафедры Т.С. Бобкова, Л.В. Чекунова и И.В. Злочевская. Они не только выявляли грибы и бактерии, вызывающие биоповреждения, но испытывали различные химические соединения, прекращающие рост этих организмов, и предложили действенные меры борьбы с ними.

М.В. Горленко был организатором журнала “Микология и Фитопатология” и в течение многих лет был его главным редактором. Журнал позволил связать все микологические кадры страны и способствовал их успешной научной работе.

В 1978 г. кафедра стала называться кафедрой микологии и альгологии, что более точно соответствовало ее деятельности. С 1980 г. на биологическом факультете была введена специализация по микологии.

С 1990 г. заведующим кафедрой становится действительный член РАЕН **Юрий Таричанович Дьяков**, который в 2003 г. получает звание заслуженного профессора МГУ. Его научные интересы были сосредоточены в области физиологии и генетики фитопатогенных грибов, иммунитета растений, элиситоров и фитоалексинов. Совместно с многочисленными учениками им проведены важные в теоретическом и прикладном аспекте работы по физиологии и биохимии взаимоотношений *Phytophthora infestans* с картофелем и томатами. Новые данные были получены при изучении парасексуального цикла фитопатогенных грибов (*Phytophthora infestans*, *Pyricularia oryzae*, *Thielaviopsis basicola*), их устойчивости к фунгицидам, популяционной и эволюционной биологии многих опасных фитопатогенов (*Phytophthora infestans*, *Armillaria mellea*, *Rhizoctonia solani*, *Pyricularia oryzae*, *Thielaviopsis basicola*, *Botrytis cinerea*, *Fusarium* spp., *Pseudoperonospora cubensis*).

С 1990-го года, в связи с потребностями отечественного грибоводства, Ю.Т. Дьяков активно занимается вопросами цитологии, генетики и селекции культивируемого шампиньона и вешенки. Только благодаря энергии, энтузиазму и предприимчивости заведующего и всех сотрудников кафедра смогла пережить этот тяжелый период перестройки и продолжить свою работу в новых условиях.

Научная работа на кафедре идет фактически по тем же направлениям, что и в предыдущие годы, но благодаря новым идеям и методам, онтогенез грибов и водорослей изучается с точки зрения регуляции его механизмов, так как наши объекты часто служат моделями для понимания онтогенеза более сложно организованных эукариот. Во всех работах, как всегда, принимают участие аспиранты и студенты кафедры.

Исследования ориентированы по следующим темам:

«Изучение флоры и экологии водорослей» (А.Н. Камнев, Г.А. Белякова, М.А. Гололобова);

«Популяционная биология и генетика грибов» (Ю.Т. Дьяков, А.В. Шнырева, О.В. Камзолкина, С.Н. Еланский, И.С. Мажейка, М.А. Побединская);

«Циклы развития грибов разных систематических групп в связи с системами их размножения (по проблемам промышленного культивирования работают Л.В. Гарибова, Л.А. Завьялова, И.Д. Инсарова, М.Ю. Дьяков, структурой популяций фитопатогенов занимаются С.Н. Лекомцева, А.Н. Лихачев, В.Е. Волкова, М.Н. Чайка, Л.Г. Зайцева, грибами-ксилотрофами И.И. Решетникова);

«Биологическое разнообразие грибов и лишайников, их место и роль в структурно-функциональной организации экосистем» (И.И. Сидорова, Л.Л. Великанов, А.В. Александрова,

Е.Ю. Воронина, В.П. Прохоров, Т.Н. Барсукова, Л.М. Лёвкина, К.Л. Тарасов, Т.Ю. Толпышева, Л.Н. Чекунова, В.Л. Мокеева, Е.Н. Биланенко).

Под руководством Ю.Т. Дьякова были подготовлены базовые учебники для университетов страны по микологии и альгологии, к 250-летию МГУ — классический университетский учебник «Ботаника: Курс альгологии и микологии». Им разработаны лекционные курсы по «Фитопатогенным вирусам», «Иммунитету растений», «Фитопатологии», «Генетике грибов».

В последние годы Ю.Т. Дьяков возглавлял направление по микологической геронтологии, им были инициированы в рамках программы научного развития МГУ работы по новой научно-исследовательской теме — «Грибы как модель исследования старения».

С 2011 г. кафедрой микологии и альгологии заведует доктор биологических наук **Александр Васильевич Кураков** — выпускник кафедры биологии почв факультета почвоведения, работавший до этого профессором Международного биотехнологического центра МГУ. Его научным руководителем кандидатской диссертации известный миколог, один из лучших знатоков микроскопических грибов, Татьяна Георгиевна Мирчинк, ученица Льва Ивановича Курсанова.

А.В. Кураков является ведущим и признанным специалистом в области экологии и физиологии грибов, изучении разнообразия микромицетов в природных и техногенных экосистемах, грибов в экстремальных местообитаниях, их метаболитов. В область его научных интересов входят микробиология трансформации азота, экологическая и сельскохозяйственная биотехнология, разработка биопрепаратов для ремедиации загрязненных почв/водоемов, переработки отходов, грибные биотехнологии, скрининг продуцентов ферментов и антимикотиков.

Им выявлена специфика структуры комплексов микроскопических мицелиальных грибов в разных компонентах наземных экосистем. Дана количественная оценка участия грибов и бактерий в процессах цикла азота в почвах. Установлено, что грибам принадлежит ведущая роль в иммобилизации азота и накоплении его устойчивых органических форм в почвах. Определен вклад гетеротрофных микроорганизмов в нитрификацию в почвах зонального ряда и грибов в эмиссию N_2O из почв. Доказан синтез диссимиляторной нитратредуктазы грибами при пониженном парциальном давлении кислорода. Показано, что участие грибов в круговороте азота повышает его уровень запасания и удержания в почвах, а возрастание роли бактерий приводит к увеличению потерь азота (в виде газообразных соединений и нитратов) из почв. Сделал обобщение о происходящем перераспределении геохимических нагрузок между грибами и бактериями — снижении значения грибов и возрастании роли бактерий в почвах при техногенных воздействиях на природные экосистемы и сельскохозяйственном использовании почв. В последние годы занимается изучением состава и взаимоотношений грибов и почвенных беспозвоночных, выявлением видов микромицетов, развивающихся в морских грунтах, грибов, способных к анаэробному росту, изменениями микобиоты при сукцессиях растительного покрова и поиском штаммов, продуцирующих перспективные антимикотики и ферменты, белки с активностями системы гемостаза.

Коллектив кафедры представлен высококвалифицированными специалистами (10 докторов и 16 кандидатов наук): 7 профессоров, 4 доцента, 1 старший преподаватель, 14 научных сотрудников, 3 ведущих инженеров и 4 инженера-лаборанта. На кафедру были приняты молодые перспективные сотрудники Д.А. Чудаев, В.И. Гмошинский, Л.Ю. Кокаева, С.А. Бондаренко.

В настоящее время проводятся научные исследования по четырем направлениям:

«Экофизиология, цитология и генетика грибов как основа рационального природопользования и биотехнологий». *Руководитель: д.б.н., профессор А.В. Кураков.*

«Биологическое разнообразие и экология грибов и лишайников как основа рационального природопользования». *Руководитель: д.б.н., профессор И.И. Сидорова.*

«Экология, биоразнообразии, генетика и молекулярные методы мониторинга и идентификации фитопатогенных грибов». *Руководитель: д.б.н., в.н.с. С.Н. Еланский.*

«Мониторинг альгофлоры отдельных регионов России как вклад в рациональное природопользование». *Руководитель: к.б.н., с.н.с. М.А. Гололобова.*

■ *Научные исследования на кафедре поддерживаются грантами РФФИ (в 2016 — 6 грантов, за 5-ти летний период — 2012 – 2017 гг. — 16 грантов),*

■ *РНФ (Научные основы создания Национального банка-депозитария живых систем, «Ноев Ковчег»),*

■ *Программе развития МГУ — ПНР.10 «Грибы модельные объекты изучения процесса старения»,*

■ *Договорами на НИР с коммерческими и государственными организациями (по проблемам биоповреждений, оценке биоразнообразия регионов и космической тематике).*

Коллекции и гербарии кафедры

Большим достижением и фундаментом для учебной и научной работы являются кафедральные **коллекции** — микроскопических грибов, включающей виды экстремофилов, макромицетов, водорослей, фитопатогенов и грибов для биоконтроля, культивируемых видов, гербарии лишайников, фитопатогенов и плодовых тел макромицетов. В последние годы в связи с выполнением гранта РНФ значительно расширен и упорядочены коллекция и гербарий кафедры. Во многом эта работа опирается на исследования разнообразия и экологии грибов и водорослей разных систематических и эколого-трофических групп, которые являются одними из приоритетных научных тем кафедры. Для изучения видового состава, специфики эколого-географического распространения грибов в разных природных зонах и биогеоценозах были проведены многочисленные экспедиции по России и республикам Советского Союза, странам мира. Расширение коллекций идет на основе следующих критериев — за счет штаммов с уникальными свойствами, редких и новых видов, изолятов, широко распространенных видов, которые необходимы для популяционных и филогеографических исследований, и штаммов, представляющих интерес для различных биотехнологий. Наиболее богатая по числу штаммов и представленных таксонов является коллекция почвенных микроскопических грибов (название MSU_FS). Она включает 1840 криосохраняемых штаммов, относящихся к 527 видам 185 родов. Культуры выделены из почв и сопряженных субстратов, отобранных, преимущественно, с особо охраняемых территорий, заповедников разных регионов Европейской части России, Сибири, Монголии, Вьетнама. За последние 6 лет размещено в коллекции 1614 штамма 430 видов, выделенных из почв и опада тропических лесов Вьетнама, среди них **6 видов, новых для науки** — *Craspedodidymum seifertii* Melnik, A.V. Alexandrova & U. Braun, *Dactylaria mucoglobifera* Melnik, U. Braun & A.V. Alexandrova, *Entoloma flavovelutinum* O.V. Morozova, E.S. Popov, A.V. Alexandrova & Xiao Lan He, *Ityorhoptrum biseptatum* Melnik, A.V. Alexandrova & U. Braun, *Kiliophora novozhilovii* Melnik, U. Braun & A.V. Alexandrova, *Pyricularia contorta* Melnik, U. Braun & A.V. Alexandrova.

На кафедре собран большой спектр грибов, вызывающих различные болезни картофеля и родственных с ним растений. В коллекции фитопатогенных грибов-возбудителей болезней пасленовых (MSU_PPO) хранится 825 штаммов 7 видов (*Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes, *Helminthosporium solani* Durieu & Mont., *Alternaria solani* Sorauer, *Thanatephorus cucumeris* (A.B. Frank) Donk., *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. и оомицет *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary). Их используют для изучения внутривидового разнообразия, при разработке тест-систем для экспресс-диагностики патогенов, оценки устойчивости к ним новых сортов картофеля и томата и эффективности фунгицидов.

На кафедре активно изучается разнообразие, филогения, механизмы адаптации грибов-экстремофилов. Они выделены из щелочных, засоленных экотопов Европейской части, Сибири, Монголии, Казахстана, Армении, Танзании, а в последние годы — и донных грунтов северных морей. Коллекция экстремофильных микромицетов (FEC) — включает

150 криосохраняемых культур алкалофильных, алкалотолерантных, галотолерантных, ацидофильных, ацидотолерантных, психротолерантных грибов, идентифицированных до вида на основе культурально-морфологических и молекулярно-генетических методов. Описаны **новые таксоны алкалофильных и алкалотолерантных грибов: 2 рода** — *Sodiomyces* (Grum-Grzhim. et al., *Chordomyces* Bilanenko, Georgieva & Grum-Grzhim; **8 видов** — *Sodiomyces alkalinus* (Bilanenko & M.Ivanova) A.A. Grum-Grzhim., A.J.M. Debets & Bilanenko, *S. magadii* S.A. Bondarenko, A.A. Grum-Grzhim., A.J.M. Debets & Bilanenko, *S. tronii*; *Emericellopsis alkaline* Bilanenko & Georgieva, *Chordomyces antarcticum* Bilanenko, Georgieva & A.A. Grum-Grzhim, *Alternaria kulundii* Bilanenko, Georgieva & A.A. Grum-Grzhim, *A. petuchovskii* Bilanenko, Georgieva & A.A. Grum-Grzhim, *A. shukurtuzii* Bilanenko, Georgieva & A.A. Grum-Grzhim; **секция** — *Alternaria* sect. *Soda* Bilanenko, Georgieva & A.A. Grum-Grzhim. Впервые обнаружено явление облигатной алкалофилии у грибов. Охарактеризован спектр протеаз, секретруемых ими в щелочных условиях, изменения в цитозоле и составе цитоплазматической мембраны. Филогенетический анализ показал, что алкалофильные грибы — полифилетичная группа аскомицетового аффинитета.

Коллекции дикорастущих и культивируемых макромицетов (MSU_FM) и (МГУ_БИО_СБГ) включает 102 криосохраняемых штаммов и около 100 пересеваемых на питательных средах штаммов. В них поддерживаются 10 видов рода *Pleurotus*, как грибоводческих штаммов, так и природных изолятов, штаммы других культивируемых видов — *Flammulina velutipes* Curtis) Singer, *Kuehneromyces mutabilis* (Schaeff.) Singer & A.H. Sm., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers. и других. Хорошо представлены в коллекции трутовые грибы, которые интересны как продуценты ферментов, разрушающих лигноцеллюлозные комплексы древесины, и соединений с иммуномодулирующей активностью.

Коллекция микоризообразователей поддерживается небольшая. Эндотрофные грибы злаковых представлены несколькими десятками штаммов клавицепитальных видов.

Альгологическая коллекция включает 70 альгологически чистых штаммов микроскопических водорослей, главным образом, диатомовых (отдел Ochrophyta), а также других таксонов — Chlorophyta, Charophyta, Naptophyta, Ochrophyta, Euglenophyta и цианобактерий, которые представлены несколькими штаммами. Описаны **новые для науки виды диатомовых водорослей** — *Gomphonema megalobreissonii* sp. nov., *Sellaphora smirnovii* sp. nov. из озера Глубокого (Московская обл.) (Chudaev et al., 2014; Chudaev, Gololobova, 2015) и *Navicula gololobovae* sp. nov. из высокогорного озера (Тибет) (Chudaev, Georgiev, 2016).

На кафедре имеется центр «Биостойкость» (В.Л. Мокеева), который проводит испытания на биостойкость согласно ГОСТам синтетических полимерных пластиков, смазок, кожи и других материалов и имеет коллекция штаммов грибов для этих целей.

Практически все коллекции используются в учебном процессе, а также в работах по поиску продуцентов перспективных антибиотиков, ферментов и других метаболитов, разработке методов криохранения культур. Имеются штаммы ингибирующие развитие грибных фитопатогенов, эффективно разлагающие углеводороды нефти, способные к синтезу антимикотиков (пептаиболов), гидроксигированию стероидных соединений, продуценты алкалостабильных протеаз, циклоспоринов. Ведется работа по подготовке изолятов для взаимовыгодного обмена штаммами с мировыми коллекции, российскими (ВКМ, ВКПМ) и зарубежными (CBS, VTT).

Помимо коллекций живых культур кафедра обладает представительными **гербариями** лишенизированных (около 1000 гербарных образцов) и фитопатогенных грибов (2687 гербарных листов), макромицетов (273 образцов), миксомицетов (8794 образцов) и водорослей-макрофитов (807 образцов).

Кафедральные практики

Сотрудники кафедры проводят раздел «Микология и альгология» полевой общефакультетской практики для студентов 1 курса биологического факультета (Звенигородская биостанция), студентов 1 курса биотехнологического факультета (Пушино), студентов 2 курса

факультета биоинженерии и биоинформатики (Беломорская биостанция), а также студентов 2 курса зоологических и ботанических кафедр биологического факультета во время зональной практики и практики на Беломорской биостанции.

Полевые практики для студентов кафедры предполагают ознакомление студентов с биоразнообразием водорослей и грибов средней полосы России (Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник) и экологией лишенизированных грибов и морских планктонных водорослей и макрофитов Приполярья (Беломорская биостанция), периодически 1 – 2 студента кафедры проходят комплексную биологическую практику во Вьетнаме.

В последние 5 лет произошла **трансформация программы обучения студентов и аспирантов** на биологическом факультете МГУ, которая теперь включает 4-х летний бакалавриат, 2 года магистратуры и, в случае, поступления в аспирантуру еще 4 года. Для этих 3-х периодов обучения разработаны специальные программы по микологии и альгологии.

Сотрудники кафедры преподают общефакультетские курсы:

- Микология и альгология (для студентов 1 курса биологического факультета и студентов 1 курса биотехнологического факультета) (Кураков А.В., Белякова Г.А.);
- Ботаника низших растений (для студентов 1 курса факультета биоинженерии и биоинформатики) (Камзолкина О.В., Белякова Г.А.);
- Разнообразие грибов и водорослей (для студентов 2 курса биологического факультета отделения экологии),

и спецкурсы для студентов кафедры:

- Альгология (Белякова Г.А., Георгиев А.А.);
- Биологические основы промышленного культивирования макромицетов в пищевых и медицинских целях (Гарибова Л.В.);
- Биология микоризных симбиозов (Воронина Е.Ю.);
- Биология почвенных грибов и водорослей (Александрова А.В., Гололобова М.А.);
- Биохимическая экология грибов (Сидорова И.И.);
- Биохимия и физиология грибов и водорослей (Дунаевский Я.Е., Камзолкина О.В.);
- Большой практикум по морфологии и систематике грибов и водорослей (Белякова Г.А., Георгиев А.А., Александрова А.В., Благовещенская Е.Ю., Воронина Е.Ю., Шнырева А.В.);
- Вторичный метаболизм грибов (Сидорова И.И.);
- Генетика грибов (Шнырева А.В.);
- Грибные заболевания культурных растений (Благовещенская Е.Ю.);
- Грибные симбиозы и эндофитизм у грибов (Благовещенская Е.Ю.);
- Грибы в экосистемах (Сидорова И.И.);
- История альгологии (Гололобова М.А.);
- История микологии (Воронина Е.Ю.);
- Лесная фитопатология (Дьяков М.Ю.);
- Математические методы анализа данных в микологии и альгологии (Благовещенская Е.Ю.);
- Методология и методика полевых исследований водорослей (Анисимова О.В.);
- Методология и методика полевых исследований грибов (Воронина Е.Ю.);
- Методы экспериментальной микологии (Благовещенская Е.Ю., Еланский С.Н.);
- Микология (Сидорова И.И., Воронина Е.Ю.);
- Микология. Систематика грибов (Гарибова Л.В.);
- Молекулярная филогенетика грибов (Шнырева А.В.);
- Морфология и систематика диатомовых водорослей (Анисимова О.В.);
- Морфология, физиология, экология и систематика лишенизированных грибов (Гарибова Л.В.);
- Основы микологии и альгологии (Гололобова М.А., Тарасов К.Л.);

- Происхождение и филогения грибов и грибоподобных организмов (Гарибова Л.В.);
- Стресс и дифференцировка у грибов (Белозерская Т.А.);
- Техническая микология (Кураков А.В.);
- Фитоиммунитет (Еланский С.Н.);
- Фитопатология (Еланский С.Н.);
- Цитология грибов и водорослей (Белякова Г.А., Камзолкина О.В.);
- Эволюция, морфогенез и адаптации грибов и водорослей (Воронина Е.Ю., Гололобова М.А., Сидорова И.И.);
- Экологическая биотехнология (Кураков А.В.);
- Экологические группы грибов и подходы к их изучению (Воронина Е.Ю.);
- Экология водорослей (Гололобова М.А.);

Каждые 2 – 3 года кафедра организует Всероссийские конференции **диатомологов** на Звенигородской биостанции.

Возобновлено проведение Всероссийских с международным участием **летних микологических школ-конференций на Звенигородской биостанции** (2012, 2015, 2017 гг.), ориентированных на молодых ученых. В рамках **Скандинавско-Российских образовательных проектов** (NCM-RU/10066 (2013 – 2015 гг) «Биоразнообразие бореальных лесов», NCM-RU-2015/10013 (2016 г.) «Биоразнообразие бореальных лесов Скандинавии и России и методы обработки данных», финансируемых **Норвежским Центром Кооперации в Образовании** (Норвегия, Берген) при участии МГУ имени М.В. Ломоносова, Хельсинского университета и Университета в Упсалле **проведено 7 международных студенческих школ** — Хельсинском Университете, Биостанции Хельсинского университета (Ламме), Университете в Упсалле, Центрально-Лесного заповедника (при участии Ботанического института РАН) и Тартуском университете (Эстония). В каждой из школ не менее 30 % участников были студенты и аспиранты кафедры (в среднем 8 – 12 человек).

Преподавателями и сотрудниками кафедры за последние 5 лет подготовлено **17 учебников, учебных и учебно-методические пособия**. Ниже приведены пособия, изданные в 2014 – 2017 гг.

1. «Общая фитопатология», Дьяков Ю.Т., С.Н.Еланский, Юрайт, М. 2016.
2. «Фитоиммунитет», Дьяков Ю.Т., ИНФРА-М М, 2016.
3. «Биология грибной клетки», О.В. Камзолкина, Я.Е. Дунаевский. 2015 Товарищество научных изданий КМК М, 2015.
4. «Фитопатогенные микромицеты: Учебный определитель. Е.Ю. Благовещенская, М: Ленанд, 2015. 240 с.
5. «Микологические исследования. Основы лабораторной техники», Е.Ю. Благовещенская, М: Юрайт, 2016.
6. «Трутовые грибы: материалы международного курса по экологии и таксономии дереворазрушающих базидиомицетов в Центрально-Лесном заповеднике.» Коткова В.М., Ниємеля Т., Винер И.А., Щигель Д.С., Кураков А.В. Helsinki University Printing House Helsinki, 2015.
7. «Руководство по полевым экскурсиям VI Всероссийской микологической школы с международным участием. Мицелиальный образ жизни и эколого-трофические группы грибов», Воронина Е.Ю., Прохоров В.П., Дьяков М.Ю., Благовещенская Е.Ю., Кураков А.В. М: МАКС Пресс.
8. «Учебное пособие по морским водорослям и лишайникам (лишайникам) для летней практики студентов на Беломорской биологической станции», Толпышева Т.Ю., Тарасов К.Л. Изд-во Московского университета, М, 2014.
9. «Фундаментальная фитопатология» (ред. Ю.Т. Дьяков). М, Красанд. 2012. 512 с.

10. Олимпиады школьников "Покори Воробьевы горы", "Ломоносов -2015" Асеев В.В., Беляева Н.В., Белякова Г.А., Богомолова Е.В., Георгиев А.А., Лабунская Е.А., Мартыанов А.А., Мурашев В.В., Огурцов С.В., Ростовцева Е.Л., et.al.

11. «Атлас (справочник) коллекции чистых культур возбудителей грибных болезней картофеля и других пасленовых» Белов Г.Л., Еланский С.Н., Кокаева Л.Ю., Александрова А.В., Зейрук В.Н., ВНИИКХ, 2016.

12. Практикум по физиологии и биохимии (ред. А.В. Кураков). Изд-во Биологического ф-та МГУ. 2017.

За этот же 5-ти летний период было опубликовано **225 статей, около половины из них 100 – 110, индексируемых в Web of Science и Scopus, 15 монографий, получено 16 патентов.** Имеются публикации в высокорейтинговых журналах, **ежегодно публикуем порядка 18 – 20 статей, индексируемых в Web of Science и Scopus.** За последние **20 лет 8 сотрудников кафедры защитили докторские диссертации.**

Научное сотрудничество кафедры охватывает многие учреждения Российской Академии Наук, биотехнологические компании, зарубежные университеты. Ниже приведены те, с которыми существуют длительные, плодотворные совместные исследования.

- Ботанический институт им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург).
- Институт биоорганической химии им. М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова (Москва).
- Институт биохимии и физиологии микроорганизмов имени Г.К. Скрыбина (Пушино).
- Институт изыскания новых антибиотиков им. Г.Ф. Гаузе (Москва).
- Всероссийский институт защиты растений (Пушкин, Санкт-Петербург).
- Институт фитопатологии (Голицыно, Московской обл.).
- Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского (Москва).
- Всероссийский институт авиационных материалов (Москва).
- Институт медико-биологических проблем (Москва).
- Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (Москва).
- Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева (Москва).
- Национальная академия микологии (Москва).
- Российско-Вьетнамский научно-исследовательский и технологический центр.
- Биотехнологическая компания «Соликсент» (Москва).
- Биотехнологическая компания «Школа грибоводства» (Россия).
- Университет г. Вагенинген (Нидерланды).
- Университет г. Тюбинген (Германия).
- Университет г. Хельсинки (Финляндия).
- «Всероссийский центр карантина растений» (ФГБУ «ВНИИКР») (Москва).
- Институт биохимии им. А.Н. Баха.
- Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения (Пушино).
-

Кафедра за 100-летний период подготовила более 850 специалистов, а в настоящее время выпускает ежегодно 4 – 10 студентов (бакалавров и магистратов), принимает каждый год **3 – 4 аспирантов,** которые успешно защищают диссертации по специальностям микология и ботаника (альгология) и близким наукам.

Наши выпускники работают на ряде кафедр факультета (биоинженерии, микробиологии, молекулярной биологии), в научных и образовательных учреждениях России (ИБХ имени М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова, ИНМИ им. С.Н. Виноградского, ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, ИФР им. К.А. Тимирязева, НИИНА им. Г.Ф. Гаузе и др.) и других стран (Вагенингенский университет, Нидерланды; Тюбингенский университет, Германия), а также в сфере производства и биотехнологии.

Перед коллективом преподавателей и сотрудников, инженеров и лаборантов сохраняется важная задача поддерживать лучшие кафедральные традиции, развивать новые идеи в учебной и научной работе и добиваться максимального прогресса во всех сферах своей деятельности.

Ю.Т. Дьяков и проблемы генетики иммунитета

Левитин М.М.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
mark_levitin@rambler.ru

60-е годы прошлого столетия в бывшем Советском Союзе были годами преодоления «лысенковщины» и восстановление генетики. Сформировались новые научные центры генетической направленности: Институт генетики и цитологии в Новосибирском академгородке, Институт медицинской радиологии АМН СССР в Обнинске, в Академии наук Украины была создана лаборатория молекулярной биологии. Вышли из «подполья» многие из пострадавших от репрессий ученых. В 1963 г. вышел учебник М.Е. Лобашева «Генетика». Появление этого учебника сыграло огромное значение для восстановления в стране классической генетической науки.

В 1965 г. в Кишиневе проходило IV Всесоюзное совещание по иммунитету сельскохозяйственных растений. Руководитель совещания академик ВАСХНИЛ П.М. Жуковский предложил молодому ассистенту каф. низших растений МГУ Ю.Т. Дьякову сделать доклад по проблемам генетики иммунитета. Ю.Т. Дьяков выступил на пленарном заседании с докладом «Современное состояние вопросов в области изучения генетики иммунитета растений». Это было первое свободное выражение мировых достижений в области классической генетики применительно к проблемам фитоиммунитета. В докладе описывались известные в то время гены устойчивости к грибным, бактериальным и вирусным заболеваниям, их расположение на хромосомах, плейотропное и эпистатическое действие генов по отношению к некоторым расам возбудителей. Одновременно акцентировалось внимание и на генах вирулентности паразитов. В то время за рубежом были разработаны методы гибридизации некоторых фитопатогенных грибов, методы получения гетерокариоза и анализа гетерокарионов, методы получения и анализа мутантов. Все это позволило провести генетический анализ некоторых возбудителей и показать наследование генов вирулентности, их число и взаимодействия. Особое внимание в докладе было уделено генетике взаимоотношений паразита и хозяина. Этой теме Ю.Т. Дьяков уделял внимание всю свою жизнь. В будущем в монографии «Фундаментальная фитопатология» (2012, с. 9) он напишет: «Сквозная линия, объединяющая основные проблемы фитопатологии — изучение взаимодействий высшего и низшего организмов — растения-хозяина и паразита. Без знания, анализа и использования в практике этих взаимоотношений самые устойчивые сорта быстро теряют устойчивость, самые активные фунгициды будут малоэффективны».

Впервые Ю.Т. Дьяков продемонстрировал гипотезу американского фитопатолога Гарольда Генри Флора «ген на ген» («gen – for – gen»). Согласно гипотезе Флора каждому гену устойчивости растения соответствует комплементарный ген вирулентности паразита (табл. 1) Устойчивость возникает при взаимодействии доминантных аллелей хозяина и паразита.

Таблица 1.

Концепция «ген на ген»

Генотип патогена	Генотип хозяина		
	RR	Rr	rr
AA	–	–	+
Aa	–	–	+
aa	+	+	+

«–» реакция несовместимости; «+» реакция совместимости

Доклад широко освещал генетические механизмы иммунитета и был воспринят как программа развития работ в этом направлении у нас в стране. Не случайно после этого

совещания генетические работы развернулись И.Г. Одинцовой в ВИРе, Л.А. Михайловой и О.С. Афанасенко в ВИЗРе, Б.Г. Рейтером в лаборатории генетики иммунитета в г. Омске и в других НИИ. С этого доклада Ю.Т. Дьяков стал лидером по генетике иммунитета в нашей стране.

Через 30 лет Ю.Т. Дьяков публикует в журнале «Успехи современной биологии» (1996) статью «Пятьдесят лет теории «ген–на–ген», в которой представляет биохимические интерпретации взаимоотношений растений и их паразитов. Одна из них предполагает существование рецептора у растения-хозяина, который узнает метаболиты паразита как чужие и запускает защитные реакции. Отсутствие у хозяина рецептора или отсутствие у паразита метаболита (элиситора) приводит к тому, что паразит перестает узнаваться как чужой, защитные реакции не включаются и отношения между партнерами становятся совместимыми. Свою позицию в отношении рецепторной природы специфичности во взаимоотношениях хозяина и паразита Ю.Т. Дьяков обосновывает во многих работах (Дьяков, 1977, 2012, 2017). Он отводит решающую роль в развитии инфекционного процесса наличию или отсутствию рецептора и взаимодействующего с ним продукта. Подытоживая флоровские взаимоотношения, автор статьи приходит к выводу, что во взаимоотношениях паразита и хозяина взаимодействуют следующие группы факторов:

- гены авирулентности и их продукты элиситоры;
- гены устойчивости и их продукты рецепторы;
- медиаторы, передающие сигнал на геном;
- гены иммунного ответа и их продукты (PR-белки, фитоалексины и др.).

В этой работе Ю.Т. Дьяков впервые высказывает мысль о близости концепций иммунитета растений и иммунитета животных. Это видно из сходства организации генов устойчивости растений и иммуноглобулиновых генов животных. Бифункциональность, как пишет Ю.Т., сближает гены устойчивости растений с рецепторами Т-клеток животных.

Проблеме сходства иммунитета растений и животных Ю.Т. Дьяков уделял внимание все последнее время (Дьяков, Багирова, 2001). Как известно, патогенные для растений и животных микроорганизмы выделяют сходные метаболиты — иммуномодуляторы, влияющие на иммунную систему. Иммуномодуляторы фито и зоопатогенов сходны по строению и механизму действия на хозяев. Близкие по структуре углеводы (β -глюканы, хитин и др.) служат иммуномодуляторами и растений, и животных. Грибные циклические пептиды также являются иммуносупрессорами и у растений, и у животных. Так, циклический пептид гриба *Cochliobolus carbonum* — возбудителя пятнистости листьев кукурузы представляет собой структурный гомолог трапоксина - ингибитора гистонов в клетках животных. Продукт грибов циклоспорин является иммуносупрессором животных и человека. Такие реакции со стороны хозяина как узнавание внедрившегося паразита, образование активных форм кислорода, активация регуляции транскрипции и ряд других имеют некоторое сходство у растений и животных. Известно существование у растений MAP-киназной сигнальной системы. Она сопровождается активацией внутриклеточных биохимических процессов, связанных с накоплением салициловой кислоты. Устойчивость сопровождается аккумуляцией салициловой кислоты благодаря активации генов защитного ответа. Салициловая кислота играет важную роль и в регуляции защитных реакций животных. Много общего между апоптозом у растений и животных. Сходны морфологические изменения растительных и животных клеток в апоптозе. Индукторами апоптоза у растений и животных могут быть одни и те же иммуномодуляторы микроорганизмов. В одной из своих работ (Дьяков, 2012). он сравнивает факторы иммунитета животных и растений (табл. 2) и пишет: « в процессах, обеспечивающих жизнедеятельность клетки и ее взаимодействие с окружающей средой между простейшими эукариотами — дрожжами, и венцом творения — человеком, гораздо больше общего, чем специфического» (Фундаментальная фитопатология, 2012, с.352).

В работах Ю.Т. Дьякова (1983, 1994, 2012) широко освещались вопросы генетики патосистемы. В этой системе гены патогенности обуславливают прикрепление паразита к поверхности восприимчивого хозяина, проникновение в его ткани и неспецифическое подавление защитных реакций со стороны хозяина и протекание непосредственно патологического процесса. Гены устойчивости узнают метаболиты паразита и передают сигнал на геном для включения экспрессии генов иммунного ответа. Гены устойчивости в основном доминантны, часто сцеплены и образуют сложные блоки или многоаллельные локусы. В частности, горизонтальную устойчивость чаще контролируют сцепленные группы генов — QTL локусы (Дьяков, 2003). Известна химическая структура продуктов некоторых генов устойчивости.

Таблица 2.

Факторы иммунитета у животных и растений (Дьяков, 2012)

Факторы	Животные	Растения
Физические барьеры	Плотное соединение эпителиальных клеток	Кутикулярный покров, полисахаридные стенки
Химические барьеры	Жирные кислоты (кожа), лизоцим (слюна, слезы), пепсин, дефензины (кишечник)	Летучие антимикробные вещества (фитонциды), фенолы, терпены, в листовых волосках и мертвых клетках покровных тканей
Микробиологические барьеры	Конкурентная микрофлора эпителия и ее антибиотики	Микроорганизмы филло- и ризопланы, их антибиотики, хитинолитические ферменты

Касаясь иммунологических проблем иммунитета, Ю.Т. Дьяков (1987) обращает внимание на метаболиты паразитов, регулирующие защитные реакции растений: элиситоры, индуцирующие в зараженных растениях защитные реакции и супрессоры, подавляющие защитные реакции. Большинство элиситоров относятся к углеводам или липидам, к супрессорам относятся патотоксины грибов, фитогормоны, полисахариды бактерий и др. Для понимания метаболизма растений, приводящего к устойчивости или восприимчивости к патогенам и метаболизма паразитов, приводящего к вирулентности или авирулентности, предлагается решить ряд кардинальных проблем:

- изучение первичных продуктов генов устойчивости и вирулентности;
- изучение рецепторных взаимодействий, приводящих к возникновению защитных реакций;
- изучение медиаторов, передающих сигнал об изменении генной активности на хромосомы;
- изучение рецепторов специфических супрессоров и их локализация;
- изучение механизмов супрессии;
- изучение функций генов вирулентности или авирулентности фитопатогенов и устойчивости или восприимчивости растений-хозяев.

В решении этих проблем Ю.Т. Дьяков отводил важное место генно-инженерным методам. Именно техника клонирования генов, по его мнению, позволит решить проблему специфичности во взаимоотношениях растений с паразитами. Он предлагает использовать для этих целей систему, состоящую из двух сортов растения и двух рас паразита, взаимодействующих следующим образом:

Раса паразита	Сорт хозяина	
	А	Б
В	R	S
Г	S	R

Предлагается с помощью рестриктаз провести фрагментацию генома расы В, трансформировать фрагменты в геном расы Г и провести тотальную проверку вирулентности трансформированных клонов по отношению к сортам А и Б. Если индукция устойчивости специфична, то раса Г при заражении сорта А изменит реакцию вирулентности на авирулентность, а на сорте Б реакция на заражение не изменится. Если специфична индукция восприимчивости, то на сорте А реакция не изменится, а на сорте Б вместо авирулентности будет вирулентность. Генно-инженерные методы могут с успехом найти применение в энзимологии синтеза фитоалексинов (ФА), в расшифровке первичных продуктов генов устойчивости и вирулентности и других нерешенных проблемах фитоиммунитета.

Экспериментальное изучение биохимических и генетических механизмов иммунитета в системе картофель — фитофтора позволило Ю.Т. Дьякову совместно с Л.В. Метлицким и О.Л. Озерецковской высказать новую гипотезу иммунитета — гипотезу двойной индукции (Метлицкий и др., 1973). Согласно этой гипотезе все сорта растений обладают способностью образовывать ФА. Но, для этого необходимо наличие специфического индуктора патогенна, включающего механизм биосинтеза ФА. Способностью индуцировать ФА обладают соединения белковой природы — специфические индукторы, находящиеся в мицелии многих грибов. При росте грибов на поверхности или в растении гены специфической устойчивости контролируют синтез веществ, стимулирующих выход в среду индукторов ФА. При наличии у паразита генов вирулентности он нечувствителен к комплементарным генам устойчивости. Если предположить, что продукт гена устойчивости способствует выходу в среду индуктора ФА, то под контролем соответствующего гена авирулентности находится образование рецептора продукта гена устойчивости. Отсутствие рецептора делает паразита нечувствительным к веществам, вырабатываемым геном устойчивости хозяина.

Обобщая теоретические работы в области генетики иммунитета, Ю.Т. Дьяков (1969) ставит задачи непосредственно практического значения. Первоочередной задачей является разработка теоретических основ генетики иммунитета. В рамках этой задачи необходимо, прежде всего, провести поиски источников иммунитета среди культурных и диких растений и интродукцию генов устойчивости. Необходимо создание коллекций генов устойчивости. Следующая задача — введение генов устойчивости в культурные сорта. И, наконец, длительное сохранение устойчивости. Это наиболее сложная задача, поэтому Ю.Т. предлагает усилить работы по взаимоотношениям паразита и хозяина в следующих направлениях:

- параллельное изучение наследования устойчивости растений и вирулентности паразитов;
- изучение генетического контроля соединений, регулирующих взаимоотношения растений и паразитов;
- изучение взаимоотношений растений и паразитов в природных популяциях.

В развитии последней задачи Ю.Т. предлагает перейти на генетические шкалы определения физиологических рас. Это позволит «изучать темпы изменчивости паразита и давать прогнозы о возможности появления и накопления новых рас».

Позже Ю.Т. Дьяков (1987) поставит еще две важнейшие задачи:

- изучение генетического контроля и биохимических механизмов экскреции ферментов фитопатогенных микроорганизмов;
- энзимология синтеза фитоалексинов.

Он считал, что решение первой задачи приведет к новым направлениям в защите растений, а решение второй — важный этап индуцированной устойчивости.

Выступая в Санкт-Петербурге на научном семинаре «Типы устойчивости растений к болезням» (2003), Ю.Т. привлекает внимание к более глубокому анализу QTL-локусов, считая, что это позволит:

- установить локализацию полигенов на генетической карте;
- оценить зависимость генетических эффектов от внешней среды;

- снабдить селекционера информацией о путях отбора в селекционном процессе по молекулярным маркерам;
- облегчить интрогрессию нужных генов из диких видов.

Теоретические и практические идеи, высказанные в работах Ю.Т. Дьякова, претворяются в жизнь во многих научных учреждениях России. В частности, во Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (ВИЗР) на современном молекулярно-генетическом уровне поставлены исследования по генетике взаимоотношений возбудителей бурой ржавчины и пшеницы, сетчатой пятнистости и ячменя, темно-бурой пятнистости со злаками, фузариоза колоса с пшеницей и овсом, грибов рода *Alternaria* на злаках и других культурах. Осуществляется картирование генов вирулентности, оценивается эффективность генов устойчивости, создается исходный материал для селекции на устойчивость растений к болезням.

Несомненно, Ю.Т. Дьяков навсегда останется признанным авторитетом в области генетики иммунитета.

Литература

- Дьяков Ю.Т. (1965) Современное состояние вопросов в области изучения генетики иммунитета растений. В «Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по иммунитету сельскохозяйственных растений» Кишинев. С. 28 – 41.
- Дьяков Ю.Т. (1969) Основные задачи работ по генетике иммунитета растений. *С.-х. биол.* IV: 689 – 693.
- Дьяков Ю.Т. (1971) Генетические основы селекции растений на иммунитет. В «Практические задачи генетики в сельском хозяйстве» М, С. 69 – 83.
- Дьяков Ю.Т. (1977) Генетика взаимоотношений растений-хозяев и их паразитов. *Генетика*, 13: 533 – 539.
- Дьяков Ю.Т. (1983) Генетика патогенности грибов – паразитов растений. В сб.: «Изменчивость фитопатогенных микроорганизмов» М, С. 12 – 21.
- Дьяков Ю.Т. (1987) Клонирование генов и проблемы фитоиммунитета. *Вест. Моск. Ун-та, сер. 16. Биология.* С. 3 – 10.
- Дьяков Ю.Т. (1996) Пятьдесят лет теории «ген – на - ген». *Успехи совр. биол.* 116: 293 – 305.
- Дьяков Ю.Т., Багирова С.Ф. (2001) Что общего в иммунитете растений и животных? *Природа.* 11: 52 – 58.
- Дьяков Ю.Т. (2003) Типы устойчивости растений и их практическое использование. В сб.: «Типы устойчивости растений к болезням. Материалы научного семинара» (ред. М.М. Левитин). СПб, С. 5 – 9.
- Дьяков Ю.Т. (2017) Фитоиммунитет. ИНФРА, М.
- Метлицкий Л.В., Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л. (1973) Двойная индукция – новая гипотеза иммунитета растений к фитофторозу и сходным болезням. *Докл. АН СССР.* 213: 209 – 212.
- Дьяков Ю.Т. (ред.) (2012) Фундаментальная фитопатология КРАСАНД, М.

Современные альгологические исследования на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ

Гололобова М.А.

*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
gololobovama@mail.ru*

Кафедра микологии и альгологии (до 1978 г. — низших растений) возникла из лаборатории низших растений, созданной при кафедре ботаники Московского университета профессором Иваном Николаевичем Горожанкиным (1848 – 1904). Именно И.Н. Горожанкиным было положено начало альгологическим исследованиям в МГУ и была создана школа ботаников, характеризующаяся онтогенетическим и сравнительно-морфологическим направлениями исследований. Учениками И.Н. Горожанкина, которые занимались водорослями, были: Александр Петрович Артари (1862 – 1919), Владимир Митрофанович Арнольди (1871 – 1924), Лев Иванович Курсанов (1877 – 1954), Константин Игнатьевич Мейер (1881 – 1965) и другие. Все эти ученые, безусловно, заслуживают упоминания, так как внесли не только значительный вклад в отечественную альгологию, но и создали основу для дальнейшего развития альгологии в Московском университете.

В период заведования кафедрой Л.И. Курсанова, на кафедре был один штатный альголог — Нина Павловна Горбунова (1922 – 2003). Именно она с 1945 по 1982 гг. занималась целенаправленными альгологическими исследованиями (в частности, разными аспектами биологии синезеленых водорослей) и, уже будучи на пенсии, написала первый отечественный учебник по альгологии (Горбунова, 1991). К сожалению, Н.П. Горбунова не создала свою научную школу и не оставила после себя учеников, в связи с чем, на протяжении ряда лет альгологические тематики на кафедре практически не развивались. После Н.П. Горбуновой учебные курсы, связанные с водорослями, вела Тамара Филаретовна Коптяева (1938), но она практически не занималась научными исследованиями.

Возродила альгологическое направление на кафедре в начале 90-х гг. XX века Галина Алексеевна Белякова, которая смогла организовать не только новый учебный курс "Альгология", но и заинтересовать и привлечь студентов для выполнения курсовых, дипломных и диссертационных работ. В частности, под ее руководством на факультете было защищено 3 диссертации по альгологии. Благодаря тому, что Г.А. Белякова нашла в себе силы переквалифицироваться из миколога в альголога и помочь становлению своих учеников, на кафедре в дальнейшем стали развиваться и развиваются до сих пор альгологические исследования. Г.А. Белякова является автором многих учебников и учебных пособий, которые касаются альгологии (например, Белякова и др., 2006а, 2006б; Белякова и др., 2007).

Стоит отметить, что в период с 2000 по 2011 гг. на кафедре работал Александр Николаевич Камнев, который занимался экофизиологией морских макрофитов и в этот период времени был руководителем альгологической группы. В развитие темы, связанной с изучением морских водорослей, под руководством А.Н. Камнева на факультете было защищено 2 диссертации в этой области. Безусловной заслугой А.Н. Камнева является то, что он создал единственный на сегодняшний день в России журнал, который полностью посвящен альгологии (Вопросы современной альгологии, <http://algology.ru/>), входящий в библиографическую базу данных РИНЦ.

В настоящее время альгологическая группа кафедры работает в рамках официально утвержденной темы НИР "Мониторинг альгофлоры отдельных регионов России как вклад в рациональное природопользование" (АААА-А16-116021660085-8). В альгологическую группу кафедры входят 5 сотрудников: доцент, канд. биол. наук Галина Алексеевна Белякова, ст. науч. сотр., канд. биол. наук Антон Александрович Георгиев, ст. науч. сотр., канд. биол. наук Мария Александровна Гололобова (руководитель группы), науч. сотр., канд. биол. наук Дмитрий Алексеевич Чудаев и инженер-лаборант Валерия Борисовна Понизовская. В альгологическую группу кафедры также входят студенты и аспиранты, выполняющие работы по

альгологическим тематикам: Татьяна Андреевна Бувеч, Галина Булатовна Бутаева, Александра Игоревна Голубева, Зинаида Викторовна Кривова, Алиса Андреевна Неплюхина, Мария Алексеевна Неудахина и Наталья Денисовна Цеплик.

Исследования, которые проводит группа, касаются изучения морских, пресноводных и почвенных водорослей. Изучаются разные систематические группы водорослей (как макро-, так и микроводоросли), как современные, так и ископаемые. Работы посвящены изучению морфологии, систематики, экологии и биологии, а также распространению и охране разных видов водорослей в различных типах экосистем. Помимо этого, проводятся исследования, связанные с возможностью использования водорослей в прикладных и смежных областях биологии. Также на кафедре поддерживается и постоянно расширяется альгологическая коллекция (проб, препаратов, гербария и живых культур водорослей).

Как было сказано выше, в рамках темы проводятся исследования, связанные с разными направлениями альгологии, основные из них следующие.

Исследования, связанные с изучением морских экосистем. В рамках этой тематики проводятся исследования, касающиеся изучения макрофитов и морского фитопланктона. Основные исследования по макрофитам связаны, прежде всего, с изучением водорослей Белого моря, а исследования фитопланктона — с изучением водорослей морей Северного Ледовитого океана.

Исследования, связанные с изучением пресноводных экосистем. В рамках этой тематики проводятся исследования, касающиеся изучения водорослей разных систематических групп, которые связаны с морфологией, систематикой, биологией, экологией, а также распространением водорослей. Наибольшее число работ по данной тематике связано с изучением диатомовых водорослей.

Исследования, связанные с изучением наземных экосистем. В рамках этой тематики проводятся исследования, касающиеся изучения почвенных водорослей. В рамках этой тематики изучаются водоросли ризосферы, а также разных типов почв.

Исследования, связанные с использованием водорослей в прикладных тематиках. В связи с тем, что водоросли являются модельными объектами для самых разных исследований, прикладные тематики на кафедре стали весьма востребованными. В частности, использование водорослей в биотехнологии. В этом направлении проводятся работы, связанные с отбором штаммов микроводорослей на содержание различных биологически активных веществ (фукоксантина, жирных кислот и т.п.), а также изучением их антибиотической активности. Другое прикладное направление связано с палеонтологическими исследованиями.

Коллекции кафедры. На кафедре организованы разные альгологические коллекции. Существует коллекция проб, собранных в разное время в разных географических регионах России и других стран; гербарий макрофитов, включающий в себя не только современные сборы, но и содержащий гербарий, датированный 19 веком; коллекция препаратов диатомовых водорослей из разных регионов мира; коллекция живых культур микроводорослей, которая включает порядка 100 штаммов водорослей из разных систематических групп.

За последние 5 лет (в период с 2014 по 2018 гг.) на кафедре по альгологической тематике была защищена одна кандидатская диссертация, две магистерские диссертации и пять дипломов бакалавра.

Диссертации и дипломные работы, защищенные в период с 2014 по 2018 гг.

Чудаев Д.А. 2014. Диатомовые водоросли озера Глубокого (Московская область). Диссертация на соискание степени канд. биол. наук (по специальности 03.02.01 — Ботаника). (Руководитель: Гололобова М.А.).

Кривова З.В. 2018. Комплексная характеристика штаммов микроводорослей, изолированных из соленого озера Шира (Магистр). (Руководители: Георгиев А.А., Синетова М.А.).

Неплюхина А.А. 2018 Диатомовые водоросли торфяных отложений Алеутских островов (Магистр). (Руководители: Гололобова М.А., Чудаев Д.А.).

Бувевич Т.А. 2017. Изучение почвенных водорослей Звенигородской биостанции МГУ (Бакалавр). (Руководители: Гололобова М.А., Чудаев Д.А.).

Голубева А.И. 2017. Первичный скрининг микроводорослей из коллекции кафедры микологии и альгологии: поиск антибиотических веществ и нейтральных липидов (Бакалавр). (Руководители: Гололобова М.А., Ефременкова О.В.).

Кривова З.В. 2016. Морфо-экологические особенности фукоидов Белого моря (Бакалавр). (Руководители: Георгиев А.А., Максимова О.В., Симакова У.В.).

Неплюхина А.А. 2016. Диатомовые водоросли торфяных отложений острова Симия (Алеутские острова, США) (Бакалавр). (Руководители: Гололобова М.А., Чудаев Д.А.).

Неудахина М.А. 2017. Содержание альгинатов и фукоиданов в талломах некоторых фукусовых водорослей Кандалакшского залива Белого моря (Бакалавр). (Руководители: Георгиев А.А., Билан М.И.).

За последние 5 лет (в период с 2014 по 2018 гг.) сотрудниками и студентами альгологической группы опубликовано 2 монографии, а также более 30 статей, из них 8 — из БД WS Core Collection, 10 — SCOPUS и 13 —РИНЦ.

**Список основных публикаций альгологической группы за последние 5 лет
(в период с 2014 по 2018 гг.)**

Чудаев Д.А., Гололобова М.А. Диатомовые водоросли озера Глубокое (Московская область). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 447 с.

Пучкова Т.В., Белякова Г.А., Барашков Г.Н., Куликовский М.С., Лобакова Е.С., Соловченко А.Е., Капустин Д.А., Мальцев Е.И., Кузнецова И.В. Водоросли: наука практика перспективы для красоты и здоровья. М.: ООО "Школа косметических химиков", 2018. 344 с.

Chudaev D.A., Georgiev A.A. New taxa of *Navicula* sensu stricto (Bacillariophyta, Naviculaceae) from high-altitude lake in Tibet, China // *Phytotaxa*, 2016. Vol. 243, № 2. P. 180-184.

Chudaev D.A., Gololobova M.A. *Sellaphora smirnovii* (Bacillariophyta, Sellaphoraceae), a new small-celled species from Lake Glubokoe, European Russia, together with transfer of *Navicula pseudoventralis* to the genus *Sellaphora* // *Phytotaxa*, 2015. Vol. 226, № 3. P. 253-260.

Chudaev D.A., Kociolek J.P., Gololobova M.A. *Gomphonema megalobrebissonii* sp. nov.: a new large-celled taxon in species complex around *G. acuminatum* from the sediments of Lake Glubokoe (European Russia) // *Nova Hedwigia*, 2014. Beih. 143. P. 255-269.

Chudaev D.A., Kupreeva M.D., Gololobova M.A. On the studies of the species of *Navicula* Bory sensu stricto (Diatomophyceae) of Moskva River // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*, 2015. Vol. 70, № 2. P. 91-98. [Чудаев Д.А., Купреева М.Д., Гололобова М.А. К изучению видов рода *Navicula* Bory sensu stricto (Diatomophyceae) реки Москвы // Вестник МГУ, Сер. Биология, 2015. № 2. С. 45-50.]

Georgiev A.A., Belyakova G.A., Chudaev D.A., Georgieva M.L., Gololobova M.A. New record of red alga *Thorea hispida* (Thore) Desv. (Rhodophyta) in Moscow river, Russia // *Moscow University biological sciences bulletin*, 2018. Vol. 73, № 1. P. 32-35. [Георгиев А.А., Белякова Г.А., Чудаев Д.А., Георгиева М.Л., Гололобова М.А. Обнаружение красной водоросли *Thorea hispida* (Thore) Desv. (Rhodophyta) в реке Москве // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология, 2018. Т. 73, № 1. С. 38-42.]

Georgiev A.A., Georgieva M.L., Kamnev A.N. The first record of the brown alga *Tinocladia crassa* (Suringar) Kylin, 1940 in the White Sea // *Russian Journal of Marine Biology*, 2015. Vol. 41, № 3. P. 212-213. [Георгиев А.А., Георгиева М.Л., Камнев А.Н. Первая находка бурой водоросли *Tinocladia crassa* (Suringar) Kylin, 1940 в Белом море // Биология моря, 2015. Т. 41, № 3. С. 205-206.]

Gololobova M.A. The Position of "Lower Plants" on the Tree of Life // *Biology Bulletin*, 2015. Vol. 42, № 6. P. 500-507. [Гололобова М.А. Положение "низших растений" в системе органического мира // Известия РАН. Серия биологическая, 2015. № 6. С. 589-596.]

Kotov A.A., Gololobova M.A. Traditional taxonomy: *quo vadis?* // Integrative Zoology, 2016. Vol. 11. P. 500-505.

Kravchuk O.I., Lavrov A.I., Finoshin A.D., Gornostaev N.G., Georgiev A.A., Abaturova S.B., Mikhailov V.S., Lyupina Yu.V. The role of epibionts of bacteria of the genus *Pseudoalteromonas* and cellular proteasomes in the adaptive plasticity of marine cold-water sponges // Doklady Biochemistry and Biophysics. Vol. 479, № 1. P. 77-79. [Кравчук О.И., Лавров А.И., Фиошин А.Д., Горностаев Н.Г., Георгиев А.А., Абатурова С.Б., Михайлов В.С., Люпина, Ю.В. Роль эпибионтов бактерий рода *Pseudoalteromonas* и клеточных протеасом в адаптивной пластичности морских холодноводных губок // Доклады Академии наук. 2018. Т. 479, № 2. С. 225-227.]

Maltsev E., Gusev E., Maltseva I., Kulikovskiy M., Namsaraev Z., Petrushkina M., Filimonova A., Sorokin B., Golubeva A., Butaeva G., Khrushchev A., Zotko N., Kuzmin D. Description of a new species of soil algae, *Parietochloris grandis* sp. nov., and study of its fatty acid profiles under different culturing conditions // Algal Research, 2018. Vol. 33. P. 358-368.

Mamanazarova K.S., Gololobova M.A. First record of diatom species *Pleurosira laevis* (Ehrenberg) Compère for Uzbekistan and Central Asia // Russian Journal of Biological Invasions, 2017. Vol. 8, № 1. P. 69-74. [Маманазарова К.С., Гололобова М.А. *Pleurosira laevis* (Ehrenberg) Compère - новый вид диатомовой водоросли для Узбекистана и Средней Азии // Российский Журнал Биологических Инвазий, 2016. № 4. С. 85-92.]

Neplyukhina A.A., Chudaev D.A., Gololobova M.A. *Pinnularia arkadii* sp. nov., a new diatom (Bacillariophyceae, Naviculales) from Shemya Island, Alaska, USA // Новости систематики низших растений, 2018. Т. 52, № 1. С. 83-89.

Neplyukhina A.A., Chudaev D.A., Krylovich O.A., Gololobova M.A. Diatoms of the peatbog sediments from Shemya Island (Aleutian Islands, United States) // Moscow University biological sciences bulletin, 2018. Vol. 73, № 2. P. 76-81. [Неплюхина А.А., Чудаев Д.А., Крылович О.А., Гололобова М.А. Диатомовые водоросли из торфяного отложения острова Шемья (Алеутские острова, США) // Вестник Московского университета. Серия 16: Биология, 2018. Т. 73, № 2. С. 93-98.]

Razumovskii L.V., Gololobova M.A. Long-term transformation of diatom assemblages in Boroë and Glubokoe lakes // Moscow University Biological Sciences Bulletin, 2014. Vol. 69, № 1. P. 15-18. [Разумовский Л.В., Гололобова М.А. Долговременные трансформации диатомовых комплексов в озерах Бороë и Глубокое // Вестник МГУ, Сер. Биология, 2014. № 1. С. 19-23.]

Razumovskii L.V., Razumovskii V.L., Chudaev D.A., Gololobova M.A. Diatoms from bottom sediments of Karakel' Lake (Central Caucasus) and a reconstruction of regional climate events in the Late Holocene // Water Resources, 2018. Vol. 45, № 4. P. 598-602. [Разумовский Л.В., Разумовский В.Л., Чудаев Д.А., Гололобова М.А. Диатомовые водоросли из донных отложений озера Каракель (Центральный Кавказ) и реконструкция региональных климатических событий в позднем голоцене // Водные ресурсы, 2018. Т. 45, № 4. С. 1-5.]

Shutova V.V., Tyutyaev E.V., Churin A.A., Ponomarev V.Yu., Belyakova G.A., Maksimov G.V. IR and Raman spectroscopy in the study of carotenoids of *Cladophora rivularis* algae // Biophysics, 2016. Vol. 61, № 4. P. 601-605. [Шутова В.В., Тютяев Е.В., Чурин А.А., Пономарев В.Ю., Белякова Г.А., Максимов Г.В. ИК-Спектроскопия и спектроскопия комбинационного рассеяния при исследовании каротиноидов водоросли *Cladophora rivularis* // Биофизика, 2016. Т. 61, № 4. С. 711-716.]

Williams D.M., Gololobova M., Glebova E. Boris Vasil'evich Skvortzov (1896—1980): Notes on his life, family and scientific studies // Diatom Research, 2016. Vol. 31, № 3. P. 313-321.

В заключение хочется отметить, что сотрудники и студенты альгологической группы активно сотрудничают и проводят совместные исследования с российскими и зарубежными коллегами из разных институтов, университетов и других организаций, за что им всем хочется выразить большую признательность и благодарность. Отдельную благодарность хочется выразить О.В. Анисимовой — нашей коллеге, которая, официально числясь в штате

Звенигородской биологической станции имени С.Н. Скадовского, является неотъемлемым членом коллектива кафедры и альгологической группы. Особенно теплые слова хочется сказать в адрес Юрия Таричановича Дьякова (1932 – 2017), долгое время заведовавшего кафедрой микологии и альгологии, который всегда с большим энтузиазмом поддерживал нашу альгологическую группу и сделал очень многое для того, чтобы на кафедре развивались альгологические исследования.

Литература

Горбунова Н.П. (1991) Альгология. Высшая школа, М.

Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. (2006а) Ботаника: в 4 т. Т. 1. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений. Изд. центр Академия, М.

Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. (2006б) Ботаника: в 4 т. Т. 2. Водоросли и грибы: учебник для студ. высш. учеб. заведений, Изд. центр Академия, М.

Белякова Г.А., Гарибова Л.В., Дьяков Ю.Т., Камнев А.Н., Сидорова И.И., Тарасов К.Л., Толпышева Т.Ю. (2007) Ботаника. Курс альгологии и микологии, Изд-во московского университета, М.

Альгологические исследования на кафедре микробиологии Московского университета: страницы истории

Колотилова Н.Н.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
kolotilovan@mail.ru*

Историю кафедры микробиологии Московского университета принято отсчитывать от 1924 года, когда официально была утверждена специальность «микробиология». Основатель кафедры, Евгений Евгеньевич Успенский (1889 – 1938) — известный микробиолог и альголог, и первые альгологические исследования на кафедре были связаны, прежде всего, с его именем. Оговоримся, что в статье под термином «альгологические» подразумеваются в широком смысле разнообразные исследования, проведенные с водорослями.

Помимо кафедры микробиологии МГУ, Е.Е. Успенский возглавлял ряд подразделений в других научных организациях: отдел физиологии растений Биологического института им. К.А. Тимирязева, лабораторию физиологии питания водорослей в Микробиологическом институте, подраздел почвенной микробиологии в Научном институте по удобрениям, биологическую станцию в Поповке вблизи Рублевской водопроводной станции. В гидробиологических и альгологических исследованиях принимали участие его ученики и сотрудники, не всегда формально связанные с кафедрой.

Многие работы Успенского посвящены экспериментальной и экологической физиологии водорослей: изучению действия на них различных физико-химических факторов (окислительно-восстановительного потенциала, рН, концентрации ряда биогенных элементов), а также использованию для оценки состояния водной среды и в процессах самоочищения воды. Экспериментальная физиология интенсивно развивалась в начале XX века современниками Е.Е. Успенского: Н.К. Кольцовым (биология клетки), С.Н. Скадовским (гидрофизиология). В отношении изучения физиологии водорослей предшественником Успенского был известный альголог А.П. Артари, в течение ряда лет преподававший в Московском университете. Большую помощь Е.Е. Успенскому оказывала Варвара Ивановна Успенская (1892 – 1986), гидробиолог и альголог, которая, кстати, прошла серьезную профессиональную школу у Н.К. Кольцова в Институте экспериментальной биологии. Спутница жизни, сотрудница, верный друг и единомышленник Е.Е. Успенского, Варвара Ивановна много сделала для сохранения его памяти, она активно участвовала в подготовке к изданию его научного наследия (Успенский, 1963).

Для длительного культивирования водорослей в нормальном физиологическом состоянии и с естественной морфологией Успенским были разработаны питательные среды (растворы Успенского № 1 и № 3), имитирующие по химическому составу воду из водоемов разного типа, что дало возможность выращивать водоросли в условиях, максимально приближенных к природным. Это позволяло детально изучать влияние на водоросли разных химических соединений, тонко варьируя их концентрации. «Марганец в растении», одно из ранних исследований Успенского (Успенский, 1915, 1922) посвящено экспериментальному исследованию влиянию марганца. К данной группе работ относится и фундаментальный труд «Железо как фактор распределения водорослей» (Успенский, 1925), позволивший на уровне развития науки того времени объяснить токсичность железа и, в частности, разделить водоросли на группы по чувствительности к его концентрации. Успенским было установлено, что развитие водорослей в разных водоемах часто непосредственно связано с концентрацией железа. В зависимости от значения рН среды, определяющего растворимость соединений железа, токсичность железа может меняться. Так, в кислой среде она возрастает. Напротив, при повышении рН соединения железа выпадают в осадок и могут лимитировать рост водорослей. Большое влияние на растворимость железа оказывают органические вещества, что нужно учитывать при культивировании. Для поддержания оптимальной

концентрации растворенного железа Успенским были подобраны буферные по железу растворы (Успенский, 1924; Успенская, 1966).

Фундаментальное значение имело обнаружение Успенским закономерности изменения размеров особей в популяциях нитчатой водоросли *Spirogyra*, это было важно для понимания их экологии и эволюции (видообразования). Наблюдения в природе и экспериментальные исследования показали, что разные виды спирогир предпочитают различные условия азотного питания. Так, *Spirogyra fluvialis* требует очень небольших концентраций азота, избыток которого подавляет рост водоросли. Другие спирогиры, большей частью крупные формы, лучше растут при сильном загрязнении водоема. Поэтому толстые спирогиры обильно цветут в заливах рек, куда легко попадает загрязнение с берегов. Следовательно, видовой состав спирогир может служить определенной характеристикой азотного режима водоема. В полевых исследованиях Успенским было установлено, что размеры нитей спирогиры меняются не постепенно, а резкими скачками, в отношениях 1:2, 1:4 и т.д. В результате, ему удалось в лабораторных условиях, варьируя концентрацию среды, получать спирогиры разных размеров. Избыток азотного питания отражается не только на толщине нитей, но и на строении хроматофора и других вегетативных признаках, что тоже может быть использовано для оценки как физиологического состояния водорослей, так и состояния среды (Успенский, 1934; Успенская, 1966).

Совместные работы с В.И. Успенской (Uspensky, Uspenskaja, 1925) были посвящены длительному культивированию двух представителей рода *Volvox* и изучению влияния состава среды на их состояние. В исследованиях, проведенных Успенской с *Draparnaldia glomerata* и *Stigeoclonium tenue* (Успенская, 1930, 1936а, б), было установлено, что избыток азотного питания ведет к дегенеративным, хотя и обратимым, изменениям их морфологии, к уменьшению ветвления и другим морфологическим изменениям, вплоть до перехода в пальмеллоидное состояние. Выявление связи между внешним видом (габитусом) водорослей и условиями питания позволяло использовать эти организмы как индикаторы химического состава воды (Успенская, 1966).

С другой стороны, с практической точки зрения представляло интерес установить минимальные концентрации, до которых водоросли могут использовать некоторые биогенные элементы; это было важно для использования этих организмов в процессах самоочищения водоемов. В качестве потенциальных агентов очистки воды Е.Е. Успенский рассматривал водоросли родов *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Cladophora* и др. В работах данного направления участвовали альгологи, гидробиологи, микробиологи (Т.А. Нехотенова, П.И. Вертебная, К.А. Гусева, А.В. Францев, В.И. Успенская). Базой служила биостанция, организованная Успенским в местечке Поповка (рядом с Рублевской водопроводной станцией), которая с 1924 г. официально относилась к Биологическому институту им. К.А. Тимирязева, но вместе с тем использовалась для производственной практики студентов кафедры микробиологии МГУ. Значение гидробиологических исследований в районе Рублево особенно возросло при проведении мероприятий по расширению Московского водопровода и строительству водохранилищ на Москве-реке.

Е.Е. Успенский предсказывал возможность ухудшения качества воды при строительстве водохранилищ, обращая внимание на изменение условий микробной деятельности при «остановке реки» — замедлении скорости течения речной воды из-за устройства плотин. Им была сформулирована задача: научиться управлять процессом «самоочистки» воды. Для борьбы с цветением водоемов Успенский выдвинул идею биологического метода (Успенский, 1932, 1934). Он предлагал создавать в притоках, питающих водохранилище, благоприятные условия для развития нитчатых водорослей и другой донной растительности, которая бы являлась живым фильтром. Организмы, образующие этот фильтр, поглощали бы из проходящей воды биогенные вещества, что содействовало бы уменьшению развития планктонных форм в водохранилищах. Позднее над данной задачей работали С.Н. Скадовский, М.А. Мессинева, В.И. Успенская; для снижения растворенного и взвешенного органического вещества и биогенных элементов в речной воде они начали использовать биоценозы

обрастаний на решетках и других сооружениях, размещаемых в местах поступления воды в реку (Успенская, 1966).

Успенский был инициатором созыва ряда совещаний по вопросам строительства водохранилищ, выступал с докладами, подчеркивая важность объединения усилий биологов и инженеров, отмечая необходимость введения новых критериев для оценки качества воды и т.д. Его активность свидетельствует о высокой гражданской позиции.

Работы в Поповке, которые велись в тесном контакте с лабораторией на Рублевской водопроводной станции, кончились трагически. В 1937 году многие сотрудники Рублевской станции были арестованы по так называемому делу об отравлении Московского водопровода, связанному с появлением в водопроводной воде землистого запаха. А в феврале 1938 г. был репрессирован и Е.Е. Успенский.

Вопрос о причинах появления землистого запаха требовал срочного решения. Микробиологические исследования под руководством академика Б.Л. Исаченко выявили, что появление землистого запаха может быть обусловлено распространением в грунтах водоемов и в воде актиномицетов. Интенсивность запаха зависит от характера дна (илистые грунты аккумулируют пахучие вещества, песчаные же грунты не способны их удерживать, и запах легко переходит в воду). Вместе с тем, по данным С.Н. Скадовского, Н.К. Дексбаха, В.И. Успенской появление землистого запаха бывает связано и с развитием осцилляторий, в частности, при недостатке азотного питания (Успенская, 1966).

Если в годы заведывания Успенского на кафедре микробиологии доминировало так называемое водно-почвенное (экологическое) направление, то после его гибели тематика исследований изменилась и возросла доля вопросов физиологии, связанных с технической (промышленной) микробиологией. Об этом свидетельствует, в частности, тематика дипломных работ, хранящихся в архиве кафедры с 1933 года (на сегодняшний день их число значительно превысило тысячу). И хотя дипломные работы не дают исчерпывающего представления об исследованиях на кафедре, они в достаточной мере отражают их тематику и поэтому были использованы в качестве основного источника информации в данной статье.

В послевоенные годы интерес к изучению водорослей начал возрождаться, что видно по дипломным работам, посвященным их выделению и культивированию: «Исследование по физиологии одноклеточной зеленой водоросли *Chlorella*» (Смирнова Л.С., 1947); «Подбор питательной среды для водоросли *Chlorella*» (Баткина З., 1949); «Влияние степени аэрации на автотрофное и гетеротрофное питание *Chlorella*» (Конова И., 1949). Инициатором, руководителем и вдохновителем этих исследований была ученица Успенского, доцент, а позднее профессор кафедры микробиологии, Ирина Леонидовна Работнова (1912 – 2003). Интерес к фототрофным микроорганизмам проявлял и заведующий кафедрой микробиологии, академик Владимир Николаевич Шапошников (1884 – 1968).

В 1950-х годах руководством И.Л. Работновой были выполнены дипломные работы: «Некоторые вопросы физиологии водоросли *Scenedesmus quadricauda*» (Агапова И., 1955); «Фотосинтез *Scenedesmus* в различных условиях аэрации» (Макарова В.И., 1956); «Влияние степени аэрации на автотрофное и гетеротрофное питание *Ankistrodesmus falcatus*» (Сумарукова Р.С., 1959) и ряд других. По предложению и под руководством Ирины Леонидовны в 1958 году выпускницы кафедры Е.С. Алешина (Милько) и Л.А. Минеева начали работать над изучением регуляции метаболизма *Dunaliella salina*, *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus* (Алешина, 1961; Милько, 1962, 1963а,б; Минеева, 1962а,б). По результатам исследований ими были защищены кандидатские диссертации: «Зависимость фототрофного и хемотрофного способа существования одноклеточных водорослей от различных физико-химических условий» (Минеева Л.А., 1963) и «Изучение физиологии и пигментобразования зеленой водоросли *Dunaliella*» (Милько, 1963). Подводя итоги своей научной жизни (Работнова, 2007), И.Л. Работнова рассказывает об этих исследованиях в разделе «Лабильность микробного метаболизма в зависимости от условий культивирования». Культура *D.salina*, выделенная Еленой Серафимовной Милько, широко использовалась впоследствии в научных работах и на других кафедрах.

Наибольшее число исследований, посвященных изучению водорослей, связано с именами Инны Васильевны Максимовой и Маргариты Николаевны Пименовой. Так сложилось, что обе они обратились к альгологической тематике уже после защиты кандидатских диссертаций, которые были посвящены другим вопросам.

Как пишет в своих воспоминаниях И.В. Максимова (Максимова, 2007), в 1957 г. между кафедрой микробиологии МГУ и одним из ленинградских учреждений Северного морского флота был заключен договор на предмет изучения возможности использования водорослей для поддержания оптимального состава воздуха при длительной работе людей в замкнутых помещениях. Это были первые у нас в стране шаги, очень скоро перешедшие в бум, связанный с планируемыми полетами в космос. Руководил договором заведующий кафедрой академик В.Н. Шапошников, а исследования выполняли И.В. Максимова, М.Н. Пименова и двое выпускников кафедры, только что окончивших университет (один из них — будущий декан биофака Михаил Викторович Гусев). Перед ними стояла задача наладить в ферментере массовое культивирование зеленых одноклеточных водорослей для получения O_2 . Несмотря на отчаянные усилия сотрудников, эффективность процесса оставалась низкой. Наконец, М.В. Гусев со свойственным ему остроумием честно сказал: «Всего этого воздуха хватит на один глоток для капитана». Позднее эта работа была перенесена в один из Тамбовских научно-исследовательских институтов, где удалось с помощью водорослей обеспечить длительное выживание испытуемых в закрытом помещении. А вскоре вопросами массового культивирования водорослей стали активно заниматься в Институте физиологии растений АН СССР и в Институте космической биологии.

Дальнейшая научная работа И.В. Максимовой и М.Н. Пименовой много лет была связана с исследованиями микроводорослей (Максимова, 1974, 1979а,б; Максимова, Выборных, 1966; Максимова, Пименова, 1962, 1966, 1969а,б,в; Максимова и др., 1965, 1972, 1974, 1993; Пименова, Максимова, 1966а,б; Пименова, Пискункова, 1977; Пименова и др., 1965, 1970 и т.д.), от выделения культур до изучения метаболизма и хранения в коллекциях.

В фокусе внимания И.В. Максимовой были антагонистические свойства водорослей, а также изучение метаболитов, экскретируемых их клетками, а позднее — и вопросы, связанные с хранением этих организмов в коллекциях. Под ее руководством было выполнено не менее 11 дипломных работ: «Причины гибели микроорганизмов в культурах растущих водорослей» (Ласточкина К.Д., 1962); «Причины гибели бактерий в культурах растущих водорослей» (Феденко Е.П., 1963); «Накопление органических кислот в среде при развитии *Scenedesmus quadricauda*» (Забаровская И.М., 1967); «Влияние условий культивирования на накопление органических веществ в среде одноклеточной зеленой водорослью *Chlorella vulgaris*» (Орлова Н.С., 1968); «Выделение органических кислот культурой *Chlorella pyrenoidosa*» (Горская Н.В., 1970); «Выделение органического вещества *Chlorella pyrenoidosa*» (Атанова А.Ч., 1971); «Выделение гликолевой кислоты клетками *Chlorella pyrenoidosa*» (Даль Е.С., 1974); «Транспорт гликолевой кислоты у клеток водоросли *Chlorella pyrenoidosa* шт. S-39» (Жукова Л.В., 1975); «Влияние O_2 и HCO_3^- на выделение гликолевой кислоты *Scenedesmus quadricauda*» (Соколова И.А., 1976); «Зависимость действия O_2 на фиксацию CO_2 и выделение гликолата клетками *Chlorella pyrenoidosa* от интенсивности света» (Камаева С.С., 1977); «Изучение светочувствительного антибиотического эффекта у фототрофных микроорганизмов» (Сидорова О.А., 1981).

Научные интересы М.Н. Пименовой касались, прежде всего, метаболизма водорослей и использования ими органических веществ. Она была руководителем следующих дипломных работ: «Некоторые особенности физиологии зеленой одноклеточной водоросли *Chlamydomonas girus*» (Царик А.Г., 1961); «Некоторые данные по использованию органических соединений *Chlamydomonas globosa*» (Кондратьева Т.Ф., 1963); «Влияние ацетата на синтез пигментов *Chlamydomonas globosa*» (Машатина Л.И., 1965); «Накопление органического вещества в культуре *Chlamydomonas globosa*» (Пискункова Н.Ф., 1965); «Влияние источника N на количественный и качественный состав органических веществ, накапливающихся в фильтрате *Chlamydomonas globosa*» (Зулкова Т., 1966); «Накопление органических веществ в культуре

Chlorella pyrenoidosa S-39 на среде с мочевиной» (Зверева М.Г., 1967); «Накопление неорганических веществ некоторыми зелеными водорослями» (Леонова Г.А., 1968); «Накопление азотсодержащих веществ в культуре водорослей *Chlamydomonas globosa*» (Добрачева А.Д., 1969); «Ассимиляция гликолевой кислоты *Scenedesmus quadricauda*» (Свинцова Л.И., 1971); «Использование гликолата и ацетата синхронной культурой *Chlorella pyrenoidosa*» (Ершова Е.В., 1973); «Влияние органических кислот на дыхание зеленых водорослей в зависимости от условий выращивания и возраста клеток» (Васекина В.Ф., 1974).

Результаты перечисленных дипломных работ и последующих исследований были опубликованы в виде многочисленных научных статей (большинство из них здесь не упоминаются), некоторые из статей стали необходимыми этапами при подготовке кандидатских диссертаций (Пискункова, Пименова, 1970; Пискункова и др., 1970, 1971, 1972; Сидорова, Максимова, 1984, 1985, 1989а,б и др.). Под руководством М.Н. Пименовой Нина Федоровна Пискункова подготовила и успешно защитила диссертацию на тему «Использование органических кислот *Scenedesmus quadricauda*» (1972). Под руководством И.В. Максимовой были подготовлены и защищены диссертации Н.В. Горской «Выделение в среду органических веществ синхронной культурой *Chlorella pyrenoidosa* штамм S-39» (1978) и О.А. Сидоровой «Светочувствительные антибактериальные вещества *Westella botryoides* и их роль в подавлении роста бактерий» (1985). И.В. Максимова стала одним из авторов учебника «Фототрофные микроорганизмы» (Кондратьева и др., 1989). Необходимо также отметить ее участие в разработке методов хранения коллекционных культур микроводорослей (Плеханов, Максимова, 1981; 1996; Максимова и др., 1993).

Таким образом, многочисленные работы по изучению разнообразных аспектов биологии микроводорослей, проведенные на кафедре микробиологии, составили заметную страницу в ее научной истории.

Особое место в истории альгологических исследований на кафедре микробиологии занимают работы Михаила Викторовича Гусева (1934 – 2005) и его учеников. Дипломная работа М.В. Гусева (1957) была посвящена пропионовокислородному брожению, однако в дальнейшем объектом его исследований стали синезеленые водоросли — прокариотные фототрофные микроорганизмы, сыгравшие ключевую роль в создании кислородной атмосферы и в эволюции биосферы, в целом. Научные интересы Михаила Викторовича сфокусировались на вопросах взаимодействия клетки с кислородом (Гусев, 1964, позднее Гусев, Гохлернер, 1980 и др.) Этим проблемам посвящены кандидатская и докторская диссертации М.В. Гусева: «Фотосинтез и отношение к кислороду некоторых синезеленых водорослей» (1963) и «Сравнительно-физиологический анализ взаимодействия прокариотных фототрофов с молекулярным кислородом» (1971), соответственно. Другой важный и эстетически притягательный аспект его исследований — пигментный состав синезеленых водорослей и хроматическая адаптация. Уже ранние работы М.В. Гусева характеризуются разносторонним подходом и широтой взглядов, что нашло отражение в обзорных работах и учебных пособиях по биологии этих фототрофов (Гусев, 1961, 1968, Гусев, Минеева, 1973, позднее Гусев, Никитина, 1979).

Под руководством М.В. Гусева на кафедре микробиологии было написано около 15 дипломных работ: «Изучение динамики фосфата в культурах синезеленых водорослей в связи с потреблением углекислоты и некоторых органических соединений» (Шапиро А.М., 1963); «Взаимоотношения синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* с бактериями» (Божукова Е.Е., 1963); «Изменения в пигментном аппарате *Anacystis nidulans*» (Гринченко, 1965); «Влияние углеродсодержащих сред на урожай и пигментный аппарат синезеленой водоросли *Anacystis nidulans*» (Богоров, 1967); «Хроматические изменения у *Anacystis nidulans*» (Юнусова Л.С., 1966); «Хроматические изменения *Anacystis nidulans*» (Мухина О.В., 1967); «Хроматические изменения синезеленой водоросли *Anacystis nidulans*» (Кострикина Н.А., 1968); «Отношение к O₂ синезеленой водоросли *Anacystis nidulans*» (Касаткина Т.И., 1969), «Изучение взаимодействия синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* с O₂» (Корженевская Т.Г., 1970); «Фотоиндуцированные изменения рН и кислородный метаболизм облигатно фототрофных

синезеле-ных водорослей» (Сенцова О.Ю., 1971); «Фенилаланингидроксилазная активность и влияние L-фенилаланина на метаболизм *Anabaena variabilis*» (Ушакова Н.А., 1971), «Некоторые ха-рактеристики темнового поведения синезеленой водоросли *Anabaena variabilis*» (Сахно М.А., 1972); «Изучение процессов роста, развития и отмирания синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* в условия различной освещенности» (Леках Р.Г., 1975); «Изучение литических ферментов синезеленых водорослей» (Юдина Т.Г., 1975), «Влияние глюкозы на истощение клеток *Anabaena variabilis*» (Иванова Т.И., 1974), (последняя работа выполнена под руковод-ством сотрудницы Гусева К.А. Никитиной).

На кафедре микробиологии учениками М.В. Гусева были подготовлены кандидатские диссертации: Корженевская Т.Г. Выживание и деструкция в темноте облигатно фототрофной синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* (1975); Сенцова О.Ю. Фосфорный обмен и отношение к кислороду синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* при темном голодании (1976) и др.

Особое место альгологических исследований М.В. Гусева на кафедре микробиологии обусловлено, во-первых, с тем, что фактически параллельно с его исследованиями в научном мире происходила подготовка революционного переворота в систематике синезеленых водорослей/цианобактерий: в конце 1970-х годов из объектов альгологии они стали объектами бактериологии. Это повлекло за собой многочисленные бурные дискуссии, но, как показало дальнейшее развитие науки, это был правильный шаг, в значительной мере повлиявший на формирование современной биологической картины мира. Поскольку тематика данной статьи ограничена альгологическими исследованиями, вопросы изучения цианобактерий формально оказываются за ее пределами. Другая особенность — переход в 1976 г. М.В. Гусева и группы его сотрудников на кафедру физиологии растений, следовательно, опять же формально, его исследования, проведенные не на кафедре микробиологии, оказываются за пределами темы данной статьи. Это объясняет неполноту приведенных здесь сведений. Необходимо, однако, отметить, что 20-летний период работы Михаила Викторовича на кафедре микробиологии был, несомненно, весьма ярким и плодотворным.

Накануне 50-летия кафедры микробиологии МГУ (1974) в качестве одного из ее главных научных направлений отмечалось изучение фотосинтеза (фототрофов). Эта тема включала сравнительное изучение физиолого-биохимических свойств фотосинтезирующих микроорганизмов и выяснение взаимоотношений водорослей с другими микроорганизмами. Исследования охватывали почти весь спектр известных на тот момент групп фототрофных микроорганизмов: пурпурные и зеленые бактерии, синезеленые водоросли (цианобактерии), микроскопические формы зеленых и других групп водорослей. Столь широкое изучение биоразнообразия фототрофных микроорганизмов имело большое методологическое значение и оставило значимый след в научном наследии кафедры микробиологии.

Через несколько лет после ухода научной группы М.В. Гусева изучение цианобактерий на кафедре микробиологии возобновилось: отдельные исследования проводились под руководством Е.Н. Кондратьевой и ее сотрудников: «Азотфиксация у цианобактерий в зависимости от условий среды» (Юркова Н.А., 1986, дипломная работа); «Исследование способности цианобактерий к фотосинтезу без выделения молекулярного кислорода» (Колотилова Н.Н., 1987, кандидатская диссертация), «Условия азотфиксации у цианобактерий» (Нгуен Тхань Хоа, 1985, кандидатская диссертация, руководитель Р.Н. Ивановский), но их было немного. Единичные дипломные работы — «Изучение чувствительности цианобактерий к тяжелым металлам и антибиотикам» (Сахурия М.Б., 2001), «Культивирование *Spirulina* sp. в разных условиях» (Нгуен Тхи Тхань Май, 2007) — были выполнены позднее под руководством Н.Н. Колотиловой. Ряд работ посвящен использованию биомассы фототрофных бактерий и микроводорослей для переработки в биогаз, например, «Анаэробное разложение биомассы фототрофных микроорганизмов» (Слепова Е.В., 2001, руководитель А.И. Нетрусов) и другие. Но в целом, исследования фототрофов продолжаются в основном с аноксигенными фототрофными бактериями.

Литература

- Алешина Е.С.** (1961) Получение бактериологически чистых культур зеленых жгутиковых галофильных водорослей. *Вестник Моск. Ун-та.* **4:** 62 – 66.
- Гусев М.В.** (1961) Синезеленые водоросли (обзор). *Микробиология.* **30:** 1108 – 1128.
- Гусев М.В.** (1964) Роль кислорода в метаболизме низших фотосинтезирующих организмов. *Бюлл. МОИП.* **3:** 159 – 160.
- Гусев М.В.** (1968) Биология синезеленых водорослей. Изд-во Моск. Ун-та, М.
- Гусев М.В., Гохлернер Г.В.** (1980) Свободный кислород и эволюция клетки. Изд-во Моск. Ун-та, М.
- Гусев М.В., Минеева Л.А.** (1973) Микробиология (учебник). Изд-во Моск. Ун-та, М.
- Гусев М.В., Никитина К.А.** (1979) Цианобактерии. Физиология и метаболизм. Наука, М.
- Кондратьева Е.Н., Максимова И.В., Самуилов В.Д.** (1989) Фототрофные микроорганизмы: учебное пособие. Изд-во Моск. Ун-та, М.
- Максимова И.В.** (1974) Влияние CO₂ на выделение органических веществ в темноте *Chlorella pyrenoidosa*. *Микробиология.* **43:** 34 – 38.
- Максимова И.В.** (1979а) Интенсивность фотосинтеза и образование внеклеточных продуктов у *Nitzschia ovalis* Arn. при разных концентрациях кислорода. *Науч. докл. Высш. шк. Биол. Науки.* **1:** 78 – 84.
- Максимова И. В.** (1979б) Интенсивность выделения водорастворимых органических веществ суспензиями клеток зеленых водорослей в условиях, обеспечивающих высокую скорость фотосинтеза, в сб. Роль организмов в круговороте веществ в замкнутых экологических системах. *Мат-лы X Всесоюз. Совец.* Канев. 140 – 144.
- Максимова И.В.** (2007) Инна Васильевна Максимова. В сб. *Мозаика судеб биофаковцев МГУ 1930 – 1960-х годов поступления. Т. I. 1930 – 1950-е годы* (сост. Л.И. Лебедева). Т-во науч. изд. КМК, М. 365 – 378.
- Максимова И.В., Выборных С.Н.** (1966) Получение бактериологически чистой культуры диатомовых водорослей. *Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки.* **2:** 188 – 194.
- Максимова И.В., Горская Н.В., Пименова М.Н.** (1972) Выделение органических веществ *Chlorella pyrenoidosa* в процессе роста и деления клеток. *Микробиология.* **41:** 59 – 63.
- Максимова И.В., Кытова П.А., Пименова М.Н.** (1974) Изменение скорости роста сопутствующей микрофлоры в культурах водорослей при освещении и в темноте. *Вестн. Моск. Ун-та.* **5:** 79 – 83.
- Максимова И.В., Пименова М.Н.** (1962) Влияние антибиотиков на рост *Chlorella vulgaris* и сопутствующей микрофлоры при совместном выращивании. *Микробиология.* **31:** 904 – 909.
- Максимова И.В., Пименова М.Н.** (1966) Природа органических соединений, выделяемых в среду растущими культурами зеленых водорослей. *Микробиология.* **35:** 623 – 632.
- Максимова И.В., Пименова М.Н.** (1969а) Выделение органических кислот зелеными одноклеточными водорослями. *Микробиология.* **38:** 77 – 85.
- Максимова И.В., Пименова М.Н.** (1969б) Влияние сопутствующей микрофлоры на накопление органических веществ в среде при нестерильном выращивании *Chlorella*. *Микробиология.* **38:** 609 – 615.
- Максимова И.В., Пименова М.Н.** (1969в) Об устойчивости различных штаммов *Chlorella* к бактериальному заражению. *Науч. докл. высш. шк., Биол. науки.* **4:** 95 – 98.
- Максимова И.В., Плеханов С.Е., Кажлаева Т.Ф., Владимирова М.Г., Маслова И.П., Барцевич Е.Д.** (1993) Использование физиологических и функциональных характеристик зеленых микроводорослей при поиске оптимальных условий хранения коллекционных штаммов. *Вестн. Моск. Ун-та.* **Сер. 16, 34:** 39 – 47.
- Максимова И.В., Торопова Е.Г., Пименова М.Н.** (1965) Выделение органических веществ при росте зеленых водорослей на минеральных средах. *Микробиология.* **34:** 483 – 490.
- Милько Е.С.** (1962) Изучение потребности двух видов водорослей *Dunaliella* в минеральных и органических компонентах среды. *Вестник Моск. Ун-та.* **1:** 18 – 24.

- Милюко Е.С.** (1963а) Влияние освещенности и температуры на пигментобразование *Dunaliella salina*. *Микробиология*. **32**: 590 – 597.
- Милюко Е.С.** (1963б) Влияние различных факторов среды на пигментобразование водоросли *Dunaliella salina*. *Микробиология*. **32**: 299 – 307.
- Минеева Л.А.** (1962а) Развитие одноклеточных зеленых водорослей в зависимости от окислительно-восстановительных условий среды. *Микробиология*. **31**: 43 – 48.
- Минеева Л.А.** (1962б) Влияние света на автотрофное и гетеротрофное питание *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus*. *Микробиология*. **31**: 411 – 416.
- Пименова М.Н., Жданова Е.Н., Максимова И.В.** (1965) Определение живых и мертвых клеток в культурах протококковых водорослей. *Микробиология*. **34**: 1080 – 1085.
- Пименова М.Н., Максимова И.В.** (1966а) Данные о накоплении органических веществ в среде автотрофных культур одноклеточных водорослей. В сб. Управляемый биосинтез. Наука, М. 165 – 168.
- Пименова М.Н., Максимова И.В.** (1966б) Накопление органического вещества в автотрофных культурах водорослей. *Тр. МОИП*. **24**: 131 – 141.
- Пименова М.Н., Максимова И.В., Мелешко Г.И., Лебедева Е.К., Галкина Т.Б.** (1970) Микрофлора культуры *Chlorella* sp. К при длительном культивировании в установке ротационного типа с прямым возвратом среды. *Микробиология*. **39**: 645 – 650.
- Пименова М.Н., Пискункова Н.Ф.** (1977) Метаболизм органических соединений у микроводорослей. *Успехи микробиол.* **12**: 42 – 58.
- Пискункова Н.В., Пименова М.Н.** (1970) Влияние рН среды и углекислоты на ассимиляцию некоторых органических кислот *Scenedesmus quadricauda*. *Микробиология*. **39**: 970 – 973.
- Пискункова Н.Ф., Аль-Нури М.А., Пименова М.Н.** (1970) Зависимость фиксации *Scenedesmus quadricauda* радиоуглерода из органических кислот от наличия бикарбоната и величины рН. *Вестн. Моск. ун-та*. **4**: 117 – 120.
- Пискункова Н.Ф., Пименова М.Н., Баклашова Т.Г.** (1971) Некоторые данные о роли фотосинтеза в использовании ацетата и пирувата *Scenedesmus quadricauda*. *Микробиология*. **40**: 386 – 389.
- Пискункова Н.Ф., Пименова М.Н., Свинцова Л.Н.** (1972) Ассимиляция гликолата *Scenedesmus quadricauda* в зависимости от условий культивирования. *Микробиология*. **41**: 765 – 769.
- Плеханов С.Е., Максимова И.В.** (1981) Влияние изменения физико-химических показателей среды на развитие *Scenedesmus quadricauda*. *Микробиол. ж.* **43**: 229 – 234.
- Плеханов С.Е., Максимова И.В.** (1996) Функциональное состояние культур хрококковых водорослей и накопление внеклеточных органических веществ. *Физиол. раст.* **43**: 116 – 123.
- Работнова И.Л.** (2007) Ирина Леонидовна Работнова. В сб. *Мозаика судеб биофаковцев МГУ 1930 – 1950-х годов поступления. Т. I. 1930 – 1950-е годы.* (сост. Л.И. Лебедева). Т-во научных изданий КМК, М. С. 74 – 81.
- Сидорова О.А., Максимова И.В.** (1985) Липиды зеленой водоросли *Westella botryoides* и их светозависимая антибактериальная активность. *Физиол. раст.* **32**: 465 – 472.
- Сидорова О.А., Максимова И.В.** (1984) Угнетение роста бактерий в фотоавтотрофной культуре морской зеленой водоросли *Westella botryoides*. *Изв. АН СССР. Сер. биол.* **3**: 446 – 450.
- Сидорова О.А., Максимова И.В.** (1989а) Причины антибактериальной активности хлорофиллидов при освещении. *Вестн. Моск. Ун-та*. **3**: 31–35.
- Сидорова О.А., Максимова И.В.** (1989б) Влияние кислотности среды на светозависимую антибактериальную активность жирных кислот. *Микробиология*. **58**: 985 – 989.
- Успенская В.И.** (1966). Экология и физиология питания пресноводных водорослей. *Курс лекций для студентов биологических факультетов государственных университетов.* Изд-во Моск унта, М.

- Успенская В.И.** (1936а) Физиология питания и развитие таллома *Stigeoclonium tenue* Klebsi. *Микробиология*. **5**: 1 – 28.
- Успенская В.И.** (1936б). Влияние силы света и концентрации нитратов на развитие таллома и образование зооспор и гамет *Stigeoclonium tenue* Klebsi. *Микробиология*. **5**: 308 – 321.
- Успенский Е.Е.** (1915) Марганец в растении. *Ж. Оп. Agr.* **16**: 292 – 535.
- Успенский Е.Е.** (1922) Марганец в растении, II (К вопросу о поступлении и действии слабых оснований). *Ж. Моск. Отд. Русск. Ботан. Об-ва*. **1**: 65 – 95.
- Успенский Е.Е.** (1924). К вопросу об изучении действия различных доз железа (буферный в отношении железа раствор). *Тр. Науч. ин-та по удобрениям*. **23**: 3 – 32.
- Успенский Е.Е.** (1925) Железо как фактор распределения водорослей. Изд. Асс. НИИ 1 МГУ, М.
- Успенский Е.Е.** (1926) Нормальная питательная среда для водорослей и воспроизведение естественных вод. В сб. Дневник съезда ботаников. (ред. Успенский Е.Е.). Изд. Асс. НИИ 1 МГУ, М. 175 – 176.
- Успенский Е.Е.** (1932) К вопросу о задачах и путях микробиологии в связи с развитием городского водоснабжения и в особенности при строительстве водохранилищ: *Микробиология*. **1**: 89 – 111.
- Успенский Е.Е.** (1934) Новые задачи биологического исследования водохранилищ. *Материалы совещания, 15 – 17.04.1934 г.* В сб. *Труды Ин-та водоснабжения*. М. 123 – 133.
- Успенский Е.Е.** (1934) Превращение одних наследственных форм в другие и возникновение новых в роде *Spirogyra*. *Микробиология*. **3**: 169–203, 437–469.
- Успенский Е.Е.** (1936) К энергетике жизненных процессов. В сб. *Памяти К.А. Тимирязева. Сб. докладов и материалов сессии Биологического института им. К.А. Тимирязева, посвященной 15-летию со дня смерти К.А. Тимирязева (1920 – 1935)*. М. 127 – 170.
- Успенский Е.Е.** (1963) Физико-химические условия среды как основа микробиологических процессов. (ред. Кузнецов С.И.) Изд-во АН СССР, М.
- Uspenski E.E., Uspenskaja W.J.** (1925) Reinkultur und ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Volvox minor* und *Volvox globator* in einer synthetischen Nahrlosung. *Zeitsch. f. Bot. Bd. XVII*: 273 – 308.

**Биоразнообразие и экология грибов
на кафедре микологии и альгологии МГУ имени М.В. Ломоносова
(к 100-летию кафедры)**

Сидорова И.И.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
irsidor2008@yandex.ru*

Кафедра низших растений МГУ произошла из лаборатории низших растений, организованной в 1902 г. профессором И.Н. Горожанкиным при кафедре ботаники. Юридическое оформление лаборатории в кафедру произошло в 1918 г. Кафедра входила в состав биологического отделения физико-математического факультета, а с образованием биологического факультета (1930 – 1933 гг.) была включена в его состав. Первым заведующим кафедрой стал профессор Лев Иванович Курсанов (1877 – 1954). Ботаник “горожанкинской” школы, он углубил онтогенетический метод изучения низших растений и дополнил его цитологическим методом. Его монография по ржавчинным грибам является крупным исследованием по цитологии и эволюции этой группы. Онтогенетическое и морфолого-цитологическое направление стало преобладающим в изучении низших растений на кафедре.

Однако, уже в довоенный период на кафедре складывается эколого-флористическое направление. Первым следует назвать Н.А. Комарницкого — широко эрудированного ботаника, основной круг интересов которого был сосредоточен в области флористики как низших, так и высших растений. Им был основан гербарий грибов и лишайников кафедры. Под его руководством выполнены первые лихенологические работы и организовано преподавание лихенологии (лекционный курс и практикум) на кафедре.

В 30-х годах XX века на кафедре были начаты исследования почвенных грибов (Л.И. Курсанов, Т.Н. Шкляр). Ими было проведено сравнительное изучение микофлоры почв географически удаленных регионов (Курсанов, Шкляр, 1938).

Итогом этих работ стала кандидатская диссертация Т.Н. Шкляр (Шкляр, 1941) «Сравнительное изучение состава и некоторых биохимических функций микофлоры северных и южных почв».

Исследования почвенных микромицетов в эти годы в значительной степени были связаны с большим интересом к антибиотикам грибов и их поиску. Ведущее место стало занимать изучение грибов-продуцентов антибиотиков. Кафедра готовила специалистов для антибиотической промышленности и исследовательских лабораторий. Л.И. Курсанов поддержал организацию в 1953 г. на биолого-почвенном факультете межкафедральной лаборатории антибиотиков. На кафедре с конца 40-х годов читал курс антибиотиков Г.Ф. Гаузе. В помощь исследователям и студентам, страдавшим от недостатка литературы по почвенным грибам, Л.И. Курсанов издал в 1947 «Пособие по определению грибов из родов *Aspergillus* и *Penicillium*».

В 1946 г. на кафедру пришла Т.П. Сизова. С ее именем связан значительный этап в развитии исследований почвенных грибов. Широко известны работы Т.П. Сизовой и ее многочисленных учеников, посвященные закономерностям географического распространения почвенных грибов, влиянию условий среды на их распространение, физиологические и морфологические характеристики, грибам ризосферы как древесных, так и травянистых растений, их антагонистическим свойствам и влиянию на растения. По существу, Татьяна Петровна работала с грибами как ризосферы, так и микоризосферы, хотя последнее понятие тогда еще не было сформулировано. И самое главное — Т.П. Сизова была учителем всех нас, кого судьба столкнула в дальнейшем с почвенными микромицетами, научила нас определять эти сложные, загадочные грибы и во чтобы то ни стало добиваться успеха.

Важным событием в истории кафедры стал переезд в 1954 г. в новое здание МГУ. Это позволило расширить площадь лабораторий, увеличить число сотрудников, усилить техническую базу. Одновременно была расширена и тематика научных работ.

В 1955 г. кафедрой возглавил Михаил Владимирович Горленко (1908 – 1994) — крупный специалист в области изучения фитопатогенных грибов и бактерий. Начал постепенно увеличиваться и состав кафедры, и разнообразие направлений исследований в областях микологии, фитопатологии и альгологии. Обладая широким научным кругозором и острым любопытством естествоиспытателя, М.В. Горленко активно поддерживал на кафедре флористико-экологические направления работ. Он всячески способствовал развитию научных исследований кафедры на базе Звенигородской биостанции МГУ.

В конце 60-х годов М.В. Горленко подключился к исследованиям биоразнообразия агарикоидных агарикомицетов, а позднее провел серьезные исследования биоты мучнисторосяных грибов Московской области (Горленко, 1983). Эту работу он не прекращал до последних дней своей жизни.

Собственно эколого-флористические исследования проводятся на кафедре в рамках темы: «Биологическое разнообразие грибов и лишайников России, их место и роль в структурно-функциональной организации экосистем», позднее «Биологическое разнообразие и экология грибов и лишайников как основа рационального природопользования» (руководитель тем И.И. Сидорова). и многочисленных программ по грантам. Но не будет преувеличением сказать, что все микологические исследования на кафедре имели и имеют те или иные флористические и экологические аспекты: сбор материала, элементы факториальной экологии, популяционной экологии, синэкологический подход к изучению тех или иных сообществ и др.

Исследования по представленным темам проводятся в нескольких направлениях:

I. Исследования таксономических, экологических или эколого-трофических групп на больших территориях, часто на ООПТ;

II. Детальные многолетние исследования тех или иных таксономических, экологических или эколого-трофических групп на ограниченной территории в течение всего периода вегетации;

III. Исследования места и роли грибов в структурно-функциональной организации лесных экосистем и их биотических взаимодействий.

Традиционные для кафедры исследования почвообитающих микромицетов успешно продолжены А.В. Александровой и ее учениками (И.И. Алдобаева, аспиранты и студенты кафедры). Ею отработана стандартизованная методическая схема сбора и обработки материалов для характеристики комплекса почвенных микромицетов изучаемых природных местообитаний, позволившая получить сравнимые данные о видовом богатстве и таксономической структуре почвообитающих грибов различных местообитаний.

Изучение разнообразия и распространения почвообитающих микромицетов было проведено в различных местообитаниях разных регионов России, Северной Монголии и Вьетнама. В центре Европейской части России это были биостанции в Московской и Тверской областях, заповедник Калужские засеки; в степной зоне — заповедники Аскания-Нова, Шульган-Таш, Ростовский заповедник, Богдинско-Баскунчакский; в центральной Сибири — Енисейская биостанция Мирное, две точки в Бурятии, Якутия; на Дальнем Востоке — Кроноцкий заповедник на Камчатке, Магаданская область, Приморье; биостанция Конин Нуга на севере Монголии.

С 2009 года ведется активное изучение микроскопических грибов Вьетнама. Проанализированы материалы из 15 особо охраняемых территорий Вьетнама, расположенных в северной, центральной и южной частях страны, в горной и равнинной частях. Всего выявлено 510 видов микромицетов из 148 родов. Проанализировано влияние экологических факторов (климатические особенности, рельеф, почвы, типы леса и т.п.) на формирование комплексов микромицетов. Показатели видового разнообразия снижаются с увеличением высоты над уровнем моря. При этом закономерно изменяются и соотношения таксономических групп микромицетов. Выявлен широтно-зональный тренд в смене видового состава микроскопических грибов, определяемый совокупностью факторов окружающей среды. Анализ их

распространения позволил выявить закономерные отличия видового состава почвенных микромицетов в тропических регионах от такового в зонах с умеренным климатом.

В результате этой работы собрана коллекция чистых культур микромицетов, в которую входят 1750 штаммов 470 видов, изолированных с разных субстратов из лесов разных типов. С культурами проводится работа по изучению их потенциала как продуцентов биологически активных веществ, представляющих интерес для фармакологии.

На основании собранных материалов А.В. Александровой защищена докторская диссертация (Александрова, 2013).

На рубеже XX – XXI на кафедре сложилось самостоятельное направление — изучение грибов экстремальных местообитаний. Оно включает всесторонние исследования культивируемых алкалофильных и алкалотлерантных грибов щелочных засоленных почв различных регионов земного шара: России, Монголии, Казахстана, Кении и Танзании (Е.Н. Биланенко, М.Л. Георгиева, С.А. Бондаренко). Этому направлению посвящена статья в настоящем сборнике (Биланенко и др., 2018).

В.П. Прохоров посвятил более 30 лет исследованиям дискомицетов России и сопредельных стран. Их результатом было выявление на территории России более 500 видов дискомицетов из разных эколого-трофических групп, принадлежащих к классам *Orbiliomycetes*, *Rezizomycetes* и *Leotiomycetes*. Он значительно расширил представления о такой малоизученной трофической группе как копротрофные дискомицеты: на территории России им были найдены 106 видов этой группы из 194 известных в мире видов. Итогом этих исследований стали докторская диссертация «Копротрофные дискомицеты России и сопредельных стран (видовое разнообразие, экология, география и таксономия)» (Прохоров, 1995) и издание монографии «Определитель копротрофных дискомицетов России. Дискомицеты. Вып. 1» в серии «Определители грибов России (Прохоров, 2004).

Большое внимание уделяется на кафедре исследованиям биоразнообразия и экологии грибов, ассоциированных с растениями (Е.Ю. Благовещенская). Работа по этой теме вводится в нескольких направлениях, включая симбиотические и паразитические виды. Во-первых, важным объектом исследований являются грибы-эндифиты злаков, которые бессимптомно присутствуют в тканях растения-хозяина. За время работы на кафедре удалось обнаружить присутствие данной группы грибов на территории России, создать коллекцию изолятов и получить новые данные об их биологии. Во-вторых, в фокусе внимания сейчас находится группа эпифитных грибов, которые обычно ускользают от внимания ученых, но могут иметь большое значение в жизни растений. На настоящий момент разработаны методики выявления эпифитов и идет накопление данных об их разнообразии. Также проводятся наблюдения за паразитическими грибами в природных местообитаниях. Эта работа ведется преимущественно на базе ЗБС МГУ и к настоящему моменту не только накоплен большой материал многолетних данных по сезонной динамике фитопатогенных грибов, но и расширены данные о видовом богатстве организмов этой группы на территории как Московской области, так даже и на территории России. Одновременно проводится сбор гербарных образцов фитопатогенных грибов из разных географических точек и создание базы для дальнейшей работы в данной области.

Т.Н. Барсукова провела исследования афиллофороидных агарикомицетов и миксомицетов особо охраняемых территорий России (Центрально-черноземный заповедник, Окский заповедник, Алтайский государственный заповедник) и тех же групп на территории Московской и сопредельных областей (видовой состав, приуроченность к субстратам, фенология). Интересны ее работы по видовому разнообразию афиллофороидных и гетеробазидиоидных грибов и миксомицетов в парках и лесопарковой зоне г. Москвы.

Первым гидромикологом на кафедре микологии и альгологии был Е.А. Кузнецов. Уже в студенческие годы он проявил интерес к низшим грибам, в частности траустохитриевым. Дипломную работу он выполнял под руководством Н.Я. Артемчук — сотрудницы Ин-та океанологии АН СССР. Е.А. Кузнецов работал на кафедре с 1985 по 1997 гг., затем был

сотрудником кафедры гидробиологии биологического факультета МГУ. Его любимым местом работы была Беломорская биостанция МГУ (ББС), но он проводил сборы материалов во многих регионах СССР и России: на Украине и в Средней Азии, на Байкале и в Приморском и Хабаровском краях, долго работал на острове Врангеля, а также совершил плавание на научно-исследовательском судне по Тихому и Индийскому океанам. Накопленные материалы вошли в его докторскую диссертацию «Грибы водных экосистем» (Кузнецов, 2003).

В начале 2000-х на ББС начались работы по исследованию микобиоты морских грунтов, почв и макрофитов, а также переходных приморских болот, в которых принимали участие студенты кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ (Е. Бубнова, Я. Киреев, О. Грум-Гржимайло, О. Коновалова, Н. Порхунова). В результате были защищены две кандидатские диссертации в области морской микологии (Е.Н. Бубнова — 2005; О.П. Коновалова — 2012) (Бубнова, Грум-Гржимайло, 2018).

Исследования лишенизированных грибов (лишайников) имеют в Московском университете глубокие корни. Организованную в 1804 году кафедру ботаники факультета физических и математических наук возглавил приглашенный из Геттингенского университета профессор Георг Франц Гофман, широко известный в Европе по монографическим исследованиям некоторых групп высших растений и лишайников. В Московском университете он продолжал флористические исследования. На кафедре низших растений исследования лишайников и создание их гербария были начаты Н.А. Комарницким. Сейчас на кафедре исследования лишенизированных грибов ведет Т.Ю. Толпышева, ее аспиранты и студенты. Круг ее интересов очень широк и включает биологическое разнообразие этой группы грибов в различных регионах, их таксономию, экологию и ценоотические связи, охрану редких и угрожаемых видов лишайников; она ведет также большую работу с гербарием лишайников кафедры. По итогам исследований ею защищена докторская диссертация «Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах» (Толпышева, 2005). Более подробно материалы по учебной и научной работе по лишайникам и литература приведены в статье Т.Ю. Толпышевой (Толпышева, 2018).

Миксомицеты, не принадлежащие к грибам, традиционно представляют объекты исследований кафедры. Работа с ними была начата Т.П. Сизовой в рамках проведения летней полевой практики на Звенигородской биостанции МГУ. В дальнейшем материалы по миксомицетам были собраны и обработаны Т.Н. Барсуковой (см. выше). В настоящее время на кафедре микологии и альгологии проводятся систематические исследования миксомицетов России (В.И. Гмошинский, аспиранты и студенты кафедры). Для сравнительно полного выявления видового разнообразия миксомицетов той или иной территории разработана методика, сочетающая многолетние полевые сборы в разные сезоны с использованием метода «влажных камер». Полевые сборы спороношений миксомицетов и субстратов для влажных камер проведены на территории ряда заповедников, Звенигородской и Беломорской биостанций МГУ. Создана электронная база данных коллекции миксомицетов кафедры, которая включает 8607 образцов спороношений миксомицетов. Составлен сводный список видов миксомицетов России, включающий 403 вида. Создана база данных, для визуализации которой разработан интернет-ресурс <http://myxo.site/russia/ru/> Более подробно работы этого направления представлены в статьях В.И. Гмошинского с соавторами (Гмошинский и др., 2018) и Ф.М. Бортникова и А.В. Матвеева (Бортников, Матвеев, 2018).

Исследования II и III направлений по теме «Биологическое разнообразие и экология грибов и лишайников как основа рационального природопользования» базируются на Звенигородской биостанции им. С.Н. Скадовского биологического факультета МГУ, которой в 2010 году исполнилось 100 лет; в структуру МГУ она входит с 1934 года. ЗБС уже в течение нескольких десятилетий служит базой для научно-исследовательской работы и полевых практик студентов разных факультетов МГУ.

Научные исследования на ЗБС были начаты сотрудниками кафедры в 40-х годах XX века под руководством Л.И. Курсанова. Наиболее значительные работы были проведены в то время по почвенным грибам и их связям с растениями Т.П. Сизовой. Их результаты легли в основу ее кандидатской диссертации «Материалы по микрофлоре ризосферы древесных пород» (Сизова, 1961).

С начала 60-х годов научно-исследовательская работа кафедры на биостанции была значительно расширена и систематизирована по инициативе заведующего кафедрой М.В. Горленко. На биостанции проводятся многоплановые исследования по инвентаризации видового состава и фенологии разнообразных групп грибов, многолетней динамике видового разнообразия агарикоидных агарикомицетов, роли грибов в структурно-функциональной организации мико- и микробиоты почв лесных экосистем, микоризам и др. В 50-х годах XX века было построено новое здание лаборатории низших растений, что позволило более широко развернуть исследовательскую работу.

ЗБС МГУ расположена на западе Московской области (Московская обл., Одинцовский район 55°41'00"N 36°43'00"E). Район ЗБС входит в состав Клинско-Дмитровской эрозионно-ледниковой гряды, представляющей волнистую моренную равнину с отдельными холмами и древними ложбинами. На территории ЗБС четко выделяются водораздельное плато, древние террасы и современная пойма р. Москвы. Район Звенигорода входит в зону южной тайги, подзону елово-широколиственных лесов. Леса занимают на ЗБС площадь около 650 га, из которой большая часть (600 га) приходится на водораздельное плато. ЗБС представляет очень удобную базу для полевых исследований по указанным выше разделам темы.

Трудно переоценить актуальность региональных систематических исследований многолетней динамики биологического разнообразия грибов, так как только они могут дать точные количественные данные для выводов о тенденциях изменения состояния популяций того или иного вида, требуемые для применения критериев и категорий Красных Списков МСОП ((Dahlberg, Mueller, 2011). Применительно к агарикомицетам это определяется не только флуктуациями плодоношения по годам, но и четко выраженной сезонной и многолетней динамикой биомассы мицелия, что установлено у многочисленных видов с многолетним мицелием (Великанов, 1997).

Исследования видового разнообразия агарикоидных агарикомицетов начаты в заказнике ЗБС (И.И. Сидорова, М.В. Горленко, Л.Л. Великанов, Г.И. Сидорова) маршрутными (на постоянной сети маршрутов) и стационарными методами. Определяли видовой состав агарикомицетов, количественные характеристики представленности видов. По итогам изучения биоразнообразия агарикомицетов опубликована монография (Горленко и др., 1989).

Анализ динамики видового богатства по материалам 1964 – 2010 показал, что оно незначительно варьировало по годам, а его значимое сокращение в 1972, 1981, 1996 – 1997, 2005 гг. определялось гидротермическими условиями сезонов и эффектом последействия на следующий год. Показатели, основанные на количественной представленности видов (индекс Шеннона, индекс доминирования Симпсона), четко свидетельствуют о перестройке структуры микробиоты. Общий тренд изменений биоты агарикомицетов в Московской области совпадает с описанным в ряде стран Европы (Arnolds, 1988, 1991), однако, для некоторых угрожаемых видов нами отмечено значимое увеличение численности. К основным причинам изменений видового разнообразия агарикомицетов относят в первую очередь антропогенные нарушения природных местообитаний (Arnolds, 1991; Lilleskov et al., 2011). Не меньшее влияние на структуру микробиоты и ее сезонную и долгосрочную динамику оказывают природные факторы — климатические условия (Ширяев, 2009; Gange et al., 2011) и сукцессионные изменения растительности (Twieg et al., 2007). Последние — одна из причин различий в динамике частоты встречаемости и численности видов в разных регионах. Так, в отличие от стран Европы, на территории ЗБС наблюдается тенденция к увеличению численности видов, ассоциированных с хвойными, связанная с выпадом в сообществах березы и замещения ее елью. На структуру микробиоты влияют также изменения в травянистом ярусе (прогрессирующее доминирование кислицы, зарастание мертвопокровных ельников и др.).

Продолжение многолетнего изучения видового состава и динамики агарикоидных базидиомицетов на территории ЗБС (Е.Ю. Воронина) позволило выявить к настоящему моменту по литературным и полученным автором данным 799 видов агарикоидных базидиальных грибов (728 видов выявлено автором). Продолжаются наблюдения фенологии и динамики агарикомицетов на многолетних пробных площадях. Гербарные образцы более 700 видов переданы в гербарий БИН РАН, в гербарий кафедры включены 177 видов. В настоящее время проводится обработка полученных данных и подготовка к публикации рукописи конспекта биоты агарикоидных базидиомицетов территории ЗБС МГУ.

По разделу темы «Исследования места и роли грибов в структурно-функциональной организации лесных экосистем и их биотических взаимодействий» на ЗБС годов прошлого века ведутся систематические исследования микробиологии гифосферы и микоризосферы агарикоидных базидиомицетов. Выбор этой проблемы был обусловлен следующими причинами. В течение длительного времени средообразующая роль организмов гетеротрофного блока, прежде всего грибов, недооценивалась. Показательно сравнение дат введения в научную литературу связанных с этими представлениями ключевых понятий почвенной биологии. Если термин «ризосфера» для описания зоны влияния корней растений на окружающую их почву был предложен Л. Хилтнером в начале прошлого века, представление о гифосфере было в общих чертах сформулировано Р. Торнтоном лишь полвека спустя, а в приложении к базидиомицетам — М. Станеком в 1968 году. Почти в это же время при изучении микробиоты ризосферы микоризованных и немикоризованных корней древесных растений были обнаружены существенные различия между ними. В связи с этим, было предложено рассматривать, наряду с ризосферным эффектом, — «микоризосферный» и было сформулировано понятие о «микоризосфере» как о реально существующей структуре в природных экосистемах, более точно отражающее характер воздействия микоризованных растений на микроорганизмы почвы. Гифосфера и микоризосфера представляют собой специфические пространственно организованные местообитания, а мицелий и микоризные чехлы можно рассматривать как активные функциональные структуры, обеспечивающие их пространственную организацию. Гифосфера в почве и подстилке практически вездесуща. Именно в ней осуществляются как контактные, так и аллелохимические взаимодействия агарикоидных базидиомицетов с почвенной биотой. По значимости гифосфера грибов вполне сопоставима с ризосферой (подробнее см. Voronina, Sidorova, 2017).

Для понимания процессов, протекающих в микоризосфере и гифосфере, необходимы широкие исследования биоты этих специфических местообитаний. Однако, данные по этой проблеме в мировой литературе относятся почти исключительно к микоризосфере симбиотрофов, а исследования микробиоты (преимущественно бактерий) проведены для микоризосферы единичных видов симбиотрофов и древесных пород, имеющих производственное значение. Часто не в природе, а в микрокосме. Практически отсутствуют данные о гифосфере агарикомицетов — сапротрофов, играющих ведущую роль в процессах деструкции в лесных экосистемах, что не позволяет сравнивать влияние на биоту почв двух групп грибов, играющих фундаментально разные роли в экосистемах и различающихся как по способу питания, так и лимитирующим факторам развития.

В связи с этим на базе ЗБС с начала 80-х годов проводятся широкие исследования микробиоты гифосферы и микоризосферы агарикоидных базидиомицетов (Л.Л. Великанов, И.И. Сидорова, Е.Ю. Воронина, А.В. Александрова). Цель их — одновременный анализ влияния агарикомицетов из разных таксономических и эколого-трофических групп на основные группы почвенных микроорганизмов — бактерии и микромицеты. Действие на микробиоту почв изучено у большой выборки преимущественно агарикоидных базидиомицетов — 85 видов, принадлежащих к 44 родам из 30 семейств и 10 порядков. В работе был использован новый метод комплексного изучения мико- и микробиоты в картированных колониях агарикомицетов, позволяющий проводить одновременный количественный и качественный учет бактерий и грибов методом посева на стандартные и селективные питательные среды и определение биомассы бактерий и мицелия грибов прямыми методами при точной локали-

зации объектов исследований. Эти материалы послужили основой для разработки концепции регуляторной роли агарикомицетов в пространственно-временной и функциональной организации микробиоты почв лесных экосистем и ее возможных механизмов (цикл публикаций 1982 – 2017 годов). Они вошли частично как раздел в докторскую диссертацию Л.Л. Великанова (Великанов, 1997). Итоги сравнительного анализа микробиоты ризосферы, микоризосферы и гифосферы симбиотрофных грибов ели и березы вошли в кандидатскую диссертацию Е.Ю. Ворониной (Воронина, 2008).

Интересные результаты дал сравнительный анализ численности культивируемой микробиоты гифосферы агарикомицетов из групп сапротрофов (подстилочных и гумусовых) и симбиотрофов (И.И. Сидорова, Е.Ю. Воронина). Эти группы грибов различаются по трофическому статусу и играют фундаментально разные роли в экосистемах. Для исследования влияния гифосферы на численность культивируемых микромицетов и бактерий на территории Звенигородской биостанции были выбраны доминантные и частые модельные виды из этих групп. Объем общей выборки приведен выше. Анализ массива данных позволил установить существенные различия типов влияния агарикомицетов с разным трофическим статусом.

Проведены исследования видового состава грибов — корневых эндофитов и симбионтов орхидной микоризы и микоризы грушанковых, а также по уточнению трофического статуса и выявлению степени гетеротрофии некоторых представителей (орхидные — *Goodyera repens*, грушанковые — *Orthilia secunda*, *Pyrola media*, *P. rotundifolia*) методом анализа стабильных изотопов углерода и азота (Е.Ю. Воронина, студенты кафедры). Молекулярными методами (участок ITS1f-ITS4) выявлено 28 грибных таксонов различного ранга: эктомикоризообразователи (*Laccaria*, *Lactarius*, *Piloderma*, *Tomentella*, *Russula*), симбионт вересковой микоризы *Pezoloma ericae*, эндофиты (*Phialocephala*) и патогенный в отношении других растений *Colletotrichum truncatum* (получен также в культуре), ксилосапротрофы (*Bjerkandera*, *Trametes*), ранее известные исключительно для бесхлорофилльных орхидных. Выявлен общий для *G. repens* и ели симбионт *Russula vinosa*. Эктомикоризный род *Russula* впервые отмечен как симбионт *G. repens*, его представители — узкоспециализированные микобионты полных и частичных гетеротрофов. Методом анализа стабильных изотопов показано достоверное обогащение $\delta^{13}\text{C}$ (–27,5 и –24,5 ‰) в подземной части растения сравнительно с надземной, что указывает на разные источники С: корневище содержит углерод, полученный от микобионта, в то время как листья — преимущественно продукты фотосинтеза.

Исследования микофильных грибов на территории ЗБС позволили обнаружить более 150 видов, обитающих на макромицетах (агарикоидных, афиллофороидных и гастероидных базидиомицетах и аскомицетах) и миксомицетах (И.И. Сидорова). На модели микофильных грибов, развивающихся на макромицетах, проанализированы взаимодействия этой группы с грибами-хозяевами, мико- и микробиотой почв, насекомыми-мицетобионтами. По итогам работы И.И. Сидоровой защищена докторская диссертация «Микофильные грибы. Экология и возможные пути происхождения» (Сидорова, 1987).

Биоразнообразие апотециальных и перитециальных аскомицетов территории ЗБС изучали В.П. Прохоров и Е.Ю. Воронина, к настоящему времени ими обнаружено более 400 видов этих групп.

Выше упоминались исследования Е.Ю. Благовещенской по грибам-паразитам растений, выполненные на ЗБС.

В итоге всех перечисленных выше исследований значительно пополнен гербарий кафедры и созданы новые коллекции культур. Гербарий макромицетов включает 177 видов (Е.Ю. Воронина), гербарий и коллекция культур фитопатогенных грибов — 2572 объекта (Е.Ю. Благовещенская), коллекция почвообитающих микроскопических грибов — 3539 культур (А.В. Александрова), коллекция миксомицетов кафедры составляет 8607 образцов (В.И. Гмошинский). Особо следует отметить созданную на кафедре и активно пополняе-

мую коллекцию культур дикорастущих и культивируемых макромицетов (М.Ю. Дьяков, О.В. Воронко).

Литература

- Александрова А.В.** (2013) Почвообитающие микроскопические грибы: география и экология. Докт. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Биланенко Е.Н., Георгиева М.Л., Бондаренко С.А.** (2018) Грибы щелочных засоленных местообитаний. В этом сборнике.
- Бортников Ф.М., Матвеев А.В.** (2018) История изучения миксомицетов в России. В этом сборнике.
- Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А.** (2018) Морская микология в Московском университете. В этом сборнике.
- Великанов Л.Л.** (1997) Роль грибов в формировании мико- и микробиоты почв естественных и нарушенных биоценозов и агроэкосистем. Докт. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Воронина Е.Ю.** (2008) Влияние эктомикориз ели и березы на структуру комплексов почвообитающих микроорганизмов. Канд. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Гмошинский В.И., Матвеев А.В., Бортников Ф.М., Адашев В.Е.** (2018) Изучение миксомицетов на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ. В этом сборнике.
- Горленко М.В.** (1983) Мучнисто-росяные грибы Московской области. Семейство Erysiphaceae. Изд-во МГУ, М.
- Горленко М.В., Сидорова И.И., Сидорова Г.И.** (1989) Макромицеты Звенигородской биологической станции МГУ. Изд-во МГУ, М.
- Кузнецов Е.А.** (2003) Грибы водных экосистем. Докт. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Курсанов Л.И., Шкляр Т.Н.** (1938). Сравнительное изучение микофлоры московских и батумских почв. *Бюлл. МОИП*, **47**: 223 – 232.
- Прохоров В.П.** (1995) Копротрофные дискомицеты России и сопредельных стран (видовое разнообразие, экология, география и таксономия). Докт. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Прохоров В.П.** (2004) Определитель копротрофных дискомицетов России. Дискомицеты. Вып. 1. Тов. научн. изд. «КМК», М.
- Сидорова И.И.** (1987) Микофильные грибы. Экология и возможные пути происхождения. Докт. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Сизова Т.П.** (1961) Материалы по микофлоре ризосферы древесных пород. Канд. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Толпышева Т.Ю.** (2005) Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах. Докт. дисс. Петрозаводский государственный университет, Петрозаводск.
- Толпышева Т.Ю.** (2018) Лихенология на кафедре микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова. *Успехи мед. микол.* **19**: 431 – 436.
- Ширяев А.Г.** (2009) Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия. *Вестн. экол. лесовед. ландшафтовед.* **9**: 37 – 47.
- Шкляр Т.Н.** (1941) Сравнительное изучение состава и некоторых биохимических функций микофлоры северных и южных почв. Канд. дисс. МГУ имени М.В. Ломоносова, М.
- Arnolds E.** (1988) The changing macromycete flora in the Netherlands. *TBMS*, **90**: 391 – 406.
- Arnolds E.** (1991) Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric. Ecosyst. Env.* **35**: 209 – 244.
- Dahlberg A., Mueller G.M.** (2011) Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting on the conservation status of fungal species. *Fungal Ecol.* **4**: 147 – 162.
- Gange A.C., Gange E.G., Vohammad A.B., Boddy L.** (2011) Host shifts in fungi caused by climate change? *Fung. Ecol.* **4**: 184 – 906.

- Lilleskov E.A., Hobbie E.A., Horton T.R.** (2011) Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. *Fung. Ecol.* **4**: 174 – 183.
- Twieg B.D., Durrall D.M., Simard S.W.** (2007) Ectomycorrhizal fungal succession in mixed temperate forest. *New Phytol.* **176**: 437 – 447.
- Voronina E., Sidorova I.** (2017) Rhizosphere, mycorrhizosphere and hyphosphere as unique niches for soil-inhabiting bacteria and micromycetes. In: *Advances in PGPR Research.* (Singh H.B., Sarma B.K., Keswani C., eds.), CAB International, Wallingford, 165 – 186.

Грибы щелочных засоленных местообитаний

Биланенко Е.Н.¹, Георгиева М.Л.^{1,2}, Бондаренко С.А.^{1,3}

1. Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова

2. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков имени Г.Ф. Гаузе»

3. ФИЦ Биотехнологии РАН

e_bilanenko@mail.ru

Исследование грибов в различных местообитаниях, анализ их таксономического разнообразия, особенностей морфологии и физиологии традиционно для кафедры микологии и альгологии. Самостоятельное направление «Грибы экстремальных местообитаний» оформилось позже, на рубеже XX – XXI веков и началось с исследований культивируемых грибов в щелочных засоленных почвах.

Среди уникальных природных местообитаний с выраженным действием факторов, лимитирующих жизнь большинства эукариотных организмов, содовые озера и окружающие их щелочные засоленные почвы представляются удивительными и загадочными. Накопление соды в озерах понимается как процесс глобальный, связанный с углекислотным выветриванием, когда дождевые воды, просачиваясь через изверженные породы, насыщаются карбонатами. Основная реакция сводится к образованию содового раствора, при дегазации происходит выпадение карбонатов кальция и магния, и в растворе остается натрия. Испарение или вымораживание ведут к насыщению рассола карбонатами и хлоридами натрия и образованию донных осадков (Заварзин, 2007; Grant, 2006). В мелководных водоемах происходит обильное развитие микроорганизмов с образованием цианобактериальных матов на отмелях. На основании исследования водоемов Восточной Африки был сделан вывод о том, что содовые водоемы существуют с древнейших времен, и были более развиты, чем теперь, так как магматические породы занимали тогда на Земле большие площади. Есть гипотеза о существовании древнейшего содового океана. Отходя от взглядов в прошлое и обращаясь к настоящему, можно сказать, что содовое засоление распространено достаточно широко и большей частью приурочено к поясу лесостепей и степей, пустынь и саванн, то есть к аридным областям с широким развитием бессточных зон. Содовые озера присутствуют в Африке, Америке, Европе, Центральной Азии, Монголии, Австралии. На территории России это Западная Сибирь (Барабинская и Кулундинская степи) и Забайкалье (Кункурская степь, Даурия). Примерами крайне выраженного содового засоления могут служить оз. Вади-Натрон в Египте и оз. Магади в Кении, где значения pH стабильно поддерживаются на уровне 11-12. Вокруг озер формируются содовые, содово-хлоридные, содово-сульфатные почвы и также почвы с участием соды. Такие местообитания со стабильно высокими значениями pH рассматривают как экстремальные для большинства эукариот. Обитатели подобных почв испытывают многофакторный стресс, так как высокие значения pH создаются и поддерживаются высокими концентрациями солей. Защелачиванию, помимо сильного засоления, часто сопутствуют засуха, повышенная ультрафиолетовая радиация, а также высокая температура окружающей среды. До сих пор во многом остается загадкой вопрос о механизмах адаптации к действию стрессовых факторов, особенно к фактору pH, который влияет на физиологическую активность белков, нуклеиновых кислот, на растворимость и доступность питательных веществ, на состояние мембран, и даже незначительные сдвиги pH ведут к физиологическим нарушениям.

Несмотря на суровые условия, такие местообитания нельзя назвать безжизненными. Берега озер Кулундинской степи Западной Сибири покрыты зарослями растений-солянок (*Sueda* spp., *Salicornia* spp., *Atriplex* spp.), в воде развивается рачок *Artemia salina*, цисты которого обильно присутствуют в почве. На оз. Магади прилетают стаи фламинго, на берегах озера остаются помет, перья, трупы птиц, что обеспечивает поступление органики в почву.

К началу нашей работы с грибами микробное звено содовых озер было изучено подробно и с точки зрения биоразнообразия, и функционирования. Был сделан вывод о том, что это

сообщество полноценно, имеет первичных продуцентов, и способно осуществлять циклы основных биогенных элементов (углерода, азота, фосфора). Было показано, что содовые озера — одни из самых продуктивных по биомассе водных местообитаний, где в качестве первичных продуцентов выступают цианобактерии, аноксигенные бактерии, эукариотные диатомовые и зеленые водоросли (Zavarzin et al., 1999). В отношении грибов в щелочных местообитаниях сведения были немногочисленны и фрагментарны, касались преимущественно лишь фактов обнаружения в некоторых из них мицелиальных и дрожжевых грибов — в компосте вблизи свинарников (Okada et al., 1993), в почвах Индонезии (pH 7 – 8) (Nagai et al., 1995), в известняковых пещерах Японии (Nagai et al., 1998), в содовых солончаках Кулундинской степи (Лисичкина, Чернов, 2007).

Мы сфокусировались в своих исследованиях на выделении функционально значимых видов культивируемых грибов, которые не случайно попали в почву, а присутствуют в ней постоянно, способны к росту в щелочных условиях, следовательно, адаптированы к ним в той или иной степени и осуществляют процессы деструкции органики. Учитывая, что в преобладающем большинстве грибы аэробные организмы, шансы найти их в почвах, окружающих содовые озера, были гораздо выше по сравнению с водой. В дальнейшем мы попытаемся кратко изложить то представление о таксономическом разнообразии, особенностях морфологии, физиологии, жизненных циклах, филогении и механизмах адаптации алкалофильных и алкалотолерантных грибов, которое сложилось на сегодняшний день.

Материалы

Образцы почв содово-сульфатного, содово-хлоридного, содово-сульфатно-хлоридного и содового засоления были собраны на территории России (Западная Сибирь, Забайкалье), Монголии, Казахстана, Танзании, Кении. Значения pH образцов колебались от 7,1 до 11,0, наибольшие значения pH были у образцов почв с содовым типом засоления, сумма растворимых солей варьировала от 0,2 до 385,0 г/кг. Позднее для выяснения особенностей распространения алкалофильных и алкалотолерантных грибов мы исследовали кислые лесные и околонейтральные окультуренные почвы Москвы и Подмосковья. В целом более 200 образцов почв было проанализировано.

Методы

Посевы образцов почв для выявления алкалофильных и алкалотолерантных грибов проводили на селективную щелочную среду (ЩА) на основе содового буфера, позволяющего поддерживать pH на уровне 10,0 – 10,5 (Георгиева, 2006). Идентификацию грибов проводили с использованием как морфолого-культуральных (с использованием светового и сканирующего электронного микроскопов), так и молекулярно-генетических признаков, были проанализированы последовательности различных генов, кодирующих транскрибируемый спейсерный участок (ITS rDNA), большую рибосомальную субъединицу (LSU), актин (Act), β -тубулин (β -tub), кальмодулин (CMD), глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназу (GAPDH), РНК полимеразу II (RPB2), фактор элонгации транскрипции 1 α (TEF-1 α). Филогенетические построения проводили на разных таксономических уровнях, использовали Байесовский анализ и метод максимального правдоподобия (Grum-Grzhimaylo et al., 2016). Характер адаптации к различным факторам (значениям pH, концентрациям хлористого натрия, температуре) определяли по скорости линейного роста на трубках или на чашках Петри со средами на основе сусло-агара. pH поддерживали в диапазоне 4 – 11 за счет различных буферных компонентов, концентрации хлористого натрия в среде варьировали от 0 до 2 М, температура от 15 до 50 °С (Bondarenko et al., 2016). Исследование растворимых углеводов цитозоля, мембранных и запасных липидов проводили по опубликованным методикам (Bondarenko et al., 2017; Bondarenko et al., 2018 a).

Таксономическое разнообразие и численность

Мы обнаружили щелочеустойчивые грибы во всех исследованных регионах, их численность и таксономическое разнообразие были сравнительно невелики. Наименьшими эти

показатели были в содовых почвах со значениями pH выше 10. Около 5 % исследованных образцов со значениями pH около 11 не содержали грибных зачатков, в образцах с pH выше 10 разнообразие грибов ограничено 1 – 3 видами, а число жизнеспособных зачатков колебалось в пределах 10 КОЕ на г почвы. В таких образцах доминировали *Sodiomyces* spp., *Emericellopsis alkalina*. По мере снижения pH образцов количество и разнообразие грибов в них возрастало, отмечены *Acrostalagmus luteoalbus*, *Chordomyces antarcticus*, *Gibellulopsis nigrescens*, *Alternaria* spp., *Plectosphaerella* sp. и ряд других. Встречаемость грибов в содовых почвах при посевах на ЩА не превышала 30 %. Щелочеустойчивые грибы обнаружены исключительно в Ascomycota, преимущественно в *Sordariomycetes* (*Plectosphaerellaceae*, *Bionectriaceae*, *Chaetomiaceae*), отдельные щелочеустойчивые представители отмечены в *Dothideomycetes* (*Cladosporiaceae*, *Pleosporaceae*), *Eurotiomycetes* (*Trichocomaceae*, *Onygenaceae*). Основную часть (64 %) составили анаморфные виды аскомицетов (образующие в культуре бесполое, конидиальное спороношение), 19 % — голоморфные, то есть образующие в культуре как бесполое, так и половое спороношение, 17 % — стерильные формы без спороношения. Характерно преимущественное сосредоточение алкалофильных и алкалотолерантных грибов в семействе *Plectosphaerellaceae* (*Glomerellales*, *Sordariomycetes*, *Ascomycota*). Следующие новые для науки таксоны были описаны (Grum-Grzhimaylo et al., 2013 a, 2013 b, 2016).

Новые виды:

Sodiomyces alkalinus Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

S. magadii Bondarenko, A.A. Grum-Grzhim., A.J.M. Debets et Bilanenko

S. tronii Bondarenko, A.A. Grum-Grzhim., A.J.M. Debets et Bilanenko

Emericellopsis alkalina Bilanenko et Georgieva

Chordomyces antarcticum Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

Alternaria kulundii Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

A. petuchovskii Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

A. shukurtuzii Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

Новые роды:

Sodiomyces Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

Chordomyces Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

Новая секция:

Alternaria sect. Soda Bilanenko, Georgieva et A.A. Grum-Grzhim.

Особенности морфологии

Мы наблюдали сходство фенотипов исследованных алкалофильных и алкалотолерантных грибов — для представителей *Plectosphaerellaceae* и *Bionectriaceae* характерно *acremonium*-, *verticillium*-, *gliocladium*-подобное конидиальное спороношение, с обильным образованием слизи при бесполом и половом спороношении, тенденцией к агрегации мицелия в тяжи, склеенные общей слизью, если имеются плодовые тела, то они замкнутые. Для *Pleosporaceae* — наличие хламидоспор или микросклероциев, которые могут прорастать конидиями.

Особенности физиологии

Отношение к pH. Сравнительные кривые роста грибов с разными типами адаптации к внешнему pH — алкалофилов на примере *Sodiomyces alkalinus*, нейтрофилов на примере *Aspergillus nidulans* и ацидофилов на примере *Acidomyces acidophilus* приведены на рис. 1. Соответственно, оптимумы для роста этих грибов находятся в щелочной, околонеутральной и кислой областях (рис. 2).

Анализ кривых роста грибов в диапазоне значений pH от 4 до 11 позволил выделить группы алкалофилов (облигатных и факультативных) и алкалотолерантов (сильных, умеренных и слабых). Предложена следующая схема определения типа адаптации к фактору pH:

Алкалофильные грибы имеют оптимум для роста в области щелочных значений pH среды (выше 8).

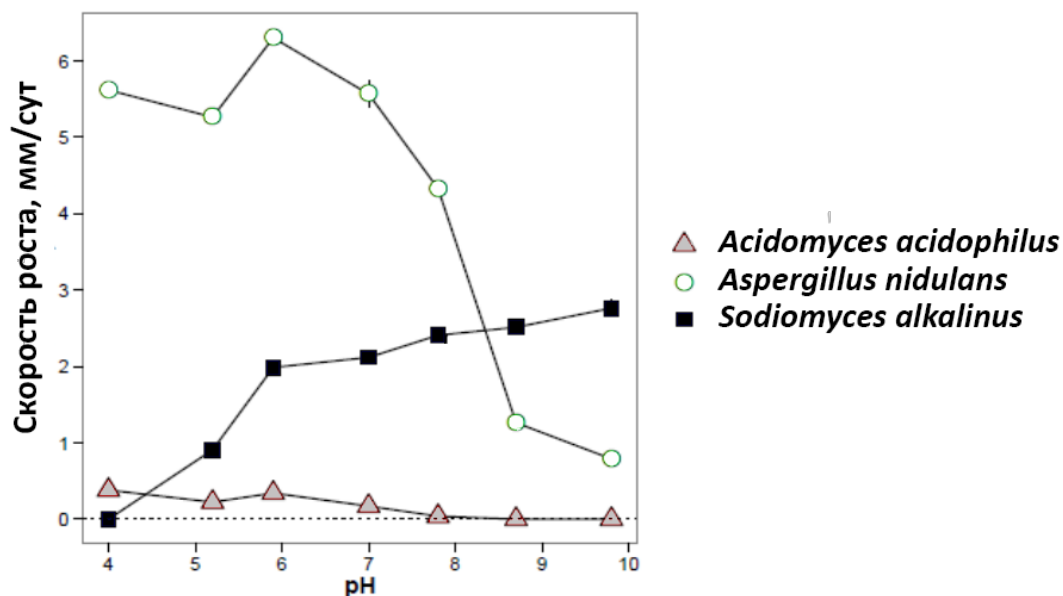


Рис. 1. Кривые роста грибов с разными типами адаптации к внешнему pH: ацидофильного *Acidomyces acidophilus*, нейтрофильного *Aspergillus nidulans* и алкалофильного *Sodiomyces alkalinus* (по Grum-Grzhimaylo et al., 2016).

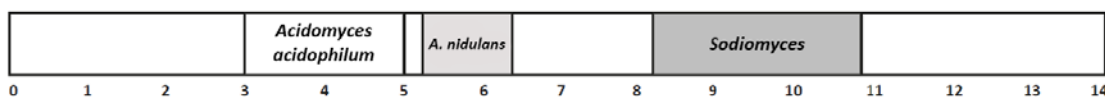


Рис. 2. Оптимальные значения pH для роста ацидофильных, нейтрофильных и алкалофильных грибов (по Grum-Grzhimaylo et al., 2016).

Облигатные алкалофилы — оптимум для роста в области щелочных значений pH (8 – 10), не растут при кислых значениях pH ниже 4 – 5.

Факультативные алкалофилы — оптимум для роста в области щелочных значений pH, растут в более широком диапазоне кислых значениях внешнего pH.

Алкалотолерантные грибы растут в широком диапазоне значений pH, включая щелочные, но оптимум для роста имеют в нейтральной и даже кислой области.

Сильные алкалотолеранты — скорость роста в щелочной области значений pH среды не снижена или снижена незначительно.

Умеренные алкалотолеранты — в щелочной области значений pH скорость роста снижается примерно в два раза по сравнению с таковой при нейтральном значении pH.

Слабые алкалотолеранты — скорость роста в щелочной области значений pH снижена больше, чем в два раза по сравнению с таковой нейтральном значении pH.

Виды *Sodiomyces alkalinus*, *S. tronii*, *S. magadii*, *Acrostalagmus luteoalbus*, *Chordomyces antarcticus*, *Verticillium zaregamsianum* (*Plectosphaerellaceae*), *Emericellopsis alkalina* (*Bionectriaceae*), *Thielavia* sp. (*Chaetomiaceae*), *Alternaria* sect. *Soda* (*Pleosporaceae*), *Chrysosporium lobatum* (*Onygenaceae*) имели оптимальные для роста значения pH выше 8 и отнесены к алкалофильным, среди них облигатными алкалофилами можно считать *Sodiomyces* spp. и *Thielavia* sp. К сильным алкалотолерантам отнесены виды *Acremonium roseolum*, *Acremonium* spp. (*Bionectriaceae*), *Alternaria molesta*, *A. petuchovskii*, *A. shukurtuzii*, *Verticillium zaregamsianum*, *Pleosporaceae* spp. (Grum-Grzhimaylo et al., 2016).

Рост *S. alkalinus* на разных **источниках углерода** был проанализирован при pH 7 и 10. Интересно, что при pH 10 гриб очень хорошо растет на сложных источниках углерода, таких как хитин, альфа-целлюлоза, на муке из люцерны, на шелухе семян хлопка и бобов сои, на мякоти сахарной свеклы, на лигнине, на яблочном пектине и на гуаре. При нейтральных

значениях pH гриб практически не растет на лигнине и мякоти свеклы, то есть способность к деструкции зависит от pH среды.

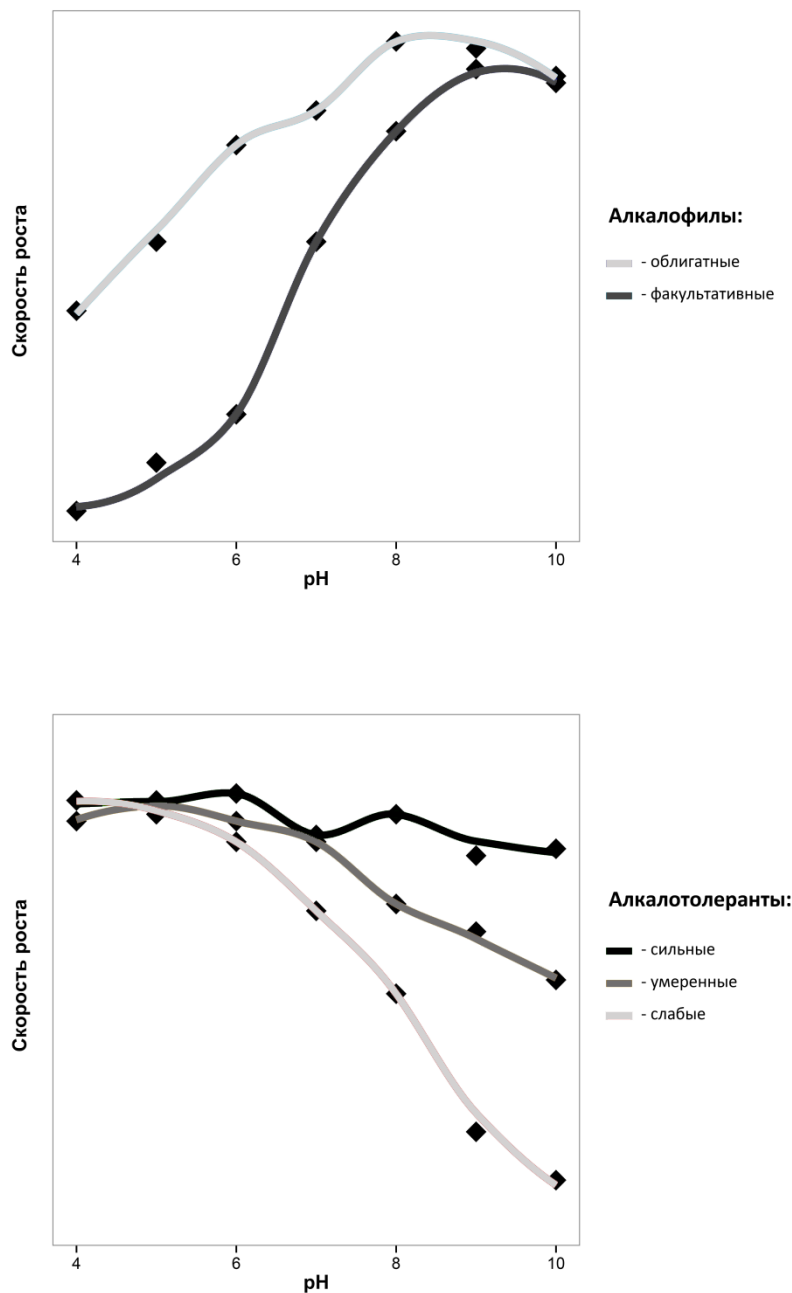


Рис. 3. Кривые роста при разных значениях pH (по Grum-Grzhimaylo et al., 2016).

По характеру кривых зависимости скорости роста алкалофильных грибов от **концентраций NaCl** в среде их можно отнести к галотолерантам, что предполагает способность к росту при высоких концентрациях соли, однако ее присутствие в среде не является обязательным (Grant, 2004). Оптимальные значения концентраций NaCl для всех представителей рода *Sodiomyces* варьируют от 0 до 0,1 М, пределы роста — до 2 М NaCl. Галофильных грибов, требующих для роста определенных концентраций солей, нами найдено не было.

Отношение к температуре отличалось у изолятов грибов разных регионов. Особенно наглядно это было показано для *Sodiomyces* spp. Наиболее жарким из всех исследованных

местообитаний было побережье оз. Магади. Оптимум роста у *S. tronii* и *S. magadii*, изолированных с побережья озера, отмечен при 32 °С, для всех изолятов *S. alkalinus* (изоляты с побережий озер Западной Сибири, Забайкалья, Монголии, Танзании). Оптимальной была температура около 28 °С. Таким образом, по характеру адаптации к температуре *S. magadii* и *S. tronii* отнесены к термотолерантам.

Жизненный цикл

Особенности развития анаморфной и телеморфной стадий облигатно алкалофильных видов детально исследованы на примере *S. alkalinus* (Рис. 4). Отмечено, что развитие телеоморфы имеет ряд общих черт с морскими грибами. Плодовые тела замкнутые, внутри них формируются мешковидные сумки, оболочка которых рано растворяется, задолго до созревания аскоспор, и фрагменты оболочек сумок участвуют в образовании общего слизистого матрикса, в котором и происходит созревание аскоспор. Разрывается плодовое тело после созревания аскоспор, когда слизистый матрикс становится гигроскопичным, набирает воду, и многослойная оболочка плодового тела разрывается вследствие повышения внутри него тургорного давления. *Sodiomyces*-тип развития, возможно, характеризует обитателей литоральной зоны, с резкой сменой условий обводнения. Кроме того, вода озер, из которых был выделен гриб, характеризуется щелочной реакцией, и слизистая масса, формирующаяся из объединенной цитоплазмы и слившихся клеток псевдопаренхимы центра клейстотеция, выполняет защитную экранирующую функцию в отношении освобождающихся аскоспор. Мы склонны трактовать телеоморфу *S. alkalinus* как совершенное адекватное приспособление к обитанию на побережье содовых озер, имеющее конвергентное сходство с клейстотемными морскими грибами и с обитателями затопляемых субстратов.

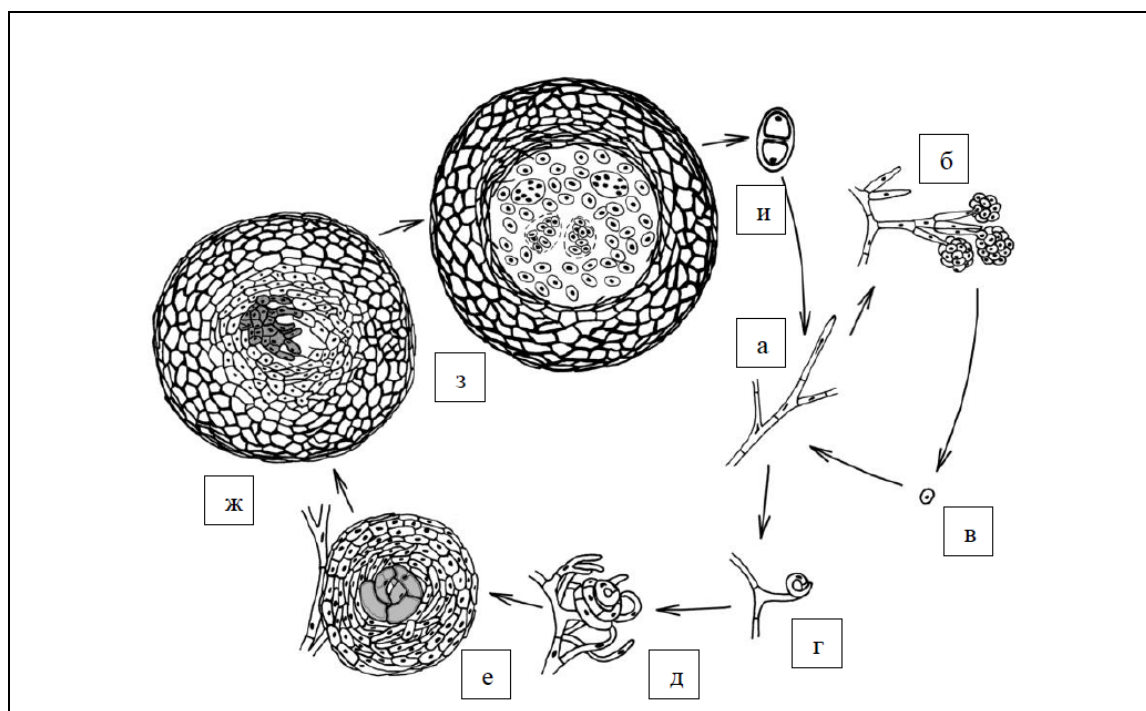


Рис. 4. Жизненный цикл облигатно алкалофильного гриба *Sodiomyces alkalinus* (Козлова, 2006).

а – в — анаморфная стадия развития: а — мицелий; б — конидиальное спороношение типа Acrotonium; в — конидия; **г – и — телеморфная стадия**: г — аскогон; д, е — аскогон, окруженный кроющими гифами; ж — молодая аскома на стадии формирования аскогенной системы; з — аскома с сумками и отдельными аскоспорами; и — зрелая двуклетчатая аскоспора.

Филогенетический анализ

Филогенетический анализ, проведенный на основе секвенирования участков ITS, LSU рДНК, SSU рДНК, TEF-1alpha, b-tubulin, RPB2, показал полифилетичность группы алкало-

фильных/толерантных грибов. По-видимому, устойчивость к щелочным условиям эволюционно неоднократно возникала у разных групп аскомицетовых грибов. Причина преимущественного сосредоточения алкалофилов в *Plectosphaerellaceae* (*Glomerellales*, *Sordariomycetes*) остается загадкой. На примере факультативно алкалофильного вида *Emericellopsis alkalina* можно предположить, что алкалофилия в большей степени присуща грибам, родственным морским видам и ослабевает у наземных видов, связанных с растениями-галофитами. Род *Emericellopsis*, виды которого часто встречаются в местах периодического затопления, включает две большие группы видов — наземную и морскую. Описанный нами вид *Emericellopsis alkalina* близкородственен видам морской клады и включает большое число изолятов из содовых почв, особенно Кулундинской степи Алтайского края (Grum-Grzhimaylo et al., 2013b).

Распространение и экология

Щелочеустойчивые грибы обнаружены нами во всех исследованных регионах, включая кислые лесные и нейтральные окультуренные почвы. Временные и локальные щелочные условия могут создаваться в таких почвах вследствие естественных процессов аммонификации, сульфатредукции или в результате человеческой деятельности (внесение удобрений). По характеру адаптации все щелочеустойчивые виды из лесных и окультуренных почв отнесены к алкалотолерантным (Bondarenko et al., 2016). Факультативные алкалофилы тоже распространены достаточно широко и входят в разные эколого-трофические группы. *Acrostalagmus luteoalbus* известен как повсеместно распространенный почвенный гриб, обитатель ризосферы. *Chordomyces antarcticus* часто ассоциирован с талломами оранжевых лишайников *Caloplaca* и *Xanthoria* (неопубликованные данные). Некоторые виды, близкородственные алкалофильным, известны как вызывающие болезни растений (пятнистости, увядание), в том числе галофитов. Так, *Verticillium zaregamsianum* известен как возбудитель болезней растений *Latuca sativa* и *Matthiola*. Эти грибы могут попадать в почву с остатками растений, таким образом, лишь часть их жизненного цикла может быть связана со щелочными условиями среды. Гриб образует покоящиеся структуры в виде темного мицелия и хламидоспор. *Emericellopsis alkalina* был отмечен с высокой частотой встречаемости на побережьях как щелочных, так и засоленных нейтральными солями водоемов (Биланенко, Георгиева, 2005; Георгиева и др., 2008, 2012; Georgieva et al., 2012). В литературе имеются указания на возможную деструкцию грибами *Emericellopsis* поверхностных слоев цианобактериальных матов (Carreira et al., 2015).

Облигатно алкалофильные виды имеют локальное распространение и приурочены к местам сильного содового засоления. Среди облигатно алкалофильных видов наиболее активно исследуются *Sodiomyces* spp. (Bilanenko et al., 2005; Grum-Grzhimaylo et al., 2013a; Grum-Grzhimaylo et al., 2016; Bondarenko et al., 2017, 2018b). Геном *S. alkalinus* полностью секвенирован (<http://genome.jgi.doe.gov/Sodal1>). Проведенная на этой основе реконструкция эволюции ферментов, осуществляющих катаболические процессы, показала, что растительные остатки, представляющие основной субстрат для большинства видов грибов, не являются предпочтительным субстратом для *S. alkalinus*, который обладает низко активными целлюлазами и гемицеллюлазами. По-видимому, гриб питается бактериями и ракообразными, что согласуется с местами его обнаружений, которые близки к воде и полностью лишены растительности (неопубликованные данные). Исследование щелочеустойчивых гидролитических ферментов гриба показало наличие активных протеаз (Kurakov et al., 2015). В геноме *S. alkalinus* обнаружены ферменты, разрушающие клеточные стенки бактерий, некоторые из них он приобрел через горизонтальный перенос генов из бактерий (Grum-Grzhimaylo, 2015). У нескольких изолятов *S. alkalinus* обнаружены двуцепочечные РНК микровирусы (Hrabáková et al., 2017). Многие данные свидетельствуют об ассоциации *Sodiomyces* spp. с бактериями. Возможно, виды рода существуют в составе биопленок, в том числе, и в составе цианобактериальных пленок.

Механизмы адаптации к фактору рН

Механизмы адаптации к фактору рН могут быть связаны с различными защитными системами, в которых ключевым звеном является защита мембранной системы и макромолекул клетки. На примере облигатного алкалофила *S. alkalinus* было показано, что рН внутри клетки всегда поддерживается в районе нейтральных значений и не реагирует на снижение внешнего рН (Grum-Grzhimaylo, 2015). Это означает, что в клетке действует механизм эффективной регуляции внутриклеточного рН.

Существуют данные литературы о том, что в регуляции внутриклеточного рН может участвовать, кроме протонных помп, выводящих протоны из клетки, метаболизм углеводов (Jennings, 1984). С целью сравнения механизмов адаптации к внешнему рН было проведено исследование состава мембранных липидов и углеводов цитозоля у алкалофильных и алкалотолерантных грибов из семейства *Plectosphaerellaceae* (Bondarenko et al., 2017; Bondarenko et al., 2018 a). Ответ на изменение внешнего рН у алкалофильных и алкалотолерантных грибов различен. У алкалофилов большую роль играет трегалоза, высокий уровень которой наблюдается на всех стадиях роста при различных рН, в щелочных условиях характерна аккумуляция маннита и арабита. У алкалотолерантов ответ на изменение рН происходит только за счет изменения соотношения арабита и маннита, при этом маннит доминирует в нейтральных и кислых условиях, а арабит — в щелочных.

У алкалофильного гриба *S. tronii* в трофофазе в составе мембранных липидов доминируют небислоиные фосфолипиды — фосфатидные кислоты, а в ответ на снижение рН среды существенно возрастает доля стерина и сфинголипидов, что указывает на образование микродоменов мембран, рафтов, участвующих в ответе на рН-стресс (Bondarenko et al., 2017).

Использование алкалофильных грибов

Использование алкалофильных грибов возможно для фундаментальных научных исследований, расширяющих наше представление о происхождении, эволюции и механизмах алкалофилии и алкалотолерантности у грибов. Коллекция облигатно алкалофильных видов рода *Sodiomyces* включает изоляты, выделенные из почв побережий озер в Монголии, Танзании, Кении, Алтайского края в России, они могут служить в качестве моделей для исследования адаптаций эукариотных организмов к фактору внешнего рН. Культуры используются для учебных целей как модельные объекты на практических занятиях по физиологии грибов на кафедре микологии и альгологии. Практическая ценность состоит в возможности биотехнологического использования алкалофильных и алкалотолерантных грибов как продуцентов новых уникальных метаболитов (ферментов, антимикробных соединений). На базе коллекции ведутся исследования щелочеустойчивых гидролитических ферментов; совместно с ФГБНУ НИИ по изысканию новых антибиотиков им. Г.Ф. Гаузе проводится поиск новых веществ с антибиотической активностью (Георгиева и др., 2009; Baranova et al., 2017; Баранова и др., 2019); вместе с группой экспериментальной микологии ФИЦ Биотехнологии РАН ведутся исследования механизмов адаптации грибов к высоким значениям рН, температуры, солености и к полистрессу. Проводится обмен изолятами с мировыми коллекциями грибов.

Заключение

Щелочеустойчивые грибы распространены в природных условиях повсеместно, однако облигатно алкалофильные виды, растущие с наибольшей скоростью при высоких значениях рН (выше 8), имеют локальное распространение и отмечены в местах сильного содового засоления. Таксономическое разнообразие их невелико, преимущественно щелочеустойчивые грибы сосредоточены в *Plectosphaerellaceae* (*Sordariomycetes*, *Ascomycota*). Впервые экспериментально доказано явление облигатной алкалофилии у грибов на примере видов рода *Sodiomyces* (*S. alkalinus*, *S. tronii*, *S. magadii*), обитающих в щелочных почвах. Разработаны критерии оценки типов адаптации к фактору рН (облигатные и факультативные алкалофилы, сильные, умеренные и слабые алкалотолеранты). Описаны новые таксоны грибов — 2

рода (*Sodiomyces*, *Chordomyces*), 1 секция, 8 видов. Филогенетический анализ показал полифилетичность группы щелочеустойчивых грибов в Ascomycota. Устойчивость к высоким значениям рН возникала эволюционно несколько раз у мицелиальных грибов, она сильнее выражена у видов, родственных морским грибам и снижается у видов, связанных с растениями-галофитами. Особенности развития бесполой и половой стадий облигатно алкалофильных грибов имеют адаптивный характер к условиям существования на побережьях щелочных озер, где периоды засухи чередуются с затоплением. Субстратами для облигатных алкалофилов (*Sodiomyces* spp.), по-видимому, являются не растительные остатки, а бактерии, в том числе цианобактерии, цисты артемий и другие богатые белком источники питания. Мы предполагаем их существование в природных условиях в тесной ассоциации с бактериями и актиномицетами. Реализуемые механизмы адаптации к фактору рН различны у облигатно алкалофильных и алкалотолерантных грибов, что показано результатами исследования динамики растворимых углеводов цитозоля, мембранных и запасных липидов в ответ на изменение внешнего рН. Создана уникальная коллекция экстремофильных грибов, включающая модели для исследования алкалофилии у грибов и потенциальных продуцентов ценных для человека метаболитов.

Благодарности

Мы очень благодарны Д.Ю. Сорокину (ФИЦ Биотехнологии РАН) за предоставление образцов почв и за неоценимую консультативную помощь, А.А. Грум-Гржимайло (Университет Вагенинген, Нидерланды) за постоянное плодотворное сотрудничество в области гено систематики и филогении, В.М. Терешинной (ФИЦ Биотехнологии РАН) за сотрудничество в области исследования биохимических механизмов адаптации к фактору рН, А.В. Куракову (МГУ имени М.В. Ломоносова) за плодотворное сотрудничество в области анализа щелочеустойчивых ферментов и интерес к возможности биотехнологического использования экстремофильных грибов, В.С. Садыковой (ФГБНУ НИИ по изысканию новых антибиотиков им. Г.Ф. Гаузе) за совместную работу по поиску продуцентов активных антимикробных соединений), О.В. Камзолкиной и М.В. Козловой за проведение работ по исследованию жизненного цикла алкалофильных грибов.

Работа выполнена при поддержке РФФ № 14-50-00029 (Биланенко Е.Н., морфолого-культуральные исследования культур грибов), гранта РФФИ № 18-04-00488 (Георгиева М.Л., работа с коллекцией культур) и гранта РФФИ № 18-34-00779 мол_а (Бондаренко С.А., исследования особенностей биохимии и экофизиологии алкалофильных и алкалотолерантных грибов).

Литература

- Баранова А.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н., Кулько А.Б., Якушев А.В., Алферова В.А., Рогожин Е.А., Садыкова В.С. (2019) Антимикробные пептиды, продуцируемые алкалофильными грибами *Emericellopsis alkalina*: биосинтез и биологическая активность в отношении патогенных грибов с множественной резистентностью. Прикл. биохим. микробиол. **55** (2) (в печати).
- Биланенко Е.Н., Георгиева М.Л. (2005) Микромицеты солончаков Южной Сибири (Кулундинская степь). *Микол. фитопатол.* **39** (4): 6 – 13.
- Георгиева М.Л. (2006) Микромицеты в щелочных засоленных почвах. Дис. ... канд. биол. наук. МГУ, М.
- Георгиева М.Л., Грум-Гржимайло А.А., Ямнова И.А., Биланенко Е.Н. (2012) Мицелиальные грибы в почвах сульфатно-содового засоления пустыни Гоби (Монголия). *Микол. фитопатол.* **46** (1): 27 – 32.
- Георгиева М.Л., Коновалова О.П., Бубнова Е.Н., Биланенко Е.Н. (2008) Виды рода *Acretonium* Link в щелочных и засоленных местообитаниях. *Мат. науч. конф., посвящен. 70-летию Беломорской биологической станции МГУ*. М.: Гриф и К. 224 – 228.

- Георгиева М.Л., Толстых И.В., Биланенко Е.Н., Катруха Г.С. (2009) Спектр антимикробной активности у мицелиальных грибов щелочных засоленных почв. *Микол. фитопатол.* **43 (6)**: 84 – 91.
- Заварзин Г.А. (2007) Алкалофильное микробное сообщество. *Труды инст. Микробиол. Им. С.Н. Виноградского. Вып. XIV.* Алкалофильные микробные сообщества. Наука. М. 58 – 88.
- Козлова М.В. (2006) Жизненный цикл галоалкалотолерантного аскомицета *Heleocosium alkalinum* Bilanenko et Ivanova. Дисс. ... канд. биол. наук. МГУ, М.
- Лисичкина Г.А., Чернов И.Ю. (2007) Дрожжи в содовых солончаках Кулундинской степи. *Микол. фитопатол.* **41 (4)**: 331 – 336.
- Baranova A.A., Georgieva M.L., Bilanenko E.N., Andreev Ya.A., Rogozhin E.A., Sadykova V.S. (2017) Antimicrobial potential of alkaliphilic micromycetes *Emericellopsis alkalina*. *Appl. Biochem. Microbiol.* **53 (6)**: 703 – 710 (Баранова А.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н., Андреев Я.А., Рогожин Е.А., Садыкова В.С. (2017) Антимикробный потенциал алкалофильных микромицетов *Emericellopsis alkalina*. *Прикл. биохим. микробиол.* **53 (6)**: 1 – 9).
- Bilanenko E., Sorokin D., Ivanova M., Kozlova M. (2005) *Heleocosium alkalinum*, a new alkali-tolerant ascomycete from saline soda soils. *Mycotaxon* **91**: 497 – 507.
- Bondarenko S.A., Georgieva M.L., Bilanenko E.N. (2016) Alkalitolerant Micromycetes in Acidic and Neutral Soils of the Temperate Zone. *Microbiology* **85 (6)**: 754 - 761 (Бондаренко С.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н. (2016) Алкалотолерантные микромицеты в кислых и нейтральных почвах умеренных широт. *Микробиология* **85 (6)**: 722 – 731).
- Bondarenko S.A., Georgieva M.L., Bilanenko E.N. (2018 b) Fungi inhabiting the coastal zone of lake Magadi. *Contemporar. Problem. Ecol.* **11 (5)**: 439 – 448 (Бондаренко С.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н. (2018) Грибы побережья содового озера Магади. *Сиб. экол. ж.* **5**: 503 – 513).
- Bondarenko S.A., Ianutsevich E.A., Danilova O.A., Grum-Grzhimaylo A.A., Kotlova E.R., Kamzolkina O.V., Bilanenko E.N., Tereshina V.M. (2017) Membrane lipids and soluble sugars dynamics of the alkaliphilic fungus *Sodiomyces tronii* in response to ambient pH. *Extremophiles* **21 (4)**: 743 – 754.
- Bondarenko S.A., Yanutsevich E.A., Sinitsyna N.A., Georgieva M.L., Bilanenko E.N., Tereshina V.M. (2018a) Dynamics of the cytosol soluble carbohydrates and membrane lipids in response to ambient pH in alkaliphilic and alkalitolerant fungi. *Microbiology* **87 (1)**: 21 – 32 (Бондаренко С.А., Януцевич Е.А., Синицына Н.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н., Терёшина В.М. (2018) Динамика растворимых углеводов цитозоля и мембранных липидов в ответ на изменения внешнего pH у алкалофильных и алкалотолерантных грибов. *Микробиология* **87 (1)**: 12 – 22).
- Carreira C.P., Staal M.S., Falkoski D.N., de Vries R.P. (2015) Disruption of photoautotrophic intertidal mats by filamentous fungi. *Envir. Microb.* **17 (8)**: 2910 – 2921.
- DNA sequences: MycoCosm: The fungal genomics resource. <http://genome.jgi.doe.gov/Soda11> (дата обращения — 19.09.2018).
- Georgieva M.L., Lebedeva M.P., Bilanenko E.N. (2012) Mycelial fungi in saline soils of the western transbaikal region. *Euras. Soil Sci.* **45 (12)**: 1159 – 1168 (Георгиева М.Л., Лебедева-Верба М.П., Биланенко Е.Н. (2012) Мицелиальные грибы в почвах Западного Забайкалья. *Почвоведение* **45 (12)**: 1310 – 1319).
- Grant W.D. (2004) Life at low activity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **359**: 1249 – 1267.
- Grant W.D. (2006) Alkaline Environments and Biodiversity. Extremophiles. Eolss Publishers.
- Grum-Grzhimaylo A.A. (2015) On the biology and evolution of fungi from soda soils. Dissertation, Wageningen University, Wageningen.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Debets A.J.M., van Diepeningen A.D., Georgieva M.L., Bilanenko E.N. (2013a) *Sodiomyces alkalinus*, a new alkaliphilic ascomycete within the Plectosphaerellaceae. *Persoonia* **31**: 147 – 158.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N. (2016) On the diversity of fungi from soda soils. *Fungal Diversity.* **76 (1)**: 27 – 74.

- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Debets A.J.M., Bilanenko E.N.** (2013b) Are alkalitolerant fungi of the *Emericellopsis* lineage (Bionectriaceae) of marine origin. *IMA fungus*. **4** (2): 213 – 228.
- Hrabáková L., Grum-Grzhimaylo A.A., Koloniuk I., Debets A.J.M., Sarkisova T., Petrzik K.** (2017) The alkalophilic fungus *Sodiomyces alkalinus* hosts beta- and gammapartitiviruses together with a new fusarivirus. *PLoS ONE*. **12** (11): e0187799. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187799>.
- Jennings D.H.** (1984) Polyol metabolism in fungi. *Adv Microb Physiol*. **25**: 149 – 93.
- Kurakov A., Pokrovskaya Y., Kudryavzeva O., Bilanenko E., Dunaevsky Y.** (2015) Spectrum of extracellular proteases of alkaliphilic and alkalitolerant filamentous fungi. *XVII Congr. Europ. Mycol. EMA*. Madeira, Portugal. 26 – 27.
- Nagai K., Sakai T., Rantiatmojo R.M., Suzuki K., Gams W., Okada G.** (1995) Studies on the distribution of alkali-tolerant soil fungi I *Mycoscience* **36** (3): 247 – 254.
- Nagai K., Suzuki K., Okada G.** (1998) Studies on the distribution of alkaliphilic and alkali-tolerant soil fungi II: Fungal flora two limestone caves in Japan. *Mycoscience* **39**: 293 – 298.
- Okada G., Niimura Y., Sakata T., Uchimura T., Ohara N., Suzuki H., Kozaki M.** (1993) *Acremonium alcalophilum*, a new alkaliphilic cellulolytic hyphomycete. *Trans. Mycol. Soc. Japan*. **34**: 171 – 185.
- Zavarzin G.A., Zhilina T.N., Kevbrin V.V.** (1999) The alkaliphilic microbial community and its functional diversity. *Microbiology* **68**: 503 – 521.

Изучение миксомицетов на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ

Гмошинский В.И.¹, Матвеев А.В.¹, Бортников Ф.М.¹, Адашев В.Е.²

1. Московский государственный университет, Биологический факультет, кафедра микологии и альгологии

2. Институт молекулярной генетики РАН

rubisco@list.ru

Введение

Миксомицеты — это уникальная группа почвенных простейших, относящихся к кладе Амoebozoa. В своем жизненном цикле они сочетают подвижные трофические и неподвижные расселительные стадии. Первые обычно представлены либо одноядерными клетками, такими как миксамебы или мастигамебы, а многоядерные образованы плазмодиями разнообразного строения. Расселительные же обычно представлены спороношениями четырех основных типов: плазмодиокарпами, спорангиями (сидячими и на ножках), псевдоэталлиями и эталлиями (Martin, Alexopoulos, 1969).

Согласно современным системам миксомицеты не имеют прямого отношения к грибам, однако они являются объектом изучения именно микологов, а не зоологов. Причина этого заключается в схожести морфологии спороношений миксомицетов с небольшими плодовыми телами некоторых гастеромицетов. Отдельные виды миксомицетов были известны еще в долиннеевскую эпоху, однако в большинстве случаев их считали своеобразной группой грибов. Только в середине XIX века А. де Бари описал их жизненный цикл и предложил для этой группы термин *Mycetozoa* (de Bary, 1859), который на русский язык можно перевести как «грибо-животные». При этом следует отметить, что большинство центров изучения видового разнообразия миксомицетов как в России, так и за рубежом, располагаются в учреждениях именно ботанической направленности, а при написании таксономических сводок обычно используют Международный кодекс ботанической, а не зоологической номенклатуры.

Миксомицеты в педагогической практике

Миксомицеты являются очень удобным объектом как для коллектирования, так и для использования в учебном процессе (Keller, Everhart, 2010). Из-за того, что трофические и расселительные стадии миксомицетов обычно обладают сравнительно небольшими размерами и не имеют продовольственного значения, они редко попадают в поле зрения натуралистов-любителей, несмотря на их повсеместное распространение. Таким образом, для большинства студентов, которые приходят на I курс Биологического факультета МГУ, они являются крайне привлекательным объектом для изучения.

Еще одной причиной, определяющей привлекательность миксомицетов для использования в педагогической практике, является то, что их спороношения достаточно компактные. В большинстве случаев для создания научных коллекций хорошо подходят стандартные спичечные коробки, на дно которых приклеивают фрагмент субстрата с плодовыми телами. Далее, после высыхания, образец становится пригоден для определения видовой принадлежности. Еще одной особенностью коллекций миксомицетов является то, что в отличие от грибов, они мало повреждаются насекомыми и могут храниться многие десятки и даже сотни лет. Таким образом, даже крупные коллекции миксомицетов оказываются сравнительно компактными и без каких-либо специальных условий пригодны для идентификации в течение длительного времени, что является немаловажным фактором, особенно для образовательных учреждений, в которых зачастую отсутствуют специализированные помещения для хранения коллекций. При этом очень важным отличием коллекций миксомицетов от гербариев грибов можно считать отсутствие необходимости составлять прижизненные описания. Практически весь набор признаков, который требуется для

однозначной идентификации видовой принадлежности, можно установить при изучении особенностей морфологии спороношений даже после длительного времени хранения в гербарии. Это делает возможным получение качественной информации о распространении видов от широкого круга любителей-натуралистов, студентов или учащихся средних образовательных учреждений.

Для изучения видового разнообразия миксомицетов, помимо сбора спороношений в полевых условиях, также используется метод влажной камеры. Он заключается в инкубации фрагментов субстрата, содержащего пропатулы миксомицетов, во влажных условиях с целью воспроизведения в лаборатории их жизненного цикла и получения спороношений. С его помощью можно получить информацию о тех видах, которые в полевых условиях обнаружить чрезвычайно сложно. Из-за того, что инкубацию образцов субстратов необходимо проводить в течение длительного времени (3 месяца и более) и проверять их как минимум раз в десять дней (Матвеев и др., 2014), этот метод мало пригоден для полевых практик, однако его можно с успехом использовать при подготовке курсовых и дипломных работ, посвященных изучению видового разнообразия миксомицетов определенной территории.

Миксомицеты являются очень удобным объектом для изучения и демонстрации локомоции и особенностей морфогенеза амебоидных простейших. Плазмодии зачастую бывают макроскопическими и достаточно ярко окрашенными. В средней полосе России их удается повсеместно обнаружить везде, где присутствует подходящий субстрат — гнилая древесина и листовая опад. Передвижение плазмодия по субстрату мало заметно невооруженным глазом, так как скорость его перемещения составляет до 1 мм / мин. Оно осуществляется за счет очень характерных пульсирующих движений, которые объясняются ритмичными токами цитоплазмы. Периоды пульсации могут составлять 2 – 5 минут (Martin, Alexopoulos, 1969). При этом, процесс морфогенеза от недифференцированного плазмодия до полностью сформировавшихся спороношений занимает всего несколько часов. В этот момент ритмичные токи цитоплазмы прекращаются, плазмодий останавливается и начинает распадаться на отдельные фрагменты, из которых будут формироваться спороношения. Несмотря на то, что сами процессы морфогенеза и передвижения незаметны невооруженным глазом, для их демонстрации отлично подходит метод цейтраферной съемки, который благодаря развитию и доступности цифровых фотоаппаратов можно успешно использовать для демонстрации студентам в ходе летних полевых практик.

Изучение миксомицетов на кафедре микологии и альгологии в 1966 – 2009 годах

Первым сотрудником кафедры микологии и альгологии, кто занялся изучением видового разнообразия миксомицетов, была Татьяна Петровна Сизова. В 1966 году, в ходе проведения летней полевой практики на Звенигородской биологической станции (ЗБС МГУ), она впервые предложила студентам для самостоятельной работы подобную тему. Результатом первого исследования было обнаружение 21 вида. Впоследствии, начиная с 1969 года, она в ходе каждой летней практики предлагала студентам самостоятельные работы по мониторингу видового разнообразия миксомицетов. За это время подобное исследование не состоялась только в 1976 году. В 1985 году Татьяна Петровна опубликовала обобщающую статью, в которой приводятся данные об обнаружении для территории ЗБС МГУ 78 видов (Сизова, Титова, 1985).

В октябре 1980 года, в непосредственной близости от поселка Биостанции, на Дятловой тропе были обнаружены спороношения вида рода *Trichia* с уникальным, сильно редуцированным капиллицием и крупносетчатыми спорами, который позднее был описан как *T. brevicapillata* Sizova, Titova, Daracov (Сизова и др., 1983). До сих пор в мире известно всего два образца этого вида. Типовой образец хранится в гербарии Ботанического института РАН, а второй, найденный двумя годами позже — в коллекции кафедры микологии и альгологии.

Всего под руководством Т.П. Сизовой было выполнено 23 самостоятельные работы. Некоторая часть собранной ею коллекции до сих пор хранятся на кафедре. Однако боль-

шинство ее находок не удается подтвердить гербарными образцами. Т.П. Сизова обобщила свой многолетний опыт изучения видового разнообразия миксомицетов в учебно-методическом пособии, которое вышло в свет в 1988 году (Сизова, 1988).

В 1984 году одной из самостоятельных работ руководил Олег Борисович Дараков, а в 1985 — Вера Леонидовна Мокеева. В том же году Владимир Петрович Прохоров предложил продолжить работу по изучению видового разнообразия миксомицетов Татьяне Николаевне Барсуковой. Первые несколько лет они руководили работами совместно, а с 1987 по 2006 годы исследования видового разнообразия миксомицетов на территории ЗБС проходили под руководством Татьяны Николаевны.

Т.Н. Барсукова многие годы посвятила изучению видового разнообразия миксомицетов. Помимо этого, она активно сотрудничала с руководителем Кружка юных натуралистов Зоологического музея МГУ (КЮН ЗМ МГУ) — Евгением Анатольевичем Дунаевым. В 1992 году они организовали коллекцию миксомицетов КЮН ЗМ МГУ (Барсукова, Дунаев, 2002). Учащиеся кружка регулярно участвовали в выездных практиках, как по Подмосковию, так и по всей России, в результате чего был собран обширный коллекционный материал. До сих пор информация о многих находках, хранящихся в коллекции КЮН ЗМ МГУ, остается не опубликованной. Однако некоторая его часть нашла свое отражение в обобщающей таксономической сводке «Аннотированный список слизевиков Московской области» (Барсукова, Дунаев, 1997).

Помимо работы на ЗБС МГУ, Т.Н. Барсукова начала изучение миксомицетов в других регионах нашей страны. Так, в 1995 – 1998 годах она провела исследования в Прителецкой части Алтайского государственного заповедника (Барсукова, 2000). В результате этой работы было собрано и идентифицировано 55 видов, большая часть из которых была помещена в коллекцию кафедры. В 1997 году, совместно с Николаем Николаевичем Котеленцом она провела исследование видового разнообразия миксомицетов и ассоциированных с ними жуков в Окском государственном биосферном заповеднике. Всего было выявлено 34 вида миксомицетов, относящихся к 18 родам, а также показано, что на одном спороношении миксомицета одновременно могут присутствовать до 7 видов жуков (Котеленец, Барсукова, 2003). Т.Н. Барсукова изучала видовое разнообразие миксомицетов в Центрально-Черноземном заповеднике имени В.В. Алехина. В результате экспедиции, проведенной в августе 1999 года, было выявлено 35 видов миксомицетов (Барсукова, 2001).

Однако наибольшее внимание в работе Татьяна Николаевна концентрировала на изучении видового разнообразия парков и лесов Москвы и Московской области. Под ее руководством в 2001 году Мария Федоровна Акимова и Елена Николаевна Виноградская занялись подготовкой квалификационных работ.

М.Ф. Акимова защитила курсовую работу «Миксомицеты города Москвы на примере лесопарков: Покровское-Глебово-Стрешнево и Главный Ботанический Сад», а Е.Н. Виноградская — диплом «Видовое разнообразие миксомицетов лесопарков Москвы: Ботанического сада МГУ, Битцевского парка и Крылатских холмов». После защиты курсовой Мария Федоровна продолжила исследования видового разнообразия и в 2003 году защитила уже дипломную работу «Видовой состав миксомицетов города Москвы». В 2002 году на Ботаническом сервере Биологического факультета МГУ была запущена страница «Миксомицеты Москвы», на которой любой желающий может ознакомиться с фотографиями и описаниями некоторых видов (Барсукова, 2002). Это был первый подобного рода информационный ресурс в нашей стране. При выполнении этих работ, на кафедре впервые был применен метод влажных камер, что позволило существенно увеличить список известных для этого региона видов. Результаты данных исследований были обобщены в таксономической сводке «Миксомицеты в лесопарках г. Москвы» (Барсукова и др., 2006).

В 2005 году Татьяна Николаевна совместно с Александром Олеговичем Чижовым начали изучение углеводного состава биомассы миксомицетов. На эту работу они пригласили Нину Андреевну Казило, которая совместила сбор спороношений в полевых условиях, их идентификацию, а также изучение их углеводного состава. Результатом этого

исследования стало написание и защита в 2006 году дипломной работы «Миксомицеты парков города Москвы». Дальнейшее развитие эта тема получила в работе Владимира Ивановича Гмошинского, который в 2007 году защитил литературную курсовую «Пигментный состав миксомицетов», в 2008 — практическую курсовую «Методы культивирования миксомицетов», а в 2009 — диплом «Миксомицеты Москвы, Московской области и других областей России и их углеводный состав». Результаты этой работы обобщены в статье, обобщающей данные о углеводном составе миксомицетов (Чижов и др., 2010). Кроме того была подготовлена новая таксономическая сводка, посвященная биоте этой группы организмов в парках и лесах Москвы и Московской области (Barsukova et al., 2010).

Изучение миксомицетов на кафедре микологии и альгологии в 2009 – 2018 годах

С 2009 года основная работа по изучению миксомицетов на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета МГУ проводится под руководством В.И. Гмошинского. В период с 2009 по 2013 год основное внимание было сконцентрировано на изучении видового разнообразия миксомицетов Москвы и Московской области. В результате, в 2013 году была защищена диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук, посвященная именно этому региону (Гмошинский, 2013).

В 2011 году под руководством Алины Витальевны Александровой Андрей Владимирович Матвеев защитил практическую курсовую работу «Содержание стабильных изотопов ^{13}C и ^{15}N в спорокарпах миксомицетов», в которой он подтвердил тезис о том, что миксомицеты в большинстве случаев являются микроконсументами второго порядка и в процессе жизнедеятельности питаются клетками бактерий-гетеротрофов. В дальнейшем область научных интересов А.В. Матвеева также стала тесно связана с изучением видового разнообразия, и в 2012 году он защитил дипломную работу «Миксомицеты ботанических садов г. Москвы». В дальнейшем эта тема была продолжена и расширена не только на ботанические сады Москвы (Matveev et al., 2018a), но и на Ботанический сад Тверского государственного университета (Matveev et al., 2018b) и Ботанический сад БИН РАН в Санкт-Петербурге (Матвеев, Гмошинский, 2015).

В 2014 году В.И. Гмошинским с целью изучения биоты миксомицетов, были заложены многолетние пробные площади в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛГПБЗ) (Тверская область, Нелидовский район) (Лебедев и др., 2017; Gmshinskiy et al., 2017). На протяжении уже пяти полевых сезонов на одних и тех же пробных площадях осуществляется сбор спораношений миксомицетов. Кроме того, с этих площадей отобраны образцы субстрата, которые использованы в опытах с влажными камерами. С 2015 по 2017 год эти исследования проводила Наталья Юрьевна Бухтоярова, которая последовательно под руководством В.И. Гмошинского защитила дипломную работу бакалавра и магистерскую диссертацию по этой теме. Результатом исследований стало выявление на территории ЦЛГПБЗ 165 видов из 41 рода, 13 семейств и 6 порядков (Бухтоярова, 2018). Весной 2017 года были обнаружены виды, которые относятся к чрезвычайно специфичной группе нивальных миксомицетов, формирующих спораношения ранней весной возле тающего снега (Бухтоярова и др., 2018). Ранее считалось, что их можно обнаружить только в горной местности, однако в последние годы они найдены и на равнине (Erastova, Novozhilov, 2015). В настоящий момент Центральном-Лесной заповедник является самым южным местом регистрации спораношений нивальных миксомицетов в равнинных условиях. В 2018 году была проведена совместная экспедиция с сотрудниками Ботанического института РАН — Ю.К. Новожиловым, О.Н. Щепиным, И.С. Приходько и Н.А. Федоровой, а также М. Шниттлером (директором Института ботаники и ландшафтной экологии, г. Грейфсвальд, Германия). В ходе работы были обследованы все многолетние пробные площади и отобраны образцы почвы для метагеномного анализа, результаты которого можно будет сравнить с имеющимися списками видов, полученными традиционными методами. В дальнейшем предполагается продолжить и расширить изучение биоты миксомицетов ЦЛГПБЗ.

После 2013 года была начато исследование видовой разнообразия в заповедниках европейской части России. За это время проведен значительный объем работ в Кандалакшском государственном природном биосферном заповеднике (Мурманская область) (Гмошинский, 2014, 2015 и др.), в Дагестанском заповеднике (Матвеев, Гмошинский, 2017), заповеднике «Утриш» (Краснодарский край) (Гмошинский, 2017), а также в Полистовском заповеднике (Псковская область).

Кроме того, с 2015 года на кафедре была начата работа по изучению миксомицетов Дальнего Востока. Первые образцы из Лазовского государственного заповедника были любезно предоставлены Евгением Андреевичем Антоновым (Гмошинский, Антонов, 2016). Основную работу в этом направлении проводит Федор Михайлович Бортников, который участвовал в двух экспедициях в Приморском крае в 2016 и 2017 годах. За это время была обследована охранная зона Лазовского заповедника и заповедник «Кедровая падь». Анализ биоты последнего является темой его дипломной бакалаврской работы и предстоящей магистерской диссертации Федора Михайловича.

Благодаря усилиям Ф.М. Бортникова, А.В. Матвеева и В.И. Гмошинского, а также помощи Ю.К. Новожилова (БИН РАН), И.В. Землянской (Волгоградский государственный медицинский университет), А.В. Власенко (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН), А.Н. Лебедева (Ботанический сад Тверского государственного университета) в 2016 году была создана база данных обо всех находках миксомицетов на территории нашей страны, которые упомянуты в литературе. А.В. Матвеевым был разработан веб-интерфейс для визуализации и более удобной работы с этой базой. С содержанием базы можно ознакомиться в Интернете (Matveev et al., 2016 – 2018).

Коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии

В 2009 году было принято решение о создании на кафедре коллекции миксомицетов. До того момента все имеющиеся образцы (более 2000 единиц хранения) не были каталогизированы. Поэтому в 2009 – 2010 годах проводилась полномасштабная ревизия коллекции (Гмошинский и др., 2011; Гмошинский, Матвеев, 2017). Используя наработки Т.Н. Барсуковой, была создана база данных со сведениями обо всех депонированных образцах. Куратором этой коллекции стал В.И. Гмошинский. Вся дальнейшая работа по изучению видовой разнообразия миксомицетов на кафедре стала строиться уже вокруг этой коллекции и базы данных.

В настоящий момент коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии является второй по числу единиц хранения в России, уступая лишь гербарию Ботанического института РАН в Санкт-Петербурге. По состоянию на конец сентября 2018 года в коллекции насчитывается 9585 образцов, относящихся к 295 видам миксомицетов из 48 родов, 13 семейств и 6 порядков, что составляет почти треть от общего числа описанных видов в мире (Lado, 2005 – 2018) и более 70 % от известных на территории России (Matveev et al., 2016 – 2018). В коллекции наиболее обширно представлен материал из Московской, Тверской, Мурманской, Владимирской, Калужской и Курской областей, Республик Карелия, Алтай, Коми, Дагестан и Якутия, Краснодарского и Приморского краев. Следует отметить, что коллекция пополняется не только за счет усилий сотрудников и студентов кафедры. Значительную часть материала предоставляют натуралисты-любители, а также учащиеся средних школ г. Москвы, многие из которых впоследствии после поступления на факультет приходят обучаться на кафедре. В связи с этим особенно хочется поблагодарить за помощь в формировании коллекции Е.И. Андронову, В.Н. Ботякова, В.Р. Волкову, Е.С. Губанова, А.Ю. Копцеву, А.А. Мишулина, О.С. Подольского, А.А. Солдатенкову, всех студентов биологического факультета, участвовавших в самостоятельных работах, а также многих других.

С 2014 года коллекция была включена в проект создания национального банка-депозитария живых систем. Благодаря этому, со всеми образцами, которые имеются в коллекции в настоящее время, можно ознакомиться в сети Интернет по адресу depo.msu.ru.

В 2018 году была проведена полная ревизия коллекции КЮН ЗМ МГУ. В ней хранятся образцы, которые были собраны в ходе экспедиций кружка, а также материал, который в гербарий передавала Т.Н. Барсукова. Для коллекции создана электронная база данных, с которой можно ознакомиться по адресу: depo.msu.ru. Все образцы смонтированы на подложке и снабжены чистовыми этикетками. Всего коллекция КЮН ЗМ МГУ насчитывает 1716 единиц хранения спороношений, относящихся к 142 видам, 35 родам, 11 семействам и 6 порядкам (Гмошинский, Матвеев, 2018).

В ближайшее время планируется индексация обеих коллекций в GBIF (Global Biodiversity Information Facility) для того, чтобы сделать их доступными широкому кругу пользователей по всему миру.

Миксомицеты в учебном процессе на кафедре микологии и альгологии

В программе обучения студентов Биологического факультета достаточно большое время отведено изучению особенностей биологии, экологии и биоразнообразия миксомицетов. В курсе «Микология и альгология», который является общим для студентов всего I курса есть одна лекция и один практикум, посвященные слизевикам. В ходе занятия студенты знакомятся с представителями отделов *Plasmodiophoromycota* и *Muchomycota*. Основная задача практикумов — демонстрация типов спороношений миксомицетов и наличия структур капиллиция и псевдокапиллиция, которые студенты рассматривают на примере видов родов *Trichia*, *Lycogala*, *Stemonitis*, *Hemitrichia* (Барсукова и др., 2005).

Студенты также могут познакомиться с видовым разнообразием миксомицетов в ходе летней полевой практики после I курса, которая проводится на ЗБС МГУ. Как уже было упомянуто выше, работы, посвященные изучению миксомицетов проходят на территории биостанции начиная с 1966 года и по настоящее время с небольшими перерывами. Таким образом, окрестности ЗБС МГУ являются одним из самых хорошо исследованных мест не только в России, но и в мире. Всего, благодаря усилиям студентов и сотрудников кафедры, проведена 81 самостоятельная работа. На биостанции площадью чуть более 700 га обнаружено почти 170 видов миксомицетов, находки большинства из которых были подтверждены образцами, депонированными в коллекции кафедры микологии и альгологии (Барсукова и др., 2012). В последние нескольких десятилетий концепция проведения самостоятельных работ на ЗБС МГУ не претерпела значительных изменений. Для участия отбирается группа студентов (от 4 до 15 человек), участники которой в течение недели собирают материал в окрестностях биостанции. В конце студенты готовят письменный отчет и защищают его перед комиссией (Гаврилов, Шилов, 2011). В дальнейшем, если работа была выполнена на хорошем методическом уровне, она в несколько сокращенном варианте, может быть опубликована в ежегодном сборнике «Флора и фауна западного Подмосковья». В 2010 году были заложены многолетние площадки, на которых ежегодно проводится мониторинг видового разнообразия миксомицетов. К сожалению, из-за вспышки численности короеда-типографа, который поразил хвойные леса в окрестностях ЗБС МГУ, некоторые площадки были утрачены и вместо них заложены новые.

Помимо знакомства с видовым разнообразием, с 2012 года студентам также предлагается самостоятельная работа, в ходе которой они, благодаря методике цейтраферной (интервальной) съемки, могут изучить процесс морфогенеза спороношений. Изначально концепцию подобного исследования предложил Сергей Анатольевич Горин. Он же в первые годы активно участвовал в проведении этих самостоятельных работ. Среди студентов, выполнявших первую подобную работу, был Владимир Евгеньевич Адашев, который в последующие годы стал руководить их проведением совместно с В.И. Гмошинским. Благодаря помощи со стороны администрации ЗБС, удается создать очень хорошие условия для съемок. В результате, за несколько последних лет был отснят видеоматериал, иллюстрирующий практически все основные стадии жизненного цикла миксомицетов, а также различные варианты морфогенеза спороношений, который используется в ходе проведения лекций и практикумов занятий на кафедре.

Если студенты после II курса выбирают для продолжения обучения на факультете кафедры микологии и альгологии, то у них также есть возможность познакомиться с видовым разнообразием миксомицетов в ходе летней учебной зональной практики (Шахпаронов и др., 2018), учебно-производственной практики после III курса, которая проводится в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике с 2018 года. Кроме того, более подробному обсуждению биологии и экологии этой группы организмов уделяется внимание в нескольких лекциях в курсе Лидии Васильевны Гарибовой «Микология. Часть I», который является обязательным для студентов III курса. Помимо этого, определению миксомицетов посвящено также два занятия большого практикума IV курса, где учащиеся могут познакомиться с наиболее редкими видами, хранящимися в коллекции.

Заключение

За более чем полвека изучения миксомицетов на кафедре микологии и альгологии МГУ была создана уникальная школа по подготовке специалистов в данной области. За последние 20 лет на кафедре было защищено 15 курсовых и дипломных работ, посвященных этой группе организмов, выполнены исследования видового разнообразия в различных регионах нашей страны, создано два научных гербария, в которых суммарно депонировано более 11 тысяч единиц хранения. На кафедре созданы постоянно обновляющиеся и расширяющиеся учебные программы, благодаря которым студенты могут познакомиться со всеми аспектами биологии и экологии этой уникальной группы организмов.

Литература

- Барсукова Т.Н.** (2000) Миксомицеты Прителецкой части Алтайского Государственного заповедника. *Микол. и фитопатол.* **34 (6):** 6 – 9.
- Барсукова Т.Н.** (2001) Миксомицеты Центральночерноземного Биосферного Природного заповедника им. проф. В.В. Алехина. *Микол. и фитопатол.* **35 (1):** 12 – 14.
- Барсукова Т.Н.** (2002) Миксомицеты Москвы. <http://herba.msu.ru/myx/index.html>
- Барсукова Т.Н., Дунаев Е.А.** (2002) Коллекция слизевиков (Мухомусота) Кружка юных натуралистов Зоомузея МГУ. *Современная микология в России.* Нац. акад. микол., М, 132 – 133.
- Барсукова Т.Н., Виноградская Е.Н., Акимова М.Ф.** (2006) Миксомицеты в лесопарках г. Москвы. *Микол. и фитопатол.* **40 (3):** 186 – 189.
- Барсукова Т.Н., Дунаев Е.А.** (1997) Аннотированный список слизевиков Московской области. *Микол. и фитопатол.* **31 (2):** 1 – 8.
- Барсукова Т.Н., Белякова Г.А., Прохоров В.П., Тарасов К.Л.** (2005) Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы. Академия. М.
- Барсукова Т.Н., Гмошинский В.И., Прохоров В.П., Дунаев Е.А.** (2012) Миксомицеты Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. *Микол. и фитопатол.* **46 (2):** 122 – 132
- Бухтоярова Н.Ю.** (2018) Результаты многолетнего мониторинга видового разнообразия миксомицетов южного лесничества Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника. Дипломная работа. МГУ, М.
- Бухтоярова Н.Ю., Гмошинский В.И., Матвеев А.В.** (2018) Результаты многолетнего мониторинга видового разнообразия миксомицетов южного лесничества Центрально-лесного государственного природного биосферного заповедника. *Матер. IV (XII) Международ. ботан. конф. молод. уч. в Санкт-Петербурге 22 – 28 апреля 2018 года.* БИН РАН, СПб., 202 – 203.
- Гаврилов В.М., Шилов А.И.** (2011) Общие принципы организации летней студенческой практики на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского. *Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского.* (ред. Гаврилов В.М.), МГУ, М, 5 – 12.
- Гмошинский В.И.** (2013) Миксомицеты Москвы и Московской области. канд. дисс., МГУ, М.

- Гмошинский В.И.** (2014). Аннотированный список видов миксомицетов, собранных на территории Порьей губы Белого моря: предварительные данные. *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2013 год*. **Кн. 59, Т. 1**, Кандалакша, 1 – 9.
- Гмошинский В.И.** (2015). Результаты изучения видового разнообразия миксомицетов Порьей губы и окрестностей пос. Лувеньга в 2014 году. *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2014 год*. (ред. Толмачева Е.Л.), **Кн. 60, Т. 1**, Кандалакша, 19 – 30.
- Гмошинский В.И.** (2017) Видовое разнообразие миксомицетов на территории заповедника «Утриш» по данным 2016 года. *Наземные и прилегающие морские экосистемы полуострова Абрау: структура, биоразнообразие и охрана*. **Т. 4**, ИП И.В. Казенин, М, 134 – 140.
- Гмошинский В.И., Антонов Е.А.** (2016) К биоте миксомицетов Приморья. *Бюлл. бот. сада ДВО РАН*, **15**: 16 – 19.
- Гмошинский В.И., Матвеев А.В.** (2017) Коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии. *Современная микология в России*. (ред. Биланенко Е.Н. и др.), **Т. 6**, Нац. акад. микол., М, 164 – 166.
- Гмошинский В.И., Матвеев А.В.** (2018) Ревизия коллекции миксомицетов Зоологического музея МГУ. *Матер. IV (XII) междунаrod. ботан. конф. молод. ученых в СПб. БИН РАН*, СПб, 204 – 205.
- Гмошинский В.И., Прохоров В.П., Барсукова Т.Н.** (2011) Коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии Московского государственного Университета. *Микол. и фитопатол.* **45 (1)**: 98 – 100.
- Котеленец Н.Н., Барсукова Т.Н.** (2003) Миксомицеты и миксомицетофильные жуки в Окском государственном биосферном заповеднике. *Микол. и фитопатол.* **37 (1)**: 50 – 53.
- Лебедев А.Н., Гмошинский В.И., Бухоярова Н.Ю.** (2017) Новые данные о видовом разнообразии миксомицетов ЦЛГПБЗ (Нелидовский район, Тверская область). *Вестн. ТвГУ, Сер. Биол. и экол.* **1**: 217 – 236.
- Матвеев А.В., Гмошинский В.И., Прохоров В.П.** (2014) Использование метода влажных камер для выявления видового разнообразия миксомицетов. *Бюлл. МОИП, Отд. биол.* **119 (5)**: 36 – 45.
- Матвеев А.В., Гмошинский В.И.** (2015) Первые данные о миксомицетах Ботанического сада БИН РАН, полученные методом влажных камер. *Тез. докл., III (XI) Международ. бот. конф. мол. ученых в С-Пб*, БИН РАН, СПб, 35 – 36.
- Матвеев А.В., Гмошинский В.И.** (2017) Первые данные о миксомицетах Дагестана. *Труды государств. запов. «Дагестанский»*, **13 (13)**: 139 – 147.
- Сизова Т.П., Титова Ю.А., Дараков О.Б.** (1983) Новый вид миксомицета из рода *Trichia*. *Новости систем. низш. раст.*, **20**: 121 – 122.
- Сизова Т.П., Титова Ю.А.** (1985) Миксомицеты Звенигородской биостанции Московского университета. *Бюлл. МОИП, Отд. биол.*, **90 (2)**: 113 – 117.
- Сизова Т.П.** (1988) Слизевика. МГУ, М.
- Чижов А.О., Гмошинский В.И., Прохоров В.П., Барсукова Т.Н.** (2010) Углеводный состав миксомицетов. *Микол. и фитопатол.*, **44 (6)**: 542 – 548.
- Шахпаронов В.В., Кожин М.Н., Гмошинский В.И.** (2018) Зональная практика студентов Биологического факультета МГУ. *Наземные и морские экосистемы Причерноморья и их охрана*. ФГБУ «Институт природно-технических систем», Севастополь, 27 – 28.
- Barsukova T.N., Prokhorov V.P., Gmshinskii V.I., Chizhov A.O.** (2010) Mucromycetes in Forest Parks of Moscow, Moscow Region, and Some Areas of the Kaluga Region. *Mosc. Univ. Biol. Sci. Bull.*, **65 (3)**: 116 – 118.
- de Bary A.** (1859) Die Mycetozoen. *Zeitschrift fur wissenschaftl. Zoologie* **10**: 88 – 175.
- Erastova D.A., Novozhilov Yu.K.** (2015) Nivicolous mucromycetes of the lowland landscapes of the Northwest of Russia. *Микол. и фитопатол.*, **49 (1)**: 7 – 16.

- Gmshinskiy V.I., Buchtovayrova N.Y., Matveev A.V.** (2017) First record of *Physarum spectabile* (Myxomycetes) in Russia. *Bot. Lithuan.* **23** (2): 107 – 110.
- Keller H.W., Everhart S.E.** (2010) Importance of Myxomycetes in biological research and teaching. *Fungi*, **3** (1): 13 – 27.
- Lado C.** (2005 – 2018). *An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa*. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. <http://www.nomen.eumycetozoa.com>.
- Martin G.W., Alexopoulos C. J.** (1969). *The Myxomycetes*. Iowa City, Univ. of Iowa Press.
- Matveev A.V., Bortnikov F.M., Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K.** (2016 – 2018). *Myxomycetes of Russia*. Web application. Moscow, St. Petersburg: Lomonosov Moscow State University – Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences. <http://myxomycetes.org/russia>.
- Matveev A.V., Gmshinsky V.I., Prokhorov V.P., Kazantseva E.S.** (2018a) The myxomycetes from botanical gardens of Moscow: N.V. Tsitsin botanical garden of the Russian Academy of Sciences and the Botanical garden of Moscow State University. *Микол. и фитопатол.* **52** (2): 104 – 111.
- Matveev A.V., Lebedev A.N., Gmshinskiy V.I.** (2018b) Results of long-term research of myxomycetes biota in the Tver State University botanical garden. *Микол. и фитопатол.* **52** (2): 112 – 119.

Направление «Генетика грибов» на кафедре микологии и альгологии МГУ: основные результаты и перспективы развития

Шнырева А.В.

*Кафедра микологии и альгологии, Московский государственный университет имени
М.В. Ломоносова*

ashn@mail.ru

Грибы как наиболее просто устроенные эукариоты с большим разнообразием жизненных циклов и возможностью культивирования на искусственных питательных средах были и остаются удобными модельными объектами генетики. Интерес генетиков к грибам как объектам исследования возник еще в 50-е годы прошлого столетия. Многие современные положения как общей, так и молекулярной генетики впервые были продемонстрированы на грибах. Например, классический тетрадный анализ, наглядно демонстрирующий расщепление признаков в мейозе и последующем митозе, был проведен на аскомицетном грибе *Neurospora crassa*. С помощью тетрадного анализа по расположению расщепившихся по признаку окраски 8 аскоспор в сумке было наглядно продемонстрировано, что кроссинговер происходит на стадии 4-х хроматид, а не двух, т.е. после редупликации хромосом. С помощью тетрадного анализа были продемонстрированы все законы Менделя. Тетрадный анализ дал начало развитию биохимической генетики. На таких грибах как *Neurospora crassa*, *Saccharomyces cerevisiae*, *Aspergillus nidulans* были изучены механизмы регуляции метаболизма в клетках эукариот. Наличие стабильных гетерокарионов или диплофазы у эукариотических микроорганизмов-грибов позволило в дальнейшем подробно изучить явление межallelельной комплементации и подтвердить классический функциональный Моргановский критерий аллелизма. Внутригенное картирование признаков (анализ, так называемой, «тонкой» структуры гена) у вышеперечисленных грибов положило начало изучению структуры и функции генов, позволило изучить механизмы регуляции секреции многих жизненно важных белков в клетке.

История развития направления «Генетика грибов» на кафедре микологии и альгологии МГУ насчитывает более 40 лет.

Мутагенез

Первые генетические эксперименты на кафедре начались в конце 70-х годов прошлого столетия с индуцирования *мутаций* под действием физических и химических мутагенов, причем исследования проводились в основном на фитопатогенных грибах из отдела Ascomycota — *Pyricularia oryzae* (телеоморфа *Magnaporthe grisea*), *Phytophthora infestans*, *Fusarium solani*, *Botrytis cinerea*. Были получены многочисленные морфологические, физиологические (устойчивость к антибиотикам и фунгицидам) и биохимические мутации ауксотрофности (потребности в ростовых факторах — аминокислотах, витаминах и азотистых основаниях) с целью их дальнейшего картирования. В виду того, что основным способом воспроизведения в природе перечисленных выше видов фитопатогенных грибов является бесполое размножение конидиями, анализ наследования признаков проводили в основном в парасексуальном цикле, изучая сегреганты по двум основным рекомбинационным процессам — гаплоидизации и митотическому кроссинговеру. Параллельно картирование признаков ауксотрофности проводили с помощью мейотической рекомбинации в половом цикле, например, у возбудителя пирикулярриоза риса *Magnaporthe grisea*.

Популяционная, или экологическая генетика

Изучение фитопатогенов неизбежно привело к развитию другого направления — *популяционной генетики*, а именно, к изучению структуры и динамики грибных популяций в естественной среде обитания. На кафедре под руководством профессора Ю.Т. Дьякова аспирантами из разных стран ближнего и дальнего зарубежья (России, Грузии, Туркмении,

Польши, Индии) была выполнена целая серия популяционных исследований на фитопатогенах — *Pyricularia oryzae*, *Phytophthora infestans*, *Venturia inaequalis*, *Theilaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum*, *Rhizoctonia solani*. Основными достижениями этих исследований были разработанные подходы, критерии и комплекс признаков, предложенные для популяционного анализа (Шнырева, 2005; 2007). Результатом этих исследований стало более десятка защищенных кандидатских диссертаций: М. Радзиевская, Т. Пантелеймонова, И. Можина, А. Дарага-Шнырева, У. Нгачан, О. Назарова, А. Чаплицки.

Глубокий сравнительный популяционный анализ с разработкой уникальных подходов был проведен автором статьи для грибов с различными жизненными циклами и стратегиями воспроизведения в природе, а именно, для популяций агамного вида *P. oryzae* и базидиального гриба с гаплоидно-дикариотическим жизненным циклом *Pleurotus ostreatus* (Шнырева, 2005; Shnyreva, 2010). Особенности жизненного цикла и тетраполярной системы половой совместимости, теоретически обеспечивающей высокую степень панмиксиса, а также наличие системы вегетативной несовместимости, которая позволяет очертить границы отдельных клонов (индивидуумов) в пространстве, определили выбор видов рода *Pleurotus* в качестве модельного объекта. Выбор фитопатогенного гриба *P. oryzae* обусловлен особенностями бесполого размножения, связанными с формированием клональных популяций с высоким уровнем природного полиморфизма. В ходе анализа был установлен вклад таких факторов как рекомбинации, генный дрейф, миграции и отбор в формирование структуры популяций панмиксных и агамных видов. В грибных популяциях, в которых половая рекомбинация наблюдается регулярно, происходит пересортировка генов в новые комбинации, что вносит существенный вклад в поддержание общего генотипического разнообразия. В популяциях же со строго бесполом воспроизведением существует ограниченное число комбинаций генов, в результате чего наблюдается тенденция доминирования отдельных клонов. Кроме того, популяции агамных видов при более или менее равномерном заселении определенной территории фактически лишены важнейшего интегрирующего фактора — потока генов между индивидуумами. Разобщенность единого генного потока и наличие сложной генетической системы вегетативной несовместимости у грибов приводят к тому, что такие популяции фактически могут быть представлены множеством не смешивающихся друг с другом клонов. Клоны могут достигать огромной численности и занимать огромные территории вследствие чрезвычайно высоких темпов размножения и миграционных способностей, особенно присущих многим фитопатогенным грибам. Генетическое разнообразие в таких популяциях поддерживается не за счет скрещиваний между особями, а вследствие мутаций и миграции разных клонов. Результаты этих исследований внесли существенный вклад в развитие концепций популяционной биологии грибов и микроэволюции видов. В результате популяционного анализа генетическими методами подтверждено наличие двух видов вешенки (*P. pulmonarius* и *P. ostreatus*), имеющих перекрывающиеся морфологические признаки, и высказана гипотеза о том, что дивергенция популяций этих видов, которая привела к аллопатрическому видообразованию, вызвана адаптациями к разным погодным условиям обитания (Шнырева и др., 2004). Впервые в природных условиях был обнаружен новый тип рекомбинации между грибными индивидами вешенки — ди-мон гибридизация. Новый оригинальный, разработанный в нашей лаборатории метод пеллетообразования позволил проводить генетический анализ базидиальных грибов без скрещиваний, значительно ускорить и расширить рамки популяционно-генетического анализа. В природных агамных популяциях возбудителя пирикулярриоза риса *P. oryzae* был обнаружен высокий процент ауксотрофных штаммов и показана чрезвычайно высокая вариабельность и высокий уровень спонтанной внутриклональной изменчивости (Дарага и др., 1988). Феноменология внутриклональной изменчивости моноспорных штаммов возбудителя пирикулярриоза риса представляет практический интерес, так как является одной из причин быстрой потери устойчивости к болезни сортов риса и снижения эффективности многих применяемых фунгицидов, а также создает трудности при дифференциации физиологических рас гриба. Спонтанная внутриклональная изменчивость в популяции моноконидальных клонов-потомков превышала сравнимые значе-

ния внутривидовой и даже внутривидовой изменчивости диплоидных организмов. Наши экспериментальные данные позволили высказать предположение о присутствии в геноме гриба мобильных генетических элементов, которые впоследствии с развитием молекулярных подходов были обнаружены и охарактеризованы ведущими зарубежными лабораториями (Шнырева, 2005). На кафедре О. Лавровой была выполнена работа по поиску и характеристике транспозонподобных элементов в геноме фитофторы, а автором статьи — в геноме пирикулярии.

Разработанные популяционно-генетические подходы были успешно применены для анализа резидентной микрофлоры и доминирующих видов микобиоты на орбитальном комплексе «Мир» (Шнырева и др., 2001). Практическая важность этого исследования заключалась в том, что виды *Penicillium* и *Aspergillus* вызывали серьезные биоповреждения конструктивных материалов интерьера и оборудования обитаемых отсеков станции «Мир» (Викторов и др., 1998). Возможность применения традиционных популяционно-генетических подходов для решения этой задачи обусловлено тем, что замкнутое пространство орбитальной станции можно рассматривать как заселенное ограниченной в пространстве популяцией микроорганизмов. Ввиду характерного для преобладающих на станции видов бесполого размножения гаплоидными конидиями, анализ генотипического сходства между штаммами позволяет сделать вывод о распространении в данной замкнутой популяции генетически сходных клонов, а, следовательно, и о резидентном заселении ОК «Мир». В другом исследовании, разработанный нами метод пеллетообразования был использован для оценки мутагенного фона среды обитания на орбитальном комплексе «Мир» в рамках программы «Биоконт» и «Полиген» при сотрудничестве с лабораторией акад. Ю.П. Алухова, ИОГен РАН (Дружинина и др., 1997). Мутагенный эффект по расщеплению аллелей аллозимных локусов не наблюдали. Однако все монокариотичные мицелиальные штаммы были способны образовывать зачатки плодовых тел («узелки») в чашках Петри, что характерно для дикарионов (функциональных диплоидов). Фактически мы наблюдали спонтанную самофертильность гаплоидов. Таким образом, было показано, что анализ генетической вариабельности и полиморфизма видов грибов может быть одним из подходов в оценке критических мест обитания с высоким содержанием поллютантов и способности популяций адаптироваться к кардинальным изменениям условий среды обитания, а использованные в данном исследовании изозимные и полиморфные ДНК признаки могут служить специфическими диагностическими маркерами на обширной пространственной и временной шкале.

Проблема вида у грибов

Популяция — это элементарная единица эволюционного процесса, с одной стороны, и структурная единица вида, с другой. Поэтому популяционно-генетические исследования неизбежно привели к развитию другого направления — изучению проблемы вида у грибов. Особый интерес касался концепций морфологического, биологического и молекулярного видов. Исследования в этом направлении продолжают до сих пор. Многие грибы в природе представлены сложными комплексными видами, дифференциация которых на основе только морфологических признаков, зачастую затруднена. Виды-двойники особенно часто встречаются среди базидиальных грибов. Чтобы решить задачу дифференциации комплексных видов, нужно обратиться к концепции биологического вида, в основе которой лежит критерий репродуктивной изоляции, или запрета на свободные скрещивания. В целом же, чтобы определить границы вида, нужно оценить уровень генетического разнообразия среди индивидов в пределах популяций, а также динамику распределения этого генетического разнообразия в пространстве и во времени. В свою очередь, уровень генетической вариабельности популяций зависит от способа размножения гриба, спонтанных мутационных и рекомбинационных процессов, протекающих в популяциях, а также таких факторов как поток генов между популяциями и географической изоляции. Определенные трудности в использовании этих критериев возникают для видов, функционирующих в природе в гаплоидной фазе и воспроизводимых исключительно бесполым путем. Нами было показано, что уровень

генетической вариабельности и полиморфизма, общий адаптационный потенциал и способность популяции изменяться напрямую сопряжено со способом воспроизведения (размножения) вида в природе и эффективности полового размножения (Шнырева, 2007). Наличие полового размножения как основного способа воспроизведения гриба в природе определяет общий уровень рекомбинаций и гетерозиготности, в то время как у агамных видов отсутствие полового процесса в жизненном цикле компенсируется мутационной изменчивостью и митотическими рекомбинациями в парасексуальном цикле.

Сложные комплексные виды. Половая и вегетативная совместимость.

В последние годы на кафедре проводятся молекулярно-генетические исследования половой и вегетативной совместимости у грибов — важных механизмов формирования популяционной структуры видов (Шнырева, Штаер, 2006; Штаер, Шнырева, 2008). На кафедре проводили исследования половой совместимости у зигомицетов (*Blebslea trispora*), аскомицетов (*Magnaporthe grisea*, *Podospora anserina*), оомицетов (*Phytophthora infestans*, *Achlya bisexualis*), анастомозных групп *Rhizoctonia solani*; в настоящее время широко проводятся исследования базидиальных ксилотрофных грибов (*Pleurotus ostreatus*, *Ganoderma applanatum*, *Fomitopsis pinicola*, *Fomes fomentatus*, *Inonotus obliquus*). Нами разработаны подходы для дифференциации сложных комплексных видов и видов-двойников, а также методы анализа механизмов репродуктивной изоляции между видами-двойниками (Шнырева и др., 2004; Шнырева, Штаер, 2006); эти подходы были внедрены в программу большого практикума по Генетике грибов на кафедре. Немаловажную роль в формировании популяционной структуры видов базидиальных грибов в природных экотопах играет *вегетативная, или соматическая, несовместимость*, позволяющая очертить границы индивидов (генет) в природе. Генетическая природа грибного индивидуализма является одной из важных и интересных проблем биологии вида в целом. Вегетативная несовместимость предотвращает генетические обмены между отдельными индивидами в природе, находится под строгим генетическим контролем и в целом недостаточно изучена. Хорошо известно, что гетероплазия и рекомбинация у базидиомицетов происходят в основном в половой фазе при слиянии гаплоидных (гомокариотических) мицелиев, различающихся аллелями локусов половой совместимости. При этом после формирования анастомозов происходит миграция генетически различных гаплоидных ядер противоположного типа спаривания. Происходит ли хотя бы ограниченная локальная миграция ядер при слиянии гетерокариотических мицелиев в момент формирования барража, или же существует абсолютный запрет на обмен ядер и формирование «химеры» между вегетативно несовместимыми мицелиями, например у трутовых грибов, пока не совсем понятно. Нами был проведен анализ вегетативной несовместимости в популяциях *P. ostreatus* с ультрацитологическим исследованием зоны контакта при образовании барража в реакциях соматической несовместимости (Шнырева и др., 1998; Штаер, Шнырева, 2008). В зоне антагонизма при формировании барража происходил лизис клеток и деградация мицелия. Наши популяционные исследования показали, что в природных экотопах на одном субстрате (бревне) могут встречаться как соматически совместимые штаммы базидиальных грибов (генетически идентичные вегетативные клоны), так и генетически различные индивиды (генеты).

Молекулярно-генетический анализ аллелей локусов половой совместимости

Мультиаллельный гетероталлизм гомобазидиальных грибов — наиболее интригующая загадка природы. Исследование аллелей локусов половой совместимости позволило обнаружить редкий тип рекомбинации у *P. ostreatus* в природе — ди-мон гибридизацию: слияние дикариотического и монокариотического мицелиев с последующей перекомбинацией аллелей локусов половой совместимости у генетически идентичных клонов (Shnyreva, 2010). Нами было показано, что молекулярной основой мультиаллельности локусов половой совместимости являются структурные особенности и характер взаимодействия полиморфных гомеодоменных белков, кодируемых генами А-локуса половой совместимости (Шнырева,

2015). Число локусов, кодирующих гомеодоменные белки, может быть различным у гаплоидов, а их нуклеотидные последовательности тоже имеют значительные структурные различия.

Молекулярная геносистематика, или филогенетика

Поиск физиологических и биохимических признаков для популяционного анализа вызвал интерес к популярному в 80 – 90-е годы направлению — *хемотаксономии* (или хемотаксономии). На кафедре под руководством В.А. Тереховой был внедрен метод анализа белков-аллозимов — множественных молекулярных форм ферментов, который мы использовали для анализа внутри- и межвидового полиморфизма. Развитие метода ПЦР и его доступность в конце 90-х годов послужили толчком для внедрения на кафедре новых молекулярных подходов геносистематики, что позволило взглянуть на проблему вида у грибов под другим углом и положило начало развитию *концепции молекулярного вида*. В нашей лаборатории, впервые в России, был внедрен метод молекулярной идентификации/верификации природных штаммов грибов на основе консервативных и переменных участков кластера генов рДНК. Позже, в 2006 году по предложению заведующего кафедрой Ю.Т. Дьякова, А.В. Шныревой был разработан и внедрен на кафедре Практикум по молекулярной филогенетике (геносистематике) грибов. Очевидно, что молекулярные маркеры приобретают особое значение при разграничении видов грибов, размножающихся исключительно клонально (бесполом путем), то есть тогда, когда нужно определить границы видов, а установить репродуктивные барьеры (основной критерий биологического вида) невозможно (Шнырева, 2011). Нами было показано, что в случае, если универсальные относительно консервативные последовательности генов рДНК оказываются неприемлемыми для установления видового статуса, на помощь могут прийти более переменные участки ДНК, например, разнообразные повторяющиеся последовательности, в том числе и минисателлитные ДНК последовательности. Повторы ДНК применяли на кафедре для анализа популяционного полиморфизма как фитопатогенных, так и гомобазидиальных грибов. Следует заметить, что границы биологического вида и молекулярного вида не всегда совпадают в силу применяемых подходов оценки. Концепция биологического вида в некоторых случаях позволяет достоверно разграничить виды, и при этом она может поддерживаться молекулярными данными. Например, как это было продемонстрировано для близкородственных видов *Pleurotus ostreatus* и *P. pulmonarius* (Шнырева, Штаер, 2006), а также видов рода *Ganoderma*, *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*. В другом случае, наоборот, при сравнении во многом сходных по морфологии видов *P. pulmonarius* и *P. sajor-caju* была показана полная репродуктивная изоляция (в скрещиваниях моноспоровых гаплоидных тестеров), хотя секвенирование ITS последовательностей показало 100 %-ную идентичность между ними (Шнырева и др., 2012; Шнырева, Шнырева, 2015). Гораздо сложнее удастся продемонстрировать соответствие двух концепций (биологической и молекулярной) для грибов, размножающихся бесполом путем. Иногда даже использование в анализе молекулярных и мультилокусных данных оказывается проблематичным при определении видового статуса некоторых грибов. Например, при исследовании патогенных для человека дерматофитов эта проблема возникает постоянно, так как грибы-дерматофиты в силу паразитического образа жизни являются в основном агамными клональными видами и характеризуются низким уровнем генетической изменчивости при значительном фенотипическом разнообразии (например, *Cryptococcus neoformans*, *Trichosporon spp.*, *Trichophyton spp.*).

Молекулярное гентипирование

На протяжении более 10 лет на кафедре проводится работа по разработке подходов молекулярного гентипирования штаммов съедобных культивируемых грибов (шампиньона *Agaricus bisporus*, вешенок рода *Pleurotus*) и биотехнологически значимых дереворазрушающих базидиальных грибов (*Fomitopsis*, *Ganoderma*, *Inonotus*, *Fomes*, *Laetiporus* и др.). Нами была разработана система *молекулярных бар-кодов* на основе рестрикционного анализа ITS- и IGS- последовательностей кластера генов рРНК для разграничения близкородственных

видов в пределах рода *Pleurotus* (Шнырева, 2015), а также получены монобазидиоспоровые штаммы-тестеры половой совместимости. Подходы молекулярной геносистематики широко используются нами для верификации и подтверждения видового статуса грибов из различных таксономических групп.

Был проведен сравнительный анализ коммерческих сортов и штаммов шампиньона и вешенки на основании белковых и ДНК-полиморфизмов, что позволило установить генетическое родство сортов и провести их молекулярную паспортизацию (Шнырева и др., 2003). Подобные исследования важны в практике грибоводства как для мелких хозяйств, так и для крупных производителей съедобных грибов, поддерживающих в своих лабораториях под разными названиями огромные коллекции зачастую генетически идентичных сортов (по сути, клонов).

Геномика

Начало исследований в области геномики можно отнести к началу 90-х годов, и связано оно с участием А.В. Шныревой в Международном проекте по секвенированию митохондриальных геномов грибоподобных организмов (в частности, мт-геномов *Phytophthora*, *Achlya* и *Prototheca*) в лаборатории проф. Ф. Ланга, университет Монреаля (University of Montreal, Canada). Следует заметить, что в целом первые проекты по полногеномному секвенированию касались митохондриальных геномов, представленных небольшими циклическими ковалентно замкнутыми молекулами ДНК; секвенирование осуществлялось либо вручную, либо на секвенаторах I поколения с обязательным этапом клонирования фрагментов мт-ДНК. Секвенирование мт-геномов грибов и грибоподобных организмов показало, что при относительно стандартном наборе генов, кодирующих белки дыхательной цепи и тРНК, размеры геномов могут значительно варьировать от 20 т.н.п. (тыс. нуклеотидных пар) до 80 т.н.п. за счет наличия протяженных интронов (более 1000 н.п.), которые кодируют белки созревания матуразы, обеспечивающие автономный сплайсинг интронов, а также транскриптазы и транспозазы, обеспечивающие мобильность (перемещение) мт-интронов (Шнырева, 1995). Секвенирование также показало, что в мт-геномах оомицетов имеются гены АТФаз, которые не встречаются в геномах истинных грибов. Тогда и возникло мнение о том, что оомицеты должны быть отнесены к другому царству. Работы в области геномики продолжились в 2010-х годах. Совместно с голландской лабораторией д-ра А. Сонненберга, университет Вагенингена (Plant Research International, University of Wageningen, Holland), нами был проведен анализ количественных признаков у коммерчески важного съедобного гриба *P. ostreatus* с использованием современной технологии NGS секвенирования (секвенирования II поколения); построена генетическая карта генома гриба на основе SNP-картирования (Сиволапова и др., 2012). Совместно с английской лабораторией проф. К. Серстона, Королевский колледж Лондона (King's College London, UK), была проведена работа по молекулярно-генетическому анализу, картированию и клонированию генов лакказ у культивируемого шампиньона *A. bisporus*; показана тандемная организация гомологов генов лакказ в геноме гриба (Smith et al., 1998). Отсутствие сегрегации признаков в потомстве одноядерных базидиоспор, полученных из четырехспоровых базидий, доказало неаллельность данных гомологов. Была также продемонстрирована дифференцированная экспрессия генов лакказ в зависимости от жизненной фазы гриба.

Биомедицинский и биотехнологический потенциал трутовых грибов

Изучение проводится с использованием генетических подходов. Использование природных продуцентов биоактивных соединений требует их тщательного генетического анализа и генотипирования. Наряду с анализом генотипического разнообразия и вариабельности природных изолятов мы разработали подход на основе количественных ПЦР (real-time PCR) для анализа уровня экспрессии ключевых генов, участвующих в иммунных ответах при обработке здоровых и раковых клеток человека экстрактами грибов. Нами показано, что водные (фракции полисахаридов) и этанольные (фракции полисахаридов и фенолов) экстракты

трутовых грибов обладают как непосредственным цитотоксическим воздействием на опухолевые клетки, так и иммуномодулирующим эффектом, т.е. опосредованным действием на иммунную систему (Shnyreva et al., 2010). Наши исследования показали, что экстракты *Phelinus linteus* и *A. bisporus* обладают иммуномодулирующим свойством и индуцируют апоптоз в клетках лейкемии человека. Запатентован природный штамм *Trametes versicolor*, обладающий противоопухолевой активностью на шести линиях опухолевых клеток (Shnyreva et al., 2018). Трутовые грибы синтезируют широкий спектр ферментов, разрушающих лигноцеллюлозные комплексы древесины; поэтому совместно с РГУ нефти и газа имени Губкина мы проводим поиск перспективных продуцентов ферментов для использования в процессах переработки древесины и биоремедиации, а также утилизации отходов сельскохозяйственного производства (Кожевникова и др., 2017).

Таким образом, кафедра проводила и продолжает проводить как фундаментальные, так и прикладные исследования в области генетики грибов. Уже более 30-ти лет на кафедре преподается курс «Генетика грибов» сначала проф. Ю.Т. Дьяковым; позже, с 2000 года, преподавание переработанного курса по генетике и нового курса по геносистематике продолжила проф. А.В. Шнырева (Дьяков и др., 2005).

Литература

- Викторов А.Н., Новикова Н.Д., Дешева Е.А., Брагина М.П., Шнырева А.В., Сизова Т.П., Дьяков Ю.Т.** (1998) Резидентное заселение среды ОК «Мир» *Penicillium chrysogenum* и проблема экологической безопасности в длительном космическом полете. *Авиацион. экологич. медицина.* **5:** 57 – 62.
- Дарага А.В., Галимова Л.М., Терехова В.А., Дьяков Ю.Т.** (1988) Исследование биохимического полиморфизма природных изолятов *Pyricularia oryzae* Cav. *Микол. фитопатол.* **22:** 329 – 334.
- Дружинина И.С., Инсарова И.Д., Шнырева А.В., Дьяков Ю.Т., Политов Д.В., Алтухов Ю.П.** (1997) Гомокариотические пеллеты грибов и их использование в генетическом анализе. *Генетика.* **33:** 644 – 650.
- Шнырева А.В.** (2003) Транспозоны как факторы различных перестроек и модификаций в геномах грибов. *Генетика.* **39:** 621 – 636.
- Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю.** (2005) Введение в генетику грибов. Изд-во «Академия», М.
- Кожевникова Е.Ю., Петрова Д.А., Новиков А.А., Шнырева А.В., Барков А.В., Винокуров В.А.** (2017) Перспективы использования новых штаммов базидиальных грибов для прямой конверсии лигноцеллюлозного сырья в биоэтанол. *Приклад. биохим. микробиол.* **53:** 484 – 489.
- Сиволапова А.Б., Шнырева А.В., Сонненберг А., Барс И.** (2012) ДНК-маркирование локусов некоторых количественных признаков съедобного культивируемого гриба *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. *Генетика.* **48:** 465 – 472.
- Шнырева А.В.** (1995) Митохондриальные интроны грибов и их роль в эволюции. *Генетика.* **31:** 869 – 876.
- Шнырева А.В., Дружинина И.С., Дьяков Ю.Т.** (1998) Генетическая структура комплекса *Pleurotus ostreatus sensu lato* на территории Московской области. *Генетика.* **12:** 1610 – 618.
- Шнырева А.В., Сизова Т.П., Брагина М.П., Викторов А.Н., Дьяков Ю.Т.** (2001) Микромитеты орбитального комплекса «Мир»: резидентные или транзитные. *Микол. фитопатол.* **35:** 37 – 42.
- Шнырева А.В., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М.** (2003) Использование молекулярных маркеров для дифференциации культивируемых штаммов вешенки и шампиньона. *Генетика.* **39:** 1461 – 1469.

- Шнырева А.В., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Алтухов Ю.П.** (2004) Внутривидовое генное разнообразие вешенки устричной, *Pleurotus ostreatus*, изученное по совокупности аллозимных генов. *Генетика*. **40**: 1068 – 1080.
- Шнырева А.В.** (2005) Популяционная биология грибов с гаплоидным и гаплодидкариотическим жизненными циклами, автореф. докт. дисс. МГУ, М.
- Шнырева А.В., Штаер О.В.** (2006) Дифференциация близкородственных видов *Pleurotus pulmonarius* и *P. ostreatus* с помощью скрещиваний и молекулярных маркеров. *Генетика*. **42**: 667 – 674.
- Шнырева А.В.** (2007) Популяционная генетика грибов. В сб. «Микология сегодня» (ред. Дьяков Ю.Т. и Сергеев Ю.В.) **Т. 1**, Нац. акад. микол., М, С. 76 – 106.
- Шнырева А.В.** (2011) Геносистематика и проблема вида у грибов: подходы и решения. *Микол. фитопатол.* **45**: 209 – 220.
- Шнырева, А.А., Сиволапова, А.Б., Шнырева, А.В.** (2012) Съедобные культивируемые грибы вешенки *Pleurotus sajor-caji* и *P. pulmonarius* сходны по морфологии, но являются самостоятельными репродуктивно изолированными видами. *Генетика*. **48**: 1260 – 1270.
- Шнырева А.А.** (2015) Грибы рода *Pleurotus*: генотипирование и анализ локусов половой совместимости, автореф. канд. дисс. МГУ, М.
- Шнырева А.А., Шнырева А.В.** (2015) Филогенетический анализ видов рода *Pleurotus*. *Генетика*. **51**: 177 – 187.
- Штаер О.В., Белоконь Ю.С., Белоконь М.М., Шнырева А.В.** (2005) Сравнительный анализ природных изолятов вида *Pleurotus ostreatus*. *Микробиология*. **74**: 231 – 238.
- Штаер О.В., Шнырева А.В.** (2008) Структура мицелия в зоне антагонизма генетически различных индивидуумов *Pleurotus pulmonarius*. *Микол. фитопатол.* **5**: 481– 490.
- Shnyreva A.V.** (2010) Somatic and sexual compatibility in Basidiomycete fungi: application to population analysis of the summer oyster mushroom *Pleurotus ostreatus*, Lambert Academic Publishing, Germany.
- Shnyreva A.V., Song W., Van Griensven L.J.L.D.** (2010) Extracts of medicinal mushrooms *Agaricus bisporus* and *Phellinus linteus* induce proapoptotic effects in the human leukemia cell line K562. *Int. J. Med. Mush.* **12**: 167 – 175.
- Shnyreva A.V., Shnyreva A.A., Espinoza C, Padrón J.M., Ángel Trigos A.** (2018) Antiproliferative activity and cytotoxicity of some medicinal wood-destroying mushrooms from Russia. *Int. J. Med. Mush.* **20**: 1 – 11.
- Smith M., Shnyreva A.V., Wood D. A., Thurston C.F.** (1998) Tandem organisation and highly disparate expression of the two laccase genes *lcc1* and *lcc2* in the cultivated mushroom *Agaricus bisporus*. *Microbiology*. **144**: 1063 – 1069.

30 лет в строю с базидиомицетами

Краснопольская Л.М.

ФГБНУ «НИИНА»

lmkrasnopolska@gmail.com

Пять лет обучения на биологическом факультете МГУ имени М.В. Ломоносова, в том числе три года — на кафедре низших растений (ныне микологии и альгологии) заложили основу всей будущей научной деятельности моих однокурсников-«однотруппников». Полагаю, что наравне с лекционными курсами и практикумами принципиальное значение для нашего формирования, как научных работников, сыграло постоянное общение с сотрудниками кафедры — от заведующего до лаборантов. Это общение проходило постоянно, мы его ценили в студенческие годы и еще больше ценим сейчас. Настоящая работа — это попытка своеобразного «отчета о проделанной работе», основанная на суммировании основных подходов к организации и проведению научных исследований лекарственных базидиальных грибов. Многие исследования выполнены с коллегами — сотрудниками других учреждений — МГУ имени М.В. Ломоносова, ФГБУН «ИОХ РАН имени Н.Д. Зелинского РАН», РОНЦ имени Н.Н. Блохина, ФГБНУ «МГНЦ», ФГБУ "НИЦЭМ им. Н.Ф. Гамалеи", ФБУН МНИИЭМ им. Габричевского и др.

Материалы и методы

В работе использовали штаммы лекарственных базидиомицетов лаборатории биосинтеза биологически активных соединений ФГБНУ «НИИНА». Методы хранения и базовых условий погруженного культивирования культур базидиомицетов, методов обработки погруженной биомассы, получения водных экстрактов и осаждения полисахаридов приведены в публикациях (Автономова и др. 2008; Krasnopolskaya et al., 2008). Филогенетические исследования проводили в соответствии с методикой (Ярина и др., 2017). Микроморфологию погруженного мицелия изучали с использованием сканирующего микроскопа «JEOL JSM-6380LA». Для количественного определения полисахаридов использовали фенол-серно-кислотный метод, состав моносахаридов определяли с помощью газовой хроматографии. Выделение метаболитов с антибиотической активностью и определение спектра их активности в отношении грамположительных, грамотрицательных бактерий, мицелиальных и дрожжеподобных грибов проводили по (Соболева и др., 2006). При изучении антиоксидантной способности метаболитов определяли антирадикальную, хелатирующую активности, способность ингибировать перекисное окисление липидов (Альмяшева и др., 2017). Испытания противоопухолевой активности *in vivo* проводили в соответствии с (Krasnopolskaya et al., 2008). Индукцию цитокинов определяли по (Краснопольская и др., 2012, Бляхер и др., 2017).

Результаты и обсуждение

Выбор лекарственных базидиомицетов в качестве основного объекта исследований нашей лаборатории определен их мощной способностью к синтезу биологически активных соединений, проявляющих иммуномодулирующие, противоопухолевые, противовирусные, антибактериальные, антиаллергические, противовоспалительные, гипополипидемические, гипогликемические, антиоксидантные и другие свойства. Материалом для извлечения этих соединений могут служить плодовые тела, базидиоспоры, вегетативный мицелий, культуральный фильтрат. Выбор источника интересующих метаболитов определяет метод его получения: твердофазное выращивание с целью получения базидиом и погруженное культивирование на жидких питательных средах для получения мицелия и культурального фильтрата. Основным преимуществом погруженного культивирования по нашему мнению является возможность достаточной тонкой регуляции физиологических и биохимических процессов. К достоинствам этого метода следует также отнести краткость процессов культивирования, стерильные, строго контролируемые условия проведения процесса.

Современные биотехнологии погруженного культивирования должны обеспечивать стабильность химического состава получаемых субстанций и воспроизводимость их биологических эффектов. При этом следует учитывать, что проведение процессов погруженного культивирования в производственных масштабах требует наличия дорогостоящего оборудования и квалифицированного персонала, что неизбежно удорожает целевой продукт. Поэтому рентабельными могут быть только процессы, направленные на получение дорогостоящих продуктов. Дополнительное снижение экономических рисков возможно при разработке биотехнологий получения в одном процессе двух и более ценных продуктов (молекул).

подавляющее большинство штаммов лекарственных базидиомицетов способно к образованию нескольких биологически активных соединений, различающихся принадлежностью к первичным или вторичным метаболитам, химической природой и характером действия. Нами была предложена структура исследований, направленная на выявление штаммов, способных к активному образованию полисахаридов с противоопухолевыми и иммуномодулирующими свойствами и низкомолекулярных соединений с антибиотическими или антиоксидантными свойствами, способностью к ингибированию биосинтеза стеролов. По своей сути этот подход заключался в изучении двух или более множеств и обнаружении их общих элементов. При отборе продуцентов и молекул важное значение имела локализация целевых метаболитов в погруженной культуре. В качестве перспективных культур были отобраны штаммы рода *Ganoderma*, видов *Armillaria mellea*, *Fammulina velutipes*, *Grifola frondosa*, *Hericium erinaceus*, *Hypsizyguis ulmarius*, *Lentinus edodes* и др.

Изучение полисахаридов базидиальных грибов было направлено на обнаружение соединений, проявляющих высокую самостоятельную активность при пероральном, а не внутривенном введении. В этих исследованиях принимали участие к.б.н. А.В. Автономова, н.с. М.И. Шуктуева, н.с. М.С. Ярина. В результате были выявлены как водо-, так и щелочерастворимые полисахариды лекарственных базидиомицетов с высокой противоопухолевой активностью, доказанной в опытах *in vivo* на моделях солидных перевиваемых мышинных опухолей. Впервые было показано, что противоопухолевыми свойствами обладают полисахариды *H. ulmarius* (Krasnopolskaya et al., 2008).

Основной объем работы по исследованию полисахаридов с противоопухолевыми свойствами был проведен со штаммами рода *Ganoderma*. Учитывая трудности установления видовой принадлежности культур этого таксона, с целью уточнения таксономического статуса отобранных перспективных штаммов-продуцентов биологически активных полисахаридов был проведен их молекулярный филогенетический анализ. На основе результатов исследований, полученных н.с. М.С. Яриной совместно с к.б.н. А.В. Марахоновым, с использованием последовательностей рДНК ITS были выявлены штаммы, относящиеся к видам *G. lucidum*, *G. curtisii*, *G. resinaceum*. Изученные последовательности были депонированы в ГенБанке.

Совместные исследования полисахаридов штаммов рода *Ganoderma* были проведены с проф., д.х.н. А.И. Усовым и проф., д.м.н. В.М. Бухманом. В результате из погруженного мицелия *G. lucidum* были выделены два ранее не описанных полисахарида — щелочерастворимый ксиломаннан и водорастворимый фукогалактан (Евсенко и др., 2009). Оба полисахарида продемонстрировали противоопухолевую активность в опытах *in vivo*. Наибольшее внимание было уделено изучению ксиломаннана, так как в литературе информации о биологической активности щелочерастворимых полисахаридов мало. Исследования, представляющие собой раздел доклинических испытаний, показали, что ксиломаннан проявил высокую достоверную противоопухолевую активность на трех моделях перевиваемых солидных мышинных опухолей. Были изучены и обоснованы рекомендуемые дозы и пути введения препарата. Кроме самостоятельной противоопухолевой активности ксиломаннан обладал способностью потенцировать действие циклофосфида, примененного в низких иммуномодулирующих дозах. В проведенных экспериментах не было выявлено токсического действия ксиломаннана (Краснопольская и др., 2015).

В основе противоопухолевого действия большинства полисахаридов лежит их способность оказывать иммуномодулирующее действие, затрагивая как гуморальную, так и клеточную компоненты. Как было доказано в опытах *in vitro*, ксиломаннан не обладал цитотоксическим действием. Изучение его иммуномодулирующей способности было изучено в ФБУН МНИИЭМ им. Габричевского. В опытах *in vitro* ксиломаннан вызывал достоверное увеличение продукции TNF α , IL-1 β , IL-8, IL-10 мононуклеарами периферической крови человека. Доля людей, лимфоциты которых при обработке ксиломаннаном увеличивали образование TNF α , составила 87 %, усиление экспрессии CD 69 было отмечено у 63 % доноров лимфоцитов (Бляхер, 2017a, Бляхер, 2017b). Установленный факт имеет принципиальное значение для создания иммунотерапевтических противоопухолевых препаратов и разработки протоколов их клинических испытаний.

Способностью индуцировать цитокины, а именно интерферонов, как было показано д.м.н. О.Н. Щегловитовой, обладали также фракции водорастворимых полисахаридов из погруженного мицелия *G. lucidum* и *F. velutipes*. Полисахариды *G. lucidum* стимулировали образование интерферона γ , полисахариды *F. velutipes* — вероятно, интерферона α (Щегловитова и др., 200, Краснопольская и др., 2012).

Работа со штаммами *L. edodes*, осуществленная к.б.н. Н.Ю. Кац, была направлена на поиск продуцентов, обеспечивающего как высокий выход противоопухолевых полисахаридов, так и антибиотика лентинамицина В и гипополидемического агента эритаденина. При этом полисахариды должны были быть представлены эндополимерами, содержащимися в погруженной биомассе, антибиотик и эритаденин должны были присутствовать в культуральном фильтрате. В результате был отобран биотехнологически перспективный штамм, отвечающий этим требованиям (Кац и др., 2006). Проведенные исследования показали, что высокая антибиотическая активность штаммов *L. edodes* связана с их способностью к синтезу антибиотика, идентифицированного, как лентинамицин В. Следует отметить, что штаммы *L. edodes* значительно отличаются от других испытанных видов базидиомицетов своей высокой антибиотической активностью. Важным свойством выделенного лентинамицина В явилась его впервые показанная высокая активность в отношении клинических штаммов дерматофитов (Краснопольская и др., 2012b). Совместные исследования с д.б.н. А.С. Трениным выявили штаммы *L. edodes*, образующие ингибиторы как ранних, так и поздних этапов биосинтеза стеролов (Тренин и др., 2014).

Изучение антиоксидантных свойств метаболитов лекарственных базидиомицетов было проведено м.н.с. Н.Р. Альмяшевой, м.н.с. А.В. Гольшкиным, н.с. М.С. Яриной, лаборантом-исследователем Б.Р. Джавахяном. В результате были обнаружены антиоксидантные свойства у *F. velutipes*, *G. lucidum*, *H. erinaceus*: водорастворимых полисахаридов и низкомолекулярных соединений, растворимых в этаноле, из погруженного мицелия. Водорастворимые полисахариды были способны хелатировать ионы двухвалентного железа. Максимальная хелатирующая способность отмечена у полисахаридов *G. lucidum*. Этанольные экстракты мицелия изученных штаммов базидиомицетов показали широкий спектр антиоксидантных свойств. Наибольшую хелатирующую способность проявил этанольный экстракт *G. lucidum*, антирадикальную - экстракт *H. erinaceus*. Его антирадикальная активность была сопоставима с активностью аскорбиновой кислоты. Исследование способности этанольных экстрактов ингибировать процесс окисления олеиновой кислоты показал, что *H. erinaceus* является перспективным продуцентом веществ, способных к деструкции гидропероксидов (Альмяшева и др., 2017).

Изучение микроморфологии мицелия базидиомицетов, выращенных в погруженной культуре, было направлено на выяснение строения пеллет, а также установления связи между морфологией мицелия и продуктивностью. Была выявлена зависимость размера и формы пеллет базидиомицетов, их внешней и внутренней структуры от таксономической принадлежности, состава жидких питательных сред, обеспечивающих различный выход биомассы и целевых продуктов. С помощью сканирующей электронной микроскопии у погруженного мицелия базидиомицетов выявлено наличие пряжек, апикальных или

интеркалярных хламидоспор, участков слияния гиф, образование между ними анастомозов. Эти признаки могут быть использованы в качестве критериев состояния продуцента в процессе культивирования.

Биотехнологические исследования, направленные на создание современных способов получения целевых продуктов, всегда были в центре исследований нашей лаборатории. В них принимали участие к.б.н. А.В. Автономова, н.с. М.И. Шуктуева, м.н.с. А.В. Гольшкин и др. Разрабатываемые биотехнологические способы культивирования базидиальных грибов преимущественно были основаны на их погруженном культивировании. Наибольшей продуктивностью как по биомассе, так и по целевым продуктам отличались биотехнологии, обеспечивающие малые размеры пеллет. В настоящее время набирает популярность метод МРЕС (microparticle-enhanced cultivation), включающий использование микрочастиц неорганических соединений, что приводит к уменьшению размера пеллет и повышению продуктивности изучаемых процессов (Antecka et al., 2016). В наших экспериментах было отмечено, что к таким же результатам приводит использование в качестве ингредиента питательных сред муки сельскохозяйственных культур, измельченной до определенного размера. В разработанных нами биотехнологиях мука в процессе культивирования базидиомицетов подвергается полной утилизации. Это позволило нам заключить, что для получения эффекта наличие микрочастиц принципиально на первых этапах процесса культивирования.

Эффективная питательная среда служит основой для достижения главных показателей биотехнологического процесса — сокращение его длительности и повышение выхода целевого продукта. Используемый нами алгоритм, основы которого были сформулированы еще к 2005 году (Краснопольская и др., 2005), содержит три основные части. Учитывая специфику грибов, как гетеротрофных организмов, начало разработки биотехнологий культивирования мы отводим определению трофических потребностей штамма-продуцента. При этом важно изучать влияние источника углерода и азота на скорость роста и биосинтетическую активность не по отдельности, а в их парных сочетаниях. Согласно нашим результатам чаще определяющую роль в таком «тандеме» играет источник азота.

Эксперименты второго этапа разработки биотехнологий базируются на методах математического планирования эксперимента. Второй этап включает опыты по методу полного факторного эксперимента, в них исследуют источники углерода, азота, фосфора, микроэлементов. Исключение источников фосфора и микроэлементов из числа факторов нецелесообразно, так как они в ряде случаев являются значимыми, и кроме этого достаточно часто взаимодействуют с другими факторами. В большинстве случаев мы исследуем 4 фактора, реже — 5 факторов.

Третий этап должен обеспечить движение к экстремуму целевого показателя на основе полученных ранее результатов. Этап включает проведение экспериментов по методу Бокса-Уилсона и/или построение поверхности отклика. Очевидно, что при разработке биотехнологий получения двух и более продуктов в одном технологическом процессе движение к экстремуму должно быть проведено для каждого продукта.

Разработанный алгоритм позволил нам создать ряд биотехнологий получения биологически активных соединений базидиальных грибов, отличающихся краткостью и высоким выходом целевых продуктов. Минимальная длительность процесса культивирования в колбах в результате составляет 3 суток, в биореакторах — 50 часов. Выход полисахаридов в большей степени зависит от уровня накопления биомассы, максимально достигающей 35 – 39 г/л, а не от содержания их в мицелии. Разработанные биотехнологии получения биологически активных метаболитов лекарственных базидиомицетов были успешно апробированы в производственных условиях в биореакторах объемом 1 и 10 м³.

Литература

Автономова А.В., Леонтьева М.И., Исакова Е.Б., Белицкий И.В., Усов А.И., Бухман В.М., Лапин А.А., Краснопольская Л.М. (2008) Противопухолевые и антиоксидантные свойства полисахаридных экстрактов и фракций биомассы

базидиомицета *Hypsizygos ulmarius*, полученной путем глубинного культивирования. *Биотехнология*, **2**: 23 – 29.

- Альмяшева Н.Р., Ярина М.С., Голышкин А.В., Джавахян Б.Р., Краснопольская Л.М. (2017) Антиоксидантные свойства водорастворимых полисахаридов и этанольных экстрактов мицелия ксилотрофных базидиальных грибов. *Антибиот. и химиотер.* **62** (№ 7 – 8): 8 – 12.
- Бляхер М.С., Алешкин А.В., Федорова И.М., Рамазанова З.К., Краснопольская Л.М., Тульская Е.А., Кукушкина Е.А. (2017а) Способность мононуклеаров периферической крови человека продуцировать цитокины при воздействии на них ксиломанном *in vitro*. *Мед. иммунол.* **19**(S. C.): 374.
- Бляхер М.С., Алешкин А.В., Федорова И.М., Рамазанова З.К., Капустин И.В., Котелева С.И., Краснопольская Л.М., Ярина М.С. (2017б) Влияние ксиломаннана, выделенного из *Ganoderma lucidum*, на продукцию цитокинов мононуклеарами периферической крови человека. *Цитокины и воспаление*, **16** (1 – 2): 27 – 30.
- Евсенко М.С., Шашков А.С., Автономова А.В., Краснопольская Л.М., Усов А.И. (2009) Полисахариды базидиальных грибов. растворимые в щелочи полисахариды из мицелия трутовика лакированного *Ganoderma lucidum* (Curt.: Fr.) P.Karst. *Биохимия*, **74** (5): 657 – 667.
- Краснопольская Л.М., Автономова А.В., Щегловитова О.Н., Склянкина Н.Н., Гущин П.А. (2012) Получение погруженного мицелия штаммов *Ganoderma lucidum* и интерферон-индуцирующая активность эндополисахаридов гриба. *Башкир. хим. ж.* **19** (4): 83 – 88.
- Краснопольская Л.М., Белицкий И.В., Автономова А.В., Соболева Н.Ю., Усов А.И., Исакова Е.Б., Либензон А., Бухман В.М. (2005) Система скрининга экстрактов базидиальных грибов, обладающих противоопухолевой активностью. *Успехи мед. микол.* **5**: 192 – 195.
- Краснопольская Л.М., Кац Н.Ю., Усов А.И., Барков А.В., Винокуров В.А. (2012) Погруженное культивирование штамма базидиомицета *Lentinus edodes* с широким спектром биологической активности. *Антибиот. и химиотер.* **57** (9 – 1): С. 3 – 7.
- Краснопольская Л.М., Ярина М.С., Автономова А.В., Усов А.И., Исакова Е.Б., Бухман В.М. (2015) Сравнительное изучение противоопухолевой активности полисахаридов из мицелия *Ganoderma lucidum* в опытах *in vivo*. *Антибиот. и химиотер.* **60** (11 – 12): 29 – 34.
- Соболева Н.Ю., Краснопольская Л.М., Федорова Г.Б., Катруха Г.С. (2006) Антибиотические свойства штаммов базидиального гриба *Lentinus edodes*. *Антибиот. и химиотер.* **51** (7): 3 – 8.
- Тренин А.С., Кац Н.Ю., Цвигун Е.А., Бычкова О.П., Краснопольская Л.М. (2014) Базидиальные грибы *Kuehneromyces mutabilis*, *Flammulina velutipes* и *Lentinus edodes* как возможные продуценты ингибиторов биосинтеза стеролов. *Успехи мед. микол.* **12**: 353-354.
- Щегловитова О.Н., Бабаяни А.А., Склянкина Н.Н., Болдырева Н.А., Леонтьева М.И., Автономова А.В., Краснопольская Л.М. (2010) Полисахариды из мицелия *Ganoderma lucidum* и *Flammulina velutipes* индуцируют интерферон в культуре лейкоцитов крови человека, но различаются по типу продуцируемого интерферона. *Иммунопатол. аллергол. инфектолю.* **1**: 276.
- Ярина М.С., Краснопольская Л.М., Усов А.И., Марахонов А.В. (2017) Биологически активный полисахарид из погружённого мицелия грибов рода *Ganoderma* P. Karst. *Биотехнология: состояние и перспективы развития.* **2**: 592 – 593.
- Antecka A., Bizukojc M., Ledakowicz S. (2016) Modern morphological engineering techniques for improving productivity of filamentous fungi in submerged culture. *World J. Microbiol. Biotechnol.* **32**: 193.
- Krasnopolskaya L., Leontieva M., Avtonomova A., Isakova E., Belitskii I.V., Usov A.I., Buchman V.M. (2008) Antitumor Properties of Submerged Cultivated Biomass and Extracts of Medicinal Mushrooms of Genus *Hypsizygos* Singer. *Int. J. of Med. Mushrooms*, **10** (1): 25 – 35.

Изучение микоризных симбиозов: история, современное состояние вопроса и перспективы

Воронина Е.Ю.

МГУ имени М.В. Ломоносова

mvsadnik@list.ru

*Симбиоз — явление столь универсальное и значимое,
что его изучение должно быть неотъемлемой частью
образования биолога (Ahmadjian, Paracer, 1986)*

Микориза представляет собой чрезвычайно широко распространённое явление: в симбиоз вовлечены более 250000 видов растений и около 50000 видов грибов, причём для многих из них отношения носят облигатный характер (van der Heijden et al., 2015). В настоящее время важность этого грибо-растительного симбиоза как в жизнедеятельности отдельных особей растений, так и в функционировании биогеоценозов и формировании наземной растительности в эволюционном аспекте не вызывает сомнений (Smith, Read, 2008). В последние десятилетия в мировом научном сообществе наблюдается всплеск интереса к проблематике микориз, о чём может свидетельствовать резкое возрастание числа публикаций, посвящённых данному вопросу. Так, по данным поисковой системы Google Scholar (Google Scholar, 2018), число работ, появившихся с 2001 по 2018 годы, превышает 115000, что заметно превосходит количество публикаций, вышедших за весь XX век.

История исследования микориз восходит к XIX столетию, и традиционно отправной точкой считают 1880-е годы — время выхода в свет работ Франца Михайловича Каменского (1851 – 1913), впервые установившего роль микобионта в питании растения, и Альберта Бернхарда Франка (1839 – 1900), введшего в употребление термин «микориза» и положившего начало разностороннему изучению этого симбиоза (Trappe, 2005). Однако первые сведения о микоризах и изображения грибных структур в подземных органах растений появились ранее, и датируются первой половиной XIX века. В 1840 г. Теодор Гартиг описал грибные чехлы и межклеточное переплетение гиф в корневых окончаниях хвойных, но не сумел верно истолковать увиденные структуры (Ainsworth, 2009). Впоследствии именем этого учёного была названа сеть Гартига — контактная зона эктомикоризы, образуемой преимущественно древесными растениями и грибами из отд. Asco- и Basidiomycota. В то же время в рамках всестороннего изучения орхидных и отработки навыков культивирования этих коммерчески ценных декоративных растений, массово завозимых в Европу из тропиков, ряд исследователей выявил грибные структуры в подземных органах орхидей, и первые их изображения (1840 г.) принадлежат Иоганну Генриху Фридриху Линку. В этот же период были предприняты первые попытки получения чистых культур микобионтов, но поначалу они не увенчивались успехом (Ainsworth, 2009).

Активное изучение микориз началось после появления работ Ф.М. Каменского и А.Б. Франка, что было простимулировано общим интересом научного сообщества того времени к проблематике симбиозов. Во многом этот интерес был обусловлен имевшим широкий резонанс докладом Антона де Бари «Явление симбиоза» (опубликован в 1879 г.), где впервые была продемонстрирована фундаментальная роль «совместной жизни разноимённых организмов» в живой природе (де Бари, 2009). За почти полтора века исследование микориз прошло ряд этапов.

Первый период (1880-е – 1920-е гг.) был преимущественно описательным. Уже тогда были заложены основы изучения трёх наиболее широко распространённых, экологически значимых и важных в прикладном аспекте типов микориз: арбускулярной (АМ), эктомикоризы (ЭМ) и микоризы орхидных (ОМ). В это время происходило накопление получаемых посредством анализа анатомии и морфологии микоризованных корневых окончаний методами световой микроскопии данных о грибных структурах в тканях растений. Первые

подробные описания и иллюстрации структур ЭМ были сделаны А.Б. Франком (Frank, 1885). Его работы по изучению корневых окончаний бука изначально преследовали сугубо прикладную цель разработки методики культивирования трюфеля, но сыграли основополагающую роль в исследовании микоризного симбиоза в целом. В этот период ОМ занималась целая плеяда выдающихся учёных, среди которых особая роль принадлежит Ноэлю Бернару (Selosse et al., 2011). Французский ботаник, занимавшийся орхидными, не только установил важность наличия грибных структур в тканях орхидей и верно истолковал их роль, но и впервые высказал мнение об эволюционном значении микоризного симбиоза для растений в целом и рассмотрел возникновение подземных запасующих органов в ключе организации местообитания для микобионта (Bernard, 1909). В настоящее время эта точка зрения подтверждена рядом свидетельств и является широко принятой (Brundrett, 2002). Первые подробные описания АМ, наиболее древнего («праматерь симбиозов») и широко распространённого типа микориз, обеспечившего выход растений на сушу, были даны в 1904 г. Исобелем Галло. Этому исследователю также принадлежит авторство термина «арбускула», обозначающего специфическую структуру для обеспечения контакта между симбионтами (Dickson et al., 2007). Помимо анатомо-морфологических исследований, с началом XX века стали появляться работы, посвящённые физиологическим аспектам микоризного симбиоза и попыткам культивирования микобионтов. В научном сообществе активно велись дискуссии о месте микориз среди прочих симбиозов и их пользе/вреде для растений-хозяев (Воронина, 2007).

Второй период (1920-е – 1950-е гг.) озаглавлен массовыми исследованиями чистых культур микобионтов и попытками искусственного синтеза микориз, в том числе, с целью дальнейшего применения в практиках лесоразведения и лесовозобновления. Это направление активно развивалось, в частности, в СССР в связи с государственными программами полезащитного лесоразведения (Сукачев и др., 1952). Грибы, образующие АМ (АМГ), ещё не были корректно идентифицированы, как не была известна и облигатная природа их симбиоза, что привело к ряду неудачных попыток культивирования и задержало развитие изучения этого важнейшего типа микориз на описательном уровне (Koide, Mosse, 2004). Следует отметить, что в это время началось обобщение накопленных данных, и появились первые монографии, характеризующие микоризный симбиоз в целом. До сих пор не утратили актуальности обзорные работы М. Рейнер (Rayner, 1926 – 1927) и А. Келли (Kelley, 1950), впоследствии переведённые на русский язык.

Третий период (1950-е – 1990-е гг.) можно условно ограничить введением в конце XX века в обиход исследователей молекулярно-генетических методов, в том числе, для идентификации микоризных симбионтов. В течение упомянутого периода бурно развивалось изучение обменных процессов между партнёрами, что подразумевало использование как метода чистых культур для тех типов микориз, где это возможно, так и применение изотопных и прочих меток, позволяющих отслеживать транспорт веществ (см. в Smith, Read, 1997). Весомым вкладом в изучение физиологии ЭМ стали исследования английского учёного Джона Лейкера Харли (1911 – 1990), который разработал основные экспериментальные подходы в этой области, а также участвовал в написании фундаментальной монографии «Mycorrhizal symbiosis» (Harley, Smith, 1983), последующие дополненные издания которой были выпущены его учениками (Smith, Read, 1997; 2008). Кроме того, Д. Харли были созданы первые сводки описаний микоризного статуса растений, скомпилированные путём обработки множества источников и до сих пор являющиеся неоценимым справочным материалом (Harley, Harley, 1987a; 1987b; 1990). В 1960-х гг. благодаря ключевым работам Джеймса Гердеманна и Барбары Моссе были заложены основы систематики гломеромицетов (класс *Glomeromycetes* в современном понимании) — облигатных симбионтов АМ, и отработаны методики инокуляции растений и поддержания бинарных микоризных культур, что позволило начать всестороннее изучение онтогенеза и физиологии этого важнейшего симбиоза (Koide, Mosse, 2004; Trappe, 2010). Вторым важным направлением исследований тех времён является создание подробных классификаций типов микориз, преимущественно,

на основании морфологии и анатомии симбиотических структур. В этой области работал целый ряд как отечественных, так и зарубежных исследователей, предпринимавших, в том числе, попытки создания определительных таблиц и атласов микориз на основе признаков структур, образующихся в корневых окончаниях (Катенин, 1968; Селиванов, 1981; Agerer, 1987 – 2002). В настоящее время, несмотря на широкое применение молекулярной идентификации, морфотипирование ЭМ сохраняет свою значимость. В частности, на основе работ Райнхарда Агерера создан пополняемый информационный ресурс DEEMY – An Information System for Characterization and DEtermination of EctoMYcorrhizae (DEEMY, 2018), анонсированный в журнальной статье (Rambold, Agerer, 1997). В нашей стране в данный период развивалось исследование преимущественно ЭМ — симбиоза, играющего наиболее заметную экологическую роль в зоне бореальных лесов, где все основные древесные породы являются облигатно микоризными. Среди отечественных исследователей, не только внёсших наиболее заметный экспериментальный вклад, но и обобщивших уже имеющиеся данные и создавших свои научные школы, нельзя не упомянуть Нину Михайловну Шемаханову, в 1927 г. окончившую кафедру низших растений биологического факультета МГУ (Шемаханова, 1962), Николая Васильевича Лобанова (Лобанов, 1971), Ивана Александровича Селиванова (Селиванов, 1981) и Владимира Ивановича Шубина (Шубин, 1973; 1990). В отношении И.А. Селиванова следует отметить, что, помимо создания существующей доныне школы, он первым из отечественных учёных перевёл исследование микориз на биогеоэкологический уровень, оценивая роль симбиоза не только для отдельных особей растений, но и для растительных сообществ. В дальнейшем такой подход стал принятой практикой в мировом научном сообществе (см. в Smith, Read, 2008). Ещё одной важнейшей вехой в изучении микориз стало открытие роли ассоциативных микроорганизмов — третьего необходимого компонента симбиоза. В настоящее время известно, что многие функции, ранее приписываемые микобионту, на самом деле выполняют сопутствующие микоризе бактерии, определяющие становление и функционирование симбиоза (обзор имеющихся данных см. в Voronina, Sidorova, 2017). Активное исследование данного аспекта началось в 1970-х гг., когда, по аналогии с ризосферой, Анжело Рамбелли было введено понятие микоризосферы для обозначения зоны влияния микоризованного корневого окончания (Rambelli, 1973). При том, что подавляющее большинство растений в природных условиях является микоризными (Brundrett, 2009), фактор микобионта, опосредующего контакт активных корневых окончаний с почвой, включая всю совокупность населяющих её живых организмов, заслуживает пристального внимания.

Четвёртый, современный период (1990-е гг. – по настоящее время) характеризуется, с одной стороны, активным применением множества новых высокотехнологичных методов, таких как количественная ПЦР, метагеномика, транскриптомика, позволяющих вернуть исследование микоризных симбиозов *in situ* на новом уровне, а, с другой — организацией общего информационного поля, включающей как выпуск многочисленных монографий и статей в периодических журналах, так и создание глобальных баз данных. Не представляется возможным перечислить даже выдающейся значимости посвящённые микоризам книги, вышедшие за последние три десятилетия, а также упомянуть всех современных исследователей, работающих в данном направлении. Целый ряд отечественных и зарубежных журналов регулярно публикует статьи по проблематике микоризного симбиоза, к примеру: Ботанический журнал, Микология и фитопатология, American Journal of Botany, Annals of Botany, Applied and Environmental Microbiology, Botanica Pacifica, Botany, FEMS Microbiology Ecology, Fungal Biology, Fungal Ecology, Mycologia, Mycological Progress, Nature, New Phytologist, Plant & Soil, Plant Biology and Biochemistry, PLOS One, Science, Symbiosis. Кроме того, исключительно данная тематика освещается выходящим с 1991 г. журналом «Mycorrhiza» (Mycorrhiza, 2018), официальным печатным органом основанного в 1998 г. Международного микоризного общества (International Mycorrhiza Society, 2018), в чьи задачи, в том числе, входит регулярное, с периодичностью в два года, проведение международных конференций (ICOM). В целом следует заметить, что главным вектором

современного исследования микориз является «возвращение к природе» — отход от сугубо лабораторных исследований *in vitro* и перенесение исследований в естественные условия природных сообществ с попыткой учёта максимума возможных абиотических и биотических факторов, влияющих на установление и функционирование симбиозов. На мировом уровне влиятельным апологетом данного подхода стал английский исследователь Дэвид Джон Рид, автор множества публикаций о роли микориз в формировании и сукцессии растительных сообществ и соавтор крупнейших монографий, всесторонне освещающих данный симбиоз (Smith, Read, 1997; 2008), в 2007 г. удостоенный рыцарского звания за заслуги в области изучения биологии (Alexander, 2007).

В настоящее время изучение микоризных симбиозов представлено широким спектром направлений, основные из них перечислены ниже:

- установление микоризного статуса, выявление биоразнообразия микобионтов и уточнение роли в жизни растения видов, указанных как таковые в предыдущие периоды исследований;

- оценка специфичности микоризных симбиозов и их географического распространения с учётом новых данных о криптических видах и «дробления» ряда грибных таксонов;

- уточнение роли микоризы в питании растений, в т.ч., выявление функций микобионтов и ассоциативных микроорганизмов в трансформации содержащихся в почве сложных органических и минеральных соединений и переводе их в доступное для растений состояние;

- изучение необычных связанных с микоризным симбиозом трофических стратегий растений, таких как микогетеротрофия и миксотрофия (полное и частичное использование растением органических ресурсов, предоставляемых микобионтом);

- исследование роли микоризы в защите растений от патогенов, в т.ч., потенциала применения микобионтов в биоконтроле;

- анализ взаимодействий микориз с почвенными микроорганизмами, установление их положительной и отрицательной роли при установлении и дальнейшем функционировании симбиоза;

- анализ обмена сигналами между партнёрами и изменений их генной экспрессии при установлении и дальнейшем развитии микоризного симбиоза, а также установление химической природы сигнальных молекул;

- выявление структуры микоризных сообществ и мицелиальных сетей, установление функциональных связей в пределах сообществ;

- оценка динамики микоризных сообществ, особенно, в связи с глобальными климатическими изменениями и под влиянием антропогенной нагрузки;

- изучение филогении микобионтов, эволюции микориз и выявление на генетическом уровне признаков, определяющих микоризный образ жизни.

Выявление спектра растительных и грибных симбионтов — одна из первых появившихся отраслей изучения микориз, однако работа в данном направлении всё ещё далека от завершения. По-прежнему, наиболее простым, надёжным и доступным способом установления наличия микоризы у растений является выявление характерных для того или иного типа симбиоза внутритканевых структур посредством микроскопии. Их иллюстрации, а также ссылки на подробные методики подготовки препаратов см. в Peterson et al., 2004. Современные сводки, основанные на литературных данных, накопленных после фундаментальных работ Д. Харли (Harley, Harley, 1987a; 1987b; 1990), указывают на чрезвычайно широкое распространение микоризных симбиозов в пределах практически всех известных филогенетических линий растений (немикоризны менее 10 % сосудистых растений), наличие АМ у самых древних групп и многократное независимое возникновение в ходе эволюции ЭМ и микогетеротрофных ассоциаций (Wang, Qiu, 2006; Brundrett, 2009).

Установление принадлежности гриба к микобионтам представляет собой более сложную задачу. Основными проблемами здесь являются сложность или невозможность выделения и поддержания в чистой культуре большинства микоризообразователей, плохо разработанная

для некоторых групп грибов концепция вида, а также наличие в подземных органах растений грибов-эндофитов, которые не формируют в тканях растений специализированных структур для реципрокного транспорта и чьи функции в жизнедеятельности хозяина до сих пор по большей части неизвестны (Bauman, Otero, 2006; Kohout et al., 2013). В «домолекулярную эпоху» идентификацию микобионтов проводили преимущественно культуральными методами, что, даже при условии корректного проведения поверхностной стерилизации корня, отсекающей внешнюю почвенную микобиоту, позволяет выявить прежде всего именно эндофитные грибы, не имеющие облигатной связи с растением и, в отличие от истинных микоризообразователей, обладающие способностью быстро и успешно развиваться на питательных средах. Существует ряд работ (напр., Hutchison, 1991), детально описывающие культуральные характеристики, включая физиологические параметры, такие, как способность к утилизации различных источников биогенных элементов, множества видов грибов-облигатных эктомикоризообразователей (ЭМГ), однако, большинство исследователей, пытавшихся повторить подобные эксперименты, не преуспели в поддержании культур описанных видов.

Второй подход, применяемый к ЭМГ с хорошо заметными макроскопическими плодовыми телами — наблюдение их появления в лесных сообществах и соотнесение с растущими поблизости древесными растениями. Но монопородные леса в естественных местообитаниях встречаются крайне редко, а, принимая во внимание большую протяжённость как корневой системы взрослого дерева, так и мицелия, близкое расположение плодовых тел к особи той или иной древесной породы даёт весьма неточное представление о симбиотической взаимосвязи. В лёгких почвах в случае поверхностного залегания мицелия путём осторожного раскапывания субстрата непосредственно под плодовым телом возможно прослеживание «пути» от плодового тела до микоризованного корневого окончания. Однако этот метод трудоёмок и ограничен как фактором почвы, так и глубиной расположения гиф и корневых окончаний.

Ряд подводных камней имеет и экстраполяция данных о микоризности на близкие таксоны на основании сведений, полученных для одного или нескольких представителей. Во-первых, систематическое положение многих групп грибов не случайно находится в состоянии «хронического» пересмотра, так что попытки установления родства внутри них сами по себе могут быть чреваты ошибками. Во-вторых, как стало известно в настоящее время, исходным трофическим статусом для предков ЭМГ была сапротрофия, и множественные отказы от неё (не менее 60 раз) происходили параллельно и неравномерно в целом ряде эволюционных линий (Martin et al., 2016). Так, в крупном (свыше 500 видов) роде *Amanita*, традиционно признанных ЭМГ, недавно были обнаружены «сохранившиеся» сапротрофные представители, например, *A. thiersii* (Wolfe et al., 2012).

Даже в случае чётко отграниченной от прочих по морфологическим признакам группы грибов с давно установленным микоризным статусом, как в случае класса *Glomeromycetes*, объединяющего облигатных симбионтов АМ, выявление биоразнообразия может вызывать серьёзные проблемы. Это может быть наглядно продемонстрировано огромным расхождением числа «морфологических» (около 300) и «генетических» (1600) видов (van der Heijden et al., 2015). Морфология *Glomeromycetes* крайне скупа, и попытки выделять виды по особенностям строения спор и споровых агрегатов в настоящее время признаны несостоятельными.

Сейчас наиболее принятым методом выявления биоразнообразия грибов микоризообразователей является прямая молекулярная идентификация в тканях растения, основанная на ПЦР и дальнейшем секвенировании полученных продуктов (Kõljalg et al., 2013; Tedersoo, Nilsson, 2017). Внедрение этого подхода позволило существенно расширить представления о круге микобионтов всех типов микориз путём выявления непосредственно в корневых окончаниях некультивируемых видов, традиционно недоучитываемых при анализе наземной части сообщества ввиду малой заметности или полного отсутствия плодовых тел, либо видов, морфологически неразличимых между собой. Особенно резко изменились привычные представления о круге грибов-симбионтов в случае ЭМ (Rinaldi et al., 2008; Tedersoo, Smith,

2013) и ОМ (см. в Smith, Read, 2008). Наиболее современным этапом развития молекулярных техник, пришедших на смену секвенированию ДНК отдельных таксонов, является так называемое секвенирование следующего поколения (NGS), метод, включающий применяемый в почвенной экологии метабаркодинг, известный также под названием «метагеномика». Обычно при метабаркодинге применяют ПЦР с малоспецифичными праймерами, а затем параллельное секвенирование для получения последовательности одного и того же генного участка для многих таксонов одновременно. Затем последовательности посредством специальных биоинформационных алгоритмов кластеризуют в OTU, операционные таксономические единицы, и проводят их сравнение с референсными последовательностями из открытых баз данных, таких как NCBI GenBank (NCBI GenBank, 2018) и UNITE (UNITE, 2018). Преимущества данной технологии заключаются в возможности одновременно идентифицировать множество таксонов из множества образцов, но при идентификации отдельных таксономических единиц обычно дают большую (около 15 %) погрешность, а также весьма дорогостоящи (подробное описание метода см. в Dickie, St John, 2017; Tedersoo, Nilsson, 2017).

Несомненно, методы молекулярной идентификации совершили революцию в биологии в целом и в выявлении биоразнообразия симбионтов микориз в частности, но и эти подходы нельзя считать безупречными. Главные проблемы, возникающие при их применении в изучении микоризных симбиозов, описаны ниже.

- *Отсутствие общепринятых (а зачастую даже описания в соответствующем разделе статьи) методик предотвращения контаминации анализируемых корневых окончаний генетическим материалом окружающей почвенной микобиоты.* В отличие от АМГ, монофилетической группы, в симбиозы других типов включаются представители филогенетически удалённых линий, что препятствует подбору специфичных праймеров и «отсеканию» таким путём контаминантов из почвы. Жёсткая химическая поверхностная стерилизация, особенно, в случае высокопроницаемых пористых корневищ и корней орхидных, разрушительна для генетического материала симбионтов, а многократная промывка водой далеко не всегда помогает добиться удаления чужеродных грибных фрагментов. По мнению ряда исследователей (напр., Tedersoo, Smith, 2013), именно недостаточная очистка от контаминантов повлекла за собой частое попадание в списки ЭМГ таких традиционно относимых к сапротрофам представителей как *Xenasmattella*, образующих ризоморфы, прочно прикрепляющиеся к древесным корням.

- *Неудачное прохождение ПЦР и недостаточность широко применяемого метода секвенирования по Сэнгеру в случае присутствия в материале множества грибных таксонов в примерно «равных долях».* Эта проблема возникает при исследовании микориз, в которых грибные структуры не формируют сравнительно большой биомассы, как в наружных чехлах ЭМ, а рассеяны внутри клеток растения, как в случае ОМ. Возможное решение — применение клонирования ДНК, к примеру, в бактериальных клетках (Brown, 2006), но этот метод значительно удорожает исследование и делает его более затратным по времени, и, хуже всего, не устраняет следующей проблемы.

- *Невозможность оценить по выявленной последовательности экологию представителей внутрикорневой биоты и вычленив из неё истинных микоризообразователей.* При анализе единичного микоризного корневого окончания нередко выявляется целый спектр грибных таксонов, и, чем чувствительнее метод, тем большее их число может быть обнаружено. Однако наряду с микобионтами в подземных органах микоризных растений регулярно встречаются неясного трофического статуса эндифиты, способные к свободному существованию как почвенные сапротрофы или выступающие в ином трофическом статусе. Особенно широко этот феномен известен для орхидных (Bauman, Otero, 2006), микориза которых в целом принципиально отличается от других типов симбиоза тем, что таксоны грибов, встречающиеся исключительно в ассоциации с данной группой растений практически отсутствуют — они почти всегда имеют и иной трофический статус. Наличие подобной внутрикорневой, но не микоризной *per se* микобиоты затрудняет очерчивание

круга истинных симбионтов и, на данном этапе, отграничение от последних проводят исключительно на основании трофического статуса родственных форм. Преодолеть эту трудность возможно путём молекулярного анализа не всего корневого окончания целиком, а конкретной грибной структуры, представляющей собой симбиотическую контактную зону и заведомо принадлежащую микоризообразователю (межклетные гифы сети Гартига и наружные гифальные чехлы в ЭМ, внутриклеточные гифальные клубки-пелотоны в ОМ). Подобные исследования весьма трудоёмки и до сих пор относительно редки.

- *Недостаточная аккуратность при проведении молекулярных исследований и не критичное отношение к полученным данным.* Обратной стороной высокой чувствительности современных методов является отображение в списках (в дальнейшем, опубликованных и потенциально являющихся источником данных для сравнения) выявленных из микоризных окончаний последовательностей явно чужеродных организмов, почти наверняка попавших в анализируемый материал на том или ином этапе лабораторной обработки. Примерами могут служить дрожжевой дерматофит *Malassezia* (цитирование источников не приводится по этическим соображениям), а также виды рода *Penicillium*, известные как лабораторные контаминанты со времён Оскара Брефельда (1839 – 1925).

- *Необъяснимо резкое различие между «подземной» и «надземной» структурой сообществ ЭМГ при сопоставлении данных наблюдений плодовых тел и молекулярного анализа микоризных окончаний.* Очевидно, что посредством прямого анализа корневых окончаний возможно выявить спектр недоучитываемых микобионтов с малозаметными или редко образующимися плодовыми телами, так, например, именно молекулярные методы позволили установить частую встречаемость в ЭМ ранее считавшихся сапротрофными видов *Amphinema*, *Tomentella* и *Tulasnella* с кортициоидными плодовыми телами (Tedersoo, Smith, 2013). Сложнее объяснить, почему зачастую в «подземной» части сообщества отсутствуют облигатно микоризные виды, чьи плодовые тела регулярно обнаруживаются визуально. Примером может служить изучение ЭМГ в ельниках Ленинградской области, когда в видовых списках двоих работавших на одних и тех же пробных площадях исследователей, Елизаветы Андреевны Фоминой (регулярные наблюдения плодовых тел) и Дмитрия Михайловича Иванова (молекулярный анализ микоризных окончаний ели), практически отсутствовали совпадения (Фомина, 2000; Иванов, 2003). Возможно, противоречие удалось бы снять большим объёмом выборки образцов для молекулярного анализа и, принимая во внимание недолгое существование индивидуального ЭМ окончания, более частым их отбором, но, очевидно, что для полноценного описания микоризного сообщества определённой территории необходимо сочетание обоих подходов: как молекулярного анализа, так и классического наблюдения появления плодовых тел и их идентификации.

- *«Проблемные» в отношении молекулярной идентификации группы микоризных грибов, требующие разработки отдельных протоколов и модификации общепринятых методик.* Хорошим примером могут служить АМГ, представители кл. *Glomeromycetes*. В отношении отделения молекулярными методами от прочих таксонов эта монофилетическая группа не представляет затруднений — специфичные для таксона праймеры разработаны, однако, видовая идентификация в пределах класса весьма сложна. Тому имеется ряд причин: проблемы очистки ДНК в связи с невозможностью выделения и поддержания чистых культур, высокий межвидовой и внутривидовой генетический полиморфизм, связанный, в том числе, с наличием в несептированном мицелии и спорах множества потенциально неидентичных ядер, а также с постоянным наличием в грибных структурах прокариотных эндосимбионтов (Smith, Read, 2008; Крюков, Юрков, 2018). Трудность проведения видовых границ для представителей класса привела к возникновению таксономических коллизий, повлекших за собой также и необходимость пересмотра результатов множества исследований, связанных с физиологией и экологией АМ. Так широко применявшийся как модельный объект вид *Glomus intraradices* N.C. Schenck & G.S. Sm., оказался совокупностью штаммов, не только перенесённых в другой род, *Rhizophagus*, но и принадлежащих к двум различным видам, *R. irregularis* (Błaszk., Wubet, Renker & Buscot) C. Walker & A. Schüßler и

R. intraradices (N.C. Schenck & G.S. Sm.) C. Walker & A. Schüßler (Stockinger et al., 2009; Schüßler, 2018). Для указанной пары видов была предложена действенная схема оптимизации процедуры идентификации, однако, сами авторы признают, что она может быть недостаточна для эффективного различения прочих видов АМГ (Крюков, Юрков, 2018).

• *Неполнота общедоступных баз данных, содержащих референсные генетические последовательности, и высокая доля ошибочных определений.* Для сравнения полученных при секвенировании последовательностей микологами наиболее широко используются базы данных открытого доступа NCBI GenBank (NCBI GenBank, 2018) и UNITE (UNITE, 2018). Проблемой на финальной стадии проведения молекулярной идентификации может стать неполнота этих баз: в них представлены далеко не все известные организмы, и вряд ли когда-либо эти пробелы будут устранены полностью. Более того, даже размещённые там последовательности не могут служить «истиной в последней инстанции» и нуждаются в весьма тщательной сортировке перед использованием для сравнения. При скудости морфологии большей части видов грибов, малом (и всё более сокращающемся в мировом масштабе) числе исследователей, умеющих корректно опознавать виды «в лицо» и идентифицировать их классическими методами, а также при отсутствии возможности вносить коррективы в аннотации размещаемых последовательностей у кого-либо, кроме их авторов, доля ошибочных идентификаций может быть весьма высока. По мнению М. Бидартондо с соавт., в базе NCBI GenBank для грибов она может достигать 20 % (Bidartondo et al., 2008). Более жёсткая фильтрация поступающей в базы информации, а также доступ экспертов к её корректировке поможет снизить остроту этой проблемы, но решить её полностью вряд ли возможно.

Принципиально иным подходом для установления микоризного статуса грибов, используемым чаще всего в случае ЭМ, является метод анализа стабильных изотопов. Он вошёл в широкий обиход микологов в последнее десятилетие XX века и основан на факте существования многих биогенных элементов в природе в форме нескольких стабильных изотопов, соотношение которых в тканях различных организмов позволяет проследить направление движения вещества по трофическим цепям (Тиунов, 2007). Достоинствами метода являются относительная простота и экологическая безопасность (в биогеоценозе не привносятся радиоактивные метки), наиболее часто в исследовании микориз применяются изотопы углерода ($^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$) и азота ($^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$). Установлено, что ЭМГ обеднены ^{13}C и обогащены ^{15}N сравнительно с сапротрофами (Hobbie et al., 2001 и др.), однако невозможно указать интервал значений содержания «тяжёлой» формы того или иного изотопа, однозначно маркирующий микоризообразователя и позволяющий чётко отграничить его от сапротрофа. В пределах каждой из групп, и даже у разных особей отдельно взятого вида, изотопный состав может значительно варьировать в зависимости от конкретных используемых источников углерода или азота. Для получения корректных данных необходимо проводить анализ всей изотопной картины изучаемого сообщества, включая субстрат (почву и подстилку) и исследовать различие изотопных подписей грибов в его пределах, избегая обобщений и экстраполяции данных, полученных для различных регионов или различных типов местообитаний.

С внедрением методов молекулярной идентификации грибов пересмотру подверглись также и представления о специфичности многих микоризных симбиозов и их географии. Аскомицет *Cenococcium geophilum* является одним из наиболее широко распространённых и часто выявляемых ЭМГ с кругом хозяев, насчитывающим более 200 древесных пород, как голо-, так и покрытосеменных. Проведённый на большой выборке изолятов филогенетический анализ показал, что это комплексный таксон, совокупность криптических видов, принадлежащих, возможно, даже более чем к одному роду (Douhan et al., 2007). Установление уровня микоризной специфичности каждого из таксонов, входящих в комплекс, требует дальнейших исследований. Вторым примером может служить базидиомицет *Pisolithus*, популярный модельный объект для изучения ЭМ. Вид *P. tinctorius* (Mont.) E. Fisch. особенно активно изучали в Австралии, где он считался основным микобионтом одной из наиболее хозяйственно значимых древесных пород, эвкалипта. Однако этот вид также оказался

комплексом, и более того, выяснилось, что *P. tinctorius sensu stricto* вообще не встречается в Австралии и в естественных условиях не вступает в симбиоз с эвкалиптом (Cairney, 2002; Martin et al., 2002).

Исследование микоризных симбиозов началось с выяснения роли микобионта в питании растения, и до сих пор эта тематика лидирует в экспериментальных работах. Традиционно считалось, что основная функция АМ заключается в поставке растению фосфора, а ЭМ — азота (Smith, Read, 1997), но трофическая роль микоризы далеко не исчерпывается этим. В настоящее время два основных направления изучения этого аспекта симбиоза заключаются в определении круга источников биогенных элементов, доступных микобионтам для усвоения и передачи растению, и разграничении роли в трансформации веществ собственно микоризообразующих грибов и ассоциативной микробиоты. Выяснено, что ЭМГ доступен широкий круг субстратов, разложение которых может осуществляться посредством как ферментативных, так и неферментативных механизмов, что определяет значительную роль этой группы микробиоты в процессах разложения лесной подстилки (Tunlid et al., 2017). В лабораторных условиях для чистых культур ЭМГ и искусственных симбиотических систем, воссоздаваемых в микрокосмах, показана фосфатазная и протеазная активность, однако, её значение в природных условиях, где эффективность работы ферментов зависит скорее от объёма субстрата, чем от активности как таковой, ещё предстоит выяснить. Недавно был разработан метод гифальных ловушек, позволяющий оценить ферментативную активность отдельной гифы, и таким образом показано наличие в свободном мицелии ЭМГ глюкозидаз, пероксидаз и фенолоксидаз (Phillips et al., 2014). К неферментативным механизмам разложения субстрата можно отнести недавно обнаруженную у *Paxillus involutus* окислительную реакцию Фентона с образованием гидроксильных радикалов, обычно присущую ксилотрофам-возбудителям бурой гнили (Rineau et al., 2012), и давно известное выделение цитрата и оксалата, а также протонов, определяющее участие грибов в процессах биовыветривания минералов. В настоящее время господствующее понимание микоризного симбиоза как мультитрофного комплекса (Duronnois et al., 2008) подразумевает признание значительной роли ассоциативных микроорганизмов в процессах микоризной трансформации соединений. В отношении ЭМ биовыветривания наиболее принята точка зрения, что его основной «движущей силой» являются фосфат-растворяющие и прочие бактерии, накапливающиеся в зоне микоризосферы (Sidorova et al., 2014), а роль собственно микобионтов сводится, скорее, к обеспечению местообитания для них (Koele et al., 2009). В отношении АМГ также появляются свидетельства способности к усвоению фосфора и азота из сложных органических соединений (см. в Sidorova, Voronina, 2018), но этот аспект требует дальнейшего изучения. Помимо того, насколько активно все упомянутые процессы протекают в природе, важен также вопрос, сколь существенен их вклад в улучшение питания растения-хозяина. Большинство механизмов транспорта через симбиотическую контактную зону до сих пор остаются гипотетическими, и ни интенсивность тока веществ, ни форма, в которой биогенные элементы передаются от гриба к растению, в точности не известны.

Ещё более ярко проявляется роль микобионтов в снабжении растения питанием в случае микогетеротрофов и миксотрофов — растений, полностью или частично использующих органическое вещество, поступающее от грибного партнёра, как правило, состоящего в облигатном ЭМ или АМ симбиозе, либо обладающего мощной сапротрофной активностью (Merckx, 2013). Полная микогетеротрофия, присущая растениям, на генетическом уровне утратившим фотосинтетические пигменты и, следовательно, способность к фотоассимиляции, неоднократно возникала в самых различных филогенетических линиях, от печёночников до покрытосеменных, включая крупнейшее семейство Orchidaceae, все представители которого на ранних стадиях развития в природных условиях облигатно зависимы от микобионта (Bidartondo, 2005). Феномен миксотрофии, когда растение, сохраняя способность к фотосинтезу, часть органического вещества получает через симбиоз, стал известен относительно недавно в результате применения анализа изотопного состава и молекулярной идентификации грибных партнёров, являющихся одновременно микоризообразователями

полностью автотрофных растений (Selosse, Roy, 2009). По всей вероятности, это куда более распространённое явление, чем представляется сейчас: выявление новых групп зелёных растений с подобной трофической стратегией происходит постоянно. Некоторый парадокс заключён в том, что именно с бесхлорофилльного растения, *Monotropa hypopithys*, началось изучение микоризного симбиоза, но к настоящему моменту о физиологии и экологии микогетеротрофии известно крайне мало. В частности, остаются открытыми вопросы о том, каким образом эти растения, по сути, паразитирующие на своих микобионтах, «переключают» симбиотический транспорт, направляя к себе ток и минеральных, и органических веществ, насколько способны влиять на структуру окружающих растительных и грибных сообществ, а также представляют ли гетеротрофы собой исключительно «нахлебников», или компенсируют партнёрам затраты углерода синтезом неких метаболитов, таких, как, к примеру, гормоны или витамины.

Роль микоризы в защите растений — второе по объёму проводимых исследований и времени возникновения направление изучения данного симбиоза. Развитие в последние десятилетия технологий, позволяющих отслеживать изменения генной экспрессии и выявлять *in situ* молекулы, связанные с защитой от фитопатогенов, позволили определить следующие механизмы выполнения микоризными грибами защитных функций: 1. прямая конкуренция с патогенами или их ингибирование; 2. влияние на рост, питание, морфологию корневой системы растения; 3. активация собственных защитных систем растения и индукция устойчивости; 4. отбор в микоризосфере микробиоты, антагонистической по отношению к патогенам (Whipps, 2004). Все приведённые типы действия были установлены для АМ, информации об ЭМ существенно меньше, вероятно, в силу большей простоты создания экспериментальных систем для первого типа микориз, а также его большей значимости в сельском хозяйстве. Тем не менее, ЭМГ могут рассматриваться как перспективная группа продуцентов биологически активных, в том числе, в отношении грибов-фитопатогенов, вторичных метаболитов и явно заслуживают более пристального внимания исследователей. К примеру, сравнительно недавно из базидиом ЭМГ *Lactarius rufus* был выделен новый лактарановый сесквитерпен, руфуслактон, ингибирующий рост фитопатогенов из рода *Alternaria* (Luo et al., 2005).

Изучая микоризный симбиоз на современном уровне невозможно пренебречь наличием в нём третьего «партнёра» — совокупности микоризосферной микробиоты, оказывающей влияние как на растение и его микобионт, так и на их взаимодействие. Функции ассоциативных бактерий, связанные с обеспечением растения питательными элементами и его защитой, уже были упомянуты, не менее важна рассмотренная далее роль наиболее хорошо изученной группы — МНВ, бактерий, способствующих микоризации посредством как стимуляции прорастания спор и развития гиф микобионта в пресимбиотической стадии, так и узнавания партнёров друг другом. Впервые термин МНВ был введён Д. Гарбае, им же определены основные механизмы их действия (Garbaye, 1994). К настоящему времени выявлен достаточно широкий спектр МНВ в АМ и ЭМ, включающий протеобактерии, актиномицеты и фирмикуты. Недавно методами транскриптомики для МНВ было показано влияние на изменение транскрипции у грибов-микоризообразователей при отсутствии обратного влияния, но молекулярные основы взаимодействия этих двух компонентов симбиоза ещё предстоит выяснить (Deveau, Labbé, 2017).

Наличие химического «диалога» между симбионтами — сложных каскадных реакций с участием сигнальных молекул, определяющих формирование симбиоза и его дальнейшее функционирование, было установлено уже давно (см. в Воронина, 2007). Тем не менее, знания в этой области до сих пор фрагментарны, и восполнение пробелов в них — одна из центральных тем современного изучения микоризы. С 2005 г., когда была установлена роль стриголактонов как основных сигнальных молекул растения, стимулирующих ветвление и метаболизм пресимбиотических гиф АМГ (Akiyama et al., 2005), так и не был прояснён молекулярный механизм этих процессов и не выявлены рецепторы микобионтов. Противоположная ситуация наблюдается в случае ЭМ: при том, что обнаружен ряд молекул

грибного происхождения, стимулирующих необходимое для микоризации развитие латеральных корней растения (напр., летучие сесквитерпены у *Laccaria bicolor*), его сигнальные соединения не установлены, хотя имеются данные о влиянии на микобионт флавоноидов рутина и кверцетина. Также недавно была установлена роль грибных MiSSP (индуцируемых микоризообразованием малых секретлируемых белков) в изменении морфологии корневой системы хозяина, происходящей при формировании ЭМ (см. в Bonfante, 2018). В пресимбиотической фазе АМ в качестве сигнальных молекул участвуют также производные хитина: липохитоолигосахариды и хитоолигомеры, запускающие в растительных клетках кальциевые выбросы, играющие ключевую роль в ранних этапах колонизации. Неясно, однако, происхождение этих молекул: являются ли они результатом разложения хитина под действием хитиназ одного из симбионтов, или представляют собой продукт особого метаболического пути (Bonfante, 2018). Резонно предположить, что в основе контакта между симбионтами АМ помимо стриголактонного лежат и другие, пока не установленные, «запасные» сигнальные пути, кроме того, в силу трудности длительного культивирования древесных растений в лабораторных условиях, крайне мало известно об обмене сигналами, сопровождающем установление ЭМ.

В природных условиях микориза представляет собой разветвлённую сеть, подразумевающую объединение мицелием одного микобионта корневых систем растений разных видов и даже жизненных форм, и, напротив, возможность сосуществования на корнях единственной особи растения, особенно, древесного, целого «ансамбля» грибных симбионтов. Но функциональность таких сетей, в частности, возможность общего транспорта в случаях, если речь идёт об автотрофных растениях в природных условиях долгое время была предметом дискуссий (Smith, Read, 2008). Недавно проведённое методом анализа стабильных изотопов исследование *in situ* в смешанном лесу в Швейцарии впервые показало возможность передачи значительных количеств ассимилированного углерода между взрослыми деревьями разных пород (Klein et al., 2016). К сожалению, авторами не был проведён детальный анализ сообщества ЭМГ и не установлена эффективность конкретных видов микобионтов в процессах образования сетей и транспорта фотоассимилятов, этот вопрос ожидает своего решения.

В настоящее время изучение грибных, в том числе, микоризных, сообществ и их динамики, переживает подъём. С одной стороны, это диктуется интересом учёных к прогнозированию состояния различных компонентов экосистем в условиях возрастания антропогенного пресса и модой на исследование влияния климатических изменений, с другой, современные методы позволяют не только изучить скрытую «подземную» часть биоценоза (метагеномика), но и вычленив его активно функционирующую часть (метатранскриптомика). Внедрение стабильно-изотопного зондирования (SIP) с применением в качестве биомаркеров нуклеиновых кислот позволило опровергнуть представления о равном экологическом вкладе АМГ в пределах сообщества, вычленив его физиологически активную часть и одновременно установить её таксономический состав, а методы NGS позволяют изучать состав сообщества *in situ* (Taylor et al., 2017). Молекулярная экология ЭМ сообществ вкупе с имеющейся информацией о геномах ряда представителей позволила приблизиться к выявлению роли этой важнейшей в бореальных биомах группы микобиоты в экосистемных процессах, установлению функциональной связи ЭМГ с микробиотой почвы, характера их сукцессии, а также корреляции видового разнообразия с такими факторами как температура и кислотность почвы. Несмотря на высокую стоимость методов, ряд технических сложностей и противоречий данных, полученных посредством «омик»-технологий, не только наблюдениям за надземной частью сообщества, но и, к примеру, расхождений при использовании функциональных (ген, кодирующий фермент) и таксономических (ITS-участок) маркеров, экология сообществ микоризообразователей получила новые перспективы развития, особенно, при условии активного продолжения работ по полногеномному секвенированию (Vuée et al., 2017).

Эволюционный аспект появления микоризных симбиозов и распределение симбионтов по филогенетическим линиям также привлекает пристальное внимание исследователей. В особенности это касается ЭМ, появившейся впервые, как предполагают, около 400 млн. л. назад, эволюционировав из сапротрофии, и возникавшей более 60 раз в различных филогенетически удалённых линиях Asco- и Basidiomycota (Martin et al., 2016). Главным маркером ЭМ образа жизни считают необратимую, в противоположность бытовавшему ранее мнению, утрату генов, ответственных за разложение лигноцеллюлозного комплекса, т.е., способности к разрушению растительной клеточной стенки (Kuypers, 2017). Тем не менее, масштабы этой утраты могут быть весьма различны, что подтверждается, в том числе, активным участием многих ЭМГ в процессах разложения подстилки (Kuypers, 2017), а также присутствием в традиционно симбиотрофных линиях, таких, как род *Amanita*, сапротрофных представителей, ведущих свободный образ жизни (Wolfe et al., 2012; Tuloss et al., 2016). Однако этот пример весьма показателен и как иллюстрация неоднозначности оценки систематического положения таксона и дискуссионности и динамичности таксономии грибов в целом. Согласно другому мнению, сапротрофные виды *Amanita* следует отнести к роду *Saproamanita* как отдельную по происхождению, сестринскую относительно ЭМ группы, кладу в пределах сем. Amanitaceae (Redhead et al., 2016).

Таким образом, очертив круг проблем, которыми занимаются современные исследователи микоризного симбиоза, можно видеть, что, несмотря на почти 150 лет изучения этого важнейшего природного феномена, вопросов остаётся куда больше, чем дано ответов. Физиология и экология микориз помимо АМ и ЭМ остаётся практически неизвестной, да и в пределах двух наиболее изученных типов мы знаем крайне мало о генетической подоплёке процессов колонизации, о сигналах, которыми обмениваются партнёры при установлении симбиоза, о сигнальных каскадах, связывающих их с ассоциативными микроорганизмами микоризосферы, о причинах строгой облигатности и узкой специфичности многих симбиозов. Как отмечает П. Бонфанте, рассуждая об истории исследования микориз: «Не на всякий вопрос возможно дать ответ, особенно, если он задан в неподходящее время» (Bonfante, 2018). Будем надеяться, что наше время является «подходящим» в силу большого интереса к микоризным симбиозам на мировом уровне и бурного расцвета новых, стремительно сменяющих друг друга, технологий и методологических подходов. Не отрываясь от корней — не забывая о гениальных прозрениях исследователей, наших давних предшественников, чьи гипотезы, появившиеся многие десятилетия назад, теперь подтверждаются результатами высокотехнологичных экспериментов — возможно наконец найти решение хотя бы для части актуальных вопросов симбиологии.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, программа № 14-50-00029.

Литература

- Воронина Е.Ю.** (2007) Микоризы в наземных экосистемах: экологические, физиологические и молекулярно-генетические аспекты микоризных симбиозов, в сб. «Микология сегодня» (ред. Дьяков Ю.Т. и Сергеев Ю.В.) Т. 1, Нац. акад. микол., М., 142 – 234.
- де Бари А.** (2009) Явление симбиоза, ИПК Бионт, СПб.
- Иванов Д.М.** (2003) Микобионты эктомикориз *Picea abies* (L.) Karst. в ельнике черничном Ленинградской области, канд. дисс. БИН РАН, СПб.
- Катенин А.Е.** (1968) Принципы классификации эктотрофных микориз. *Уч. зап. ПГПИ.* 64: 224 – 227.
- Крюков А.А., Юрков А.П.** (2018) Оптимизация процедуры молекулярно-генетической идентификации грибов арбускулярной микоризы в симбиотическую фазу на примере двух близкородственных штаммов. *Микол. фитопатол.* 52: 38 – 48.
- Лобанов Н.В.** (1971) Микотрофность древесных растений. Лесная промышленность, М.
- Селиванов И.А.** (1981) Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. Наука, М.

- Сукачев В.Н., Вакин А.Т., Власов А.А.** (ред.) (1952) Исследования по микоризам древесных растений в связи с задачами степного лесоразведения. *Труды комплексной научной экспедиции по вопросам ползащитного лесоразведения. Т. II, вып. 2.*, АН СССР, М.
- Тиунов А.В.** (2007) Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях. *Известия РАН, Сер. Биол.*, **4**: 475 – 489.
- Фомина Е.А.** (2000) Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: видовой состав и структура сообществ. канд. дисс. БИН РАН, СПб.
- Шемаханова Н.М.** (1962) Микотрофия древесных пород. АН СССР, М.
- Шубин В.И.** (1973) Микотрофность древесных пород. Значение при разведении леса в таежной зоне. Наука, Л.
- Шубин В.И.** (1990) Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Наука, Л.
- Agerer R.** (1987 – 2002) Colour atlas of ectomycorrhizae. Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- Ahmadjian V., Paracer S.** (1986) Symbiosis: an introduction to biological associations. University Press of New England, Hanover.
- Ainsworth G.C.** (2009) Introduction to the history of mycology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Akiyama K., Matsuzaki K., Hayashi H.** (2005) Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, **435**: 824 – 827.
- Alexander I.J.** (2007) A knight of symbiosis. *New Phytol.* **176**: 499 – 501.
- Bayman P., Otero J.T.** (2006) Microbial endophytes of orchid roots. In: *Microbial root endophytes.* (Schulz B., Boyle C., Sieber T., eds.), Springer, NY, 153 – 177.
- Bernard N.** (1909) L'evolution dans la symbiose. Les orchidées et leur champignons commenseux. *Ann. Sci. Nat. Bot.* **9**: 1 – 196.
- Bidartondo M.I.** (2005) The evolutionary ecology of myco-heterotrophy. *New Phytol.* **167**: 335 – 352.
- Bidartondo M.I., Bruns T.D., Blackwell M. et al.** (2008) Preserving accuracy in GenBank. *Science*, **319**, **5870**: 1616.
- Bonfante P.** (2018) The future has roots in the past: the ideas and scientists that shaped mycorrhizal research. *New Phytol.* doi: **10.1111/nph.15397**.
- Brown T.** (2006) Gene cloning and DNA analysis: an introduction. Blackwell Pub., Cambridge.
- Brundrett M.C.** (2002) Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants. *New Phytol.* **154**: 275 – 304.
- Brundrett M.C.** (2009) Mycorrhizal associations and other means of nutrition of vascular plants: understanding the global diversity of host plants by resolving conflicting information and developing reliable means of diagnosis. *Plant Soil.* **320**: 37 – 77.
- Buée M., Sentausa E., Murat C.** (2017) Molecular technologies applied to the ecology of ectomycorrhizal communities. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis.* (Martin F., ed.) Wiley Blackwell, Hoboken, 323 – 339.
- Cairney J.W.G.** (2002) *Pisolithus* — death of the pan-global super fungus. *New Phytol.* **153**: 199 – 201.
- DEEMY** – An Information System for Characterization and DEtermination of EctoMYcorrhizae: <http://www.deemy.de/> (дата обращения – 15.09.2018).
- Deveau A., Labbé J.** (2017) Mycorrhiza helper bacteria. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis.* (Martin F., ed.) Wiley Blackwell, Hoboken, 437 – 450.
- Dickie I.A., St John M.G.** (2017) Second-generation molecular understanding of mycorrhizas in soil ecosystems. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis.* (Martin F., ed.) Wiley Blackwell, Hoboken, 473 – 491.
- Dickson S., Smith F.A., Smith S.E.** (2007) Structural differences in arbuscular mycorrhizal symbioses: more than 100 years after Gallaud, where next? *Mycorrhiza*, **17**: 375 – 393.
- Douhan G.W., Huryn K.L., Douhan L.I.** (2007) Significant diversity and potential problems associated with inferring population structure within the *Cenococcum geophilum* species complex. *Mycologia*, **99**: 812 – 819.

- Duponnois R., Galiana A., Prin Y.** (2008) The mycorrhizosphere effect: a multitrophic interaction complex improves mycorrhizal symbiosis and plant growth. In: *Mycorrhizae: sustainable agriculture and forestry*. (Siddiqui Z.A., Ahtar M.S., Futai K., eds.) Springer, Dordrecht, 227 – 240.
- Frank A.B.** (1885) Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* **3**: 128 – 145.
- Garbaye J.** (1994) Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* **128**: 197 – 210.
- Google Scholar:** <https://scholar.google.com/> (дата обращения – 15.09.2018).
- Harley J.L., Harley E.L.** (1987a) A check-list of mycorrhiza in the British flora. *New Phytol.* **105** (Suppl.): 1 – 102.
- Harley J.L., Harley E.L.** (1987b) A check-list of mycorrhiza in the British flora—addenda, errata and index. *New Phytol.* **107**: 741 – 749.
- Harley J.L., Harley E.L.** (1990) A check-list of mycorrhiza in the British flora—second addenda and errata. *New Phytol.* **115**: 699 – 711.
- Harley J.L., Smith S.E.** (1983) *Mycorrhizal symbiosis*, Academic Press, London, NY.
- Hobbie E.A., Weber N.S., Trappe J.M.** (2001) Mycorrhizal vs saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence. *New Phytol.* **150**: 601 – 610.
- Hutchison L.J.** (1991) Description and identification of cultures of ectomycorrhizal fungi found in North America. *Mycotaxon*, **XLII**: 387 – 504.
- International Mycorrhiza Society:** <https://mycorrhizas.org/> (дата обращения – 15.09.2018).
- Kelley A.P.** (1950) *Mycotrophy in plants*, Chronica Botanica, Waltham.
- Klein T., Siegwolf R.T.W., Körner C.** (2016) Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, **352**, **6283**: 342 – 344.
- Koele N., Turpault M-P., Hildebrand E.E., Uroz S., Frey-Klett P.** (2009) Interactions between mycorrhizal fungi and mycorrhizosphere bacteria during mineral weathering: budget analysis and bacterial quantification. *Soil Biol Biochem.* **41**: 1935 – 1942.
- Kohout P., Těšitelová T., Roy M., Vohník M., Jersáková J.** (2013) Mycorrhizal and endophytic fungal communities associated with roots of *Pseudorchis albida* (Orchidaceae). *Fungal Ecol.* **6**: 50 – 64.
- Koide R.T., Mosse B.** (2004) A history of research on arbuscular mycorrhiza. *Mycorrhiza*, **14**: 145 – 163.
- Kõljalg, U., Nilsson R.H., Abarenkov K. et al.** (2013) Towards a unified paradigm for sequence-based identification of fungi. *Mol Ecol.* **22**: 5271– 5277.
- Kuypers T.W.** (2017) Carbon and energy sources of mycorrhizal fungi: obligate symbionts or latent saprotrophs? In: *Mycorrhizal mediation of soils: fertility, structure and carbon storage*. (Johnson N.C., Gehring C., Jansa J. eds.) Elsevier, Amsterdam, 357 – 374.
- Luo D.Q., Wang F., Bian X.Y., Liu J.K.** (2005) Rufuslactone, a new antifungal sesquiterpene from the fruiting bodies of the basidiomycete *Lactarius rufus*. *J. Antibiot.* **58**: 456 – 459.
- Martin F., Díez J., Dell B., Delaruelle C.** (2002) Phylogeography of the ectomycorrhizal *Pisolithus* species as inferred from nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *New Phytol.* **153**: 345 – 357.
- Martin F., Kohler A., Murat C. et al.** (2016) Unearthing the roots of ectomycorrhizal symbioses. *Nat Rev Microbiol.* **14**: 760 – 773.
- Merckx V.** (2013) *Mycoheterotrophy: The biology of plants living on fungi*. Springer-Verlag, Berlin.
- Mycorrhiza:** <https://www.springer.com/life+sciences/microbiology/journal/572> (дата обращения – 15.09.2018).
- NCBI GenBank:** <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/> (дата обращения – 15.09.2018).
- Peterson R.L., Massicotte H.G., Melville L.H.** (2004) *Mycorrhizas: anatomy and cell biology*. NRC Research Press, Ottawa.
- Phillips L.A., Ward V., Jones M.D.** (2014) Ectomycorrhizal fungi contribute to soil organic matter cycling in subboreal forests. *ISME J.* **8**: 699 – 713.

- Rambelli A.** (1973) The rhizosphere of mycorrhizae. In: *Ectomycorrhizae, their ecology and physiology*. (Marks G.C., Kozlowski T.T., eds.) Academic Press, NY, 299 – 349.
- Rambold G., Agerer R.** (1997) DEEMY – the concept of a characterization and determination system for ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, **7**: 113 – 116.
- Rayner M.C.** (1926 – 1927) Mycorrhiza. *New Phytol.* **25**: 1 – 50, 65 – 108, 171 – 190, 248 – 263, 338 – 372, 26: 22 – 45, 85 – 114.
- Redhead S.A., Vizzini A., Drechsel D.C., Contu M.** (2016) *Saproamanita*, a new name for both *Lepidella* E.-J. Gilbert and *Aspidella* E.-J. Gilbert (Amaniteae, Amanitaceae). *IMA Fungus*, **7**, **1**: 119 – 129.
- Rinaldi A.C., Comandini O., Kuypers T.W.** (2008) Ectomycorrhizal fungal diversity: separating the wheat from the chaff. *Fungal Divers.* **33**: 1 – 45.
- Rineau F., Roth D., Shah F. et al.** (2012) The ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus* converts organic matter in plant litter using a trimmed brown-rot mechanism involving Fenton chemistry. *Environ Microbiol.* **14**: 1477 – 1487.
- Schüßler A.** (2018) Glomeromycota species list. <http://www.amf-phylogeny.com>.
- Selosse M-A., Boullard B., Richardson D.** (2011) Noël Bernard (1874–1911): orchids to symbiosis in a dozen years, one century ago. *Symbiosis*, **54**, **2**: 61 – 68.
- Selosse M-A., Roy M.** (2009) Green plants that feed on fungi: facts and questions about mixotrophy. *Trends Plant Sci.* **14**: 64 – 70.
- Sidorova I., Voronina E.** (2018) Microbiome-driven nutrient fortification in plants: the role of microbiota in chemical transformation and nutrient mobilization. In: *The plant microbiome in sustainable agriculture*. John Wiley, UK, in press.
- Sidorova I.I., Alexandrova A.V., Voronina E.Yu.** (2014) Inorganic phosphate solubilising bacteria isolated from agaricomycete hyphosphere. In: *Biogenic-abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems. V International Symposium*. VVM Publishing Ltd, Saint-Petersburg, 112 – 113.
- Smith S.E., Read D.J.** (1997) Mycorrhizal symbiosis, 2nd ed., Academic Press, London.
- Smith S.E., Read D.J.** (2008) Mycorrhizal symbiosis, 3rd ed., Academic Press, NY.
- Stockinger H., Walker C., Schüßler A.** (2009) “*Glomus intraradices* DAOM197198”, a model fungus in arbuscular mycorrhiza research, is not *Glomus intraradices*. *New Phytol.* **183**: 1176 – 1187.
- Taylor J.D., Helgason T., Öpik M.** (2017) Molecular community ecology of arbuscular mycorrhizal fungi. In: *Mycology Series, 32. The fungal community, its organization and role in the ecosystem*. 4th ed. (Dighton J., White J.F., eds.) CRC Press, Boca Raton, 3 – 25.
- Tedersoo L., Nilsson R.H.** (2017) Molecular identification of fungi. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis*. (Martin F., ed.) Wiley Blackwell, Hoboken, 301 – 322.
- Tedersoo L., Smith M.E.** (2013) Lineages of ectomycorrhizal fungi revisited: foraging strategies and novel lineages revealed by sequences from belowground. *Fungal Biol Rev.* **27**: 83 – 99.
- Trappe J.M.** (2005) A.B. Frank and mycorrhizae: the challenge to evolutionary and ecologic theory. *Mycorrhiza*, **15**: 277 – 281.
- Trappe J.M.** (2010) James Wessell Gerdemann, 1921–2008. *Mycologia*, **102**: 1518 – 1522.
- Tulloss R., Kuypers T., Vellinga E. et al.** (2016) The genus *Amanita* should not be split. *Amanitaceae*, **1**: 1 – 16.
- Tunlid A., Floudas D., Koide R., Rineau F.** (2017) Soil organic matter decomposition mechanisms in ectomycorrhizal fungi. In: *Molecular mycorrhizal symbiosis*. (Martin F., ed.) Wiley Blackwell, Hoboken, 257 – 275.
- UNITE:** <http://unite.ut.ee/> (дата обращения – 15.09.2018).
- van der Heijden M., Martin F.M., Selosse M-A., Sanders I.R.** (2015) Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New Phytol.* **205**: 1406 – 1423.
- Voronina E., Sidorova I.** (2017) Rhizosphere, mycorrhizosphere and hyphosphere as unique niches for soil-inhabiting bacteria and micromycetes. In: *Advances in PGPR Research*. (Singh H.B., Sarma B.K., Keswani C., eds.) CAB International, Wallingford, 165 – 186.

- Wang B., Qiu Y.-L.** (2006) Phylogenetic distribution and evolution of mycorrhizas in land plants. *Mycorrhiza*, **16**: 299 – 363.
- Whipps J.M.** (2004) Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can J Bot.* **82**: 1198 – 1227.
- Wolfe B.E., Kuo M., Pringle A.** (2012) *Amanita thiersii* is a saprotrophic fungus expanding its range in the United States. *Mycologia*, **104**: 22 – 33.

Микромицеты в современных подходах к оценке экологического риска загрязнения окружающей среды

Терехова В.А.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
Российский научно-исследовательский медицинский университет им. Н.И. Пирогова
vterekhova@gmail.com

Микромицеты — одна из наиболее обширных и разнообразных экологических групп организмов, обеспечивающих устойчивое функционирование природных экосистем, деструкцию органической биомассы и, в конечном счете, круговорот вещества и энергии на Земле. Привлечение структурно-функциональных параметров микобиоты к биодиагностике экологического качества природных сред — актуальная задача. Ее решение способствует совершенствованию системы оценок экологического риска химических и радиохимических загрязнений.

Необходимость использования микобиотических параметров в целях биодиагностики состояния биотопов, нормирования воздействий и оценки экологического риска загрязнений, подчеркивалась в целом ряде исследований (Gadd 1985; Ильин, 1991; Марфенина, 2005; Терехова, 2007а, б). Известно, что воздействие техногенного загрязнения на грибные сообщества проявляется в различных формах. Так, тяжелые металлы в больших концентрациях ингибируют процессы минерализации в почвах, подавляют дыхание, вызывают микостатический эффект и могут выступать как мутагенный фактор. Они существенным образом влияют на численность и видовой состав грибов, в частности, увеличивая долю видов, патогенных для растений, животных и человека. При радиоактивном загрязнении, как и в присутствии тяжелых металлов, растет доля устойчивых к стрессу меланизированных форм грибов (Zhdanova et al., 2005; Dighton et al., 2008). В экспериментальных исследованиях не раз подтверждалась трансформация структуры грибных сообществ в почвенных образцах. Так, под влиянием меди и последующего внесения гуминового препарата флексом на основе методов математической статистики установлено, что при разных дозах поллютанта и ремедианта флексома проявляются существенные различия в видовом составе микромицетов. Все это явно свидетельствует о биоиндикационной значимости структурных параметров грибных сообществ (Терехова и др., 2016).

С одной стороны, учитывая все эти многократно описанные реакции микромицетов на изменение экологических факторов и значение грибов в обеспечении стабильного функционирования экосистем, микобиотические показатели, несомненно, должны быть включены в современные системы биоиндикационных параметров, пригодных оценки экологического риска. Вместе с тем, даже в наиболее привлекательных подходах, предлагающих рассматривать наборы биотических параметров в зависимости от типа экосистем и их зонально-географического положения (Воробейчик и др., 1994), требуется более детальное рассмотрение адекватности характеристик микобиоты. Такие показатели, как «число колониеобразующих единиц», «биомасса почвенных грибов» и «длина живого мицелия» не являются бесспорными при разных видах и уровнях техногенной нагрузки. Зачастую при разных видах загрязнений водных или наземных экосистем они имеют разнонаправленную динамику. Так, в условиях сильного загрязнения, органическими отходами вблизи казеинового завода грибную биомассу, многократно превышающую «фон», дает только один вид — *Leptomitus lacteus*, а высокую численность колониеобразующих единиц микромицетов в условиях аварийного загрязнения воды неочищенными стоками обеспечивает массовое развитие грибов рода *Phoma*. При увеличении нагрузки других видов поллютантов (нефтепродукты, тяжелые металлы) численность и биомасса грибов всех видов уменьшается до стадии полной репрессии. Это подводит нас к тому заключению, что списки микобиотических параметров, инфор-

мативных для экологического нормирования, должны формироваться не только с учетом типов экосистем, но и видов загрязнений.

Как известно, одним из важных последствий антропогенного воздействия на природные комплексы может быть снижение видового разнообразия. Это многократно показано для сообществ растений, животных, почвенной микробиоты. Обеднение комплексов почвенных микромицетов, сопровождающее процессы деградации почв, продемонстрировано в работе О. Марфениной (1999). Упрощение структуры сообществ почвенной микробиоты при стрессовых антропогенных воздействиях может проявляться на разных экосистемных уровнях: *локальном* (как уменьшение мозаичности распределения видов в местообитании); *региональном* (когда на определенной территории в условиях антропогенного пресса снижается разнообразие грибных комплексов относительно фоновых, увеличивается число доминирующих видов); *зональном* (когда происходит потеря зональной специфики комплексов грибов, и в удаленных друг от друга регионах под влиянием одинаковых антропогенных воздействий формируются комплексы более сходные между собой, чем в аналогичных ненарушенных почвах).

В зависимости от уровня нагрузки, типа экосистем, а также сезонных и прочих экологических условий, динамика показателей разнообразия грибных сообществ различается. Как в холодные сезоны сглаживались структурные различия между комплексами грибов в водных биотопах, испытывающих разную техногенную нагрузку, так и в засушливые периоды могут выравниваться грибные комплексы по относительному обилию и составу видов.

В наших исследованиях индексы разнообразия микромицетов в почвах городских лесов (г. Тольятти) мало менялись и оказались низко информативными при зонировании территории в зависимости от уровня смешанного (транспортного и химического) загрязнения (табл. 1).

Таблица 1.

Сравнение биоиндикационных показателей микробиоты в почвенных образцах, в разной степени загрязненных тяжелыми металлами

Микробный компонент	Номера площадок отбора и степень загрязненности дерново-подзолистых почв тяжелыми металлами							Среднее	Коэффициент <i>d</i>
	низкая		средняя			высокая			
	1	2	3	4	5	6	7		
Общее содержание бактерий, млн/г	2300	1620	2010	2100	3110	1600	2740	2200	0,89
Длина актиноми-цетного мицелия м/г	55	26	15	30	23	43	30	32	1,89
Число грибных спор тыс./г: прямой учет по посеву (КОЕ)	500	300	500	300	400	200	400	371	0.83
	73	120	30	40	210	90	—	94	2,17
Длина грибного мицелия м/г	355	283	300	202	440	369	200	307	1.37
Биомасса грибных гиф, мг/г: общая	1,38	1,10	1,17	0,79	1,72	1,44	1,1	1,24	1,41
	0,38	0,18	0,64	0,30	0,78	0,95	0,53	0,56	2,17
	1,10	0,92	0,53	0,49	0,94	0,49	0,25	0,65	3,94
Биомасса темноокрашенного мицелия, %	22,3	16,3	54,3	38,10	54,50	65,80	67,70	52,00	86,54
Индекс Шеннона	0,99	1,19	1,40	1,39	1,29	1,37	—	1,25	3,38

d — коэффициент, характеризующий отношение внутривариантной и межвариантной дисперсий.

Экологический мониторинг, проведенный в рамках Региональной Программы Территориального Комплексного обследования окружающей среды, показал, что по некоторым фитоценотическим показателям, а главным образом по содержанию тяжелых металлов (свинца и др.) на обследуемой территории выделяются три зоны — высокой, средней и низкой степени загрязненности. Микробиологический мониторинг при этом включал определение общего содержания бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелия, общую

численность микромицетов (двумя методами — по посеву и с помощью люминесцентной микроскопии), общую биомассу мицелия, структуру этой биомассы по долям темно-окрашенного и светлоокрашенного мицелия, а также видовое разнообразие по индексу Шеннона.

Индексы Шеннона на всех лесных участках исследованных почв были невысоки, что обусловлено засушливым периодом отбора образцов. По числу и обилию видов микромицетов различия внутри участков перекрывали различия между участками. Не выявлено существенных различий по содержанию актиномицетов и бактерий на исследованной территории. Наиболее эффективным в экологической оценке состояния лесных биоценозов оказался анализ структуры грибной биомассы. По содержанию мицелия темноцветных грибов, устойчивых к неблагоприятным воздействиям, выделены «зона стресса» (вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов) и «зона гомеостаза» (на охраняемой территории лесничества)

Проведя оценку уровня информативности исследованных показателей по отношению межвариантных (между участками разной степени загрязненности) и внутривариантных дисперсий, выяснили, что самой высокой информативностью в такой модели оценки риска загрязнений отличался показатель процентного содержания темноокрашенного мицелия — 86,54 в почвенных пробах. Для других структурных показателей она была ниже. В частности для индекса Шеннона — 3,38. Наименьшее значение для разделения зон воздействия имели значения общей численности микромицетов, определяемые по посеву — 0,83.

На этом примере хорошо заметна разница в информативной значимости основных микробиологических показателей. И очевидно, что с помощью такого статистического подхода можно ранжировать уровень информативности микологических показателей.

Так, при зонировании территории, прилегающей к Костомукшскому металлургическому комбинату в радиусе до 28 км, проведено сравнение некоторых микобиотических показателей и функционального состояния лесных подстилок в импактной, буферной и фоновой зонах. Оказалось, что скорость минерализации подстилок более информативна для разделения этих зон по сравнению, например, с видовым богатством микромицетов (соотношение межвариантных и внутривариантных дисперсий соответственно было 17,3 и 8,0) (Кудряшов и др., 2004).

В серии ранее опубликованных статей и монографии «Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем» (Терехова, 2007а) охарактеризован биоиндикационный потенциал микроскопических грибов на разных уровнях организации — на уровне сообществ, популяций и организмов. На основе обобщения известных в литературе подходов и собственного массива экспериментальных данных была разработана матрица информативности изученных микологических параметров (таблица 2).

Предложенная в виде такой матрицы генерализация банка данных о разных типах реакций грибов в условиях разных видов техногенной нагрузки в биотопах наземных и водных экосистем представляет собой удобный вариант свертывания разноплановой биологической информации и обобщения представлений о реакции микобиоты на техногенную нагрузку. Формировать систему микобиотических индикаторных показателей, выбирать приоритетные и наиболее информативные в данных условиях следует с учетом значений коэффициентов вариации и сопоставляя величину дисперсий признаков на фоновых участках и в импактной зоне, либо на разных участках предполагаемого градиента воздействий (см. табл. 1).

Анализ содержания темноцветных микромицетов, проведенный в почвах городских лесов позволил осуществить зонирование территории. Наиболее отчетливо по группам доминирующих видов микромицетов различались зоны стресса вблизи крупных автотрасс и промышленных комплексов и зоны гомеостаза на территории охраняемого лесничества. В общем виде в качестве наиболее чувствительных к поллютантам в почвах урбоэкосистем на уровне сообществ нами выделены следующие: структура биомассы, таксономическое разнообразие, доля меланизированных форм (Терехова, 2007а).

Таблица 2.

Матрица информативности микологических параметров
для характеристики разного состояния экосистем
(вариант систематизации данных микодиагностики)

Структурно-функциональные параметры	Тип воздействия: тяжелые металлы			
	I Гомеостаз	II Стрес с	III Резистент -ность	IV Репресси я
Уровень сообществ				
<i>Интегральные структурные</i>				
Общая численность				
Общая биомасса				
Структура биомассы				
<i>Интегральные функциональные</i>				
Скорость минерализации углеродсодержащих субстратов				
Состав сообществ				
Таксономическое разнообразие				
Доля меланизированных форм				
Виды-индикаторы				
Популяционный уровень				
Изменчивость изоферментных спектров				
Организменный уровень				
Прирост биомассы, мг/сут.				
Радиальная скорость роста колоний, мм/час				
Культурально-морфологические признаки (цвет, текстура и пр.)				
Продукция спор, ед/см ²				
Прорастание спор, %				
Скорость развития проростков, мкм/час				

Результаты экспериментальных исследований дают основания полагать, что в определенных условиях надежность индексов меланизированных форм для экологической оценки природных сред, и, прежде всего, почв, объясняется особым регуляторным механизмом. И, вероятнее всего, механизм этот связан с участием грибных меланинов в образовании гуминовых веществ. Известно, что устойчивость богатых гумусом почв выше, чем почв, менее обогащенных органическим веществом. Увеличение же доли меланизированных форм грибов при отдельных видах химического загрязнения следует рассматривать как компенсаторный механизм, позволяющий грибам, адаптированным к стрессовым условиям, продуцировать пигментированную (меланизированную) биомассу, и вносить вклад в гумификацию почв (Терехова, 2014).

Впервые было проведено сравнение структурно-функциональной организации сообществ микромицетов в двух средах — воде и почве, установлены специфические особенности распределения терригенных микромицетов в толще воды, донных отложениях и почве. Дан анализ реакции микроскопических грибов на воздействия природных и техногенных факторов в водных и конкретных почвенных экосистемах (Терехова, 2007а).

Очевидно, что эффективность применения показателей разного уровня организации микроскопических грибов (уровень сообществ, популяционный и организменный) для целей биоиндикации и биотестирования качества природных сред различается.

В прогностических целях и для обеспечения надежности экологического контроля неизбежно проводят оценку экологической токсичности объектов природной среды методами биотестирования.

Для сопоставления динамики химических, биологических, токсических характеристик и оценки экологического риска при загрязнении природных сред применяют известный в мировой литературе «триадный» подход (TRIAD approach). Он основан на методологии междисциплинарного уровня, поскольку учитывает данные химических, биоиндикационных и токсикологических анализов (Chapman et al., 2002; Rutgers et al., 2005; Dagnino et al., 2008; Semenzin et al., 2008). В набор биоиндикационных параметров неоднократно включались структурно-функциональные показатели грибных сообществ (Пукальчик, 2013; Terekhova et al., 2014). Эти данные получают как методами классической микологии при посеве на питательные среды, так и с применением липидных маркеров (методом ГХ-МС). Метод анализа липидных профилей почв как интегральный метод скрининга микробных сообществ привлекателен для микоиндикационных исследований. С его помощью, также в образцах разной степени химического загрязнения были получены данные, подтверждающие индикаторную значимость доли меланизированных форм почвенных микромицетов как в условиях техногенного стресса, так и при оценке ремедиационных эффектов гуматов (Верховцева и др., 2015).

На основе «Триадного» подхода к интегрированной экологической оценке почв путем обобщения данных химического, токсикологического и биоиндикационного мониторинга получают формализованные индексы экологического состояния почв, позволяющие сравнивать участки, в разной степени подверженные негативному влиянию загрязнителей (рис. 1а и б).

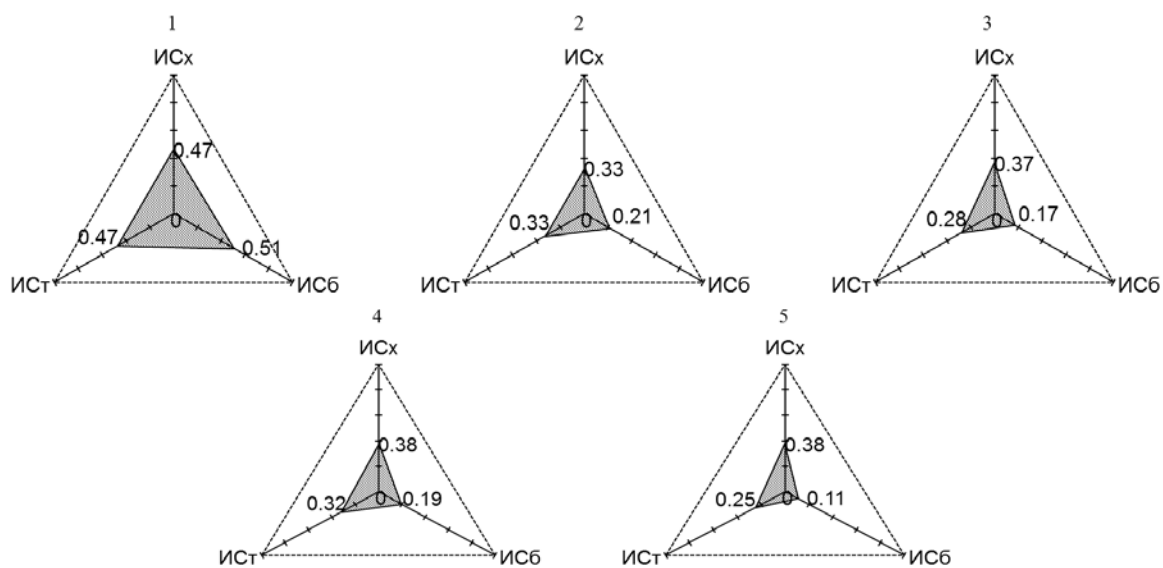


Рис. 1а. Графическое отображение результатов оценки экологического состояния урбаноземов с применением Triad approach (Значения по осям ИСх, ИСб, ИСт соответствуют индексам состояния почв, рассчитанным по химическим, биоиндикационным, включая микоиндикационные) и токсикологическим данным, соответственно; 1 – 5 номера пробных площадок; площадь темного треугольника отражает степень нарушения почв; 0 — "фоновое" состояние).

Почвообитающие микромицеты довольно быстро реагируют на изменения физико-химических параметров окружающей среды, прежде всего, на изменение содержания органического вещества. В этой связи выступает на первый план важная задача по установлению закономерностей в изменениях микобиотических параметров в почвах разного гумусного статуса при сходных условиях техногенной нагрузки и последующего восстановления свойств, детоксикации с помощью углеродсодержащих ремедиантов.

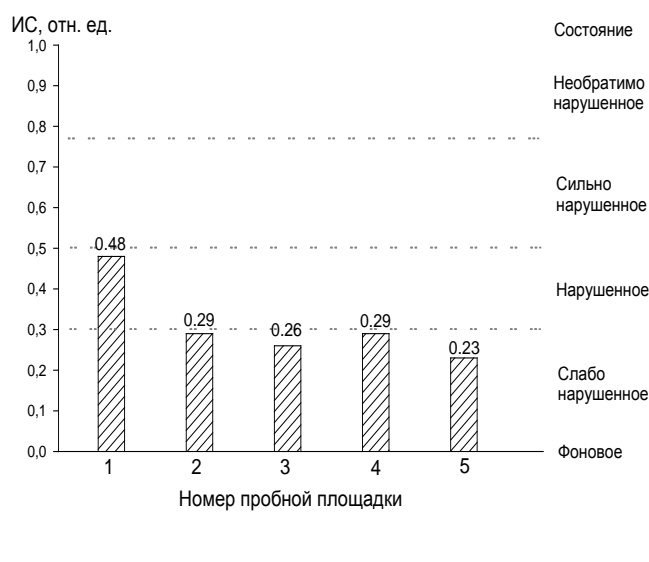


Рис.16. Соответствие интегрального индекса (ИС), рассчитанного с помощью Triad approach, и оценке экологического качества почв на пробных площадках (по Яковлев, Макаров, 2006).

Грибы за счет внеклеточной продукции неспецифических окислительных ферментов активно вовлечены в процессы синтеза, трансформации и минерализации гуминовых веществ (Lindahl et al. 2007; Zavarzina, et al., 2011). При этом у разных видов грибов отмечается неодинаковая способность к деградации гуминовых веществ и росту в их присутствии. Деградация лигнина и родственных соединений грибами из группы «белой гнили» происходит только в присутствии легко усваиваемого источника углерода, например, глюкозы (Zavarzina, et al., 2011). Некоторые виды микромицетов, такие как *Trichoderma atroviride*, могут расти на средах с гуминовыми кислотами или углями, используя их как единственный источник углерода (Gramss et al., 1999; Silva-Stenico et al., 2007). При этом гуминовые вещества почв оказывают прямое и опосредованное действие на живые почвенные системы, как правило, выражающееся в смягчающем действии экотоксикантов (Blondeau, 1989; Masciandaro and Ceccanti, 1999; Kirschner et al., 1999; Kulikova et al., 2005; Якименко, 2016). Комплексное загрязнение солями тяжелых металлов — типичный вид воздействий, приводящий к нарушению экологических функций («Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды», 2015). Гуминовые вещества известные комплексообразователи с ионами тяжелых металлов, которые иммобилизуются в результате подобного взаимодействия. Таким образом, биодоступность и токсичность поллютантов при разном содержании органического вещества различается.

Важным представляется определение степени токсичности, которая повлияет на динамику микобиотических индексов, их информативность для оценки риска загрязнения.

Эффективным методом нормирования техногенных загрязнений на исследуемой территории является анализ встречаемости видов-индикаторов. Уменьшение обилия чувствительных к загрязнению отдельных таксонов и видового богатства изучаемого биоценоза при увеличении концентрации токсичного ингредиента или их смеси обычно описывается статистическими моделями распределения чувствительности видов типа SSD (англ. Species Sensitivity Distribution) (Newman et al., 2000; Posthuma et al., 2001).

На основе этой модели в соавторстве с известным российским специалистом по количественной экологии В. Шитиковым предложена методика обоснования экологического риска техногенного загрязнения почвы, сочетающая принципы микоиндикации сообществ микромицетов и чувствительности видов к токсическим агентам (Terekhova et al., 2017). Для построения модели и иллюстрации методики использованы результаты анализа токсичности образцов почвы с отвалов урановых шахт (пос. Каджи-Сай, Кыргызстан). В результате исследования образцов загрязненных радионуклидами (U-238, Ra-226) и тяжелыми металлами получены оценки критических значений шести показателей загрязнения почвы,

обеспечивающие заданную допустимую вероятность экологического риска для развития микромицетов.

В итоге, на данный момент можно заключить, что, несмотря на многочисленные примеры, демонстрирующие эколого-диагностическую значимость отдельных параметров культивируемой микобиоты, вопросы широкого использования микологических индексов продолжают оставаться дискуссионными. Определенное препятствие к практическому использованию грибов в оценках экологического риска обусловлено тем, что по сравнению с другими организмами они считаются довольно устойчивыми к действию токсических веществ. К тому же, при разных уровнях и видах воздействий нередко отмечается разнонаправленность изменений одних и тех же показателей. Тем не менее, для практической оценки экологического риска отдельных видов воздействий вполне могли бы быть полезными такие параметры микобиоты, как частота встречаемости видов-индикаторов, доля меланизированных форм, индексы разнообразия и некоторые другие. Однако для определенных условий ощущается недостаток экспериментальных обоснований для включения тех или иных методов микоиндикации в систему оценки экологического риска ввиду большого разнообразия типов почв, видов загрязнений как и разнообразных способов ремедиации нарушенных почв. Особую актуальность в этой связи приобретают микодиагностические исследования почв с различающимися природными характеристиками, среди которых наиважнейшая в отношении снижения токсичности — насыщение гуминовыми веществами.

Современные методологические подходы и методы открывают возможности для проведения анализа грибных сообществ на новом уровне с привлечением биохимических маркеров реконструкции сообществ, позволяющих проводить массовый скрининг структуры сообществ (метагеномика, липидомика) и статистических моделей анализа распределения чувствительности видов, в частности, по типу SSD (Species Sensitivity Distribution). На примере результатов микоиндикации радиоактивного загрязнения почв отвалов урановых шахт (пос. Каджи-Сай, Кыргызстан) в итоге наших исследований даны предварительные оценки критических значений шести показателей загрязнения почвы, обеспечивающие заданную допустимую вероятность экологического риска (Терехова и др., 2017). Таким образом, на основе модели SSD предложена оригинальная методика обоснования экологического риска техногенного загрязнения почвы.

Работа поддерживается РФФИ, грант 18-04-01218 а «Исследование особенностей распределения встречаемости видов микромицетов для оценки экологического риска загрязненных почв до и после ремедиации».

Литература

- Верховцева Н.В., Терехова В.А., Пукальчик М.А., Водолазов И.Р., Шитиков В.К.** (2015) Структура сообществ микроорганизмов в урбаноземах, реконструированная по липидным маркерам. *Пробл. агрохим. экол.* **3**: 45 – 53.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.** (1994) Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Наука, Екатеринбург.
- Ильин В.Б.** (1991) Тяжелые металлы в системе почва – растение. Наука, Новосибирск.
- Кудряшов С.В., Яковлев А.С., Терехова В.А.** (2004) Экологическое нормирование состояния почв в окрестностях горно-обогатительного комбината «Костомукшский». В сб. *Почвы – национальное достояние России: Мат. IV съезда Докуч. Об-ва почвоведов.* Наука-Центр, Новосибирск, **Кн. 1.** С. 112.
- Марфенина О.Е.** (1999). Антропогенные изменения комплексов микроскопических грибов в почвах. Автореф. докт. дис., МГУ, М.
- Марфенина О.Е.** (2005). Антропогенная экология почвенных грибов. Медицина для всех, М.
- Пукальчик М.А.** (2013) Экологическая оценка городских почв (на примере г. Кирова). Автореф. Канд. дис., МГУ, М.

- Терехова В.А.** (2007а) Микровицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем. Наука, М.
- Терехова В.А.** (2007б) Значение микологических исследований для контроля качества почв. *Почвоведение*. **5**: 643 – 648.
- Терехова В.А.** (2014) Динамика структуры и физиологические особенности меланизированных микровицетов в условиях разного гумусного статуса сред и химического загрязнения. В сб. Экология и биология почв. ЮФУ, Ростов на Дону, С. 587 – 590.
- Терехова В.А.** (2015) Грибные сообщества в мониторинге почв. В кн. Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М, С. 50 – 54.
- Терехова В.А., Иванова А.Е., Акулова М.И., Пукальчик М.А., Федосеева Е.В., Якименко О.С., Шитиков В.К.** (2016) Динамика структуры сообществ микроскопических грибов в почвах при химическом загрязнении и внесении гуминовых веществ. *Агрехимия*. **4**: 85 – 91.
- Терехова В.А., Пукальчик М.А., Яковлев А.С.** (2015) Интегральная оценка городских почв и эффекта гуматной ремедиации. В кн.: Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М. С. 134 – 143.
- Терехова В.А., Шоба С.А.** (ред.) (2015) Функционирование почв в меняющихся условиях окружающей среды. ГЕОС, М.
- Якименко О.С.** (2016) Применение гуминовых продуктов в РФ: результаты полевых опытов (обзор литературы), *электронный журнал "Живые и биокосные системы"* № 18 (<http://www.jbks.ru>).
- Яковлев А.С., Макаров О.А.** (2006) Экологическая оценка, экологическое нормирование и рекультивация земель: основные термины и определения. *Использование и охрана природных ресурсов в России*. **3 (87)**: 64 – 70.
- Blondeau R.** (1989) Biodegradation of natural and synthetic humic acids by the white rot fungus *Phanerochaete chrysosporium*. *Appl. Environ. Microbiol.* **55**: 1282 – 1285.
- Chapman P.A.** (2002) Decision making framework for sediment assessment developed for the Great Lakes. *Hum. Ecol. l Risk. Assess.* **8 (7)**: 1641 – 1655.
- Dagnino A., Sforzini S., Dondero F., Fenoglio S., Bona E., Jensen J., Viarengo A.** (2008) A "Weight-of-Evidence" approach for the integration of environmental "Triad" data to assess ecological risk and biological vulnerability. *Integr. Environ. Assess. Manage.* **4**: 314 – 326.
- Dighton J., Tugay T., Zhdanova N.** (2008) Fungi and ionizing radiation from radionuclides. *FEMS Microbiol. Lett.* **281**: 109 – 120.
- Frostegard A., Tunlid A., Baath E.** (1991) Microbial biomass measured as total lipid phosphate in soils of different organic content. *J. Microbiol. methods.* **14 (3)**: 151 – 163.
- Gadd G.M.** (1985) Fungal response towards heavy metals. In *Microbes in Extreme Environments* (Gadd G.M., Herbert R.A eds.). Academic Press, London, 83 – 110.
- Gramss G., Ziegenhagen D., Sorge S.** (1999) Degradation of soil humic extract by wood- and soil-associated fungi, bacteria, and commercial enzymes. *Microbiol. Ecol.* **37**: 140 – 151.
- Kirschner R.A.Jr., Parker B.C. Falkinham J.O.III.** (1999) Humic and fulvic acids stimulate the growth of *Mycobacterium avium*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **30**: 327 – 332.
- Kulikova N.A., Stepanova E.V., Koroleva O.V.** (2005) Mitigating activity of humic substances: direct influence on biota, in *Use of Humic Substances to Remediate Polluted Environments: from Theory to Practice*. Springer, Dordrecht, p. 285 – 309.
- Lindahl B.D., Ihrmark K., Boberg J., Trumbore S.E., Hogberg P., Stenlid J., Finlay R.D.** (2007) Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytol.* **173**: 611 – 620.
- Masciandaro G., Ceccanti B.** (1999) Assessing soil quality in different agro-ecosystems through biochemical and chemico-structural properties of humic substances. *Soil Tillage Res.* **51**: 129 – 137.

- Newman M.C., Ownby D.R., Mezin, L.C.A. et al.** (2000) Applying species-sensitivity distributions in ecological risk assessment: assumptions of distribution type and sufficient numbers of species. *Environ. Toxicol. Chem.* **19 (2)**: 508 – 515.
- Posthuma L., Suter G.W.H., Traas T.P.** (2001) Species Sensitivity Distributions in Ecotoxicology. CRC Press.
- Rutgers M., Den Besten P.** (2005) Approach to legislation in a global context, B. The Netherlands perspective – soils and sediments. In *Environmental toxicity testing*. (K.C. Thompson, K. Wadhia, A.P. Loibner, Eds.). Blackwell Publishing CRC Press, Oxford, p. 269 – 289.
- Semenzin E., Critto A., Rutgers M., Marcomini A.** (2008) Integration of bioavailability, ecology and ecotoxicology by three lines of evidence into ecological risk indexes for contaminated soil assessment. *Sci. Total Environ.* **389**: 71 – 86.
- Terekhova V.A.** (2011) Soil bioassay: Problems and approaches. *Eurasian Soil Sci.* **44 (2)**: 173 – 179.
- Terekhova V.A., Pukalchik M.A., Yakovlev A.S.** (2014) The triad approach to ecological assessment of urban soils. *Eurasian Soil Sci.* **47 (9)**: 952 – 958.
- Terekhova V.A., Shitikov V.K., Ivanova A.E, Kydraliev K.A.** (2017) Assessment of the ecological risk of technogenic soil pollution on the basis of the statistical distribution of the occurrence of micromycete species. *Russ. J. Ecol.* **48 (5)**: 417 – 424.
- Zavarzina A.G., Lisov A.A., Zavarzin A.A., Leontievsky A.A.** (2011) Fungal Oxidoreductases and Humification in Forest Soils. In *Soil Enzymology, Soil Biology* (G. Shukla, A. Varma, eds.), **22**: 207 – 229.
- Zhdanova N.N., Zakharchenko V.A. Haselwandter K.** (2005) Radionuclides and fungal communities. *The Fungal Community: In Organization and Role in the Ecosystem* (Dighton J., White J.F., Oudemans P., eds), CRC Press, Baton Rouge, 759 – 768.

Грибы и памятники культуры: от применения биоцидов к превентивной консервации

Ребрикова Н.Л.

Государственный научно-исследовательский институт реставрации
nrebrikova@rambler.ru

История проблемы

Аутентичность — главная ценность памятника, поэтому важнейший принцип деятельности профессионалов, занимающихся сохранением культурного наследия, — принцип минимального вмешательства в структуру и материалы памятника. Помимо консервационных норм и правил ограничения на применение химических соединений, подавляющих развитие микроскопических грибов, диктуются экологической безопасностью музейной среды. В биоцидах часто содержатся и выделяются после обработки агрессивные по отношению к музейному персоналу, посетителям и музейным предметам компоненты. Поэтому во всем мире химические средства защиты памятников от повреждений грибами используются ограниченно, когда их применению нет альтернативы, часто от них отказываются совсем. Защита памятников осуществляется путем создания таких условий хранения, которые бы исключали их повреждение микроорганизмами. Такой подход имеет давние традиции.

На памятниках истории и культуры, за исключением отдельных случаев, всегда присутствует то или иное количество клеток микроорганизмов. Большинство материалов, из которых они выполнены, могут использоваться микроорганизмами и насекомыми. Тем не менее, мы знаем примеры уникальной сохранности легко уязвимых органических материалов, возраст которых иногда исчисляется многими столетиями и даже тысячелетиями. Хорошо сохранившиеся туши мамонтов в вечной мерзлоте, так называемая «мокрая» археология (дерево, кожа), рукописные памятники на папирусе и пергаменте, иконы, станковая живопись. Они сохранились благодаря тому, что находились в условиях, препятствующих развитию микроорганизмов.

Регулирование уровня влажности и температуры несомненно один из самых древних и важных способов предупреждения повреждений памятников микроорганизмами. Неизвестно, знали ли египтяне, что органические материалы хорошо сохраняются в пещерах, но, возводя пирамиды или высекая в скалах гробницы, они в пустыне с резкой сменой суточной температуры обеспечивали в пирамидах и гробницах постоянство микроклиматических параметров. Мумии сохранились не только благодаря искусству бальзамировщиков, но и благодаря условиям их хранения. Прямые указания о необходимости беречь иконы, книги, ткани от сырости и тления содержатся в древних письменных источниках, например, в рукописи Никодима Сийского, датируемой XVII веком. В ней есть указания, как избегать образования конденсата весной в неотапливаемых церквях и что делать, если он появился на иконах. Много позже в 1910 году академик архитектуры П.П. Покрышкин пишет, что одной из причин повреждения настенной живописи и произведений искусства в неотапливаемых зданиях, в том числе и развития плесени, является вредное воздействие на них застоявшегося в помещениях воздуха, особенно при наступлении весны, при оттепелях. Дает рекомендации по режиму проветривания неотапливаемых памятников (Покрышкин, 1910).

В XIX веке и начале XX века в крупных музеях большое внимание уделяли условиям хранения коллекций. В них велись наблюдения за температурно-влажностным режимом. В 1915 – 1916 годах в Русском музее был проведен осмотр икон, на основании результатов которого приняты меры с целью изменения параметров температурно-влажностного режима, а также приобретена дезинфекционная камера (Горелова, 1979). Кроме обеспечения хороших условий хранения необходимы исследования материалов памятников и природы различного рода изменений их сохранности как хранящихся, так и поступающих в музеи. В двадцатых годах XX века в институте археологической технологии в Санкт-Петербурге проводились всесторонние реставрационные исследования памятников с привлечением биологов.

Для определения природы белых выцветов на тканях из раскопок был приглашен миколог профессор В.С. Бахтин. И хотя он определил, что грибов на тканях нет, а видимо имеются кристаллы минеральных солей, в протокол реставрационного совета было занесено следующее положение. В процессе консервации нельзя допускать на тканях появления белых, черных или иных налетов плесневых грибов, нельзя применять для дезинфекции и дезинсекции научно-непроверенные, хотя бы и почерпнутые из печатных изданий, средства (сероуглерод, окуривание серой, формалин, карболовая кислота, сулема и т.п.) (Кононов, 1926). В середине тридцатых годов при библиотеке Академии наук, в Российской национальной библиотеке в Санкт-Петербурге и в Российской Государственной библиотеке в Москве организуются отделы гигиены и реставрации, в которых работают биологи (Горин, 1975).

В конце двадцатых начале тридцатых годов были начаты исследования влияния дезинфекционных и дезинсекционных обработок на материалы памятников. Работа, требующая много времени и глубоких знаний свойств материалов памятников и методов испытаний, способных выявить последствия обработок, но чрезвычайно необходимая, так как обработкам подвергались ценные и часто уникальные произведения живописи, графики, прикладного искусства. В начале тридцатых годов в реставрационных мастерских Русского музея был проверен способ дезинфекции живописных произведений в камере с применением паров формалина для уничтожения плесневых грибов. Было выяснено, что они оказывают действие на краски, поэтому этот способ дезинфекции не приемлем для живописных произведений (Горелова, 1979). Позднее было показано, что окись этилена, применявшаяся в течение нескольких лет, вызывает изменения в состоянии живописных произведений, особенно созданных во второй половине XIX, начале XX века (Cortet, 1988).

Консервация, которая способствовала развитию микроскопических грибов и других микроорганизмов на памятниках

Еще в середине XIX века обращалось внимание на то, что памятники гибнут не только от ветхости и климатических условий, но и от неумелых поновлений (Зверев, 1981). Из истории консервации настенной живописи известно, что применение природных реставрационных материалов для укрепления красочного слоя стенописи в памятниках с нерегулируемым температурно-влажностным режимом приводило к вспышкам развития колоний микроорганизмов. Так, например, в сороковых годах XX века фресковая живопись 14-го века часовни С. Екатерины (замок Герберштайн) в Австрии была укреплена раствором казеина. Развитие грибов началось спустя 5 дней после применения казеина в качестве укрепляющего состава для живописи (Saiz-Jimenens, 2010).

В России после революции во многих неотапливаемых памятниках архитектуры проводились работы по раскрытию и укреплению красочного слоя древних росписей. В период с 1918 года до конца двадцатых годов основным материалом для укрепления красочного слоя стенописи была вишневая, реже сливовая камедь, которую разбавляли спиртом (Гузанов, 2001). После укрепления росписи покрывались белым налетом. В отчетах и дневниках реставраторов налет назывался плесневидным, белой плесенью. Его можно было удалить водой со спиртом, но затем он появлялся вновь. Нетрудно видеть, что введение камеди повышало гигроскопичность и питательный статус красочного слоя стенописи, что в условиях конденсационного увлажнения и высокой влажности воздуха способствовало развитию налета, состоящего из колоний микроорганизмов, который скрывал живопись. Использование камеди для консервации настенных росписей было прекращено в конце двадцатых годов.

В тридцатые годы распространилась практика применения казеина для укрепления красочного слоя древних росписей. Для предупреждения развития микроскопических грибов и других микроорганизмов предлагалось как предварительная, так и последующая обработка укрепляемого участка 9 %-ным раствором формалина (Гузанов, 2001). Негативные последствия укрепления стенописи казеином стали очевидны через короткое время, через два-три года наблюдалось растрескивание казеиновой пленки, она приподнималась, скручивалась и отдиралась вместе с красочным слоем.

Формальдегид, обладая дубящим действием, повышал биостойкость казеина, одновременно повышая жесткость и хрупкость его пленок. Но биостойкость казеиновой пленки, обработанной раствором формальдегида, была недостаточной для длительной экспозиции в условиях высокой влажности, и она также становилась причиной активизации роста микроорганизмов. Практика применения казеина для укрепления красочного слоя была прекращена в сороковые годы XX века.

Кроме казеина камедей, в качестве укрепляющих средств использовались рыбий клей, желатин, копытный клей, желток яйца. Появлявшуюся вследствие применения укрепляющих составов белую, зеленую и черную плесень предлагалось убирать при помощи 10 – 50 % раствора денатурата, затем промывать раствором формалина (Олсуфьев, 1935). В шестидесятые годы двадцатого века для борьбы с плесневыми грибами, разрушающими древнерусскую стенопись, были предложены четвертичные аммониевые соединения (ЧАС) (Курицына, 1968), которые используются и в настоящее время.

Часто в состав мучного клея, используемого для профилактической заклейки красочного слоя станковой живописи, реставраторы добавляют антисептические вещества в количестве, в которых они не в состоянии обеспечить его защиту, что провоцирует рост грибов даже при незначительных нарушениях условий хранения. Обследование деревянных конструкций в памятниках архитектуры показало, что использование огнезащитных препаратов на солевой основе приводит к увеличению гигроскопичности дерева и развитию на обработанных конструкциях микроскопических грибов.

В неотопливаемых памятниках архитектуры на стенописи и камне развиваются сообщества микроорганизмов, в которых существуют определенные связи, использование биоцидов без нормализации влажностного режима может привести к развитию более агрессивных форм. Использование биоцидов в сублетальных концентрациях во время консервационных обработок стимулирует развитие устойчивых форм микроорганизмов. Введение музейных микроклиматических параметров без учета теплофизических характеристик конструкций памятника провоцирует рост грибов.

Опыт биоцидных обработок настенной живописи и камня в памятниках архитектуры

Поскольку фактор микробиологической коррозии значим для памятников архитектуры с неблагоприятными микроклиматическими условиями, для пещер, гротов и погребальных камер с древней живописью, то в процессе их консервации часто использовали и в отдельных случаях продолжают использовать вещества, обладающие антимикробными свойствами.

В силу особых требований, предъявляемых к биоцидам для обработки живописи круг рекомендуемых или рекомендовавшихся ранее химических соединений невелик. Самый большой опыт применения биоцидов для консервации настенной живописи и каменного декора в Польше, Италии, Индии, Испании, России, Франции. Накопленный в этих странах опыт использовался другими странами. Так, например, настенная живопись и штукатурка на своде одного из компартиментов Кентерберийского собора в Англии была обработана биоцидами, рекомендуемыми польскими консерваторами: 0,3% раствор парахлорметакрезола в спирте и 0,1 % раствор фенилртутного ацетата в спирте, биоциды наносятся путем распыления, обработка трехкратная (Jeffries, 1986).

Немецкие исследователи показали, что по активности и длительности действия фенилртутный ацетат превосходит другие соединения, предлагавшиеся для обработки настенной живописи: пентахлорфенол (ПХФ), производные бензимидазола, оловоорганические соединения (Hirte et al., 1987). Недостатком фенилацетата ртути является высокая токсичность и коррозионная активность по отношению к цветным металлам.

Для фунгицидной обработки фресковой византийской живописи XII в. в крипте С. Евсевия (Павия, Италия) были использованы биоциды на основе бензимидазола. При испытаниях на чистых культурах грибов, выделенных с живописи (*Cladosporium cladosporioides*, *Penicillium lanosum*), они полностью подавляли рост грибов в концентрации 0,001 %. Через 6 месяцев

после обработки повторного развития грибов не отмечалось, хотя микроклиматические условия крипты С. Евсевия оставались прежними. Несмотря на полученный положительный эффект использования биоцидов итальянские консерваторы считают, что необходимо прилагать все возможные усилия для изменения микроклиматических условий крипты С. Евсевия, способствующих росту микроскопических грибов (Bianchi et al., 1980).

Известно применение оловоорганических соединений, прежде всего трибутилолово оксида (ТБТО) для защиты настенной живописи от повреждения микроорганизмами. В соборе Рождества Богородицы Ферапонтова монастыря были сделаны пробные обработки стенописи в Никольском приделе на уровне полотенец 1,5 % раствором ТБТО в толуоле. За участками пробных обработок вели мониторинг. ТБТО в условиях, способствовавших повторной реколонизации обработанных участков, обеспечивал длительную защиту стенописи от развития микроорганизмов. ТБТО ингибирует рост микроскопических грибов, бактерий, актиномицетов, цианобактерий, водорослей, устойчив к вымыванию и воздействию света. Изменений красочного слоя за период наблюдения в течение нескольких лет не происходило.

Также как и в случае ртуторганических соединений рекомендуется применение ТБТО вместе с биоцидами из класса органических соединений, в частности вместе с ЧАС. ТБТО и ЧАС в 70%-ном изопропиловом спирте были применены для обработки потолочных росписей в Швейцарии в церкви эпохи барокко (Raschle, 1983). Они были использованы с целью временной защиты до создания микроклиматических условий, исключающих возможность биоповреждения живописи. Недостатком ТБТО и других оловоорганических соединений является их высокая токсичность. Через несколько лет ТБТО было использовано в той же Швейцарии для ингибирования роста ксерофильного вида *Aspergillus amstelodami* из группы из группы *Aspergillus glaucus*, который развивался на красочном слое деревянных панелей потолка, датированных началом XII века, расписанных в технике темперной живописи, во всемирно известной церкви Св. Мартина в Циллисе (Bläuer Böhm et al., 1997). На живописи и на реставрационных материалах, которые использовались для укрепления отслаивающихся участков красочного слоя, был обнаружен только этот устойчивый к недостатку влаги вид. Колонии грибов располагались на потолочной росписи в наиболее плохо вентилируемых местах, в углах.

Но, несмотря на хорошие антимикробные свойства ТБТО, после обработки были приняты меры по предупреждению развития грибов и отслоению красочного слоя потолочных росписей путем «пассивной» консервации. С помощью установленной автоматической системы климат — контроля были устранены значительные колебания микроклиматических параметров и снижена чрезмерная влажность воздуха, которые вызывали разрушение росписей и провоцировали рост колоний грибов (Böhm Böhm et al, 2001). В результате нормализации микроклиматических условий развитие грибов в течение многих лет не возобновлялось. Следует отметить, что когда условия, благоприятные для роста микроорганизмов, остаются неизменными, то срок защитного действия даже такого токсичного и трудно вымываемого биоцида ограничен.

Для антимикробной обработки фресок этрусских гробниц и кариатид Акрополя использовали 5 % раствор изотиазолинон хлорида в ацетоне (Curti, 1979). На многих памятниках с целью подавления роста микроорганизмов применялись ЧАС, в подавляющем большинстве случаев — алкилдиметилбензиламмоний хлорид. В англоязычной литературе он часто встречается под названием бензалкониум хлорид. В России наиболее известен препарат на основе ЧАС катамин АБ.

Среди реставраторов, работающих в памятниках с настенной живописью, помимо катамина АБ, получили распространение биоциды на основе полигексаметиленгуанидина (полигексаметиленгуанидин хлорид — метацид, полисепт или полигексаметиленгуанидин фосфат — фогуцид). Недостатком этих соединений является хорошая растворимость в воде. В условиях конденсации влаги или протечек они не могут обеспечить длительность антимикробного действия. Кроме того проведенные исследования показали, что у грибов довольно быстро

возникает устойчивость к препаратам на основе полигексаметиленгуанидина. В биологической лаборатории ГосНИИР был обнаружен штамм *Purpureocillium lilacinum*, который в виде биопленки был способен развиваться в 25 % растворе препарата полисепт. *Purpureocillium lilacinum* встречается в составе микобиоты в зонах деструкции штукатурных растворов и камня. В связи с этим применение разбавленных растворов полисепта может даже способствовать его развитию на памятниках (Ребрикова, 2012; Rebrikova, 2014).

Для контроля роста микроорганизмов на настенной живописи и камне использовались антибиотики, которые ингибирует более или менее избирательно определенные группы микроорганизмов. Например, пенициллин активен в отношении грамположительных бактерий, стрептомицин и канамицин — антибиотики широкого спектра действия, активны в отношении грамотрицательных и грамположительных бактерий, нистатин — полиеновый антибиотик, активен в отношении грибов.

От применения антибиотиков для биоцидной обработки стенописи не отказались и до сих пор. В Помпеи итальянские реставраторы наряду с лазерной очисткой росписей, применили антибиотик амоксициллин (полусинтетический пенициллин). Реставрационные работы на археологическом памятнике проводились в 2013 – 2015 годах. Антибиотик был использован в процессе реставрации фресок виллы Мистерий для подавления развития стрептококков, колонизировавших античную живопись (<https://nplus1.ru/news/2015/05/08/villademisteri>). Насколько долго будет сохраняться антимикробное действие после обработки, пока неизвестно. Как правило, большинство антибиотиков не обладают длительной устойчивостью к воздействию факторов внешней среды. Но, если в ходе реставрационных работ условия, благоприятные для развития бактерий на стенописи, были изменены, это, прежде всего, касается влажностного режима стенописи, то возобновление развития стрептококков не произойдет. Если условия для их роста остаются благоприятными, то потребуются повторные антимикробные обработки.

Исследование влияния антибиотика на материалы живописи не проводилось, возможно, это связано с тем, что он был использован в низких концентрациях и итальянские реставраторы не предполагают какого-либо негативного воздействия на них. Следует отметить, что антибиотики обладают избирательным действием в отношении различных групп микроорганизмов. Перед биоцидной обработкой с использованием антибиотиков должно быть проведено микробиологическое обследование, чтобы выявить доминирующие группы микроорганизмов. При использовании антибиотиков нельзя исключить возникновения устойчивых к ним форм микроорганизмов. Кроме того подавление одной группы микроорганизмов может создать более благоприятные условия для развития другой.

Для борьбы с плесневыми грибами в библиотечных фондах рекомендован препарат «АРТДЕЗ». Действующим веществом препарата является неполиеновый антибиотик имбрицин (продуцент *Streptomyces imbricatus*). Он предназначен не только для обработки документов, но и для обработки стен и полов фондохранилищ. Положительным свойством неполиеновых противогрибковых антибиотиков является низкая токсичность и низкая летучесть.

Опыт биоцидных обработок палеолитической живописи в пещерах

Росписи, начиная от эпохи палеолита и более поздние, которые дошли до наших дней, сохранились благодаря постоянству специфических микроклиматических условий пещер, гротов, гробниц. Состояние пещер до начала их активного посещения, которое привело к нарушению существовавшего в них баланса условий окружающей среды, способствовавших сохранению древней живописи на протяжении многих тысячелетий, называют девственным (Saiz-Jimenes, 2010).

Богатый опыт использования биоцидов для борьбы с развитием микроорганизмов и микроводорослей на стенах с живописью эпохи палеолита имеет пещера Ласко, которая была открыта в 1940 году. Сначала «зеленую болезнь», первые сообщения о которой появились в 1960 году, лечили распылением растворов двух антибиотиков: стрептомицина и пенициллина для подавления развития бактерий с последующим распылением раствора формаль-

дегида для ингибирования роста водорослей. Но все-таки микроорганизмы продолжали развиваться, даже, несмотря на то, что в пещере была установлена система озоновой очистки воздуха. В 2000 году аппаратуру, управляющую климатом, заменили. Вскоре после этого хранители заметили появление плесени в тамбуре пещеры. Грунт покрылся грибами *Fusarium solani*. Штаммы *Fusarium solani*, появившиеся в пещере, были устойчивы к формальдегиду, который использовался десятилетиями для дезинфекции подошв обуви посетителей. Грибы распространились на рисунки, которые вскоре были покрыты белым грибным мицелием. *Fusarium solani* на сводах пещеры существовал в ассоциации с бактерией *Pseudomonas fluorescens*, которая была устойчива к бензалкониум хлориду (аналог катамина АБ), который применяли ранее для фунгицидной обработки, поэтому дополнительно стали использовать антибиотики: стрептомицин и полимиксин. В 2001 году в пещере на потолке и на стенах появились отдельные черные пятна вследствие развития колоний меланизированных грибов (есть предположение, что для своего развития они использовали продукты распада бензалкониум хлорида).

В 2004 обработки раствором бензалкониум хлорида были заменены на механическую очистку. В 2007 году в пещере активизировалось развитие меланизированных грибов, поэтому в 2008 году биоцидные обработки были возобновлены. Бензалкониум хлорид был заменен на препарат Devor Mousse, представляющий собой смесь веществ. Он содержит два ЧАС: бензалкониум хлорид и мирамистин (бензилдиметил[3-(миристоил-амино)пропил] аммоний хлорид) и фунгицид катон (2-октил-2Н-изотиазолинон). Биоцидные обработки оказались неэффективными. До настоящего времени все попытки борьбы с колониями темноокрашенных грибов, распространившимися на сводах и стенах пещеры, кроме их механического удаления оказались безуспешными (Bastian et al., 2009).

Установка системы кондиционирования воздуха, различного рода биоцидные обработки и механическое удаление колоний микроорганизмов и поверхностных загрязнений не привели к желаемому результату. Пещера уже в течение долгих лет закрыта для посещения. Есть предположение, что десятки обработок антибиотиками, антисептиками и биоцидами привели к элиминированию первоначального микробного сообщества, которое было антагонистично к популяции грибов (Saiz-Jimenez, 2010), поэтому необходимо восстановить условия её существования до начала активного посещения, что потребует много времени. В последнее время в случае микробной колонизации очистка стен с росписями делается механически с помощью скальпеля и воды, что считается наиболее безопасным способом борьбы с ростом микроорганизмов.

Проблемы с сохранностью росписей есть и в других пещерах с полихромной живописью эпохи палеолита. Все исследователи единодушны в том, что до открытия росписей и началом посещения пещер микроклиматические условия в них были относительно постоянными без резких перепадов, и это обеспечивало уникальную сохранность древней живописи. Посетители выделяют тепло, углекислый газ, поглощают кислород, им нужно освещение, чтобы двигаться и видеть живопись, и, как показало время, этот сдвиг микроклиматических условий, привносимый людьми, оказался катастрофичным для хрупких экосистем пещер. Ласко была закрыта для посещения в 1963 году, Альтамира в 2002 году. Основными причинами для закрытия послужили — развитие бактерий, микроскопических грибов, водорослей и разрушающее воздействие углекислого газа. В настоящее время посетителям доступны копия пещеры и копии рисунков, хранящиеся в музеях.

Тех же проблем не избежала и пещера Шульган-Таш (Капова пещера) на реке Белой в Башкирии, рисунки которой были открыты в 1959 году. Посещение пещеры ограничено до минимума с 2012 года. Экскурсантам демонстрируются копии рисунков в натуральную величину в привходной части пещеры. Несколько залов и гротов Шульган-Таш закрыты из-за нарушения микробиологического режима. Для предохранения биокоррозии палеолитической живописи в Шульган-Таш предлагается использовать наночастицы серебра, стабилизированные мирамистином (Popkova et al., 2014). Мирамистин входит в состав Devor Mousse — препарата, который использовался в пещере Ласко. В низких концентрациях $5 \cdot 10^{-5}$ г/мл

суспензия наночастиц серебра прозрачна и, как показали авторы, контакт с ней приводит к резкому снижению численности бактерий и грибов. Суспензия может наноситься путем опрыскивания. Дополнительно может обрабатываться известняк вокруг рисунков, чтобы усилить ингибирование развития микроорганизмов на рисунках (Popkova et al., 2014) Распыление наночастиц серебра на древнюю живопись может нанести ущерб её исследовательскому потенциалу. Кроме того, нет исследований о влиянии наночастиц серебра на состояние сохранности живописи. Опыт Ласко показывает, что в условиях пещер надо быть крайне осторожными в вопросе использования биоцидов для ингибирования роста микроорганизмов.

Музеи как экологическая ниша для развития грибов-экстремофилов

По мере развития технической базы музеев, возможностей обеспечения рекомендуемых для хранения музейных ценностей параметров микроклимата в больших музеях, оборудованных современными системами кондиционирования, условия для роста грибов, казалось бы, должны исчезнуть. Однако появившаяся возможность поддержания влажности воздуха вблизи верхней допустимой границы круглый год, установка компакт-стеллажей и размещение на них произведений без учета расположения каналов приточной и вытяжной вентиляции, размеров произведений привело к образованию застойных зон, экологических ниш для развития экстремально ксерофильных форм грибов. С помощью установки логгеров было показано, что температура и влажность в застойных зонах отличаются от температуры и влажности воздуха в точках, в которых эти параметры регистрируются в сторону понижения температуры и повышения относительной влажности воздуха. С другой стороны, поддержание высоких, но допустимых в соответствии с музейными нормами, значений температуры и влажности воздуха в холодное время года привело к развитию психрофильных форм грибов на внешних ограждающих конструкциях.

Экстремальные ксерофилы развиваются на музейных предметах в виде светло-серых микроколоний, которые были давно известны микологам, работающим в области сохранения культурного наследия. Невозможность выделения их на стандартные питательные среды объяснялась быстрой утратой жизнеспособности грибами при росте в экстремальных условиях. Однако использование сред с резко пониженной активностью воды позволило показать, что в большинстве случаев грибы в составе микроколоний жизнеспособны. Они образуются вследствие развития *Aspergillus penicilloides*, *Eurotium amstelodamii*, *Eurotium* sp. на музейных предметах и на музейном оборудовании в запасниках, параметры микроклимата которых не выходят за допустимые границы. Жизнеспособность грибов в составе микроколоний была подтверждена также путем измерения количества АТФ в пробах с места роста грибов.

В последние годы биологические исследования проводятся не только с целью предупреждения развития организмов, повреждающих музейные памятники, но и с целью использования метаболитов микроорганизмов для их сохранения и использования. Применение биотехнологий в консервации началось уже достаточно давно, например, использование ферментных препаратов. Ведутся исследования возможности использования бактериальной целлюлозы для консервации бумаги, мокрого археологического дерева. Предлагается использовать для укрепления памятников из карбонатных пород камня микроорганизмы, в результате метаболизма которых образуется карбонат кальция, метод получил название биолечение. Пока он еще не может конкурировать с химическими соединениями, используемыми для укрепления камня, но исследования с целью усовершенствования метода ведутся.

Обсуждение опыта антимикробных обработок памятников

Анализируя опыт использования антимикробной обработки стенописи и каменного декора можно сделать следующие выводы.

1. Ни одна биоцидная обработка не может защитить памятник на неопределенное время без изменения его гидротермического режима с благоприятного для развития микроорганизмов на неблагоприятный. За исключением некоторых естественных факторов ингибирования

развития микроорганизмов в изолированных или частично изолированных от окружающей среды условиях.

2. Биоцидные обработки настенной живописи в большинстве случаев используют в качестве вынужденной меры на период нормализации условий окружающей среды, в которых находится памятник.

3. Практика применения биоцидных веществ показала, что нет химических соединений, безопасных для живописных материалов, безопасных для людей и внутримуззейной среды.

4. В пещерах обеспечение сохранности палеолитической живописи и посещение их большим количеством людей оказалось пока неразрешимой задачей. Использование систем кондиционирования воздуха и регулярные биоцидные обработки оказались недостаточны, чтобы ингибировать развитие грибов и бактерий на стенописи.

5. Лазерное излучение в режиме, используемом для удаления поверхностных загрязнений, высокоэффективно для удаления и разрушения микроорганизмов и водорослей, развивающихся на поверхности памятников из камня. При использовании лазера с соответствующей плотностью энергии микроорганизмы на твердой относительно гладкой поверхности камня, гибнут и сублимируются. Но те из них, которые находятся в трещинах, в глубоких порах, под отстающими чешуйками могут не погибнуть при лазерной очистке, так как излучение может не достигнуть этих мест. Кроме того, следует иметь в виду, что лазерное излучение оказывает негативное фотохимическое и термальное воздействие на ряд живописных пигментов, особенно киновари, свинцовых белил и ряда других, которые не защищены от его воздействия слоем лака, масляным или темперным связующим, исследование условий безопасного применения его для живописи продолжается.

6. Консервационная практика показывает, что длительное использование синтетических биоцидов и антибиотиков приводит к появлению устойчивых к ним микроорганизмов и даже микроорганизмов, способных использовать их в качестве источника углерода и азота.

7. Применение биоцидов в сублетальных концентрациях может вместо ожидаемого эффекта ингибирования стимулировать развитие микроорганизмов.

Литература

- Горелова С.И.** (1979) История реставрационных мастерских Государственного Русского музея, 1917 – 1941 гг. *Художественное наследие*. **5 (35)**: 163 – 197.
- Горин И.П.** (1975) Очерк по истории реставрации музейных коллекций в Советском Союзе. *Художественное наследие*. **30**: 154 – 179.
- Гузанов Ф.В.** (2001) Материалы, применявшиеся для консервации настенных росписей в 1920 - 1930 гг. В сб. *«Материальная база сферы культуры»*, **в. 3**, С. 40 – 47.
- Зверев В.В.** (1981) Проблемы и методы реставрации монументальной живописи. В сб. *«Реставрация, исследование и хранение музейных художественных ценностей»*, **в. 2**, М, С. 35 – 39.
- Кононов В.И.** (1929) О влиянии некоторых дезинсекторов на краски. В сб. *«Материалы по методологии археологической технологии»*, Институт археологической технологии, **в. XII**, Л, 8 – 12.
- Курицына Д.С.** (1968) Плесневые грибы, разрушающие древнерусскую стенопись, и борьба с ними. *Вест. МГУ. Сер. Биология. Почвоведение*. **№ 4**: 31 – 41.
- Олсуфьев Ю.А.** (1935) Обзор методов лечения древней монументальной живописи. *Советский музей*. **№ 5**: 70 – 77.
- Покрышкин П.П.** (1910) Проветривание зданий, особенно холодных. *Изв. археол. ком.* **34**, **в. V**. Спб, 178 – 190.
- Ребрикова Н.Л.** (2012) Экстремофильный штамм *Purpureocillium lilacinum*. Стратегия жизни в жидком концентрате полигексаметиленгуанидин гидрохлорида. В сб. тезисов докладов Третьего съезда микологов России *«Современная микология в России»* (ред. Дьяков Ю.Т. и Сергеев Ю.В.) **Том. 3**, Нац. Акад. микол., М, 206 – 206.

- Bastian F., Alabouvette C., Saiz-Jimenez C.** (2009) Impact of biocide treatments on the bacterial communities of the Lascaux Cave. *Naturwissenschaften*, **96**: 863 – 868.
- Bianchi A., Favali M.F., Barbieri H., Bass M.** (1980) The use of fungicides on mold-covered frescoes in S. Eusebio in Pavia. *Int. Biodet. Bull.* **16**: 45 – 51.
- Bläuer Böhm C., Rustishauser H., Nay M.A.** (1997) Die romanische Bilderdecke der Kirche St. Martin in Zillis. Grundlagen zu Konservierung und Pflege. Verlag Paul Haupt Bern, 416 p.
- Bläuer Böhm C., Zender K., Domeisen H., Arnold A.** (2001) Climate control for the passive conservation of the Romanesque painted wooden ceiling in the church of Zillis (Switzerland). *Stud. Conserv.* **46**: 251 – 268.
- Cortet O.** (1988) Le Service de Restauration des Peintures des Musees Nationaux face aux Moisissures. In “*Patrimoine Culturel et Alterations Biologiques. Poitiers*” Paris, 227 – 234.
- Curri B.B.** (1979) Biocide testing and enzymological study on damaged stone and frescoes surfaces: preparation of antibiograms. *Bioch. and Exp. Biol.* **15**: 97 – 104.
- Hirte W.F., Glathe I., Thürmer L.** (1987) Untersuchungen zum Schutz von Gemälden vor Befall mit Pilzen. *Zbl. Mikrobiol.* **142**: 369 – 377.
- Popkova A.V., Kumanaev A.S., Mazina S.E.** (2014) Application of silver nanoparticles to prevent biocorrosion paleolithic paintings. In: The book of abstracts “*Biogenic — abiogenic interactions in natural and anthropogenic systems. V International symposium. Saint Petersburg — 2014*”, Saint Petersburg, 156 – 157.
- Raschle P.** (1983) Experience of combating moulds during restoration of ceiling paintings in a Swiss baroque monastery church. In “*Biodeterioration 5: ed., T.A. Oxley, S. Barry (International Biodeterioration Symposium 1981, 5th Aberdeen)*”, Chichester, N.Y., 427 – 433.
- Saiz-Jimenez C.** (2010) Painted materials. In: “*Cultural heritage microbiology. Fundamental studies in conservation science*” (eds. R. Mitchell, C. Macnamara) ASM Press, Washington, 3 – 13.
- Rebrikova N.L.** (2014) Biofilm Formation of Filamentous Fungus *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-Ard, Hou-Braken, Hywel-Jones & Samson (2011) in Concentrated Solution of Polyhexamethylene Guanidine Hydrochloride. In book of abstracts “*Extremophiles*” Saint Petersburg, 10th International Congress on Extremophiles”, p. 140.
- Nplus 1:** <https://www.nplus1.ru/news/> (8.05.2015).

Современные представления о механизмах поглощения и транспорта веществ в мицелии грибов

Камзолкина О.В., Мажейка И.С.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
o-kamzolkina@yandex.ru*

К 110-летию Учителя,
профессора МГУ имени М.В. Ломоносова
Зинаиды Эрнестовны Беккер
(1908 – 1986)

Грибы характеризуются гетеротрофным питанием. Высокомолекулярные органические вещества поступают в грибную клетку обычно после предварительного их расщепления с помощью внеклеточных ферментов. После гидролиза растворенные органические соединения активно поглощаются грибом, такой тип поглощения называют осмотрофным. Кроме того, грибы получают из окружающей среды различные низкомолекулярные соединения: воду, положительно и отрицательно заряженные ионы, не электролиты, газообразные вещества и т.д.

Клетки грибов одеты клеточной стенкой, которая представляет собой многокомпонентную и многослойную систему, состоящую из сетей полисахаридных фибрилл (хитин-глюкановый комплекс), гликопротеинов и других белков. Грибная стенка избирательно проницаема для различных молекул, которые поступают в клетку (питательные, сигнальные и другие вещества) или секретируются во внешнюю среду (гидролитические ферменты, вторичные метаболиты и др.). Несколько лет назад был показан везикулярный транспорт через клеточную стенку грибов (Casadevall et al., 2009).

Плазматическая мембрана представляет собой липидный бислой, отделяющий цитоплазму клетки от внешнего окружения. Плазмалемма отвечает за селективное поглощение и секрецию веществ клеткой. Однако только липофильные молекулы могут относительно свободно проходить через мембраны. Поскольку подавляющее большинство молекул, в которых клетка нуждается, являются гидрофильными, а не липофильными, плазматические мембраны имеют ряд транспортных систем, осуществляющие поглощение веществ. Поступившие в клетку молекулы затем транспортируются внутри грибных гиф различными путями.

Взгляды на природу и механизмы поглощения веществ гифами грибов и распространением различных молекул по мицелию претерпевали развитие. Так в 1960-е годы основными механизмами ассимиляции и транспорта считали диффузию: пассивную, облегченную и активную, а предполагаемым путем переноса — цитоплазматическое движение (Burnett, 1970). Йеннингс (Jennings, 1994) дополнил сложившиеся представления участием в процессе внутримицелиального транспорта вакуолярной системы и упомянул о возможном участии в данном процессе везикул и цитоскелета. Он предложил три основных механизма:

- Диффузия. Активная (преимущественно на кончиках гиф) и пассивная (в старых частях колонии) диффузия, которая обеспечивает перенос веществ на коротких расстояниях в несколько миллиметров.

- Сократительная система.

- Поток растворенных веществ, вызванных осмотическим градиентом (электроосмосом).

Позднее Ольссон (Olsson, 1999) представляет уже четыре механизма поглощения и транслокации питательных веществ:

- Пассивный механизм (двунаправленный). Питательные вещества поглощаются гифой в растворенном виде согласно потребностям гифы. Перенос внутри гифы происходит согласно простой диффузии. Скорость диффузии снаружи и внутри гифы практически одинаковая.

- Пассивно-активный механизм (двунаправленный). Питательных веществ гифой поглощается гораздо больше, чем нужно, создавая градиент концентраций. Внутри гифы вещества распространяются простой диффузией, а их поглощение внутрь клетки энергозависимо.

- Активное движение цитоплазмы (двунаправленное). Перенос веществ связан с активным перемещением цитоплазмы через передвижение органелл и перистальтику вакуолярной системы. Данный процесс энергозависим.

- Активный поток за счет тургорного давления (однонаправленный процесс).

В XXI веке сформировалось представление о комплексе механизмов, участвующих в поглощении веществ мицелием грибов (диффузия, активный транспорт и эндоцитоз) и о переносе молекул внутри гифы: движение цитоплазмы, активный транспорт, вакуолярный перенос и везикулярный транспорт, а также анастомозы.

Рассмотрим подробнее данные механизмы. Мы уже говорили выше, что клеточная стенка грибов проницаема для большинства молекул, а чтобы пройти через биологические мембраны, растворенное вещество должно покинуть водную фазу, пройти липидную среду мембраны, а затем снова войти в водную фазу по другую сторону мембраны. Невысокая диффузия молекул через биологические мембраны значительно зависит от их растворимости в липидах. Перенос растворимых в липидах материалов (O_2 , CO_2 , NH_3 , H_2O , этанол, мочевины, стероиды, а также жирные кислоты) зависит от **простой диффузии**. Скорость их поступления в клетку пропорциональна разности концентраций по обеим сторонам мембраны, а направление движения — от высокой к низкой концентрации. Энергия метаболизма при этом не расходуется, и никакие специфические мембранные структуры не участвуют в таком способе переноса, но перенос прекращается при выравнивании концентрации. Для всех полярных молекул мембрана практически непроницаема. Однако есть исключения из данного правила, поскольку некоторые небольшие полярные молекулы (вода, например) проникают в клетки более легко, чем можно было бы ожидать от их растворимости в липидах. Так происходит потому, что в плазмалемме существуют специфические **поры (аквапоры)**. Вода проходит через эти каналы пассивно в ответ на осмотические градиенты (Nehls, Dietz, 2014).

Некоторые молекулы поступают в клетку **облегченной диффузией**. Такой процесс зависит от разности концентраций, существующей по обе стороны от мембраны, причем поступление в клетку происходит по градиенту. Однако передача происходит намного быстрее, чем можно было бы предсказать на основе растворимости метаболита в липидах. Высокая скорость переноса в данном случае зависит от белков-переносчиков. Таким путем поступает в клетку глюкоза и аминокислоты. Основные отличия от простой диффузии заключаются в том, что для облегченной диффузии характерны: высокая субстратная специфичность, кинетика насыщения, ингибируемость (Камзолкина, Дунаевский, 2015).

Облегченная диффузия может очень быстро транспортировать конкретный субстрат, но может только уравнивать концентрацию транспортируемого метаболита с двух сторон мембраны. Тем не менее, во многих случаях клетке необходимо переносить вещество против его градиента концентрации. Примером может служить питательное вещество, доступное только при низкой концентрации; и если рост клетки не должен ограничиваться внешней концентрацией питательного вещества, клетка должна быть способна накапливать питательное вещество до концентраций, превышающих концентрации, существующие снаружи. В таком случае необходимо будет установить и сохранить обратный градиент концентрации, что происходит благодаря **активному транспорту** — поглощению, использующему клеточную энергию.

Только небольшое количество соединений проходит через биологические мембраны *in vivo* путем простой диффузии; подавляющее большинство метаболитов, которые клетка должна поглощать или выделять, либо полярны, чтобы растворяться в липидах мембраны, либо велики по молекулярному размеру, чтобы использовать специфические поры. Включение в грибную клетку таких молекул осуществляют **транспортные системы** для растворенных веществ. Транспортные системы работают как во внутриклеточных мембранах, ограни-

чивающих компартменты внутри клетки, так и в плазматической мембране. Основным компонентом любой транспортной системы является молекула транспортера — белок, который встроен в мембрану и переносит через нее. **Активный транспорт** — процесс, опосредуемый транспортерами, при котором перемещение комплекса транспортера/субстрата через мембрану происходит с затратой энергии. Транспортер обладает теми же свойствами, что и облегченный транспортер (кинетика насыщения, субстратная специфичность, чувствительность к ингибиторам обмена веществ). В дополнение к этим свойствам активные транспортные процессы переносят субстрат через мембрану против химического и/или электрохимического градиента и подвергаются ингибированию условиями или химическими веществами, которые ингибируют выработку метаболической энергии. При этом механизм транспорта веществ может быть сопряжен с гидролизом АТФ (первично-активный транспорт K^+ , Na^+ , H^+ , Ca^{2+}) или использовать энергию транспортных АТФаз за счет протонного градиента (однаправленный перенос через ионные каналы, симпорт, антипорт). Последний обеспечивает поглощение сахаров, аминокислот и других питательных веществ путем протонирования и непосредственно участвует в транспортировании катионов, таких как K^+ / H^+ . Системы с одним поглощением встречаются редко, как правило, описаны двойные или множественные системы, различные компоненты которых подходят для различных условий окружающей среды. Множественные системы поглощения обладают сложной кинетикой поглощения (например, переносчики глюкозы в *Neurospora crassa* или транспортер глюкозы в *Coprinopsis*) (Moore, Devadatham, 1979; Wang et al., 2017). Таким образом, каждый гриб обладает **несколькими системами поглощения большинства питательных веществ**.

Сложные взаимодействия происходят при транспорте анионов, катионов и неэлектролитов, зависящие от метаболических, химических, биофизических и/или электрохимических связей между несколькими различными видами молекул и метаболизма в целом, то есть мы можем говорить о транспортной стратегии у грибов.

Следует учитывать, что описанные транспортные системы неизбежно изменяют концентрации растворенных веществ в клетке и тем самым влияют на поступление воды внутрь клетки. Вода представляет собой важный компонент множества биохимических процессов. Например, каждая реакция гидролитического фермента использует молекулу воды, каждая реакция конденсации образует молекулу воды, усвоение 1 г глюкозы приводит к образованию 0,6 г воды. Наличие воды определяется ее потенциальной энергией; называемой **водным потенциалом**, Нулевой потенциал воды — это потенциальная энергия эталонного объема свободной чистой воды. Вода внутри и вокруг живых грибных клеток будет иметь положительную или отрицательную потенциальную энергию относительно этого контрольного состояния в зависимости от эффекта(-ов) осмотических, тургорных, межклеточных и гравитационных сил. Вода будет протекать спонтанно вдоль градиента водного потенциала, от высокого до низкого потенциалов, хотя в нормальном состоянии для большинства грибов это будет означать — от отрицательного к более отрицательному потенциалу. Чем ниже потенциал воды, тем менее доступным является вода для физиологических целей, и тем большее количество энергии необходимо затратить, чтобы сделать воду доступной. Такие проблемы встают при действии на рост грибов ряда стрессовых факторов (низкая температура, засуха, засоление).

В любом случае гриб должен справляться с водным стрессом, и экспериментальные данные свидетельствуют о том, что транспортные системы обеспечивают механизм, способствующий росту и дифференциации в условиях дефицита воды (Grant, 2004; Magan 2007; Plemenitaš et al., 2014; Grum-Grzhimaylo et al., 2016).

Поддержание внутриклеточного давления при транспорте воды через мембрану связано с переносом ионов через мембрану, расщеплением макромолекул и биосинтезом растворенных веществ. Неорганические ионы обычно вносят наибольший вклад в осмотический потенциал цитоплазмы. Основными ионами являются K^+ и Na^+ , при этом поток анионов Cl^- компенсирует содержание катионов. Некоторые органические растворы также вносят

большой вклад в осмотическое давление внутри гифы (глицерин, арабит, трегалоза и др.) (Смолянюк и др. 2013; Vondarenko et al., 2017).

Непосредственным ответом на водный потенциал является изменение объема клеток быстрым потоком воды в клетку или из нее. Последующее изменение тургора влияет на проницаемость и электрические свойства клеточной мембраны, так что клетка может восстанавливать объем, перенося ионы или другие растворенные вещества через мембрану и/или синтезируя растворенные вещества (осмотики) или получая их путем разрушения макромолекул. Реакция на стресс воды может быть очень быстрой. Экспериментально это можно наблюдать в грибных протопластах, размер которых изменяется вскоре после изменения концентрации растворенного вещества окружающей среды.

Другой путь поглощения крупных молекул (белков, полисахаридов) внутрь клетки — **эндоцитоз**. Эндоцитоз энергозависим и состоит из направленного потока эндоцитозных везикул с поглощенными веществами от плазматической мембраны в цитоплазму. Данный процесс наряду с экзоцитозом, осуществляющим транспорт везикул из клетки наружу, являются основными в везикулярной системе транспорта у эукариот. Для грибов, имеющих жесткую клеточную стенку, показан пиноцитоз. Мы наблюдали эндоцитоз в мицелии фитопатогенного базидиального гриба *Rhizoctonia solani* и ксилотрофных грибов (*Fomes fomentarius*, *Pleurotus ostreatus*, *Stereum hirsutum*) методами флуоресцентной микроскопии с использованием маркера эндоцитоза AM4-64 и просвечивающей электронной микроскопии (фиксация после прединкубации в растворах различных питательных веществ). Наблюдали формирование крупных макропиносом (до 2 мкм) и мелких везикул/эндосом, часть из которых транспортировала флуоресцентный зонд к вакуолям гриба. Скорость эндоцитоза у ксилотрофов на порядок выше, чем у патогенного гриба *R. solani*. Детали механизма пиноцитоза у мицелиальных грибов слабо изучены. В недавних исследованиях на мутантных штаммах аскомицетного мицелиального гриба *Aspergillus nidulans* охарактеризованы апикальный и деградативный/транспортный пути эндоцитоза (Gournas et al., 2010; Penalva, 2010; Karachaliou et al., 2013). Апикальный эндоцитоз обеспечивает возврат секреторных мембранных структур в апикальный район гифы. В отличие от апикального эндоцитоза, происходящего в кончиках гиф, при деградативном/транспортном эндоцитозе поглощение транспортеров цитоплазматической мембраны с последующей деградацией в вакуолях происходит по всей поверхности мембраны гифы и требует убиквитинирования переносимых транспортеров (Martzoukou et al., 2017).

Рассмотрим подробнее механизмы **переноса веществ внутри грибной гифы**.

Движение цитоплазмы впервые наблюдал в 1885 году de Vries при формировании спорангиеносца у *Phycomyces nitens* (цит. по Burnett, 1970). Оно зависит от архитектуры мицелия и является результатом градиента тургорного давления, диффузии и/или турбулентности согласно движению органелл при участии цитоскелета (Steinberg et al., 2017). Слияние гиф также играет важную роль в перемещении питательных веществ на большие расстояния у *N. crassa* (Simonin et al., 2012). Это видно из транспорта питательных веществ у мутантного штамма soft mutant (Δso), который не способен к слиянию гиф. Даже уменьшение частоты слияния на 50 % у мутанта $\Delta rtm-1$, приводит к снижению скорости переноса питательных веществ от центра к периферии колонии (Simonin et al., 2012).

Опосредованный тургорным давлением цитоплазматический поток предложен как механизм транспорта у нескольких грибов (Brownlee, Jennings, 1982; Jennings, 1987; Amir et al., 1995; Simonin et al., 2012). Например, перенос на большие расстояния не метаболизируемого аналога глюкозы 3-О- $[^{14}C]$ метилглюкозы в мицелии *Morchella esculenta* зависит от данного механизма. Перенос 3-О-метилглюкозы зависит от процесса формирования склероция. Мутантный штамм, не способный к образованию склероциев, не может транспортировать аналог глюкозы через мицелий (Amir et al., 1995). Для объяснения данного результата было постулировано, что питательные вещества и растворы понижают водный потенциал в цитоплазме вегетативной гифы, что приводит к поглощению воды из окружающей среды.

Это поглощение генерирует более высокое давление тургора в гифе. Однако оно недостаточно высокое для создания потока через мицелий. Чтобы это произошло, растворенные вещества превращаются в высокомолекулярные полимеры в склероции или высвобождаются в виде экссудата в среду, что уменьшает тургор в склероциях и, таким образом, действуют как губка, притягивая воду из вегетативных гиф.

Массовый транспорт веществ, связанный с градиентами давления, также доминирует в транспорте к верхушкам гиф у *N. crassa* (Abadeh, Lew, 2013). Градиент давления, необходимый для потока, очень низок (от 10^2 до 10^4 Па см⁻¹) по сравнению с давлением тургора от 4 до 5×10^5 Па в гифах (Lew et al., 2004). Низкое значение градиента обусловлено шириной гифы в микрометрах. Разность давлений в микроканалах в диапазоне от 10^2 до 10^3 Па приводят к скорости перемещения от 50 до 500 мкм с⁻¹ при смешивании жидкости с преобладанием диффузии (Brody et al., 1996). Такая скорость согласуется с максимальной скоростью объемного потока в гифе *N. crassa* 60 мкм с⁻¹, хотя средние скорости потока составляют всего ~ 5 мкм с⁻¹ (Lew, 2005). Внутригифальные осмотические градиенты, необходимые для массового потока в гифе *N. crassa*, скорее всего, обусловлены переносом ионов, о чем свидетельствуют эксперименты с использованием внеклеточных осмотических градиентов. Высокая концентрация органелл в цитоплазме гифы *N. crassa* препятствует объемному потоку цитоплазмы, вызывая так называемый прерывистый поток (Abadeh, Lew, 2013).

Цитоплазматический поток у *N. crassa* происходит со скоростью ~ 5 мкм с⁻¹ (Lew, 2005). Хотя моторный белок кинезин *N. crassa* Nkin транспортирует свой груз со скоростью от 2,1 до 3,8 мкм с⁻¹ (Steinberg, Schliwa, 1996). Таким образом, очень маловероятно, что быстрое движение цитоплазмы является прямым следствием двигательной активности моторных белков. Действительно, движение ядер по направлению к периферии колонии все еще наблюдалось у штаммов с мутациями в моторных белках микротрубочек (динеин и кинезин), и после обработки штаммов дикого типа ингибиторами сборки цитоскелета (Ramos-García et al., 2009). Однако двигательные белки перемещают органеллы в клетках гифы (Steinberg, 2000; Xiang, Plamann, 2003; Steinberg, 2007; Egan et al., 2012). Такая зависимость от моторных белков подвижность органелл вызывает перемешивание цитоплазмы и увеличивает диффузию в цитоплазме (Lin et al., 2016), и может поддерживать обмен между соседними клетками гифы. Это представление подтверждается данными на *Aspergillus niger*, в которых деполимеризация актина и тубулина цитохалазином А и нокодазолом соответственно уменьшала скорость цитоплазматического потока примерно на 25 % (Bleichrodt et al., 2015). Было показано, что цитоплазматический поток поддерживает апикальное движение органелл (Meijer et al., 2010; Abadeh, Lew, 2013), что также может привести к неравномерному распределению органелл, как показано у *N. crassa* (Pieuchot et al., 2015). Поток цитоплазмы направлен в сторону апексов гиф и сужается в септальных порах, что приводит к образованию микрожидкостных вихрей около септ. Таким образом, наличие перегородок в гифах создает субклеточные домены в пределах гифы *N. crassa*.

В настоящее время неизвестно, работает ли механизм, лежащий в основе цитоплазматического потока у *N. crassa*, во всех гифах *N. crassa* и у других грибов. Большая часть работы по потоку у *N. crassa* была выполнена с центральными гифами. Такие гифы шире, чем большинство гиф в мицелии. Магистральные гифы также есть у других грибов, таких как *A. niger* (Bleichrodt et al., 2015b). Цитоплазматический поток в гифах *A. niger* имеет скорость в 2000 раз ниже, чем у *N. crassa*, тогда как скорость роста лишь в 10 раз ниже (Bleichrodt et al., 2015a). Цитоплазма грибных клеток способна сжиматься, что было показано у *A. niger*, *N. crassa* и *Trichoderma atroviride* (Reynaga-Peña, Bartnicki-Garcia, 1997; 2005). Таким образом, зависящие от моторных белков сокращения цитоскелета могут способствовать цитоплазматическому потоку у мицелиальных грибов.

Грибы способны регулировать транспорт через септы, они могут запломбировать поровый канал, что ограничивает обмен органеллами и веществами между гифами. У *A. niger* было показано, что вновь образованные клетки гифы обмениваются с соседними клетками

органеллами и веществами (септы открыты), а в более старых частях мицелия септальные поры закрыты, причем от 4 до 8-й субапикальной клетки ~90 % закрытых септ, а полное перекрытие происходит в 9-й и 10-й перегородках (Bleichrodt et al., 2015). Закрытие септ происходит главным образом с помощью тельца Воронина. Из-за закрытия старых перегородок в центре колонии транспортировка питательных веществ через цитоплазму не может происходить. Действительно, анализ сигнала от флуоресцентного глюкозного аналога показало отсутствие переноса глюкозы от периферии к центру колонии (Bleichrodt et al., 2015b). Удивительно, однако, было обнаружено, что глюкоза переносится из центра на периферию мицелия. Поскольку флуоресцентный аналог глюкозы накапливался в поперечных стенках перегородок, был сделан вывод о том, что глюкоза эффективно переносится через плазматическую мембрану, выстилающую поперечные перегородки (Bleichrodt et al., 2015b). Такой перенос может быть опосредован транспортерами, которые обеспечивают прохождение сахаров по градиенту концентраций. Действительно, транспортер гексозы, *mstE*, локализуется на перегородках у *A. nidulans* (Forment et al., 2006). Такой механизм **селективного транспорта** не зависит от септ и работает независимо от закупорки септальной поры. Экспериментально было показано, что, перенос глюкозы между различными зонами колонии *A. niger* не увеличивался у мутантов, лишенных телец Воронина (Bleichrodt et al., 2015b).

Грибы имеют **сложную вакуолярную систему**, которая обладает разной подвижностью, морфологией и выполняет разнообразные функции (детоксикация, хранение запасных веществ, транспорт и др.). Для вакуолярной системы характерно перистальтикоподобное сокращение и подвижность при участии цитоскелета. По большей части поток в вакуоль происходит в ответ на конкретные экологические стимулы; основная вакуоль может накапливать любой из широкого спектра метаболических конечных продуктов — от питательных веществ до отходов. Каждое из этих событий в вакуолярной системе — накопление, транспорт и доставка, зависит от клеточного механизма, который воспринимает сигнал(ы) окружающей среды, активируя соответствующие метаболические пути и обозначая соответствующие транспортные механизмы и мишени (Veses et al., 2008; Richards et al., 2010, 2012; Tong et al., 2016). Мицелий грибов может иметь **центральную вакуоль** в качестве основного деградирующего компартмента. Снабжают вакуоль гидролитическими ферментами сеть транс-Гольджи, цитоплазма и **эндоцитозный путь**. В процессе эндоцитоза поглощенные молекулы извне интернализуются в везикулы и доставляются к ранним эндосомам. Они последовательно передаются поздним эндосомам и вакуолям для деградации (деградативный путь) или в случае основных белковых рецепторов могут быть возвращены обратно к плазматической мембране (рециркуляция) (Martzoukou et al., 2017).

У мицелиальных грибов (микоризообразующих и сапротрофов) описаны подвижные сети трубчатых вакуолей, которые обеспечивают гифы грибов различными метаболитами (аминокислоты, неорганические и органические ионы) (Shepherd et al., 1993; Veses et al., 2008).

В последнее десятилетие произошли серьезные изменения в нашем понимании **функций** органелл клетки. Например, вакуоли у грибов и лизосомы у животных, содержащие комплекс гидролаз, необходимых для деградации макромолекул, исторически были известны именно как центры деградации. Однако теперь показано, что они также играют ключевую роль в узнавании питательных веществ и действуют как резервуар для аминокислот и ионов, таких как Ca^{2+} (Камзолкина, Дунаевский, 2015). Аналогичным образом, оказалось, что митохондрии отвечают не только за дыхание и синтез АТФ, но и выполняют разнообразные функции, включая контроль апоптоза, генерацию активных форм кислорода, передачу кальциевых сигналов, ключевую роль в сборке железо-серных кластеров и др. (Камзолкина, Дунаевский, 2015).

Второй аспект биологии органелл, который в последние годы вышел на первый план, — наличие **контактов**, которые физически и функционально соединяют разные органеллы. В

то время как контактные участки **митохондрий** с эндоплазматическим ретикулумом (ЭР) известны уже много лет, недавно описаны взаимодействия вакуолей и митохондрий у дрожжей и животных (Elbaz-Alon et al., 2014; Honscher и др., 2014). Прямые контакты между митохондриями и вакуолями могут осуществлять перенос липидов, аминокислот и ионов, таких как Ca^{2+} , между двумя органеллами, тем самым модулируя их метаболические функции. У дрожжей это взаимодействие опосредовано контактными комплексами вакуолей и митохондрий (vCLAMP), который содержит Vps39 — белок, необходимый для транспорта вакуолей. Контакты митохондрий с вакуолями мы неоднократно наблюдали в мицелии базидиальных грибов (*Agaricus*, *Pleurotus*, *Rhizoctonia*).

Ca^{2+} является важной сигнальной молекулой с плеотропным эффектом, начиная от экзоцитоза везикул до гибели клеток. Основные запасы Ca^{2+} находятся внутри ЭР. Митохондрии также играют ключевую роль в регуляции Ca^{2+} (Raffaello et al., 2016). Ca^{2+} входит в матрикс митохондрий через транспортер с низкой аффинностью, митохондриальный кальциевый канал (МКК), регулирование которого имеет решающее значение для физиологии грибной клетки (Raffaello et al., 2016). Поскольку МКК является транс-портером с низкой аффинностью, поглощение Ca^{2+} митохондрией зависит от сайтов с близкими контактами с ЭР, где уровни Ca^{2+} достигают концентрации, необходимой для активации МКК (Raffaello et al., 2016). Поглощение Ca^{2+} митохондрией обеспечивает быстрое удаление цитозольного кальция, но также регулирует митохондриальную биоэнергетику путем активации пируватдегидрогеназы, α -кетоглутаратдегидрогеназы и изоцитратдегидрогеназы, тем самым стимулирует цикл трикарбоновых кислот и образование АТФ (Denton, 2009). Кроме того, митохондриальный Ca^{2+} может выступать в качестве решающего фактора для гибели клеток путем активации апоптоза (Rizzuto et al., 2012).

Железо представляет собой второй регулируемый ион, связанный с митохондриями и эндосомами. В митохондриях, железо собирается в кластеры железа и серы, неорганические кофакторы, которые участвуют в большинстве клеточных процессов, включая электронную транспортную цепь, метаболическую конверсии и синтез белка (Braumer, Lill, 2017). Чтобы достичь митохондрий, железо сначала входит в клетку, связывается с трансферрином, и затем высвобождается внутри эндосомы (дрожжи). Последние данные свидетельствуют о том, что железо переносится из эндосомы в митохондрии через «поцелуй» - взаимодействие между железосодержащими эндосомами и митохондриями (Sheftel et al., 2007; Das et al., 2016). Данный механизм предотвращает накопление цитозольного железа, которое может катализировать образование активных форм кислорода.

В мицелии ксилотрофных грибов мы обнаружили сверхдлинные митохондрии при мечении потенциалзависимыми и потенциалнезависимыми флуорохромами. Исследование ультраструктуры сверхдлинных митохондрий ксилотрофного базидомицета *Stereum hirsutum* продемонстрировало два типа таких митохондрий в одних и тех же клетках мицелия. Одни имели типичную для митохондрий структуру, другие — имели в 2 – 3 раза меньше крист на единицу площади мембраны митохондрии, делая такие митохондрии больше похожими на трубчатые вакуоли. Можно предположить, что длинные митохондрии-трубки переключаются с обычных функций митохондрий на более специфические, например, на транспортные функции.

Хотя механизмы, регулирующие функциональные связи между митохондриями и вакуолями, еще предстоит выяснить, наличие общих путей, регулируемых обеими органеллами, может пролить свет на физиологические роли этого взаимодействия. Факт, что обе органеллы играют решающую роль в метаболизме аминокислот и гомеостазе Ca^{2+} , предполагает ключевые аспекты их взаимодействия.

Заключение

Поглощение и транспорт различных веществ имеют решающее значение для роста и морфогенеза грибов, обеспечивают формирование многоклеточных структур (плодовые тела, покоящиеся структуры, ризоморфы) и снабжают питательными веществами и водой грибную

колонию. Вот как описывает транспортные процессы Jennings (2008) на примере домового гриба *Serpula lacrymans*:

«Мицелий атакует целлюлозу в лесу, производя глюкозу, которая переносится в гифы активным транспортом. Внутри гифы глюкоза превращается в трегалозу. Накопление трегалозы приводит к понижению водного потенциала в гифе в сравнении с окружающей средой. Созданное таким образом гидростатическое давление приводит к потоку воды через мицелий. Местом для транспорта материала является новая протоплазма и материал стенки, созданный на растущем мицелиальном апексе. Таким образом, механизм транслокации у *S. lacrymans* совпадает с тем, который теперь принят для транслокации во флоэме высших растений, а именно массовым потоком осмотического движения. (Jennings, 2007).

Таким образом, современный уровень знания позволяет нам говорить о комплексности механизмов поглощения и транспорта различных веществ у грибов, а накопление новых знаний о функционировании и взаимодействии внутриклеточных органелл дополняют и расширяют наши представления в данной области физиологии грибов.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 16-04-00814-а; № 18-04-00266-а.

Литература

- Камзолкина О.В., Дунаевский Я.Е.** (2015) Биология грибной клетки. Товарищество научных изданий КМК, М.
- Смолянюк Е.В., Биланенко Е.Н., Терешина В.М., Качалкин А.В., Камзолкина О.В.** (2013) Влияние концентрации хлористого натрия в среде на состав мембранных липидов и углеводов цитозоля гриба *Fusarium* sp. *Микробиология*. **82**: 595 – 604.
- Abadeh A., Lew R.R.** (2013) Mass flow and velocity profiles in *Neurospora* hyphae: partial plug flow dominates intra-hyphal transport. *Microbiology*. **159**: 2386 – 2394.
- Amir R., Steudle E., Levanon D., Hadar Y., Chet I.** (1995) Turgor changes in *Morchella esculenta* during translocation and sclerotial formation. *Exp. Mycol.* **19**: 129 – 136.
- Bleichrodt R.J., Hulsman M., Wösten H.A., Reinders M.J.** (2015a) Switching from a unicellular to multicellular organization in an *Aspergillus niger* hypha. *MBio*. **6**: e00111 – 15.
- Bleichrodt R.J., Vinck A., Read N.D., Wösten H.A.** (2015b) Selective transport between heterogeneous hyphal compartments via the plasma membrane lining septal walls of *Aspergillus niger*. *Fungal Genet Biol.* **82**: 193 – 200.
- Bondarenko S.A., Ianutsevich E.A., Danilova O.A., Grum-Grzhimaylo A.A., Kotlova E.R., Kamzolkina O.V., Bilanenko E.N., Tereshina V.M.** (2017) Membrane lipids and soluble sugars dynamics of the alkaliphilic fungus *Sodiomyces tronii* in response to ambient pH. *Extremophiles*. **21**: 743 – 754.
- Brody J.P., Yager P., Goldstein R.E., Austin R.H.** (1996) Biotechnology at low Reynolds numbers. *Biophys. J.* **71**: 3430 – 3441.
- Brownlee C., Jennings D.H.** (1982) The pathway of translocation in *Serpula lacrymans*. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **79**: 401 – 407.
- Burnett J. H.** (1970). *Fundamentals of Mycology*, Edward Arnold, London.
- Casadevall A., Nosanchuk, Williamson P., Rodrigues M.L.** (2009) Vesicular transport across the fungal cell wall. *Trends. Microbiol.* **17**: 158 – 162.
- Das A., Nag S., Mason A. B., and Barroso M. M.** (2016) Endosome-mitochondria interactions are modulated by iron release from transferrin. *J. Cell Biol.* **214**: 831 – 845.
- Denton R.M.** (2009) Regulation of mitochondrial dehydrogenases by calcium ions. *Biochim. Biophys. Acta Bioenerget.* **1787**: 1309 – 1316.
- Elbaz-Alon Y., Rosenfeld-Gur E., Shinder V., Futerman A. H., Geiger T., Schuldiner M.** (2014) A dynamic interface between vacuoles and mitochondria in yeast. *Dev. Cell.* **30**: 95 – 102.
- Egan M.J., McClintock M.A., Reck-Peterson S.L.** (2012) Microtubulebased transport in filamentous fungi. *Curr. Opin. Microbiol.* **15**: 637 – 645.

- Forment J.V., Flippi M., Ramón D., Ventura L., Maccabe A.P.** (2006) Identification of the *mstE* gene encoding a glucose-inducible, low affinity glucose transporter in *Aspergillus nidulans*. *J Biol. Chem.* **281**: 8339 – 8346.
- Gournas C., Amillis S., Vlantí A., Diallynas G.** (2010) Transport-dependent endocytosis and turnover of a uric acid-xanthine permease. *Mol. Microbiol.* **75**: 246 – 260.
- Grant W.D.** (2004) Life at low water activity. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **359**: 1249 – 1267.
- Grum-Grzhimaylo A.A., Georgieva M.L., Bondarenko S.A., Debets A.J.M., Bilanenko E.N.** (2016) On the diversity of fungi from soda soils. *Fungal Diversity.* **76**: 27 – 74.
- Honscher C., Mari M., Auffarth K., Bohnert M., Griffith J., Geerts W., et al.** (2014) Cellular metabolism regulates contact sites between vacuoles and mitochondria. *Dev. Cell.* **30**: 86 – 94.
- Jennings D.H.** (1987) Translocation of solutes in fungi. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* **62**: 215 – 243.
- Jennings D.H.** (1994) Translocation in fungal mycelia. In: *The Mycota, vol. II Growth, Differentiation and Sexuality* (ed. J.G.Wessels & F. Menhardt), Springer-Verlag, Heidelberg, New York. 163 – 73.
- Jennings D.H.** (2007) *The Physiology of Fungal Nutrition*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Karachaliou M., Amillis S., Evangelinos M., Kokotos A.C., Yalélis V., Diallynas G.** (2013) The arrestin-like protein ArtA is essential for ubiquitination and endocytosis of the UapA transporter in response to both broad-range and specific signals. *Mol. Microbiol.* **88**: 301 – 317.
- Lew R.R.** (2005) Mass flow and pressure-driven hyphal extension in *Neurospora crassa*. *Microbiology.* **151**: 2685 – 2692.
- Lew R.R., Levina N.N., Walker S.K., Garrill A.** (2004) Turgor regulation in hyphal organisms. *Fungal Genet. Biol.* **41**: 1007 – 1015.
- Lin C., Schuster M., Guimaraes S.C., Ashwin P., Schrader M., Metz J., Hacker C., Gurr S.J., Steinberg G.** (2016) Active diffusion and microtubulebased transport oppose myosin forces to position organelles in cells. *Nat. Commun.* **7**: 11814.
- Magan N.** (2007) Fungi in extreme environments. Environmental and microbial relationships. In: *The Mycota IV* (eds. Kubicek C.P., Druzhinina I.S.), Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. 85 – 103.
- Martzoukou O., Amillis S., Zervakou A., Christoforidis S., Diallynas G.** (2017) The AP-2 complex has a specialized clathrin-independent role in apical endocytosis and polar growth in fungi. **6**: e20083.
- Meijer W.H., Gidijala L., Fekken S., Kiel J.A., van den Berg M.A., Lascaris R., Bovenberg R.A., van der Klei I.J.** (2010) Peroxisomes are required for efficient penicillin biosynthesis in *Penicillium chrysogenum*. *Appl. Environ. Microbiol.* **76**: 5702 – 5709.
- Moore D., Devadatham M.S.** (1979) Sugar transport in *Coprinus cinereus*. *Biochim. Biophys. Acta.* **550**: 515 – 526.
- Nehls U., Dietz S.** (2014) Fungal aquaporins: cellular functions and ecophysiological perspectives. *Appl. Microbiol. Biot.* **98**: 8835.–51.
- Olson S.** (1999) Nutrient translocation and electrical signalling in mycelia. In: *The Fungal Colony Chapter 2: Nutrient translocation and electrical signalling in mycelia* (eds. Gow N.A.R., Robson G.D., Gadd G.M.), Cambridge University Press, 25 – 48.
- Peñalva, M.Á.** (2010) Endocytosis in filamentous fungi: Cinderella gets her reward. *Curr. Opinion Microbiol.* **13**: 684 – 692.
- Pieuchot L., Lai J., Loh R.A., Leong F.Y., Chiam K.H., Stajich J., Jedd G.** (2015) Cellular subcompartments through cytoplasmic streaming. *Dev. Cell.* **34**: 410 – 420.
- Plemenitaš A., Lenassi M., Konte T., Kežar A., Zajc J., Gostinčar C. and Gunde-Cimerman N.** (2014) Adaptation to high salt concentrations in halotolerant/halophilic fungi: a molecular perspective. *Front. Microbiol.* **5**: 199.
- Raffaello A., Mammucari C., Gherardi G. and Rizzuto R.** (2016) Calcium at the center of cell signaling: interplay between endoplasmic reticulum, mitochondria, and lysosomes. *Trends Biochem. Sci.* **41**: 1035 – 1049.

- Ramos-García S.L., Roberson R.W., Freitag M., Bartnicki-García S., Mouriño-Pérez R.R.** (2009) Cytoplasmic bulk flow propels nuclei in mature hyphae of *Neurospora crassa*. *Eukaryot. Cell.* **8**: 1880 – 1890.
- Reynaga-Peña C.G., Bartnicki-García S.** (1997). Apical branching in a temperature sensitive mutant of *Aspergillus niger*. *Fungal Genet. Biol.* **22**: 153 – 167.
- Reynaga-Peña C.G., Bartnicki-García S.** (2005) Cytoplasmic contractions in growing fungal hyphae and their morphogenetic consequences. *Arch Microbiol.* **183**: 292 – 300.
- Richards A., Veses V., Gow N.A.R.** (2010) Vacuole dynamics in fungi. *Fung. Biol. Rev.* **24**: 93 – 105.
- Richards A., Gow N.A.R., Veses V.** (2012) Identification of vacuole defects in fungi. *J. Microbiol. Method.* **91**: 155 – 163.
- Rizzuto R., DeStefani D., Raffaello A., Mammucari C.** (2012) Mitochondria as sensors and regulators of calcium signalling. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* **13**: 566 – 578.
- Simonin A., Palma-Guerrero J., Fricker M., Glass N.L.** (2012) Physiological significance of network organization in fungi. *Eukaryot. Cell.* **11**: 1345 – 1352.
- Sheftel A.D., Zhang A.S., Brown C., Shirihai O.S., Ponka P.** (2007) Direct interorganellar transfer of iron from endosome to mitochondrion. *Blood.* **110**: 125 – 132.
- Shepherd V.A., Orlovich D.A. Ashford A.E.** (1993) Cell-to-cell transport via motile tubules in growing hyphae of a fungus. *J. Cell Sci.* **105**: 1173 – 1178.
- Steinberg G.** (2000) The cellular roles of molecular motors in fungi. *Trends Microbiol.* **8**: 162 – 168.
- Steinberg G.** (2007) Hyphal growth: a tale of motors, lipids and the Spitzenkörper. *Eukaryot. Cell.* **6**: 351 – 360.
- Steinberg G., Schliwa M.** (1996) Characterization of the biophysical and motility properties of kinesin from the fungus *Neurospora crassa*. *J. Biol. Chem.* **271**: 7516 – 7521.
- Steinberg G., Penalva M.A., Riquelme M., Wösten H.A., Harris S.D.** (2017) Cell biology of hyphal growth. *Microbiol. Spectrum.* **5** (2).
- Tong S.M. Chen Y., Ying S.-H., Feng M.-G.** (2016) Three DUF1996 proteins localize in vacuoles and function in fungal responses to multiple stresses and metal ions. *Sci. Rep.* **6**: 20566.
- Veses V., Richards A., Gow N.A.R.** (2008) Vacuoles and fungal biology. *Curr. Opin. Microbiol.* **11**: 503 – 510.
- Wang B., Li J., Gao J., Cai P. Han X., Tian C.** (2017) Identification and characterization of the glucose dual-affinity transport system in *Neurospora crassa*: pleiotropic roles in nutrient transport, signaling, and carbon catabolite repression. *Biotechnol. Biofuels.* **10**: 17.
- Xiang X., Plamann M.** (2003) Cytoskeleton and motor proteins in filamentous fungi. *Curr. Opin. Microbiol.* **6**: 628 – 633.

ТЕЗИСЫ

Значение шунгита на гетерогенность культур *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocystis* sp.

Агеева И.В.¹, Власова Т.А.²

1. *Московский государственный университет, Биологический факультет, каф. Гидробиологии*

ageev@phys.chem.msu.ru

2. *Московский государственный университет, Биологический факультет, каф. физиологии растений*

tat_vla@list.ru

Известно, что разнообразие клеток в популяции обеспечивает устойчивость культуры. В культурах водорослей предполагается резерв покоящихся клеток, обеспечивающих выживание популяций. В отличие от бактерий и цианобактерий, где покоящиеся клетки являются устойчивой формой с пониженной физиологической активностью, обеспечивающей выживание популяции при наступлении неблагоприятных условий, в покоящихся клетках зелёных микроводорослей активно идёт фотосинтез. В состоянии стресса покоящиеся клетки могут начать размножение, что способствует быстрому восстановлению культуры.

Изучали влияние шунгита на гетерогенность определённых культур: зелёной протококковой водоросли *Scenedesmus quadricauda*, а также цианобактерии *Synechocystis* sp.

Природный композит шунгит состоит на 30 % из фуллереноподобного углерода, а также включает широкий ряд других элементов. Уникальные свойства шунгита позволяют использовать его как универсальное средство для очистки воды от различных токсикантов и патогенных микроорганизмов. Профильтрованная через шунгитовые фильтры вода благоприятно воздействует на живые организмы.

Роль шунгита в процессе детоксикации различных вредных веществ изучена ещё недостаточно и вызывает активные дискуссии.

В логарифмической фазе роста у *S. quadricauda* наблюдается уменьшение количества делящихся клеток и увеличение количества клеток покоящихся. Появлялось много одиночных мелких округлых клеток с невыраженным клеточным ядром. В стационарной фазе роста увеличивается количество мелких клеток а скорость их лизиса снижается. В фазе восстановления очень медленно возрастает количество делящихся клеток и снижается количество мёртвых клеток.

В культуре *Synechocystis* sp. в логарифмической фазе роста быстро возрастает количество мёртвых клеток, а количество делящихся клеток резко падает. В стационарной фазе роста значительно замедляется процесс лизиса мёртвых клеток, в связи с чем количество последних в культуре возрастает.

Количество покоящихся клеток в культуре *Synechocystis* sp. в процессе культивирования относительно постоянно, и если у *S. quadricauda* покоящиеся клетки в процессе восстановления культуры могут превращаться в делящиеся, то у *Synechocystis* sp. мы этого не наблюдали. Высокое содержание покоящихся клеток *S. quadricauda* в стационарной фазе роста свидетельствует об её устойчивости, так как в стрессовых ситуациях эти клетки начинают размножаться. В культуре *S. quadricauda* покоящиеся клетки, по-видимому, являются устойчивой формой, создающей некий пул на случай неблагоприятных условий.

Почвообитающие микромицеты в карстовом массиве

Алдобаева И.И., Александрова А.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
irina.aldobaeva1@gmail.com

Изучение закономерностей пространственного распространения микроскопических грибов — одна из сложных и нерешенных проблем микологии. Тропические регионы характеризуются разнообразием местообитаний, и Вьетнам в этом отношении не является исключением: особое географическое положение региона, широкий диапазон климатических условий, богатство рельефа и своеобразие гидрорежима, делают эту территорию привлекательной для микологических работ. Систематические исследования видового разнообразия, особенностей распространения, освоения субстратов и экологии микромицетов Вьетнама проводятся на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра. Данная работа является продолжением исследований микроскопических грибов почв и связанных с ней субстратов на особо охраняемых природных территориях Вьетнама, в Национальном парке Суан Шон такие исследования были проведены нами впервые.

Национальный парк расположен в северной части Вьетнама в бассейне Красной реки, недалеко от Ханоя. Естественный тип растительности — вечнозеленый лес на карстовом массиве, равнинный и гористый, в нем преобладают широколиственные породы деревьев. Эта территория богата пещерами, некоторые из которых содержат целые речные системы.

В процессе работы (начало влажного сезона в 2014 и в 2016 годах) проводили отбор образцов почвы и растительных материалов в типичных местообитаниях национального парка, а именно: в низкогорном лесу на известковых породах (2 площадки), среднегорном лесу на гранитном массиве, банановой поросли в карстовой долине, а также анализировали грунты из трех карстовых пещер. Выбранные участки различались химическим составом почвы, обилием опада, гидрорежимом, а также высотой над уровнем моря. Из образцов классическими методами были выделены культуры микромицетов, проведена их идентификация и статистическая обработка данных.

Всего за два года исследований в результате обработки 100 образцов было выявлено 128 видов из 45 родов микроскопических грибов. В результате работы в 2016 году дополнительно было обнаружено 47 видов и 11 родов почвенных грибов, 10 из них были отмечены впервые для Вьетнама.

Как виды характерные для леса на карстовых породах можно отметить следующие: *Acremonium polychromum*, *Aspergillus versicolor*, *Cladosporium oxysporum*, *Clonostachys rogersoniana*, *Colletotrichum* sp., *Gonytrichum macrocladum*, *Penicillium brevicompactum*, *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium implicatum*, *Phoma exigua* и *Purpureocillium lilacinum*.

Впервые для Вьетнама в национальном парке Суан Шон были проанализированы грунты из карстовых пещер, выделено 47 видов грибов из 22 родов. Количество КОЕ микромицетов было очень низким, однако было выявлено неожиданно большое разнообразие видов, и особенно много среди них (наряду с почвенными сапротрофами) потенциально фитопатогенных видов из родов *Fusarium* и *Cladosporium*. Там встречено много типичных почвенных грибов, характерных для тропических лесов Вьетнама, кроме вида *Mortierella lignicola*, которая может быть характерна для пещер.

Нами были описаны комплексы культивируемых микромицетов исследуемых территорий, выявлены доминирующие, частые и редкие виды, проведена ординация комплексов микромицетов, которая показывает четкое разделение образцов на группы и по типу субстрата, и по типу местообитания. Наибольшим своеобразием отличается комплекс микромицетов из опада среднегорного леса.

В качестве особенности лесов карстового массива можно отметить относительно высокое видовое богатство и присутствие редких видов, таких как *Gliocephalotrichum longibrachium*, *Lecanicillium aphanocladii*, *Staphylotrichum boninense* и *Thielaviopsis thielavioides*.

Грибы рода *Talaromyces*: молекулярная филогения и распространение

Антонов Е.А., Александрова А.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
aea95rus@yandex.ru

Род *Talaromyces* был описан Бенджамином в 1955 году как половая стадия для некоторых грибов из рода *Penicillium*, обладающих закрытыми аскокарпами, рыхлым перидием из переплетенных гиф. По аналогии с разделением рода *Penicillium*, род *Talaromyces* также был разделен на четыре секции в 1972 году.

Увеличивающаяся доступность технологии секвенирования ДНК позволила применять филогенетический подход для таксономии вместе морфологическим. Такая классификация претерпела многочисленные изменения, поскольку разные авторы использовали различные подходы при создании схем подгрупп, что затрудняло создание единой системы.

Смещение акцента в систематике грибов с морфологических на молекулярные признаки, а также принятие принципа «Один гриб — одно название» при классификации видов, привело к заметным изменениям в роде *Talaromyces*. Итогом стало окончательное вхождение видов из *Penicillium* subgenus *Biverticillium* в род *Talaromyces*, которые образовали монофилетическую кладу. Однако использование лишь только филогенетической информации для перенесения этих видов в род *Talaromyces* было недостаточно, поэтому в следующих работах был использован так называемый «многофазный таксономический подход», в результате которого дальнейшее изучение рода было проведено по морфологическим, молекулярным и физиологическим признакам. Используя мультигенную филогению, была предложена новая классификация, состоящая из семи подгрупп, куда поместили 88 принятых видов. В последние годы, количество видов, известных для *Talaromyces* возросло, и в настоящее время составляет более 120, и ожидается, что эти цифры будут расти в будущем.

Максимального разнообразия род *Talaromyces* достигает в тропических областях, откуда было описано множество новых видов, однако тропические лесные массивы Юго-Восточной Азии исследованы гораздо хуже тропиков Южной Америки и Африки. Изучение видового разнообразия какой-либо территории невозможно без создания коллекции, а в последнее время и филогенетических исследований в связи с увеличивающимся количеством видов и их разнообразной морфологией.

Проведенный анализ литературы показал, что за последние 6 лет было описано около половины всех известных видов рода *Talaromyces* (63 новых вида описано в период с 2012 по 2018 год). Поэтому было принято решение о дополнительной идентификационной работе с коллекцией мицелиальных грибов кафедры микологии и альгологии МГУ, включающей 170 штаммов (в том числе 114 вьетнамских и 56 российских) рода *Talaromyces* с использованием мультигенной филогении (участки RPB2, BenA, CaM).

На текущем этапе, получены 28 последовательностей участка RPB2 ядерной ДНК. Построено филогенетическое дерево с использованием данных по основным видам для всех секций рода *Talaromyces*, взятых из генбанка. В результате, часть видов коллекции была переопределена и показано, что только морфологической идентификации недостаточно и выявление видов-двойников возможно только при сочетании этих двух подходов. Наиболее сложным оказался «морфологический» вид *Talaromyces funiculosus*, распавшийся, по крайней мере, на 5 «молекулярных» видов.

Новый *in vitro* метод для изучения биотрофных грибов в культуре тканей

Багирова С.Ф.

Миллиорем, Лондон, Великобритания

bagirovasvetlana054@gmail.com

В настоящее время возрастает потребность создания устойчивых систем культивирования некоторых биотрофных грибов в качестве вспомогательных методов для современных технологий анализа на молекулярном уровне и изучения динамики взаимоотношений патоген – хозяин, а также для генной инженерии и повышения устойчивости растений. Новый высокопродуктивный метод позволяет изучать фитопатогенные организмы в чистой культуре с целью последующих биохимических и молекулярных анализов и делает возможным и упрощенным тщательное изучение облигатных паразитов в чистой культуре. Данный метод основан на использовании растительных, прежде всего дитерпеновых модуляторов, таких как форсколин, в комплементарной системе с растительными гормонами, такими как ауксин и гиббереллин. Ранее форсколин получил широкое применение в качестве растительного заменителя допинга и в бодибилдинге. Данный класс веществ помогает эффективно наращивать клеточную/тканевую массу и способен стимулировать энергетический метаболизм. Его применение в культуре тканей растений позволило значительно упростить и ускорить культивирование и получить высокопродуктивные *in vitro* системы для фитопатогенных грибов. Механизм действия данных модуляторов включает воздействие на уровень внутриклеточного АТФ, ускорение ключевых тканевых процессов, таких как рост и регенерация, усиление эффекта гормонов (например, ауксина и гиббереллина) и влияние на определенные сигнальные и рецепторные, в основном мембранные молекулярные механизмы. Другим свойством данных растительных агентов явилось синхронизация процессов, таких как прорастание, дифференциация и органогенез, что является весьма важным при создании больших объемов культур. Метод в особенности будет интересен в качестве нового подхода к получению культур облигатных патогенных грибов.

Водоросли охраняемых территорий Санкт-Петербурга и Ленинградской области

Балашова Н.Б., Киселёв Г.А.

Санкт-Петербургский государственный университет

balanataliy@yandex.ru, greenkiss@mail.ru

Список особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Ленинградской области включает свыше 50 объектов, природно-заповедный фонд Санкт-Петербурга представлен 15 ООПТ. Каждая из этих территорий своеобразна, имеет не только хорошо сохранившиеся ценные природные комплексы, но и богатую историю. Природные заповедники, заказники, парки и другие объекты имеют на своей территории разнообразные естественные водоемы — морскую акваторию (например, побережье Финского залива) озера, реки, ручьи, родники, болота. Одним из главных украшений дивных по красоте парков музеев-заповедников являются пруды и каналы искусственного происхождения.

Для многих охраняемых территорий известны списки сосудистых растений, птиц, рыб, амфибий, рептилий, млекопитающих. Данные об альгофлоре весьма отрывочны, таким образом водоросли являются наименее изученным компонентом биоты. Альгоценозы, формирующиеся в заповедных условиях, являются эталонными, поэтому изучение видового состава очень важно для понимания преобразования сообществ водорослей.

Знакомство с данными по флоре водорослей охраняемых объектов показало, что в Санкт-Петербурге и Ленинградской области встречаются представители различных систематических групп: прокариоты — Cyanoprokaryota, эукариоты — Chlorophyta, Streptophyta, Rhodophyta, Glaucocystophyta, Cryptophyta, Ochrophyta, Dinophyta, Euglenophyta.

В целом найдено более 500 видов и внутривидовых таксонов микроскопических водорослей и свыше 30 видов макрофитов. Часть из них указывается для региона впервые. Некоторые виды водорослей внесены в Красную книгу природы Ленинградской области (*Elachista fucicola* (Velley) Aresch., *Dictyosiphon foeniculaceus* (Huds.) Greville, *Nitella syncarpa* (Thuill.) Kutz. и др.). Именно на охраняемых территориях сохранились подходящие условия для произрастания таких редких для региона видов, как *Cyanophora paradoxa* Korshikov.

Изучение водорослей объектов с различным охранным статусом дает не только представление о видовом разнообразии исследуемой территории. Сведения о распространении водорослей на охраняемых территориях могут внести заметные коррективы в уже существующие и вновь создаваемые Красные книги. Индикационные возможности водорослей показывают уровень органического загрязнения. Полученные различия в составе альгофлоры на охраняемых и окружающих их территориях, позволяют судить об антропогенном воздействии на водоёмы. В последнее время многие ООПТ стали «проблемными территориями», так как земли вокруг охранных зон претерпевают значительное индустриальное развитие, оказываются под прессингом сезонного «наплыва» туристов, массово нарушающих природоохранный режим, а уровень финансирования региональных ООПТ не позволяет обеспечить должной охраной рассматриваемые территории.

Антимикробный потенциал микробицетов донных грунтов Белого моря

Баранова А.А.¹, Хуснуллина А.И.², Садыкова В.С.¹, Алферова В.А.¹, Кураков А.В.²

1. Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков имени
Г.Ф. Гаузе

2. МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет
anjabaranowa@list.ru

Грибы представляют важный сапротрофный компонент микробного сообщества морских экосистем. К настоящему времени внимание исследователей привлекает микобиота морской воды, пены, илов, коралловых рифов, ассоциантов водорослей и беспозвоночных. Основные научные результаты по антимикробной активности составляют данные по микобиоте теплых и умеренно теплых вод Мирового океана. Состав и антибиотический потенциал грибов северных морей, особенно в их донных отложениях до сих пор малоизучен.

Морские грибы, которые обитают в условиях воздействия высоких концентраций солей, гидростатического давления, низких температур, неравномерного распределения специфическими источниками питания могут быть способны к синтезу необычных по структуре и биологическому действию соединений, в том числе антибиотиков.

Объекты исследования были изолированы из донных грунтов пролива Великая Салма, расположенного на юго-западном побережье Кандалакшского залива Белого моря. Исследованы верхние слои (3 – 5 см) донных грунтов. Было изучено 24 штамма грибов рода *Tolyposcladium* из них 8 штаммов вида *T. cylindrosporium* W. Gams, 15 штаммов вида *T. inflatum* W. Gams и 1 штамм вида *T. tundrense* Bissett.

Установлено, что из 15 штаммов вида *T. inflatum* W. Gams 8 обладали выраженной ингибирующей активностью против дрожжей *Candida albicans* ATCC 2091 и плесневого гриба *Aspergillus niger* INA 00760. Подобной антимикробной активностью обладал штамм вида *T. tundrense* Bissett. Антибактериальной активностью в отношении *Bacillus subtilis*

ATCC 6633 обладали только штаммы 66 ан-20м-4к и 62 ан-10м-2кап-2 вида *T. inflatum* W. Gams, у которых так же наблюдалась противогрибковая активности. У всех изолятов вида *T. cylindrosporum* W. Gams антимикробная активность отсутствовала.

Методом LCMS (тандемная жидкостная хроматография и масс-спектрометрия) было установлено, что антимикробная активность подавляющего большинства штаммов вида *T. inflatum* W. Gams обусловлена продукцией циклоспоринов. Молекулярные массы обнаруженных активных соединений соответствовали циклоспорином А, С, D.

Циклоспорины представляет собой циклические нерибосомные полипептиды с широким спектром биологической активности: противогрибковой, антибактериальной и иммуносупрессивной. Циклоспорин А был одобрен для использования в медицине в 1983 году и рекомендован как препарат первой линии для предотвращения отторжения трансплантата. Циклоспорин А является наиболее распространенным представителем семейства циклоспоринов. Он обладает противогрибковой активностью и является самым сильным иммунодепрессивным соединением, обнаруженным до сих пор. Циклоспорины используются для лечения аутоиммунных нарушений, таких как ревматоидный артрит, системная красная волчанка и псориаз.

Цитологические признаки программированной клеточной гибели у диатомовой водоросли *Fragilaria radians* при сокультивировании со штаммом *Bacillus mycoides* BS2-15

**Бедошвили Е.Д.¹, Судаков Н.П.^{1,2,3,4}, Клименков И.В.^{1,4}, Морозов А.А.¹,
Курилкина М.И.¹, Лихошвай Е.В.¹, Захарова Ю.Р.¹**

1. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, г. Иркутск, Россия
2. Иркутский научный центр хирургии и травматологии, г. Иркутск, Россия
3. Иркутский научный центр СО РАН, г. Иркутск, Россия
4. Иркутский государственный университет, г. Иркутск, Россия
bedoshvilied@list.ru

Альгобактериальные взаимодействия играют существенную роль в регуляции численности микробных сообществ. Описаны различные бактериальные штаммы, оказывающие альгицидные эффекты на микроводоросли, как правило, обусловленные нарушением целостности защитных оболочек водорослей. Однако возможны и другие причины гибели клеток при сокультивировании диатомовых водорослей с бактериями, опосредованные запуском различных клеточных процессов, в том числе, программированной клеточной гибели. Наличие механизмов программированной клеточной гибели у диатомовых водорослей предполагалось и ранее. Однако, несмотря на наличие косвенных признаков программированной клеточной гибели, ранее не проводилось прямой идентификации фрагментации ДНК — процесса, которым обычно заканчивается РСД.

Показано, что бактериальный штамм *Bacillus mycoides* BS2-15, выделенный из поверхностного слоя осадков оз. Байкал, при сокультивировании с клетками диатомовой водоросли *Fragilaria radians* (Kützing) D.M.Williams & Round (= *Synedra acus* subsp. *radians* (Kützing) Skabibitsch.) обладает сильным альгицидным эффектом, который сопровождается повреждением кремнеземных панцирей. С помощью конфокальной микроскопии в клетках диатомей методом TUNEL был визуализирован один из признаков программированной клеточной смерти — 3'-гидроксильные концы в двунитевых разрывах межнуклеосомальной ДНК, образующиеся при апоптозе под действием активируемой каспазами ДНК-азой.

Анализ предсказанных белков из геномной сборки *F. radians* позволил обнаружить восемь белков, содержащих протеазный домен каспазы. В них нет ни одного из известных в

каспазах человека продоменов (CARD, DED), но в некоторых из белков присутствуют протяжённые С-терминальные участки, вероятно являющиеся продоменами. Нужно также отметить, что один из предсказанных белков (14822) содержит три каталитических каспазных домена, а участки между ними обогащены аспаратом. Мозаичный характер окраски ядер некоторых клеток *F. radians* может говорить о том, что сам процесс фрагментации ДНК не сразу охватывает весь объём ядра, а развивается постепенно. Возможно, это связано с неодинаковой компактизацией хроматина микроводорослей в разных участках ядра и разную доступность к действию ДНК-аз.

Таким образом, в настоящей работе в ядрах клеток *F. radians* визуализировано действие ДНК-аз, обычно активируемых каспазами у многих других организмов. Специфическая окраска ядер *F. radians* и гибель клеток в культуре при сокультивировании с *B. mycooides* BS2-15 говорит о существовании у диатомей особых клеточных механизмов ответа на альгицидное воздействие, при которых индуцируются механизмы запрограммированной клеточной гибели. Данное явление показывает сложность альго-бактериальных взаимодействий и может играть определённую роль в регуляции численности микроорганизмов в водных экосистемах.

Работа выполнена при поддержке гос. задания ФАНО № темы 0345-2016-0001.

Фитопланктон Белого моря: итоги векового исследования и современные тенденции

Белевич Т.А., Ильяш Л.В.

Кафедра гидробиологии, биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

belevich@mail.bio.msu.ru

Систематические работы по исследованию фитопланктона Белого моря охватывают почти столетний период, беря начало с 1922 г. Результаты первых наблюдений включали данные о видовом составе планктонных водорослей в разных районах моря и в разные периоды вегетационного сезона, а также полуколичественные (по балльной шкале) оценки численности отдельных видов при сетных сборах. Начиная с 70-х годов прошлого столетия, интенсивность исследований возросла, в них принимали участие сотрудники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, институтов Зоологического, Ботанического и Океанологии РАН. Были охарактеризованы разные аспекты структуры и функционирования беломорского фитопланктона (ФП). Оценено видовое богатство ФП (450 таксонов), описаны сезонная динамика и пространственная изменчивость видового состава, численности, биомассы ФП, концентрации хлорофилла «а», первичной продукции и гетеротрофной активности ФП, показана межгодовая изменчивость, выявлены потребности массовых видов в основных биогенных элементах, показаны и проанализированы связи между видовым составом ФП и его продуктивностью, между видовым разнообразием и условиями минерального питания, между временем генерации и биомассой водорослей, охарактеризована зависимость структуры ФП от гидрологических условий. Также охарактеризованы сезонная динамика и пространственная неоднородность состава и обилия ледовых водорослей, оценена первичная продукция в биотопе льда.

С учетом новых парадигм планктонологии следующие направления являются в настоящее время приоритетными в исследованиях ФП Белого моря:

(1) Расширение представлений о видовом богатстве планктонных водорослей на основе учета генетического разнообразия, оцениваемого молекулярно-генетическими методами. Так, с использованием метагеномного анализа впервые охарактеризован таксономический состав мельчайших первичных продуцентов планктона и льда (пикоформы, клетки менее

3 мкм). Выявлены ранее не идентифицированные методами микроскопического анализа не только виды и роды, но и классы (*Pelagophyceae*, *Bolidophyceae*).

(2) В связи с наблюдаемым потеплением Арктики и субарктики прогнозируется изменение обилия ФП и изменение состава доминирующих видов. Соответственно, актуальным является фиксация изменений или их отсутствия в структуре и обилии ФП Белого моря при современном климатическом тренде. Имеющиеся данные по динамике биомассы ФП в Белом море, основанные на концентрации хлорофилла «а», носят противоречивый характер: ряд работ свидетельствует о наличии тенденции увеличения биомассы, однако имеются утверждения об отсутствии изменений. Однако нами выявлено изменение структуры ФП, а именно — впервые отмечено нетипичное массовое развитие на значительной акватории Белого моря диатомовой водоросли *Thalassiosira angulata*, ранее встречавшейся единично.

(3) При изменениях под воздействием климатического фактора условий среды в арктических и субарктических районах прогнозируется увеличение доли пикоформ в суммарной биомассе ФП и возрастание роли мельчайших фотоавтотрофов в создании первичной продукции. Влияние размерной структуры фитопланктона на потоки вещества и энергии в экосистемах определяет актуальность оценки обилия пикоформ и их вклада в биомассу ФП. Для Белого моря оценены пространственная изменчивость абсолютного и относительного обилия пикофракции, показана определяющая роль гидрологических условий.

Стресс и дифференцировка у грибов

Белозерская Т.А.

Институт биохимии им. А.Н. Баха, ФИЦ Биотехнологии РАН
tabinbi@mail.ru

Триггером процессов дифференцировки у грибов являются стрессорные агенты внешней среды: субстратное голодание и освещение, температура и осмотичность окружающей среды, механическое повреждение и т.д. Свет — неизменный фактор внешней среды, с помощью которого все живые организмы получают важную информацию о ее состоянии. Изменения светового режима в различных местах обитания грибов связаны с вариацией интенсивности света или его длины волны. У грибов свет сильно влияет на процессы развития, определяет направление метаболических путей и может ориентировать рост репродуктивных структур, способствуя распространению спор. Несколько классов специфических фоторецепторов возникло у грибов в ходе эволюционного процесса для быстрой сенсорики и соответствующего ответа на изменение светового режима окружающей среды.

Генотоксическое действие УФ и окислительный стресс являются основными повреждающими факторами клеток при действии света. Даже видимый свет (400 – 720 nm) может служить источником окислительного стресса грибной клетки. Одним из наиболее распространенных механизмов световых ответов является индуцированное образование пигментов. Они способны как непосредственно сорбировать фотоны УФ, так и гасить активные формы кислорода (АФК), образуемые УФ-излучением.

Задолго до клонирования первого фоторецептора у *Neurospora crassa* (Shear, Dodge, 1996) нам удалось получить первые сведения относительно связи фоторецепторной системы, ионного транспорта через плазматическую мембрану и внутриклеточного метаболизма со способностью к синтезу каротиноидных пигментов у этого аскомицета. Кроме того, впервые были исследованы межклеточные взаимодействия у *N.crassa* и их роль в процессе роста и дифференцировки грибного мицелия.

Впервые получены сведения относительно участия оксипинов, низкомолекулярных регуляторов метаболизма грибов, в передаче светового сигнала, приводящего к формированию протоперитециев у *N.crassa*.

Второй класс фотозащитных пигментов — меланины. Эти уникальные пигменты, способные поглощать электромагнитные излучения в широком диапазоне длин волн (200 – 1100 нм), включая гамма и рентгеновские лучи, осуществляют защиту полиэкстремофильных грибов от стрессорных агентов. Нами впервые выявлены меланиновые пигменты у *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-Ard, Hyvel-Jones & Samson с гиалиновым мицелием — индикатора высокой степени радиоактивного загрязнения в зоне чернобыльской АЭС, показана разница в метаболизме глюкозы у чернобыльского и фонового штаммов.

В заключение следует подчеркнуть, что регуляция светом приводит к репрограммированию генетического аппарата грибной клетки, что вызывает синтез целого ряда вторичных метаболитов, регулирует характер размножения и определяет проявление патогенности и вирулентности у грибов-паразитов растений и животных.

Инвазивные виды дендропатогенных микромицетов в дендрариях и дендропарках лесхозов Беларуси

Беломесяцева Д.Б.¹, Звягинцев В.Б.², Шабашова Т.Г.¹, Волченкова Г.А.²

1. Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича, Минск, Беларусь.

2. Белорусский государственный технологический университет. Минск, Беларусь.

tiniti@inbox.ru, mycology@tut.by

В связи с глобальными изменениями климата в последние годы происходит постепенный сдвиг агроклиматических зон Беларуси на север, а также формируется четвертая климатическая зона с суммой активных температур >2600 °С. Четвертая климатическая зона увеличивается, постепенно охватывая большую часть Брестской и Гомельской областей (Логонов, Табальчук, 2015). Это является одной из основных причин, по которым лесное хозяйство все чаще сталкивается с новыми патологиями древесных растений, вызываемыми видами, ранее не отмечавшимися в республике. Также в последние годы был выявлен ряд новых видов, приуроченных к древесным интродуцентам. Предварительная ревизия видового состава микобиоты в дендропарках и дендрариях лесхозов Беларуси показывают, что имеются данные об очагах развития следующих инвазивных микромицетов:

Capnophialophora pinophila (Nees) Borowska, Acta Mycologica, 7(1): 100 (1971);

Coleosporium complex;

Diplodia taxi (Sowerby) De Not., Mém. R. Accad. Sci. Torino, Ser. 2 7: 28 (1845);

Dothidella juniperi (Desm.) Höhn., Anns mycol. 16(1/2): 174 (1918);

Hymenoscyphus fraxineus (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya, IMA 5(1): 79 (2014);

Erysiphe alphitoides (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 5 (2000);

Erysiphe flexuosa (Peck) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 19 (2000);

Erysiphe palczewskii (Jacz.) U. Braun & S. Takam., Schlechtendalia 4: 12 (2000);

Gymnosporangium sabinae (Dicks.) G. Winter, Pilze Deutschl. 1: 232 (1884);

Gymnosporangium tremelloides R. Hartig, Lehrb. Baumkrankh.: 55 (1882);

Lachnellula willkommii (R. Hartig) Dennis, Persoonia 2(2): 184 (1962);

Lirula nervisequa (DC.) Darker, Can. J. Bot. 45(8): 1420 (1967);

Melampsorium betulinum (Pers.) Kleb., Z. PflKrankh. PflPath. PflSchutz 9: 21 (1899);

Metadiplodia thujae (Westend.) Zambett., Bull. trimest. Soc. mycol. Fr. 70(3): 298 (1955);

Ophiognomonium leptostyla (Fr.) Sogonov, Stud. Mycol. 62: 62 (2008);

Passalora juniperina (Georgescu & Badea) H. Solheim, Agarica 33: 78 (2013);

Pestalotiopsis funerea (Desm.) Steyaert, Bull. Jard. bot. État Brux. 19(3): 340 (1949);

Phomopsis velata (Sacc.) Traverso, Fl. ital. crypt. (Florence) 2(1): 248 (1906);

Phyllosticta paviae Desm., Anns Sci. Nat., Bot., sér. 3 8: 32 (1847);

Plagiostoma aesculi (Fuckel) Sogonov, in Sogonov, Castlebury, Rossman, Mejía & White, Stud. Mycol. 62: 69 (2008);
Rhabdocline laricis (Vuill.) J.K. Stone, in Johnston, Seifert, Stone, Rossman & Marvanová, IMA Fungus 5(1): 106 (2014);
Sclerophoma pithyophila (Corda) Höhn., Sber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl., Abt. 1 118: 1234 (1909);
Septoria aesculina Thüm., Oesterr. bot. Z. 29: 358 (1879).

Недавно был также выявлен аскомицет *Cyclaneusma minus* (Butin) DiCosmo на живой и опавшей хвое сосны горной в зеленых насаждениях. Идентификация данного патогенна хвои представляет безусловный интерес для изучения биоразнообразия микобиоты Беларуси.

Метаболитные фингерпринты грибов

Берестецкий А.О., Григорьева Е.В., Далинова А.А., Меркулов И.В., Полуэктова Е.В., Салимова Д.Р.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
aberestetskiy@vizr.spb.ru

Вторичные метаболиты грибов, обладающие биологической активностью, находят широкое применение в некоторых отраслях сельского хозяйства и фармацевтике. Поэтому постоянно ведется скрининг новых соединений с использованием коллекций грибов из различных систематических и экологических групп. Тем не менее, обнаружение принципиально новых по структуре природных соединений затруднено, а выделение уже известных веществ нерентабельно. Новые биологически активные вещества и их продуцентов можно выявить при культивировании грибов на широких наборах питательных сред и при использовании различных методов экстракции. Следить за изменением состава метаболитов можно при помощи анализа хроматограмм экстрактов, полученных стандартизованными методами, и других методов спектрального анализа (например, протонного ЯМР). В нашей лаборатории наиболее часто используется нормально-фазовая ТСХ в системе толуол-этилацетат-уксусная кислота (70:30:1 по объему, с некоторыми модификациями по соотношениям и составу компонентов) с последующим спектрофотометрическим детектированием (при помощи TLC Scanner 4 фирмы Camag) или при помощи дериватизации реактивом на основе серной кислоты (5%) и анисового альдегида (5 %) в этаноле с последующим нагреванием до 100 – 110 °С либо в УФ свете при 254 нм. Экстракты из жидких и твердых культур грибов анализировали также при помощи ВЭЖХ со спектрофотометрическим и масс-спектрометрическим детектированием. Для этого использовали хроматограф UPLC Acquity (Waters) и колонки UPLC VEN C18 длиной 50 (–100) мм с диаметром частиц 1,7 мкм, что позволяло провести разделение одного экстракта в градиентном режиме за 10 (–20) мин. Результаты исследований на примере сравнительного изучения экстрактов из культур различных штаммов фитопатогенных и энтомопатогенных грибов (*Alternaria japonica*, *Alternaria sonchi*, *Bipolaris sorokiniana*, *Beauveria bassiana*, *B. pseudobassiana*, *Calophoma complanata*, *Pyrenophora tritici-repentis*, *Stagonospora cirsii* и других) показали, что состав жидкой питательной среды (среда Чапека, ДМГ, М-1-D, YES, среда Сабуро, сахарозо-соевая среда) оказывает более сильное влияние на метаболитные профили экстрактов из культур грибов, чем состав твердых субстратов (рисовая, пшеничная и перловая крупы). Как правило, состав метаболитов в культурах грибов, полученных на жидких питательных средах, также существенно различался от комплекса соединений, образованных грибами на твердых субстратах. Экстракты из мицелия были менее вариабельными по метаболитным профилям, чем экстракты из культуральной жидкости. Метод ТСХ был пригоден для грубой дифференциации видов,

тогда как методы ВЭЖХ были хороши и для дифференциации видов-двойников как, например, *Beauveria bassiana* и *B. pseudobassiana*. Метаболитные профили экстрактов отлично воспроизводились по повторностям опыта, несколько хуже — от эксперимента к эксперименту. Сравнительный анализ метаболитных фингерпринтов микроорганизмов активно используется в медицинской диагностике и может быть полезен и в микологических исследованиях. Так, мы показали, что 4-хлорпинзелин может быть хемотаксономическим маркером для идентификации *Alternaria sonchi*, впервые обнаружили 10,11-дегидруквуларин у *Pyrenophora tritici-repentis*, выявили ряд новых веществ у *Stagonospora cirsii*.

Работа выполнена при поддержке грантов РНФ (14-27-00067, 16-16-00085) и РФФИ (12-04-00853, 14-04-00399, 17-04-01445).

Коллекция шляпочных грибов (IBK) — Центр сохранения генетических ресурсов лекарственных и биотехнологически важных видов макромицетов

Бисько Н.А., Ломберг М.Л., Михайлова О.Б., Митропольская Н.Ю., Аль-Маали Г.А.

Институт ботаники имени Н.Г. Холодного Национальной академии наук Украины

bisko_nina@ukr.net

Коллекция шляпочных грибов (IBK) Института ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины является крупнейшей коллекцией чистых культур шляпочных грибов в Украине. Основанная в 1966 году, в 2001 г. Коллекция получила статус Национального достояния Украины и внесена в международную базу данных Всемирной федерации коллекций культур (WFCC, http://www.wfcc/scinfo/index.php/Коллекция/by_id/1152).

На сегодняшний день в коллекции поддерживается 1297 штаммов 236 видов, принадлежащих 104 родам грибов *Basidiomycota* и *Ascomycota*. Для отдельных штаммов и видов Коллекции проведено верификацию с применением молекулярно-генетических методов исследования. На основе проведенного молекулярного анализа ITS последовательностей исследованные виды и штаммы коллекции IBK внесены в базу данных NCBI GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank>).

Основным направлением работы Коллекции является сохранение генофонда макромицетов в чистой культуре и проведение фундаментальных научных исследований в области биологии и биотехнологии съедобных и лекарственных шляпочных грибов. В Коллекции хранятся дикариотические штаммы базидиевых и сумчатых макромицетов различных таксономических и экологических групп грибов широкого географического происхождения. Культуры грибов изолированы из природного материала сотрудниками Коллекции или получены из других коллекций и организаций.

Коллекция имеет важное значение для сохранения генофонда редких и исчезающих видов макромицетов, в том числе являющихся продуцентами плодовых тел и биологически активных веществ — *Agaricus bresadolanus*, *Fomitopsis officinalis*, *Grifola frondosa*, *Hericium coralloides*, *Leucoagaricus barsii*, *Morchella steppicola*, *M. crassipes*, *Polyporus umbellatus*, *Sparassis crispa* и другие.

Большое внимание уделяется созданию в коллекции IBK видového и штаммового многообразия съедобных и лекарственных макромицетов. В Коллекции сохраняется 1251 штамм 190 культивируемых в мире съедобных и биотехнологически ценных видов грибов родов *Agaricus* L., *Coprinus* Pers., *Hericium* Pers., *Flammulina* P. Karst., *Ganoderma* P. Karst., *Laetiporus* Murrill, *Lentinula* Fr., *Lycoperdon* Pers., *Macrolepiota* Singer, *Omphalotus* Fayod, *Oudemansiella* Speg., *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm., *Piptoporus* Karst., *Trametes* Fr., *Schizophyllum* Fr. и другие.

Коллекция шляпочных грибов — важный ресурс развития отечественного грибоводства и производства функциональных пищевых добавок с лечебно-профилактическими свойствами.

ми, биологически активных и фармацевтических веществ. В ней представлены культуры 123 видов с известными лечебными свойствами, которые используются в народной и традиционной медицине различных стран мира.

Коллекция культур ИВК является основной научно-информационной базой для выполнения фундаментальных и прикладных научных исследований, подготовки магистерских и диссертационных работ по биологии и биотехнологии макромицетов в научно-исследовательских институтах и высших учебных заведениях Украины и других стран. Результаты исследований сотрудников Коллекции представлены в 11 монографиях, многочисленных статьях и патентах.

Круг хозяев грибов-паразитов: смена парадигмы на рубеже веков

Благовещенская Е.Ю.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
kathryn@yandex.ru

Микология и фитопатология долгое время развивались как независимые дисциплины. Встреча этих двух наук фактически произошла только в XIX веке — веке, который знаменит блестящими открытиями и расцветом экспериментальной науки. Важнейшей концепцией, рожденной XIX веком, можно считать утверждение «*всё живое из живого*». Эта концепция декларировала непрерывный цикл возобновления живых организмов и, помимо всего прочего, пролиvalа свет на особенности жизни и развития паразитических грибов. Последнее направление во многом связано с работой выдающегося немецкого миколога — Антона де Бари, который доказал невозможность развития паразитических грибов из растительных соков и описал жизненные циклы ряда возбудителей болезней растений. Без всякого преувеличения можно сказать, что все микологические исследования XX века имели в своей основе фундамент, заложенный именно Антоном де Бари.

В XX веке представление о паразитических и сапротрофных грибах было достаточно строгим и логичным. В рамках этого представления грибы образовывали стройный непрерывный эволюционный ряд от сапротрофов к паразитам с одновременным увеличением степени специализации:

1. Сапротрофы, неспособные развиваться на живом субстрате.
2. Факультативные паразиты — сапротрофы способные переходить к паразитированию на поврежденных и/или ослабленных организмах; имеют широкий круг хозяев.
3. Факультативные сапротрофы — паразитические грибы, способные к росту на мертвом субстрате; как правило, имеют широкий круг хозяев, хотя и родственных друг другу.
4. Облигатные паразиты, неспособные развиваться вне живого организма, такие как ржавчинные и мучнисторосяные грибы; узкоспециализированные патогены.

Открытие двойной спирали, совершенное Уотсоном и Криком позволило исследователям шагнуть на новый уровень и XX век получает представление о механизмах наследования признаков и в части, касающихся отношений паразит-хозяин появляется концепция «ген-на-ген», введенная Гарольдом Флором. Приведенное выше последовательное возрастание специализации, казалось, тоже хорошо подтверждалось генетическими данными. Также в этот ряд очень хорошо укладывались симбиотические грибы, как предельный случай облигатно биотрофных паразитов, но именно симбиотические грибы и сделали первую брешь в этом построении. С одной стороны, было показано, что симбиотические грибы сопровождали растения с самого их выхода на сушу и, вероятно, тесная связь представителей разных царств могла возникнуть чуть ли одновременно с возникновением самих царств. С другой стороны, конец XX века знаменуется бурным изучением самых разных аспектов мутуалистических симбиозов, образцовый пример которых предоставляют грибы — лихенизированные,

эндофитные и формирующие микоризу. И, несмотря на подспудное ожидание встретить преимущественно сильно специализированные организмы, выходит все больше работ, где в качестве мутуалистов тех или иных растений выступают довольно обычные сапротрофные и паразитические грибы: *Rhizoctonia*, *Fusarium*, *Aspergillus* и пр. Более того, проведенные эксперименты показывают, что один и тот же *штамм* способен проходит свой жизненный цикл и на растениях, и на животных!

Тем самым в XXI век мы вошли с осознанием того, что один и тот же организм иногда способен переключаться в своем развитии на совершенно разные стратегии, от сапротрофного до мутуалистического жизненного цикла, от паразитирования на растениях до паразитирования на животных. Это радикально переворачивает сложившуюся научную картину мира, но позволяет ученым шагнуть на следующую ступень понимания природы.

Разработка подходов к экспресс-диагностике активности микромицетов — потенциальных биодеструкторов

Бобырева Т.В., Бухарев Г.М.

ФГУП Всероссийский научно-исследовательский институт авиационных материалов

bobtana25@ gmail.com

Различные полимерные материалы подвержены воздействию микроскопических грибов. Степень повреждения материалов зависит как от физиологических свойств микроорганизмов, так и от химической природы полимеров и, следовательно, от возможности их использования микроорганизмами в качестве источников биогенных элементов. Одним из способов определения грибостойкости материалов служат натурные испытания, в которых материал находится в условиях, приближенных к эксплуатационным. Целью работы является поиск способов предварительной оценки повреждающей активности микромицетов, контаминирующих поверхность материалов.

В ходе работы на микологической площадке в Тисо-самшитовой роще Кавказского государственного природного биосферного заповедника согласно ГОСТ 9.053-75, в микологических стендах, экспонировались следующие полимерные материалы: 4 марки герметиков (ВИТЭФ-1НТ, ВИТЭФ-1Б, ВЭР-1, У-30МЭС-5НТ), 4 марки резины (ВР-42, 203Б, 3826, ИРП-1338НТА), 2 лакокрасочных покрытия (ВЭ-69, АКС-1115). Через 6 месяцев с их поверхности методом отпечатка были изолированы и идентифицированы следующие микромицеты: *Aspergillus niger* Tiegh., *Cladosporium oxysporum* Berk. & M.A. Curtis, *Penicillium citrinum* Thom, *Penicillium lanosum* Westling, *Trichoderma citrinoviride* Bissett, *Trichoderma harzianum* Rifai, *Trichoderma viride* Pers. Данные микромицеты контаминировали поверхность материалов, их роль в повреждении требовала дополнительных исследований. Так, в отечественных стандартах (ГОСТ 28206-89, ГОСТ Р 56252-2014, ГОСТ Р МЭК 60068-2-10-2009 и ГОСТ Р 57859-2017, являющимся аутентичным переводом стандарта США ASTM G21-15), в качестве контроля повреждающей способности грибов-деструкторов предлагают использовать фильтровальную бумагу или полоски хлопчато-бумажной ткани. Однако химические свойства бумаги или ткани могут значительно варьировать. Поэтому в данной работе для предварительной оценки повреждающей активности использовалась модифицированная среда Чапека, содержащая в качестве единственного источника углерода микрокристаллическую целлюлозу (марки Avicel PH-101, аналог МКЦ-101) со средним размером частиц 50 мкм. Проводилось измерение скорости роста грибов, выделенных в ходе натуральных испытаний на стандартной и модифицированной среде Чапека.

Все исследуемые микромицеты оказались способны к росту на среде с МКЦ. Однако скорость роста на модифицированной среде в разной степени снизилась у всех штаммов

микровицетов. Сильнее всего скорость роста на среде с МКЦ по сравнению со стандартной средой Чапека снизилась у *T. viride* — на 82,6 %, при этом на среде с МКЦ у данного штамма отсутствовало спороношение. Меньше всего скорость роста снизилась у *P. lanosum* — на 12 %, макро- и микроморфологические признаки у штамма были одинаковы на обеих средах. Скорость роста у *C. oxysporum* снизилась на 57,7 %.

Чем меньше у микровицетов снижение скорости роста на среде с МКЦ по сравнению со стандартной средой Чапека, тем больше вероятность того, что данные штаммы могут ассимилировать природный полимер целлюлозу и быть потенциальными деструкторами. Безусловно, способность к деструкции целлюлозы не означает наличие повреждающей способности в отношении резин, герметиков и лакокрасочных покрытий, однако данный подход в исследованиях позволяет сделать предварительную экспресс-оценку повреждающей способности микроорганизмов, так как полноценная лабораторная диагностика активности микровицетов весьма ресурсоемка.

Разнообразие микроскопических грибов в ризосфере плодовых и декоративных культур в питомниках и в городской среде

Бондарева Е.В.^{1,2}, Иванова А.Е.^{2,3}, Серая Л.Г.¹, Ларина Г.Е.¹

1. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии,

2. МГУ имени М.В. Ломоносова,

3. ФГБНУ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

BondarevaE.V@yandex.ru

Работы по улучшению экологического состояния окружающей среды и благоустройству территорий разного назначения проводят в экологических и стратегических целях. Среди актуальных направлений выделим образование городских агломераций, например, Московская агломерация и вопросы расширения площади озеленительных насаждений. По данным Департамента природопользования и охраны окружающей среды г. Москвы каждые 5 лет в среднем на 12 % увеличивается доля 20 – 35-летних деревьев и свыше 200 га зеленых насаждений погибает. Начиная с 2013 года, активно проводится дополнительное озеленение с высадкой посадочного материала плодовых и древесных культур (www.dpioos.ru). По результатам энтомо-фитопатологических наблюдений проводят оценку категории состояния растений, устанавливают очаги болезней и вредителей, степень их развития и распространения, и определяют комплекс действий по уходу (Серая и др., 2018). Однако данный подход не позволяет в полной мере сохранить и поддержать декоративность внешнего вида зеленых насаждений. Вынужденной мерой является не только обрезка и лечение деревьев, но и широкомасштабные работы по реконструкции зелёных насаждений с установкой дерева с комом или непосредственно на месте посадки саженцев плодовых и декоративных культур, выращенных в питомниках. Поэтому высоки риски быстрой и массовой гибели зеленых насаждений, связанные с техногенезом и слабой изученностью сукцессионных процессов в ризосфере и корневой части декоративного и плодового растения при его выращивании в питомнике с последующей высадкой на объекты озеленения в посадочный субстрат и/или местный грунт. Цель нашего исследования — изучение видового разнообразия микроскопических грибов в ризосфере и корневой части растений, выращиваемых в отечественных питомниках и высаживаемых в городские условия.

Было исследовано биоразнообразие микроскопических грибов в ризосфере декоративной культуры — липа мелколистная (*Tilia cordata* Mill.). С применением традиционных методов посева на селективные питательные среды в прикорневой зоне здоровых и пораженных растений, выращиваемых в питомнике, показано присутствие грибов родов *Clonostachys*, *Fusarium*, *Trichoderma*. Установлены различия в видовом составе микобиоты прикорневой зоны. Так, у внешне здоровых саженцев выявлены представители *Aspergillus*, *Mucor*, *Penicillium*, у

угнетенных в росте и с видимыми поражениями (листовые пятнистости) — виды родов *Cladosporium*, *Cunninghamella*, *Rhizopus*. В городской среде в ризосфере молодых растений липы первой категории состояния (здоровые) выделены *Alternaria*, *Clonostachys*, *Fusarium*, *Pythium*, *Rhizopus*, *Trichoderma*; для второй — *Clonostachys*, *Fusarium*, *Pythium*, для третьей — *Aureobasidium*, *Clonostachys*, *Fusarium*, *Mucor*, *Penicillium*, *Pythium*. Полученные данные указывают, что пересадка саженцев с открытой и закрытой корневой системой (с комом) из питомника в условия городской среды может критично нарушать микробные сообщества прикорневой зоны растения, тем самым ослабляя его. В этом случае наблюдается резкое снижение биоразнообразия микромицетов и увеличивается частота встречаемости фитопатогенных грибов в корневой зоне декоративного и плодового растения.

Литература

Серая Л.Г., Ларина Г.Е., Жуков Ф.Ф., Иванова И.О., Грибоедова О.Г., Петров А.В., Крашенинников С.В. (2018) Методические материалы: Комплекс действий по уходу за декоративными, садовыми и лекарственными растениями. ФГБНУ ВНИИФ, Большие Вяземы.

Вирулентность некоторых видов и изолятов энтомопаразитических анаморфных аскомицетов в отношении имаго клеща

Ixodes persulcatus

Борисов Б.А.¹, Беспятова Л.А.², Бугмырин С.В.², Левченко М.В.³, Леднёв Г.Р.³

1. ООО «АгроБиоТехнология», г. Москва

2. Институт биологии Карельского научного центра, г. Петрозаводск

3. Всероссийский институт защиты растений, г. Санкт-Петербург – Пушкин

borborisov@mail.ru

Одной из проблем уничтожения иксодовых клещей (Acari: Ixodidae) (далее — ИК) — переносчиков клещевого энцефалита, Лайм-боррелиоза и ряда других опасных болезней — является то, что в период пика их нападений на людей в мае – июне средние температуры не превышают +8...17 °С, при которых многие синтетические акарициды демонстрируют высокую эффективность, как правило, в больших дозах. Если говорить об обработках мест скопления ИК в травостое лесопарковых зон, активно посещаемых населением, то здесь вообще такие работы крайне нежелательны.

По мировым данным известно полтора десятка видов энтомопаразитических грибов (ЭГ) из нескольких семейств аскомицетов (Fungi: Ascomycota), которые способны вызывать в природе летальные микозы и у иксодовых клещей. Однако в силу сказанного выше очевидно, что для разработки на их основе биологических препаратов необходимы особые штаммы-продуценты, обладающие психротолерантностью.

В нашем исследовании на первом этапе из более чем 40 культур природных изолятов 9 видов ЭГ, относящихся к трём близким семействам Cordycipitaceae, Clavicipitaceae и Ophiocordycipitaceae (порядок Нурочеалес), которые были выделены из членистоногих и почв в разных регионах России, Казахстана и Абхазии, удалось отобрать 11, способных относительно неплохо развиваться на агаризованных питательных средах при температуре +7 °С. Из них 9 изолятов затем были взяты для оценки вирулентности на имаго *Ixodes persulcatus*. Последних собирали в течение 6 дней в 3-й декаде мая 2018 г. в Кондопожском районе Республики Карелия стандартным флажковым методом. Заражение клещей (16 экземпляров/повторность: 8 ♀ + 8 ♂; 4 повторности / вариант) осуществляли окунанием на 5 секунд в соответствующие водные суспензии с титром спор (конидий, смытых с агаризованной питательной среды) 3×10^7 в 1 мл с добавлением 0,01 % эмульгатора СильветГолд®; затем их

сразу пересаживали в стерильные пластиковые чашки Петри площадью 61 см² с 2 кружками фильтровальной бумаги (на дне и под крышкой), смоченными 0.5 мл стерильной воды. Закрытые парафильмовой плёнкой чашки поставили в прохладное помещение, где температура воздуха на протяжении всего опыта колебалась в дневные часы в пределах +11...18 °С, ночью — +8...11 °С (средняя около +14 °С). Для двух изолятов проверили также акарицидную активность при более высокой, 3-кратной, инфекционной нагрузке — 9×10^7 спор/мл. Всего на 12 вариантов было использовано 768 взрослых клещей. Для оценки биологической эффективности ЭГ чашки просматривали периодически под биноклем с 3 по 21 сутки, подсчитывая живых и мёртвых особей, после чего опыт был прекращён. Погибших клещей, покрытых к этому сроку мицелием, переносили по вариантам и повторностям на предметные стёкла; не обросших мицелием мёртвых особей раскладывали во влажные камеры и 10 суток инкубировали при +24 °С в термостате. Затем все трупы анализировали под микроскопом для подтверждения их гибели именно от испытанных видов возбудителей микозов.

Важно, что в контрольном варианте (здесь клещей погружали в 0,01 % раствор СильветГолда) через 17 суток средняя гибель голодных имаго достигла лишь $3,1 \pm 1,8$ %, а через 21 суток — $15,6 \pm 3,1$ %. В то же время во всех остальных вариантах смертность была достоверно более высокой. Минимальную активность через 3 недели показали 3 изолята *Beauveria bassiana* s.l.: CS-KR12 (выделен из глинистого грунта холодной карстовой пещеры в Краснодарском крае), DE-Ab14 (из мёртвого пещерного "кузнечика" *Dolichopoda euxina*, карстовая пещера в Абхазии) и IP-Irk17-2 (из *Ixodes persulcatus*, Иркутская обл.), — гибель составила $56,3 \pm 5,7$ %, $67,3 \pm 3,0$ % и $78,1 \pm 4,0$ %, соответственно. На таком же уровне ($73,4 \pm 5,3$ %) была активность изолята *Lecanicillium muscarium* Nov-S16 (из массово поражённых кладок клопа на листьях лавровишни, окрестности Сочи), однако другой изолят этого вида IP-Irk17-5 (из *I. persulcatus*, Иркутская обл.) проявил заметно более сильную вирулентность — $93,8 \pm 4,4$ %. Самую высокую смертность в пределах 95...100 % вызвали изоляты *Metarhizium anisopliae* s.l. CAI-MR17 (из личинки жука-бронзовки *Cetonia aurata*, Московская обл.), *B. bassiana* s.l. Li-MR(G)17-2 (из массово поражённых ранней весной диапаузирующих под корой ели имаго молевидной бабочки, Московская обл.), *B. bassiana* s.l. Col-Mag17 (из имаго жука, Магаданская обл.) и *B. bassiana* s.l. CCI-Ar(SI)14 (из жука-долгоносика, Архангельская обл., Бол. Соловецкий остров). Последний изолят представляется наиболее перспективным для разработки биоакарицидного препарата, поскольку с большим отрывом от других начал лидировать уже через 7 суток, вызвав гибель $45,3 \pm 6,9$ % имаго клещей, а через 11 суток — $95,3 \pm 1,6$ %, тогда как занимающий вторую после него позицию указанный выше магаданский изолят в эти же более ранние сроки привёл к гибели, соответственно, $20,3 \pm 5,3$ % и $71,9 \pm 5,4$ % клещей. Заражение этим изолятом в 3-кратной дозе привело к возрастанию гибели ($87,5 \pm 2,6$ % через 11 сут.), однако целесообразность использования инфекционных нагрузок порядка 10^8 спор/мл представляются сомнительной с экономической точки зрения.

История изучения миксомицетов в России

Бортников Ф.М., Матвеев А.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
f.m.bortnikov@gmail.com

Первое упоминание о миксомицетах в отечественных работах относится к концу XVIII века. В работах Г.Ф. Соболевского приводятся сведения о 7 видах миксомицетов, найденных в окрестностях Санкт-Петербурга. На протяжении XIX века был опубликован целый ряд флористических сводок, в которых упоминались миксомицеты. География этих исследований довольно широкая и включает окрестности Москвы и Санкт-Петербурга, Черниговскую, Смоленскую, Новгородскую и Казанскую губернии, Западную Сибирь, Забайкалье, Земланд-

ский (ныне — Калининградский) полуостров, Кавказ, Лапландию. Даже спустя более чем век, некоторые из этих работ остаются единственными источниками данных о биоразнообразии миксомицетов отдельных регионов нашей страны.

В 1907 году вышла в свет классическая монография А.А. Ячевского, в которой он объединил разрозненные данные о распространении миксомицетов в России, а также снабдил список видов подробными морфологическими описаниями и определительными ключами. Почти до конца XX века этот труд оставался единственным русскоязычным пособием для специалистов.

За советский период было опубликовано всего несколько работ, посвященных миксомицетам: это исследования Н.Н. Лаврова (Западная Сибирь), Л.А. Лебедевой (Карелия), М.И. Бегляновой и Л. Катцыной (Красноярский край), И.А. Бункиной и Э.З. Коваль (Приморский край).

С конца 1960-х годов изучением миксомицетов начинают заниматься в Московском университете, где Т.П. Сизова, а вслед за ней и Т.Н. Барсукова со студентами проводили исследования видового разнообразия этой группы организмов на территории Звенигородской биологической станции МГУ в ходе летних полевых практик. С конца 1970-х миксомицетами начал заниматься Юрий Капитонович Новожилов, который в 1981 году, под руководством М.А. Бондарцевой, защитил диссертацию «Миксомицеты Ладожско-Ильменского флористического района». В 1980-х годах он провел целый ряд исследований в европейской части России (в Центрально-Лесном и Центрально-Черноземном заповедниках), на Алтае, Чукотке и в Приморском крае. Им же впервые был введен в отечественную практику метод влажных камер, благодаря чему удалось значительно расширить число выявляемых видов.

После публикации Ю.К. Новожиловым в 1993 году определителя миксомицетов России интерес широкого круга исследователей к этой группе организмов резко возрос. С тех пор в печать вышло более 170 научных работ (из них 10 — диссертации на соискание степени кандидата или доктора биологических наук), посвященных биоразнообразию миксомицетов.

Таким образом, историю изучения миксомицетов в России, насчитывающую более 200 лет, можно условно разделить на три этапа: исторический (конец XVIII – начало XX вв.), советский (20-е – 80-е годы XX века) и современный (с 80-х годов XX века).

В настоящее время эти исследования продолжаются и являются актуальными, поскольку картина, отображающая степень выявления разнообразия в разных регионах остается очень неоднородной.

Комплексы микромицетов горно-луговых альпийских почв под разными фитоценозами

Бочков Д.А.¹, Иванова А.Е.^{1,2}, Бирюков М.В.³

1. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, факультет почвоведения

2. ФГБНУ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

3. Московский государственный университет

convallaria1128@yandex.ru

Горные почвы — одни из наименее нарушенных природных местообитаний. Исследования микобиоты горных почв на территории Тебердинского государственного природного биосферного заповедника (Карачаево-Черкесская республика, Карачаевский район) проводятся с 1980-х годов. Ранее были показаны различия в составе комплексов микромицетов, развитых в почвах под рядом растительных сообществ альпийского пояса. Целью данной работы стал анализ изменений разнообразия, состава и структуры почвенной микобиоты за прошедшие 30 лет.

В исследовании были определены таксономический состав и структура комплексов культивируемых микромицетов почв альпийских лишайниковых пустошей, гераниево-копеечниковых лугов и альпийских сиббальдиевых ковров. Использовали метод посева почвенной суспензии на агаризованные питательные среды: Чапека (с добавлением АБТС для установления лигнинолитической активности), Гетчинсона (для выделения целлюлозолитических штаммов), картофельно-декстрозный агар (для выделения сахаролитических и слабых фитопатогенных форм). Для чистых культур ряда выделенных штаммов была количественно определена внеклеточная целлюлолитическая, хитинолитическая и эстеразная активность.

Максимальное видовое разнообразие выявлено в гераниево-копеечниковых лугах, минимальное — в альпийских коврах. Доминирующими видами в почвах альпийских лишайниковых пустошей являются *Aspergillus fumigatus* и *Clonostachys rosea*. В почвах гераниево-копеечниковых лугов комплекс доминантов включает *A. niger*, *Penicillium raistrickii*, *P. viridicatum*, *Tolypocladium geodes* и *Trichoderma atroviride*. Ядро доминантов в альпийских коврах представлено микромицетами *Mucor moelleri*, *P. commune*, *P. simplicissimum*, *T. inflatum*. Вид *Cl. rosea* для почв заповедника ранее не приводился, его появление в составе ядра доминантов в одном из сообществ может свидетельствовать о наличии антропогенного воздействия. Также впервые для заповедника (и для России в целом) приведён редкий вид *Seaverinia geranii*.

Наибольшая аккумуляция культивируемых фитопатогенных и сахаролитических грибов отмечена в почвах альпийских ковров, для которых характерно значительное содержание слабо разложенных растительных остатков, а наименьшее присутствие этой группы грибов выявлено на пустошах, где опад обычно быстро минерализуется. В распределении численности КОЕ целлюлозолитических микромицетов наблюдается обратная картина — максимум численности в почвах на пустошах, а минимум — в альпийских коврах.

В составе выявленных сообществ всех исследованных биотопов практически не встречались штаммы с существенной фенолоксидазной лакказной активностью. Была отмечена очень высокая хитинолитическая активность штамма *Cl. rosea*. Довольно высокие значения были получены при исследовании активности целлюлаз, хитиназ, эстераз у штамма *S. geranii*.

По результатам сравнения полученных данных с опубликованными ранее для этих же почв нами выявлены значительные структурных изменения грибных комплексов. Относительно стабильным во времени оказался набор доминирующих видов в альпийских коврах (отличавшихся в общем минимальным видовым разнообразием).

Морская микология в Московском университете

Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А.

Беломорская биостанция им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ
katya.bubnova@wsbs-msu.ru

Морская микология — относительно молодая область знания: впервые гриб из морского местообитания был описан в 1850 году. Первая отечественная работа в этой области относится к 1876 году, а первое крупное исследование морских грибов и грибоподобных — только к концу 1960-х годов, когда начала свои работы в Чёрном море Н.Я. Артемчук. Нина Яковлевна работала сначала в ИнБЮМе в Севастополе, а позже — Институте Океанологии в Москве; после Чёрного она занялась исследованиями грибов и грибоподобных в Балтийском, Белом и Баренцевом морях. Она несколько раз приезжала на Беломорскую Биостанцию (ББС) МГУ, опубликовала три статьи по микобиоте Кандалакшского залива, в том числе с описаниями новых видов. Вместе с ней исследованиями грибоподобных организмов Кандалакшского залива занимался сначала студент, а потом — сотрудник Биологического факультета МГУ Е.А. Кузнецов. Его многолетняя работа вылилась в защиту первой в нашей стране докторской диссертации по водной микологии. В дальнейшем морские микологи, связанные с

Московским Университетом, работали в основном на ББС. Начались такие работы несколько раньше: в 1961 году египетский гидробиолог Абдель Анвар Алим побывал на ББС, и по результатам своего визита опубликовал статью о разнообразии грибоподобных организмов, обнаруженных на некоторых водорослях пролива Великая Салма. Это была первая работа о микобиоте Белого моря, и одна из первых о микобиоте морей СССР и России. Потом были работы Н.Я. Артемчук и Е.А. Кузнецова на Белом море. Работы 1990-х – 2000-х здесь связаны с именем сотрудницы кафедры биологии почв факультета почвоведения, д.б.н. Ольги Евгеньевны Марфениной. Совместно со студентами кафедры, М. Согоновым, М. Щегловым и Е. Бондаревой, она занималась изучением микобиоты грунтов и почв литорали Белого моря. В начале 2000-х на ББС начались работы по исследованию микобиоты морских грунтов, почв и макрофитов, а также переходных приморских болот, в которых принимали участие студенты кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ (Е. Бубнова, Я. Киреев, О. Грум-Гржимайло, О. Коновалова, Н. Порхунова). В результате были защищены две кандидатские диссертации в области морской микологии (Е.Н. Бубнова — 2005; О.П. Коновалова — 2012). В настоящее время исследования морских грибов на ББС и в других районах продолжаются и расширяются. В них принимают участие сотрудники ББС, студенты и аспиранты кафедры микологии и альгологии и кафедры биологии почв. Исследуют микобиоту грунтов, водорослей-макрофитов и беспозвоночных животных Белого моря; донных грунтов морей Северного Ледовитого Океана; изучают экофизиологию морских грибов. В настоящее время ББС в содружестве с некоторыми другими подразделениями МГУ стала одним из основных центров исследований морских грибов в нашей стране, и одним из двух в мире, где занимаются изучением грибов арктических морей.

Микотоксины, как маркер взаимодействия растений и микромицетов

Буркин А.А., Кононенко Г.П.

*Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной санитарии,
гигиены и экологии – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН
aaburkin@mail.ru, kononenkogp@mail.ru*

В последние годы получены доказательства сложной структурной организации высших и низших растений, в которой кроме основного организма представлены многообразные по составу сообщества бактерий и грибов. Благодаря иммунохимическим методам, позволяющим выполнять определение низкомолекулярных вторичных метаболитов таких ассоциированных микроорганизмов в биообъектах по широкому диапазону содержаний с высокой специфичностью, появилась возможность получать информацию о характере их взаимодействия с растениями. Относительно недавно с помощью иммуноферментного анализа в лишайниках и травянистых растениях семейств *Roaseae*, *Fabaceae* и *Cruciferae* была обнаружена группа физиологически активных веществ, свойственных свободноживущим несовершенным грибам родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Alternaria* и *Fusarium* — микотоксинов.

Для эпифитных, эпигейных и эпилитных лишайников, различных по строению слоевищ (кустистые, листоватые) и принадлежащих 65 видам из 21 рода 7 семейств, было показано, что микотоксины формируют нижний ярус метаболического профиля с накоплением количеств от десятитысячных до сотых долей процента, отдельным видам и родам свойственны особенности по набору компонентов и их уровням, при этом регулярность обнаружения метаболитов и их количественное соотношение сохраняется не только в одном экотопе, но и при расположении на одном субстрате, даже с наложением слоевищ, а изменчивость по местам произрастания незначительна и сводится к появлению минорных компонентов или расширению диапазонов содержаний. У луговых трав, часто образующих плотные загущенные куртины, также наблюдалось видовое своеобразие профиля микотоксинов, при этом

различия по степени контаминации между родами и видами были вполне сопоставимыми и весьма значительными.

Таким образом, состав и соотношение интенсивностей накопления микотоксинов обусловлено в основном принадлежностью организма к систематической группе — роду или виду и лишь в малой степени подвержено влиянию совокупности факторов среды обитания. Выявление доминирующей роли таксона в формировании профиля микотоксинов стало важным вкладом в понимание биохимических процессов, отражающих взаимодействие растений с грибами. По-видимому, каждый организм по-своему реализует свои ресурсы в установлении отношений с ними либо через доступность для заселения, либо через создание особых условий для их существования. У разных видов лишайников или травянистых растений наблюдалось предпочтительное накопление отдельных грибных метаболитов. Возможно, сообщество продуцентов, обладая сходным биосинтетическим потенциалом, в процессе развития на субстратах, отличающихся по таксономической принадлежности, участвуют в нем неодинаково.

Продолжение исследований позволило установить и другие новые научные факты, которые могут стать предметом многообещающих и увлекательных направлений будущего поиска. Так, лишайники обладают уникальной способностью к консервации микотоксинов, неоднородность в распределении этих метаболитов по таллону выражена у них незначительно и наблюдается в основном в отмирающих частях, а профиль контаминации остается практически неизменным при смене фаз онтогенеза. Кроме того, в ходе вегетации дикорастущих злаков, бобовых трав и растений семейства Крестоцветные изменчивость встречаемости и содержания микотоксинов в цельных растениях и их отдельных органах, имеет как общие черты, так и особенности, что, вероятно, связано с разной способностью каждого вида регулировать взаимоотношения с токсигенными грибами.

Влияние органических и минеральных соединений на синтез ароматобразующих веществ базидиомицетами

Власенко Е.Н.

ГВУЗ «Украинский государственный химико-технологический университет»

ekaterina.udhtu@gmail.com

Аромат является неотъемлемым атрибутом, характеризующим качество и обеспечивающим потребительский интерес на грибную продукцию. Однако, несмотря на исследования последних лет, проблемы, связанные со снижением интенсивности синтеза летучих душистых веществ в процессе интенсивного культивирования базидиомицетов, остаются нерешенными.

Целью исследования было изучение влияния кальция, магния, меди, цинка и органической биодобавки, использованных в качестве добавок к субстрату при твердофазном культивировании штаммов *Pleurotus ostreatus* (Jack.: Fr.) Kumm. IBK-549, IBK-551 и IBK-1535, на синтез ароматобразующих веществ плодовыми телами. В качестве основного субстрата использовали подсолнечную лузгу. Подготовку субстрата, инокуляцию, инкубацию и культивирование осуществляли согласно общепринятым методам. Добавки вносили в субстрат перед стерилизацией. Плодовые тела первой волны плодоношения высушивали и определяли характер и интенсивность аромата методом сенсорного профильного анализа (ГОСТ ISO 13299-2015), а также интенсивность светопоглощения грибных экстрактов методом УФ-спектроскопии. В качестве контроля использовали плодовые тела, полученные на субстрате без добавок.

При определении культурально-морфологических характеристик роста грибов установлено, что добавление кальция и меди способствовало сокращению сроков образования при-

мордиев и плодоношения на 2 – 4 суток, а внесение цинка повышало выход плодовых тел по субстрату в 1,3 – 1,5 раз по сравнению с контролем.

Сенсорным анализом зафиксировано повышение интенсивности грибных и мясных нот запаха высушенных плодовых тел, полученных на субстрате с добавлением кальция (10^{-3} %) и органической биодобавки (1,25 %), а также древесных — при внесении марганца (10^{-3} %) и меди (10^{-4} %). При добавлении к субстрату марганца (10^{-4} %) наблюдалось повышение интенсивности рыбной составляющей аромата в 1,6 – 3,8 раз для всех исследованных штаммов. Внесение минеральных добавок существенно не повлияло на сладкие, травянистые и цветочные ноты запаха.

Гексановые экстракты высушенных плодовых тел имели максимумы поглощения света при 205 – 210 нм (характерен для 1-октен-3-ола — основного летучего душистого соединения грибов) и в диапазоне 250 – 290 нм (максимумы, обусловленные присутствием альдегидов и кетонов, отвечающих за травянистые, цветочные, сладкие ноты запаха). Повышение оптической плотности грибных экстрактов в 1,2 – 1,4 раза во всем диапазоне длин волн отмечено для экстрактов плодовых тел, культивированных на лузге с органической биодобавкой, что свидетельствует об интенсификации процесса биосинтеза летучих веществ.

Существенного повышения интенсивности светопоглощения экстрактов образцов, полученных на субстрате с добавлением изучаемых минеральных добавок, отмечено не было. Зафиксировано только повышение оптической плотности в 1,1 раза в интервале 250 – 290 нм экстрактов грибов, культивированных на обогащенных магнием и марганцем субстратах.

Результаты проведенных исследований могут быть использованы в грибоводстве для повышения органолептического качества получаемых плодовых тел грибов.

Изучение листоватых лишайников методом сканирующей электронной микроскопии

Власова Т.А.¹, Агеева И.В.²

*1. Московский государственный университет, Биологический факультет, каф.
физиологии растений*

tat_vla@list.ru

*2. Московский государственный университет, Биологический факультет, каф.
гидробиологии*

ageev@phys.chem.msu.ru

При изучении лишайникового симбиоза большой интерес представляет выяснение значения каждого симбионта в их сосуществовании, а также взаимного влияния микобионта (грибного компонента) и фикобионта (зелёной и/или синезелёной водоросли). Для успешного существования лишайника необходима сбалансированность взаимоотношений этих компонентов.

До настоящего времени многие аспекты взаимоотношений между лишайниковыми симбионтами остаются невыясненными. Для выяснения некоторых деталей этих взаимоотношений может быть полезно ультраструктурное исследование лишайников, поскольку ультраструктура неразрывно связана с функцией клеток.

Для изучения ультраструктуры талломов лишайников использовали метод сканирующей электронной микроскопии. Объектами исследования служили листоватые лишайники *Peltigera aphthosa*, *Parmelia physodes*, *Xanthoria parietina*. Их талломы собирали в лесу в окрестностях Беломорской биостанции МГУ на Кольском полуострове. Материал фиксировали глутаровым альдегидом, высушивали методом перехода критической точки, напыляли тяжелыми металлами и просматривали в электронном микроскопе CamScan.

Изучение срезов лишайниковых талломов показало, что распределение клеток водорослей различается в талломах лишайников разных видов. Имеются различия и в разных частях одного таллома, но в среднем можно выявить преобладающие характеристики.

Так, в талломе *Peltigera aphthosa* клетки зелёного фикобионта *Coccomyxa*, в основном округлые, расположены тонким, но почти сплошным слоем. Они нередко довольно близко контактируют с гифами микобионта. Встречаются группы тесно сближенных клеток, по всей вероятности, образованные путем деления водорослей. Это соответствует нашим нередким наблюдениям тетрад водорослевых клеток в талломах этого лишайника в просвечивающем электронном микроскопе.

А в талломе *Parmelia physodes* клетки фикобионта *Trebouxia*, крупнее и более правильной формы, чем *Coccomyxa*, занимают значительно большую ширину таллома. Однако они распределены более редко, неравномерно, группы разделившихся клеток встречаются заметно реже. Иногда клетки фикобионта оплетены грибными гифами.

Близко к этому распределению фикобионта того же рода *Trebouxia* в талломе лишайника *Xanthoria parietina*, сходное в лопастях таллома и в апотециях. В этом лишайнике контакты гриба и водоросли наблюдаются часто, встречаются и утолщения грибных гиф при контактах, однако не обнаружено внедрения гиф в клетки фикобионта.

Возможно, различия в распределении и интенсивности деления клеток фикобионта во многом зависят от рода водоросли. Но весьма вероятно и влияние грибных компонентов. Имеются данные, что микобионт может поддерживать водоросль в ювенильном, активно делящемся состоянии, что деление водоросли бывает связано с ростом гриба. Существенное значение могут иметь и условия существования. Для выяснения этих вопросов требуются дополнительные исследования.

Афиллофороидные грибы, ассоциированные с древесиной *Quercus robur*, в условиях заповедника «Брянский лес»

Волобуев С.В.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук
sergvolobuev@binran.ru

Дуб черешчатый (*Quercus robur* L.) является одним из доминантных лесообразующих видов зоны широколиственных лесов на Восточно-Европейской равнине, наряду с клёном, липой и ясенем. В степной зоне и в подзоне южной тайги он уходит с плакоров и растёт, главным образом, по долинам рек и в балках. Государственный природный заповедник «Брянский лес», являющийся ядром биосферного резервата «Неруссо-Деснянское полесье», принадлежит к немногочисленным территориям европейской части России, где сохранились ценные участки старовозрастных дубняков, а также отдельные старовозрастные деревья *Quercus robur* в составе смешанных лесов. Сообщества деревообитающих грибов, связанных с древесиной дуба, до настоящего времени остаются недостаточно изученными, как с позиций видового состава грибов в различных условиях произрастания древесной породы, так и в отношении возможных сукцессий ксилотрофных микоконсортов дуба при изменении структуры лесного сообщества.

В результате микологических обследований, проведённых автором на территории заповедника, выявлено 82 вида афиллофороидных грибов, развивающих плодовые тела на древесине дуба, в том числе 44 вида отмечены только на данной древесной породе. Среди них представлены не только хорошо известные виды-стенотрофы (*Daedalea quercina*, *Fomitiporia robusta*, *Hymenochaete rubiginosa*, *Stereum gausapatum*, *Xylobolus frustulatus* и др.), но и виды, встречающиеся в других климатических условиях и лесорастительных зонах на ряде древесных пород. Так, виды *Botryobasidium subcoronatum*, *Phlebiella vaga*, *Radulomyces*

molaris, *Schizopora radula*, *Tomentella punicea*, *Xylodon sambuci* и некоторые другие, способные обычно развиваться в лесах умеренной зоны на различных лиственных породах, к моменту проведения данного анализа были отмечены в лесных сообществах заповедника 4 – 6 находками исключительно на древесине дуба. В то же время, выявление *Climacodon pulcherrimus*, *Gloiothele lactescens*, *Granulobasidium vellereum* и *Postia subcaesia* на древесине *Quercus robur* согласуется с присутствием дуба в спектре субстратных преферендумов вышеуказанных видов грибов. Их развитие на обследованной территории в значительной степени определяется наличием древесины дуба подходящего возраста и размерного класса.

Сравнение видового состава афиллофороидных грибов, выявленных на различных древесных субстратах, показало наибольшее сходство между группировками видов, отмеченными на древесине дуба и лещины (11 видов), а также дуба и клена (10 видов). При этом абсолютное большинство видов, общих для данных пород, представлено кортициоидными грибами, образующими базидиомы на мелкомерном древесном опаде, преимущественно поздних стадий разложения. Среди афиллофороидных грибов, ассоциированных с древесиной *Quercus robur*, присутствуют виды-пантотрофы, способные развиваться на древесине не только лиственных, в частности дуба, но и хвойных пород. В условиях заповедника «Брянский лес» данная трофическая группа представлена видами *Botryobasidium vagum*, *Ceraceomyces tessulatus*, *Peniophorella pubera*, *Phanerochaete alnea* и *Xylodon nespori*, растущими также на древесине *Pinus sylvestris*, и видом *Schizopora flavipora*, отмеченным не только на лиственных породах, но и на валежном стволе *Picea abies*.

Выявленные особенности субстратной приуроченности афиллофороидных грибов дополняют сведения об аутоэкологии отдельных видов в отношении их трофической амплитуды, а также характеризуют некоторые адаптационные возможности ксилотрофов к развитию на различных древесных субстратах.

Работа поддержана Программой фундаментальных исследований РАН I.2.41, проект «Биологическое разнообразие и динамика растительного мира России».

Гербарий водорослей-макрофитов кафедры микологии и альгологии

Георгиев А.А.¹, Георгиева М.Л.^{1,2}

1. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

2. ФГБНУ «Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков имени Г.Ф. Гаузе»

semga2001@yandex.ru

Гербарий водорослей макрофитов представляет собой часть обширной коллекции альгологического материала кафедры микологии и альгологии Московского государственного университета. До недавнего времени это были многочисленные гербарные папки без какой-либо описи и каталога. Небольшая часть гербария использовалась при проведении кафедральных спецкурсов, для знакомства студентов с разнообразием водорослей. Начатая ревизия гербарного фонда позволила обнаружить удивительные образцы, собранные альгологами по всему миру.

Историческая часть гербария представлена крупной коллекцией «Гербарий Императорского Московского Университета, общее систематическое собрание», образцы собраны 1857 г. – начало XX века, в различных регионах мира. Она включает в том числе гербарные материалы известных альгологов: Sauvageau, Korsackoff, A. Le Jolis, Kuckuck, Ак. Триниуса и ряда других. Также представлены небольшие коллекции, среди которых: «Гербарий Плавучего Морского Научного Института» — гербарий водорослей-макрофитов северных морей России, отобранный во время экспедиций в 1921 – 1924 гг.; гербарный материал «Чукотской комплексной экспедиции НКЗ РСФСР» из Чаунской губы (Восточно-Сибирское море),

отобранный в 1938 г. Яковлевым; гербарий водорослей-макрофитов о. Монерон (Японское море), отобранный Селицкой в 1954 г.; гербарный материал Ботанического Института Академии наук СССР, отобранный Е. Зиновой и А. Зиновой 1911 – 1940 гг. в основном в Баренцевом и Белом морях.

К настоящему моменту проведена оценка фондов исторической части гербария, который включает в себя порядка 2000 единиц. Представлены гербарные образцы водорослей различных морей — Японского, Черного, Белого, Каспийского, Баренцева, Берингова, Средиземного, морские водоросли Атлантического, Индийского и Тихого океанов. Для исторической части гербария составлен каталог с указанием систематического положения водорослей, датой, местом сбора и коллектором (Коллекция MSU_DMA_H (Гербарий водорослей-макрофитов кафедры микологии и альгологии), <https://micro.depo.msu.ru/#>). Начата дигитализация образцов гербария. Сотрудниками кафедры активно продолжается пополнение коллекционных фондов образцами из морских и пресных водоемов, включая сборы из экспедиций и мест студенческих практик.

Современный этап изучения биологического разнообразия немыслим без опоры на коллекционный фонд, который, как правило, создается трудом и усилиями многих поколений исследователей, нередко в течение нескольких столетий. Только коллекционный образец достоверно подтверждает наличие вида в определенной точке. Поэтому сохранение и расширение гербария водорослей-макрофитов имеет большое значение. Его фонды могут быть использованы как в научных целях при проведении фундаментальных исследований, связанных с изучением систематики, морфологии и географии водорослей, так и в учебных — для специализированных курсов по альгологии.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ проект № 14-50-00029.

Роль данных по диатомовым водорослям при современном изучении морских отложений кайнозоя

Гладенков А.Ю.

Геологический институт РАН — agladenkov@ilran.ru

1. В исследованиях морских кайнозойских толщ за последние 50 лет достигнут впечатляющий прогресс. Во многом он связан с обработкой материалов глубоководного бурения в Мировом океане. Полученные результаты внесли весомый вклад в разработку и совершенствование методики детальных стратиграфических исследований и определения возраста осадочных пород. Кроме того, они предоставили богатый материал для реконструкций геологических событий и изменений природных обстановок прошлых эпох. Существенную роль в этом отношении играют данные по ископаемым одноклеточным водорослям, в частности, диатомовым. Большой вклад в их изучение внесло совершенствование оборудования для идентификации микроостатков, в частности, широкое внедрение в практику электронной микроскопии. Это позволило добиться существенного “прорыва” в изучении ультраструктуры и морфологических особенностей строения панцирей диатомей, что привело не только к выделению новых родов и видов, но и к ревизии классификации и таксономии данной группы.

2. При изучении разрезов глубоководных скважин выявлено, что остатки диатомей широко представлены в донных отложениях. В ходе обработки полученных материалов установлено, что исследование ископаемых диатомей дает эффективные результаты по биостратиграфическому расчленению осадочных толщ кайнозоя. Изучение пробуренных третичных толщ, во-первых, позволило проследить в относительно полных разрезах пелагических фаций в различных регионах последовательную стратиграфическую смену комплексов диатомей. Во-вторых, были выявлены интервалы стратиграфического распро-

странения и географические ареалы многих видов диатомей (в том числе, ранее не известных в наземных разрезах), что дало возможность определить их важность для биостратиграфического расчленения и корреляции. При этом наибольший интерес и ценность представили исследования планктонных диатомовых. Так как ассоциации планктона быстро эволюционируют и имеют широкое географическое распространение, их изучение в итоге позволяет осуществлять дробное расчленение и обоснованные широкие корреляции древних толщ.

3. На основе выявления в морских разрезах смены комплексов к настоящему времени разработаны детальные океанические шкалы по диатомеям, представляющие собой последовательности смыкающихся биостратиграфических зон, которые прослеживаются в пределах обширных регионов Мирового океана. При этом отработана методика выделения различного типа зон, границы которых проводятся, прежде всего, по уровням появления и исчезновения маркирующих планктонных форм. Важно отметить, что такие зоны используются не только при исследовании отложений, формировавшихся в открытом океане. Они также успешно применяются при датировании и корреляции толщ окраинно-морских и наземных разрезов. Широкое внедрение зон (которые являются более дробными стратиграфическими подразделениями по сравнению с ярусами) в геологическую практику вывело стратиграфию на новый, более высокий, чем ранее, уровень. При этом уже трудно представить современные исследования морского кайнозоя без привлечения данных по изучению ископаемых диатомей.

4. Диатомеи являлись неотъемлемой частью кайнозойских морских экосистем. При изучении и восстановлении условий развития и формирования древних диатомовых ассоциаций было определено влияние на их распространение морских течений и апвеллингов; построены графики палеоклиматических флуктуаций и проведены реконструкции палеоокеанологических обстановок по различным временным срезам.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ № 16-05-00199.

Изменение микобиоты почв городских клумб на разных этапах их содержания

Глебова А.А., Иванова А.Е.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
nastik96.96@mail.ru*

Клумбы являются не только неотъемлемой частью современного озеленения, но и представляют собой уникальный объект для изучения городской микобиоты. При их содержании осуществляется комплекс агротехнических мероприятий, включающий применение рекультивационных смесей, обновление почвенного грунта при смене декоративных растений, мульчирование древесной щепой при подготовке клумб к зиме. Это может привести к интродукции в городскую почву новых группировок грибов, не характерных для почв данного региона, среди которых могут присутствовать виды, известные как патогенные и потенциально патогенные для растений, животных и человека.

Целью данной работы стала характеристика свойств и изменений микобиоты городских клумб при проведении агротехнических мероприятий в течение года, главным образом при смене декоративной растительности, древесной щепы и пара. В качестве объектов были выбраны клумбы из разных функциональных зон города Москвы: на придорожном участке (Ломоносовский пр.) и в парке (Воронцовский). В работе были использованы методы анализа почвенных свойств (содержание органического вещества, тяжёлых металлов, бензапирена и кислотность) и методы анализа почвенной микобиоты (выделение разных трофических групп грибов на селективные питательные среды и оценка грибной биомассы методом люминесцентной микроскопии).

В парковой зоне микобиота клумб сходна с микобиотой окружающих газонов по видовому разнообразию, численности КОЕ, преобладанию в структуре сообществ культивируемых грибов целлюлозолитических и сапротрофных видов. Весной отмечается развитие фитопатогенных грибов рода *Fusarium*. Сходство проявляется и в сезонных изменениях количественных характеристик микобиоты с максимумом в осенне-зимний период и минимумом весной. Отличием клумб от газонов является более высокое (до 2 раз) содержание грибной биомассы до 3,1 мг/г.

В придорожной зоне микобиота клумб отличается от микобиоты окружающих газонов сниженным видовым богатством и численностью КОЕ, а также иной структурой сообществ культивируемых грибов, отсутствием выраженной сезонной динамики этих показателей и стабильным в течение года содержанием грибной биомассы в пределах 0,9 – 1,2 мг/г почвы.

В клумбах, расположенных в разных функциональных зонах, состав и структура сообществ культивируемых грибов сходны. В результате регулярных обновлений грунта происходит сглаживание сезонной динамики структуры сообществ и содержания биомассы в придорожных клумбах, тогда как в парковых клумбах, не обрабатываемых большую часть года, выражены сезонные изменения этих показателей.

Выявлено отличие микобиоты придорожного газона от прочих биотопов по большей на порядок численности КОЕ, повышенному разнообразию, доминированию представителей рода *Penicillium* в составе сообщества. Сезонные изменения этих показателей в вегетационный период выражены слабо. Под снежным покровом грибная биомасса возрастает, а численность КОЕ и разнообразие культивируемых грибов снижаются (доминирующими становятся целлюлозолитические грибы родов *Trichoderma* и *Clonostachys*), структура грибного сообщества становится близка к сообществу в клумбе.

При экспонировании щепы под снежным покровом регистрируется заселение её почвенными грибами, в том числе фитопатогенными видами, принадлежащими к родам *Verticillium* и *Fusarium*, а с щепы в почву поступают целлюлозолитические грибы. После удаления щепы весной содержание целлюлозолитиков в почве резко сокращается.

Устойчивые к меди *Penicillium* образуют внеклеточные везикулы

Глухова Л.Б., Соколянская Л.О., Карначук О.В.

Лаборатория биохимии и молекулярной биологии, Томский государственный университет

GLB122@yandex.ru

Представители рода *Penicillium*, относящиеся к различным секциям *Lanata-divaricata* и *Exilicaulis*, были выделены нами из отходов добычи сульфидов металлов (Glukhova et al., 2018). Морфологические и физиологические характеристики, а также результаты филогенетического анализа последовательностей ITS, β -тубулина, кальмодулина и РНК-полимеразы RPB2 свидетельствуют о том, что изоляты ShG 4B и ShG 4C являются новыми видами, для которых предложены названия *Penicillium sherlovogorskii* sp. nov. (ShG 4B^T = CBS 143308^T, Herb. LEP 82401) и *Penicillium metallidurans* sp. nov. (ShG 4C^T = CBS 143309^T, Herb. LEP 82402).

Оба изолята растут в присутствии 3 г/л Cu^{2+} и образуют внеклеточные везикулы, размер которых варьирует от 0,12 до 4 мкм. Электронно-микроскопические исследования совмещенные с элементным анализом показали присутствие повышенного содержания меди в везикулах. Образование везикул может представлять механизм детоксификации у новых представителей рода *Penicillium*.

Исследования поддержаны грантом РФФИ № 18-34-00510.

Литература

Glukhova L.B., Frank Y.A., Danilova E.V., Avakyan M.R., Banks D., Tuovinen O.H., Karnachuk O.V. (2018) *Microb Ecol.* DOI: 10.1007/s00248-018-1186-0.

Современные тенденции в систематике диатомей и разнообразии водорослей Юго-Восточной Азии

Глущенко А.М., Куликовский М.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
gluschenkoam@studklg.ru

Диатомовая флора Юго-Восточной Азии, в отличие от фауны, а также флоры сосудистых растений, изучена очень поверхностно. История исследования диатомовых водорослей региона, включая такие страны, как Лаос, Камбоджу, Вьетнам, Мьянму, Таиланд и Малайзию насчитывает 153 года, но, в целом, число работ, касающихся как флоры, так и оценки качества поверхностных вод, было невелико (91). Почти все эти работы (в особенности те, которые вышли до издания монографии Round et al., 1990) были основаны на представлении о космополитном распространении диатомовых водорослей и широкой трактовке видов.

В своём изучении мы ограничились представителями 4-х порядков: Eunotiales, Mastogloiales, Symbellales и Naviculales. Также были учтены навикулоидные роды с неясным таксономическим положением, относящиеся к классу Bacillariophyceae. В изученных разнотипных водоёмах Лаоса, Камбоджи и Вьетнама было обнаружено 609 видов, разновидностей и форм, принадлежащих к 1 классу, 4 порядкам, 19 семействам и 47 родам. В Лаосе было выявлено 296 видов, в Камбодже — 130 видов, во Вьетнаме — 505 видов. Ведущими родами были *Eunotia* (184 вида), *Pinnularia* (163 вида), *Luticola* (50 видов), *Symbella* и *Encyonema* (по 38 видов), *Craticula* (24 вида), *Placoneis* (23 вида), *Humidophila* (18 видов), *Encyonopsis* и *Geissleria* (по 16 видов).

Из общего числа видов только 12 имеют широкое распространение, 24 вида имеют пантропическое распространение, 4 вида ранее были обнаружены только в Голарктике. Остальные виды, за редким исключением, являются новыми для науки. Большая часть идентифицированных таксонов ранее была известна только из Юго-Восточной и Восточной Азии.

Анализ диатомовых Юго-Восточной Азии позволяет нам говорить о довольно значительных её отличиях от диатомовых флор голарктических регионов и наличия черт, типичных для тропических районов.

В настоящее время в изучении диатомовых водорослей используется комплексный подход, включающий в себя различные методы. С помощью морфологических и молекулярно-генетических методов нами были изучены представители родов, входящих в состав семейств Peroniaceae, Sellaphoraceae и Stauroneidaceae.

Дальнейший анализ диатомовой флоры разнотипных водоёмов Юго-Восточной Азии позволит нам уточнить границы распространения родов и видов, а также выявить новые для науки таксоны.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (14-14-00555).

Планктонная флора Восточно-Сибирского моря

Гогорев Р.М.

Ботанический институт вод им. В.Л. Комарова РАН
RGogorev@binran.ru

В фитопланктоне Восточно-Сибирского моря в 2017 г. выявлен 141 вид водорослей из 56 родов, относящихся к 7 отделам: Bacillariophyta — 105, Cryptophyta — 1, Cyanoprocariota/ Cyanobacteria — 2, Euglenophyta — 1, Miozoa (динофлагелляты) — 22, Ochrophyta (золотистые и силикофлагелляты) — 7, Rhodophyta — 1. Из них 74 формы определены до рода, 2 формы неясного систематического положения.

Преобладающей таксономической группой являются диатомовые — 75 % от всего видового состава, они определяют разнообразие и развитие фитопланктона. На 2-м месте находятся динофлагелляты — 16 %, золотистые водоросли включают 5 % от состава, в этих 2-х группах отмечено большое число таксономически неопределенных цист.

Ведущими по числу видов являются роды *Navicula* (25), *Chaetoceros* (19), *Nitzschia* (14), *Protoperdinium* (7), *Thalassiosira* (6), что характерно для арктических морей. Большинство видов являются истинно-планктонными формами, значительное число бентосных и эпифитных видов отражают влияние ледовой флоры.

На всей акватории моря найден только 1 общий вид диатомовых: *Cylindrotheca closterium*. На большей части моря наиболее широко были представлены 8 видов диатомовых: *Chaetoceros diadema*, *Fossula arctica*, *Rhizosolenia hebetata*, *Synedropsis hyperborea*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira* spp., и 2 цисты динофлагеллят. Большинство этих видов водорослей широко распространены в арктических морях. Разнообразие и встречаемость золотистых и других водорослей в период исследований были незначительны, наиболее часто встречались виды *Dictyocha speculum* и *Dinobryon balticum*.

Общим для фитопланктона различных районов Восточно-Сибирского моря является преобладание диатомовых водорослей по числу видов. Число видов по станциям колеблется от 12 до 42. В полученном списке водорослей 63 вида (45 % от состава) являются редкими и встречены только 1 – 3 раза, большинство видов (83 %) были обнаружены 1 – 9 раз, что, вероятно, свидетельствует о неоднородности условий окружающей среды в исследуемый период.

Анализ и инвентаризация литературных данных (в основном, по диатомовым водорослям) с учетом таксономической ревизии отдельных ведущих родов показали, что флора Восточно-Сибирского моря насчитывает 147 вида (185 вместе с внутривидовыми таксонами). В том числе планктонная флора включает 75 видов, ледовая — 109.

В результате проведенных исследований значительно дополнена флора Восточно-Сибирского моря. С учетом литературных и оригинальных данных для моря известно 215 видов (256 вместе с внутривидовыми таксонами). Приведены первые указания для 19 видов водорослей (Bacillariophyta — 13, Miozoa — 5, Ochrophyta — 1).

Исследования выполнены в рамках Программы фундаментальных исследований РАН I.2.41 "Биоразнообразие природных систем и биологические ресурсы России" (№ ААА-А18-118032890101-8).

Первое обнаружение в России *Diaporthe phaseolorum* на подсолнечнике

Гомжина М.М., Ганнибал Ф.Б.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
gomzhina91@mail.ru

Введение. Грибы рода *Diaporthe* Nitschke широко распространены по всему миру. Известны они как сапротрофы, эндофиты и фитопатогены, вызывающие заболевания большого круга экономически значимых сельскохозяйственных культур, в том числе и подсолнечника.

Длительное время считалось, что на подсолнечнике развивается единственный вид рода *Diaporthe* — *D. helianthi*. Этот вид входит в список карантинных объектов, ограниченно распространённых на территории России, распространённый повсеместно в местах возделывания подсолнечника. Однако, все эти данные о распространении основаны на идентификации возбудителя исключительно по симптомам заболевания или по морфологическим признакам, формируемым изолятами в чистой культуре.

На настоящий момент известно 14 видов *Diaporthe* на подсолнечнике, как патогенных, так и сапротрофных. Надёжная идентификация этих видов может быть осуществлена только с применением молекулярно-генетических методов, но подобные работы в России ранее не проводились.

В результате фитосанитарного мониторинга подсолнечника, проведённого в 2016 году на территории Краснодарского края, из стеблей подсолнечника с симптомами поражения грибом *Plenodomus lindquistii*, было выделено 65 изолятов. Из них по морфологическим признакам 64 оказались видом *Pl. lindquistii*, а один MF 16-010 был предварительно идентифицирован, как *Diaporthe* sp. В настоящей работе была проведена идентификация этого изолята.

Для секвенирования таксономически информативных локусов, реконструкции молекулярной филогении и идентификации изолята, была амплифицирована область внутренних транскрибируемых спейсеров рДНК (ITS-локус), гены β -тубулина и фактора элонгации трансляции с соответствующими парами праймеров: ITS1F/ITS4, β tub2Fw/ β tub4Rd, EF1-728F/EF1-986R.

Для изучения морфологических признаков, изолят выращивали на картофельно-сахарозной питательной среде. Чашки Петри инкубировали в темноте при 20-22°C в течение 7 дней. Следующие 7 дней колонии 13 ч. в сутки облучали УФ (эритемные лампы ЛЭ-30, максимум излучения 310-320 нм).

По молекулярно-генетическим признакам изолят был идентифицирован как *Diaporthe phaseolorum*, поскольку на всех филограммах, как на построенных по отдельным участкам ДНК, так и на комбинированной, он с максимальными степенями бутстреп-поддержки входил в состав одной клады с референсным штаммом *D. phaseolorum*. В чистой культуре на КСА этот изолят формировал только структуры бесполого размножения — пикниды, содержащие три, характерных для представителей рода, типа конидий: α , β и γ .

Согласно полученным результатам и анализу литературы, изолят *Diaporthe phaseolorum* MF 16-010 является первой достоверной находкой этого вида на подсолнечнике на территории России.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 14-26-00067).

Молекулярно-генетические подходы в изучении популяций *Puccinia triticina*

Гультяева Е.И.

Всероссийский НИИ защиты растений

eigulyaeva@gmail.com

Популяционно-генетические исследования возбудителя бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss. в ВИЗР имеют почти полувековую историю. С использованием оригинального набора тестеров вирулентности Л.А. Михайлова в 1980 – 1995 гг. определила на территории РФ и сопредельных стран существование изолированных популяций *P. triticina*: кавказской, европейской и азиатской. Образцы популяций из Поволжья характеризовались высоким сходством, как с прочими европейскими образцами, так и с азиатскими. В проведенном нами анализе вирулентности российских популяций *P. triticina* в 2001 – 2017 гг. не отмечено существенных изменений в их пространственной структуре. Достоверная дифференциация выявлена между дагестанскими, западноазиатскими (западносибирские, уральские) и европейскими (центрально-европейские, северо-западные) образцами популяций *P. triticina*. Образцы северокавказской популяции *P. triticina*, собранные в Краснодарском, Ставропольском краях, отличались от дагестанских по фенотипическому составу и частотам вирулентности и были ближе по сходству с европейскими. Степень сходства волжских образцов *P. triticina* с западноазиатскими и европейскими варьировала по годам. Согласно сводным результатам за 17 лет волжская субпопуляция была ближе по сходству с центрально-европейскими, чем с западноазиатскими. Несмотря на стабильность межпопуляционной структуры *P. triticina*, в 2010 годах во всех регионах РФ отмечены радикальные изменения фенотипического состава.

Использование молекулярных маркеров для оценки структуры популяций возбудителя бурой ржавчины позволяет исключить селективное влияние растения-хозяина. Для изучения полиморфизма популяций *P. triticina* наибольшее распространение получили микросателлитные маркеры, подобранные в Cereal Diseases Laboratory. С их использованием мы изучили структуру популяций *P. triticina* в РФ в 2006 – 2014 гг. Значения индексов генетических расстояний (Fst, Rst, K_{Bm}) по микросателлитным маркерам подтвердили дифференциацию изученных изолятов *P. triticina* на три группы 1) западноазиатские, 2) европейские, 3) северокавказские. Северокавказские изоляты из Краснодарского и Ставропольского краев характеризовались меньшими различиями с европейскими, чем дагестанские. Проведенный анализ подтвердил ранее выдвинутое на основании анализа вирулентности предположение о наличии в России нескольких популяций гриба.

С использованием микросателлитных маркеров дополнительно изучили полиморфизм образцов популяций *P. triticina*, собранных на видах пшеницы и эгилопсов на Дагестанской опытной станции ВИР. Все изоляты с тетраплоидных видов характеризовались меньшим числом аллелей вирулентности и отличались от изолятов с гексаплоидных и диплоидных видов как по вирулентности, так и микросателлитным маркерам. Существенная дифференциация по вирулентности и микросателлитным локусам отмечена между изолятами с диплоидных видов *Ae. caudata*, *Ae. tauschii*, *Ae. sharonensis* и *T. monococcum*. Наличие дифференциации популяций патогена, выявленной по результатам анализа вирулентности и микросателлитного, указывает на существование нескольких генетически различающихся групп изолятов внутри дагестанской популяции. С использованием SNP маркеров оценено филогенетическое родство между изолятами с разных видов-хозяев. Все дагестанские изоляты были близки по сходству между собой с большинством референсных изолятов с твердой и мягкой пшеницы из разных стран, информация для которых взята из генбанка, что указывало на их сходную дивергенцию.

Работа по изучению популяций *P. triticina* на видах пшеницы и эгилопсов выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект №14-26-00067).

Проблемы систематики криптофитовых водорослей

Гусев Е.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
algogus@yandex.ru

Криптофитовые водоросли, или криптомонады (класс Cryptophyceae по ботанической номенклатуре) представляют собой обособленную эволюционную линию сравнительно небольших организмов, населяющих пресноводные, солоноватоводные и морские местообитания. Известно около 20 родов и более 100 видов криптомонад, однако реальное разнообразие группы недооценено и гораздо выше этих оценок (Hoef-Emden, 2016, Lane, Archibald, 2008). В частности, в последнее время описано 2 новых рода криптомонад (Laza-Martines, 2012, Majaneva, 2014). Подавляющее большинство криптофит — подвижные организмы, однако известны и виды, образующие колонии в многослойной слизистой оболочке. Применение молекулярно-генетических методов для изучения криптомонад выявило конфликт между молекулярно-генетическими данными и существующей системой, основанной на морфологическом описании таксонов. Необходимость ревизии этой группы организмов не вызывает сомнений. Уже проведённые исследования охватили лишь часть родов и небольшую часть видов в этих родах. Так, молекулярно-генетические исследования позволили уточнить и дополнить диагнозы для 12 видов и описать 2 новых вида рода *Cryptomonas* из 100 валидно описанных таксонов (Hoef-Emden, Melkonian, 2003, Hoef-Emden, 2007). В этих же исследованиях было выявлено, что существует много таксонов, которые невозможно различить морфологически (на основании существующих критериев), но которые отличаются генетически, и наоборот. Недостаточность данных, в частности, не очень большое число видов криптомонад, представленных в коллекциях живых культур, осложняет ревизию группы. В России специализированных исследований криптофитовых водорослей практически не проводилось, и большая часть информации о данной группе организмов содержится в работах, посвящённых фитопланктону. Идентификация криптомонад в таких работах вызывает большие сомнения из-за несовершенной методики сбора и фиксации проб и невозможности изучения живого материала. В докладе будут рассмотрены современные подходы к систематике и идентификации криптомонад и представлены данные о находках и распространении отдельных видов на территории России.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 18-04-01280_a.

Золотистые водоросли Байкальского региона

Гусева Е.Е., Гусев Е.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
mielenagus@yandex.ru

Золотистые водоросли — основной компонент фитопланктона, однако они могут играть важную роль в бентосе и нейстоне. По морфологии — это одноклеточные, колониальные и нитчатые организмы. При этом морфологически золотистые водоросли — очень разнообразная группа, включающая виды без твёрдых клеточных покровов, с образованиями в виде домиков, а также виды, имеющие специализированные кремнезёмные образования (чешуйки), покрывающие клетки. Биогеография группы слабо изучена. В частности, не так обширна литература по водоёмам России, особенно её азиатской части (Kristiansen, Preisig, 2007). Лишь несколько специализированных исследований флоры азиатской части России, где применялись методы, позволяющие корректно идентифицировать таксоны, опубликовано к настоящему времени, большинство из них относится к группе чешуйчатых золотистых

водорослей (Балонов, Кузьмина, 1986, Кузьмин и Кузьмина, 1986, 1987, Воробьёва и др., 1992, Kristiansen et al. 1997). В результате, было показано относительно высокое разнообразие золотистых водорослей в планктоне изученных водоёмов и описан ряд новых таксонов (Kristiansen et al. 1997, Волошко, 2009). В последнее время наблюдается повышение интереса к изучению этой группы водорослей в оз. Байкал и прилегающих территориях. Опубликован ряд работ, которые показывают высокое видовое разнообразие чешуйчатых золотистых водорослей этой территории (Bessudova с соавт., 2017, 2018, Firsova с соавт., 2017, Бессудова, Лихошвай, 2017, Гусев, 2016). В ходе экспедиций 2014 – 2015 гг. авторами был собран значительный материал на территории Тункинской котловины, Окинского плато и горных озёр Баргузинского хребта. Было обнаружено более 30 таксонов золотистых водорослей, включая редкие и новые для флоры России виды. В докладе будут приведены результаты исследований и рассмотрены особенности флоры золотистых водорослей региона.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 18-04-01280_а.

Репродуктивная биология диатомовых водорослей: 170-летняя история и перспективы исследований

Давидович Н.А.

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Карадагская научная станция имени Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН»
karadag-algae@yandex.ru*

Диатомовые были открыты в начале XVIII века неизвестным английским микроскопистом. Вскоре появились первые наблюдения за половым воспроизведением диатомовых и их жизненным циклом. Уже к первой половине XIX века сложилось вполне обоснованное представление о том, что диатомовые водоросли, как и большинство других организмов — сексуальные организмы, а их половое поведение трактовалось как конъюгация (Thwaites, 1847; Griffith, 1855; Carter, 1856, 1865; Smith, 1856; Pritchard, 1861; Lüders, 1862). Любопытно, что при этом не утихали споры о том, к кому принадлежат диатомовые — к растениям или животным (Ralfs, 1848). С точки зрения сегодняшнего знания об эндосимбиотическом происхождении пластид (Мережковский, 1909) эта дискуссия не была беспочвенной.

Были накоплены знания, позволившие установить ряд принципиальных положений, относящихся к жизненному циклу диатомовых. Прежде всего, это касается закономерностей изменения размеров клеток, а именно их постепенному измельчанию в ходе повторяющихся митотических делений и восстановлению исходных размеров в процессе полового воспроизведения — так называемое правило МакДональда-Пфитцера (McDonald, 1869; Pfitzer, 1869). В начале XX века Л. Гайтлер определил в жизненном цикле диатомовых наличие кардинального пункта, т.е. критического (порогового) размера клеток, переходя который клетки становятся способными к половому воспроизведению (Geitler, 1932, 1935). Классификация типов полового процесса, построенная Л. Гайтлером на основе работ предшествующих авторов, используется по настоящее время. Необходимо отметить провидческую попытку российского диатомолога К. Мережковского построить систему диатомовых, основанную на типах полового процесса (Мережковский, 1903). Относительно недавно именно особенности полового воспроизведения легли в основу последней классификации, предполагающей деление Bacillariophyta на три класса: Bacillariophyceae Haeckel, Coscinodiscophyceae Round & R.M.Crawford и Mediophyceae (Jousé & Proshkina-Lavrenko) Medlin & Kaczmarska (Medlin, Kaczmarska, 2004). Эта система находит всё большее количество подтверждений в виде молекулярных данных и базирующихся на них филогенетических построений (Medlin, 2016).

Недавно был показан пример гомоплазии в эволюционном развитии диатомовых. У *Ardissonea crystallina* (C.Agardh) Grunow, являющейся, согласно молекулярным данным,

представителем полярных центрических, был открыт неоогамный половой процесс (Davidovich *et al.*, 2017). До настоящего времени все центрические считались оогамными (исключая случаи аутогамии), при этом эволюционно более молодые пеннатные демонстрировали относительную изогамия и полное отсутствие жгутиковых сперматозоидов. Такая особенность ставит *A. crystallina* в ряд наиболее эволюционно продвинутых диатомей. В этой связи одной из перспектив исследований в области репродуктивной биологии и эволюции Bacillariophyta следует считать поиск среди Mediophyceae других видов, ушедших в своём эволюционном развитии от оогамии, свойственной центрическим диатомеям.

Диапазоны солёности, благоприятные для роста и полового воспроизведения некоторых диатомовых водорослей

Давидович О.И.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
"Карадагская биологическая станция им. Т.И. Вяземского –
природный заповедник РАН"

olivdav@mail.ru

Для каждого вида диатомовых существует оптимальная солёность среды, которая обеспечивает максимальные скорости вегетативного размножения. Однако, возможность и эффективность полового воспроизведения — важнейшего этапа в жизненном цикле диатомовых водорослей — также и в значительной степени определяется уровнем солёности водоёмов. Если в условиях определенной солёности половое воспроизведение окажется невозможным, то жизненный цикл водоросли не сможет повториться. Для того чтобы оценить возможность существования вида диатомовых в конкретных условиях, важно знать их способность к половому воспроизведению в этих условиях.

В экспериментах по изучению диапазонов солёности, благоприятных для роста и полового воспроизведения, участвовали пять черноморских видов диатомовых водорослей: *Tabularia tabulata* (C.A.Agardh) Snoeijs, *Haslea karadagensis* Davidovich, Gastineau & Mouget, *Hitzschia longissima* (Bréb. ex Kütz.) Grun. *Climaconeis scalaris* (Bréb.) E.J.Cox, *Ardissonea crystallina* (C.A.Agardh) Grun. Результаты экспериментов показали, что все они способны расти, делясь вегетативно, в относительно широких диапазонах солёности, минимальные и максимальные значения которых различаются в среднем в 25 раз. В то же время, в отличие от вегетативного роста, половое воспроизведение у всех изученных видов было возможно в гораздо более узких диапазонах солёности. В среднем для видов минимальные и максимальные значения этих диапазонов различались всего в 3,6 раза. Оптимальные значения солёности для воспроизведения черноморских видов оказались выше той солёности, в условиях которой они обитают.

Альгоценозы Евро-арктического региона: экология и биоиндикация

Денисов Д.Б.

Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение

ФГБУН ФИЦ «Кольский научный центр РАН»

proffessuir@gmail.com

Состояние сообществ водорослей является важнейшим показателем экологической обстановки и качества среды в целом, и представляет собой наиболее информативных маркер стабильности экосистем. Пресноводные альгоценозы Евро-Арктического региона крайне чувствительны ко всем изменениям факторов среды, включая динамику климатической системы и антропогенную нагрузку (Денисов и др., 2017). Водорослевые сообщества находятся в самом начале цепей питания, определяя структурно-функциональную организацию всей экосистемы. Водоросли тесно связаны с гидрохимическими, температурными, гидродинамическими и климатическими факторами, их видовой состав четко отражает условия окружающей их среды. Они также способны сами влиять на химический состав вод, особенно при массовом развитии; доминирующие в составе альгоценозов виды зачастую определяют ход различных круговоротов вещества и энергии в водной экосистеме, вносят вклад в процессы самоочищения водоемов. Было показано (Денисов, Кашулин, 2016), что отдельные представители водорослей водоемов Евро-Арктического региона обладают мощным потенциалом к массовому развитию при возникновении благоприятных условий, например при сочетании антропогенного эвтрофирования и потепления климата, что необходимо учитывать при экологических мониторинговых исследованиях и оценке качества вод.

Исторически облик альгофлоры арктических водоемов характеризовался преобладанием диатомовых и золотистых водорослей, значительную долю составляли харовые (десмидиевые). В последние десятилетия для некоторых водных экосистем наметилась тенденция доминирования зеленых водорослей и цианобактерий, а также периодического массового развития их отдельных представителей. Подобные процессы стали характерны не только для планктонных форм, но и для обрастателей: в Мурманской области было зафиксировано массовое развитие диатомовой водоросли *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) Schmidt. Как правило, формирование мощных водорослевых матов *D. geminata* способствует снижению ресурсного потенциала поверхностных вод вследствие трансформации грунтов, радикальных изменений структурно-функциональных характеристик водных экосистем, ухудшения условий нереста ценных промысловых сиговых и лососевых видов рыб и уменьшения их рекреационной привлекательности (Beville et al., 2012; Jellyman, Harding, 2016).

Разработка и совершенствование систем биоиндикации на основе водорослевых сообществ представляет особую актуальность в связи с мощным развитием промышленности и освоением стратегических ресурсов Арктической зоны РФ. В этой связи перспективными представляются исследования водорослевых сообществ, развивающихся в условиях мощной техногенной нагрузки. На примере малых озер, расположенных в зоне влияния медно-никелевого комбината, было показано, что одним из факторов устойчивости планктонных организмов к токсической нагрузке следует считать избыток биогенных элементов. При этом экстремальные концентрации токсикантов замедляют процессы эвтрофирования, что демонстрирует низкий трофический статус озер по показателям фитопланктона (Денисов и др., 2018).

Лихенобиота на поверхности валунно-кирпичной кладки стен соловецкого монастыря: благо или зло?

Дмитриева М.Б.^{1,2}, Калашникова К.А.², Пчелкин А.В.³, Сони́на А.В.⁴, Черенкова Н.Н.⁵

1. Государственный научно-исследовательский институт реставрации
 2. Российский государственный архив научно-технической документации
 3. Институт географии РАН
 4. Петрозаводский государственный Университет
 5. Кенозерский национальный парк
- bioest.maria@gmail.com

Традиционный взгляд на биообрастания как на нежелательное явление, изменяющее внешний облик и сохранность любого памятника, нуждается в серьезном переосмыслении. Это утверждение связано с недавним горячим обсуждением проблем реставрации стен Соловецкого монастыря. Лишайники золотисто-красного цвета, веками формировавшие покровы на поверхности стен Соловецкого монастыря, были оценены как опасные биодеструкторы, что привело к зачистке валунной кладки от лишайников в связи с опасениями за сохранность объекта.

О проблеме сохранения сформированного веками сообщества лишайников (лихенобиоты) на поверхности валунов в основном и пойдет речь в настоящем сообщении.

Крепость Соловецкого монастыря (XV – XIX вв.) — единственный в России фортификационный комплекс зданий, сложенных с использованием крупного природного валуна в сочетании с редчайшим по прочности кирпичом и кованым железом местного производства. Уникальной особенностью валунно-кирпичной кладки монастырских стен является сообщество лишайников с безусловным доминированием *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt. Именно этот вид на протяжении веков придает неповторимый колорит памятнику и является его украшением.

В 1992 году историко-культурный комплекс Соловецких островов был включен в список Всемирного наследия ЮНЕСКО, а в 2013 году он был отнесен к числу особо ценных объектов. Оказавшись в зоне особого внимания со стороны государственных властей Соловецкий комплекс быстро стал лакомым объектом для бизнес проектов по хозяйственному управлению, реставрации и туристическому сервису.

Реставрационные работы были начаты в 2016 г., но уже в августе того же года стали заметными катастрофические изменения привычного образа монастырских стен и башен: лишайники и растения были удалены с восточной и западной стен. Изменились цвет, тон, фактура и глубина рельефа древних стен и башен. Специалисты жаловались на необоснованное удаление с валунно-кирпичной кладки слоя золотисто-красных лишайников.

Результатом резонансного обсуждения проблем реставрации Соловецкого архипелага стало решение о прекращении реставрационных работ и создании экспертной рабочей группы для корректировки методов и технологии реставрационных работ. В нее вошли специалисты разных направлений: экологи, микробиологи, лишайнологи и материаловеды, которым предстояло оценить степень негативного воздействия эпилитного листоватого лишайника *Rusavskia elegans* на каменистый субстрат крепостных стен, определить возможные последствия удаления лишайниковых обрастаний и ответить на другие важные вопросы. Для выполнения указанных задач были проведены лишайнологические, микробиологические и другие исследования, которые показали отсутствие отрицательного воздействия талломов *R. elegans* на каменистый субстрат стен. В отдельных случаях этот вид лишайников оказывает положительное воздействие на субстрат: талломы *R. elegans* защищают поверхность от ветровой и водной эрозии, сглаживают температурные колебания. Более того, было установ-

лено, что *R. elegans* подавляет развитие других, агрессивных по отношению к субстрату, видов лишайников, и пр. Биологи экспертной группы на основании разносторонних исследований пришли к выводу, что на стенах Соловецкого монастыря сформировалась синузия с доминированием *Rusavskia elegans*, и лучше не трогать такое устойчивое климаксное сообщество и не провоцировать новые сукцессионные процессы. Результаты исследований и выводы согласуются с данными научной литературы, где описано немало примеров положительного воздействия лишайников на поверхность камня.

Старый-новый взгляд на дезинфекцию предметов культурного наследия

Дмитриева М.Б.^{1,2}, Калашникова К.А.²

1. Государственный научно-исследовательский институт реставрации

2. Российский государственный архив научно-технической документации

biorest.maria@gmail.com

При хранении и реставрации предметов культурного наследия специалисты нередко сталкиваются с признаками плесневого заражения. Многие хранительские инструкции и реставрационные методики предусматривают обязательную антисептическую обработку зараженных экспонатов в хранилищах или перед началом реставрационных работ. Для дезинфекции применяют специальные физические методы и химические препараты, которые уничтожают микроорганизмы и повышают устойчивость материала к микробной атаке. Однако во многих случаях сами методы и препараты, не безопасны для реставрируемых материалов, людей и окружающей среды.

Многолетний опыт исследования биологических повреждений произведений искусства, выполненных из самых разных материалов, показывает, что в фондах при длительном хранении предметов в надлежащих условиях происходит постепенное снижение жизнеспособности микроорганизмов вплоть до их полного уничтожения. На стол к реставратору часто поступают экспонаты со старыми плесневыми налетами, содержащими споры и клетки, которые уже потеряли жизнеспособность или количество которых невелико. В тех случаях, когда на реставрацию передают предметы со свежими активными очагами заражения, условия проведения работ и методы реставрации оказываются губительными для большинства микроорганизмов без применения специальных антимикробных обработок.

Необходимость пересмотра взглядов на обязательное применение дезинфектантов для борьбы с плесневым заражением предметов культурного наследия подтверждает наше исследование на примере модельных образцов зараженной бумаги XVIII в.

Зараженные естественным способом образцы бумаги, подвергали реставрационным процедурам (механической очистке, промывке, высушиванию, химической обработке). На каждом этапе отбирали пробы для учета численности микроорганизмов на поверхности бумаги. Результаты учета микроорганизмов показали, что после высушивания на воздухе зараженных образцов существенных изменений в количественном и качественном составе микроорганизмов не происходит. После механического удаления налетов изменения отмечены только для образцов с белыми налетами (представители класса *Basidiomycetes* больше не выделялись). Надо учитывать, что при механической очистке продолжается процесс высушивания. Фрагменты мицелия базидиальных грибов оказались неустойчивыми к таким обработкам. После промывки зараженных образцов водой наблюдали снижение численности и видового разнообразия. А после обработки этих образцов раствором трилона с последующей промывкой только единичные клетки (споры) сохраняли жизнеспособность. Таким образом наши исследования показали, что в процессе реставрации при многократном увлажнении и высушивании, при выдерживании предметов в комнатных условиях, при сухой механической

кой расчистке от загрязнений, при использовании разных способов промывки происходит существенное снижение численности микроорганизмов не только за счет механического их удаления, но и вследствие того, что споры грибов в увлажненном состоянии начинают прорастать и при этом теряют свои защитные функции.

Такие наблюдения были зафиксированы нами на практике при исследовании очагов заражения на масляной живописи, на предметах прикладного искусства, выполненных из текстильных материалов, дерева и пр. Вопрос о применении различных дезинфектантов в музейной и реставрационной практике широко обсуждали на рубеже XX и XXI вв., однако до сих пор многие хранители, консерваторы и исследователи придерживаются традиционных взглядов на проблему хранения и реставрации предметов с признаками плесневого заражения. С учетом широко обсуждаемых вопросов экологической безопасности окружающей среды и здоровья человека необходимо критически относиться к применению любых химических дезинфектантов.

Влияние углеводородного топлива на состав водорослевых сообществ

Дорохова М.Ф.

МГУ им. М.В. Ломоносова, географический факультет
dorochova@mail.ru

Изучено самовосстановление сообществ водорослей почв, загрязненных углеводородным топливом в полевом эксперименте. Исследования проведены в подзоне южной тайги, в окрестностях учебно-научной станции Сатино на пяти ключевых участках в основных для этой территории ландшафтах: водораздельной поверхности с дерново-подзолистыми почвами, склоне с дерново-глеевыми почвами и высокой пойме р. Протвы с пойменными дерновыми почвами. На каждом ключевом участке были заложены 4 экспериментальные площадки, в три из которых были внесены бензин АИ 92, керосин и дизельное топливо из расчета 500 г/кг почвы. Пробы отобраны через 4 года после заливки горючего из слоя 0 – 5 см почвы. Водоросли выращивались на среде Болда.

Во всех почвах, несмотря на высокую дозу загрязнителей, процесс самовосстановления водорослевых сообществ идет весьма интенсивно. Об этом свидетельствует довольно высокое видовое разнообразие водорослей загрязненных почв: оно составляет не менее 70 % от фонового числа видов в дерново-подзолистых почвах, а в дерново-глеевых и (при загрязнении бензином и керосином) в пойменных дерновых почвах превышает фоновый уровень. Однако ни в одном варианте эксперимента за 4 года не произошло полного восстановления сообществ водорослей: в загрязненных почвах их состав и структура, а также комплекс доминирующих видов существенно отличаются от состава и структуры водорослевых сообществ незагрязненных (фоновых) почв. Во всех загрязненных почвах возросла доля синезеленых водорослей в сообществах.

Дизельное топливо в целом оказало наиболее глубокое воздействие на состав почвенных водорослей. Так, в дерново-подзолистой почве под ельником с осинной мертвопокровным на экспериментальных площадках, загрязненных бензином и керосином, к настоящему времени сформировались водорослевые сообщества, характерные для лесных дерново-подзолистых почв — с наибольшим разнообразием зеленых и желтозеленых водорослей. На площадке, загрязненной дизельным топливом, состав водорослей очень специфичен: синезеленые и зеленые представлены одинаковым числом видов, что совершенно не свойственно лесным почвам.

Полученные результаты расширяют представления об устойчивости почв умеренной зоны к углеводородному загрязнению и могут быть использованы при разработке мероприятий по рекультивации загрязненных углеводородным топливом почв.

Биотрофные грибы: роль апоптоза в эволюции иммунитета растений-хозяев

Дьяков Ю.Т.¹, Багирова С.Ф.²

1. Кафедра Микологии и Альгологии, МГУ

2. Миллиорем, Лондон, Великобритания

bagirovasvetlana054@gmail.com

“Зиг заг” модель устойчивости растений была создана недавно. Развитие новой модели явилось важным звеном в понимании механизмов иммунитета на клеточном уровне. Программируемая клеточная смерть (апоптоз) играет ключевую роль в иммунитете растений к биотрофным грибным фитопатогенам. Многие гены устойчивости по сути являются рецепторами, запускающими сложную систему биохимических сигналов и внутриклеточных процессов, результатом которых является апоптоз, или реакция сверхчувствительности (СВЧ). Системные признаки апоптоза были подробно описаны и подтверждают центральную роль пластид, прежде всего митохондрий и хлоропластов, в инициации и развитии программируемой гибели клеток растений в ответ на внедрение биотрофных грибных фитопатогенов. Следующие свойства и признаки апоптоза являются результатом изменения активности пластид: изменение активности генов (ингибирование или, напротив, активация генов, связанных прямо или косвенно с апоптозом); изменение проницаемости клеточной мембраны (за счет регуляции активности каналов и мембранного потенциала); разбиение единой системы митохондрий (“митохондриона”) на единичные несвязанные между собой митохондрии; изменения в мембранах эндоплазматического ретикулума; появление характерных апоптотических везикул. Типичные признаки апоптоза, как морфологические, так и молекулярные, были описаны и у бактерий, и появление их в эукариотических клетках растений, связано с возникновением двумембранных структур и с остаточными признаками прокариот. Молекулярно-генетический анализ показал высокую степень гомологии генов, контролирующих апоптоз, и генов, отвечающих за функции деления митохондрий, а также цикл развития, например почкование, колоний прокариотических организмов. Современные данные подтверждают связь теории эндосимбиогенеза с наиболее продвинутыми моделями защиты клеток растений против грибных биотрофов. Высказано предположение об эволюции иммунитета растений с сохранением типичных признаков эволюции пластид, пропластид и эукариотических клеток-хозяев.

Почвенные водоросли окрестностей г. Усолье-Сибирское (Иркутская область)

Егорова И.Н., Шамбуева Г.С., Шергина О.В.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН

egorova@sifibr.irk.ru

Интенсивное развитие в современный период и внедрение методов молекулярной генетики, а также высокоразрешающей микроскопии в альгологические исследования привели к пересмотру филогенетических отношений многих таксонов водорослей, выявили, в частнос-

ти, генетические различия у ряда сходных по морфологическим признакам традиционных видов и родов, и, наоборот, сходство исследованного генетического материала у видов, фенотипически различающихся. Скорость получения молекулярной информации, например, в исследованиях микроводорослей, зачастую оказывается гораздо более высокой для ученых, имеющих постоянный доступ к соответствующему оборудованию, чем скорость получения морфологической информации, поскольку получение последней требует в ряде случаев длительных наблюдений, включая и наблюдения за жизненным циклом. Намечается тенденция сдвига направленности научных исследований в сторону более быстрого получения результата, который представляется и более отвечающим современным требованиям и более “надежным”. Традиционные альгофлористические работы, в частности, в исследованиях водорослей в наземных экосистемах, во многом критически оцениваются специалистами, ведущими молекулярно-генетические изыскания. Однако, необходимо отметить, что признание приоритета за молекулярной информацией и проведение работ только в этом направлении сужает и ограничивает в ряде аспектов наши знания о водорослях, функционирующих в тех или иных условиях, и роли фенотипа.

Нами изучались почвенные водоросли на территории и в окрестностях города Усолье-Сибирское Иркутской области, одного из старейших ее городов, основанного в XVII веке. Город являлся одним из крупных промышленных центров области, как следствие, характеризуется высоким уровнем загрязнения. Изучали водоросли в поверхностном слое серой лесной почвы, а также анализировали отдельные пробы с техногенных отвалов вблизи «Усольехимпрома». Исследования в настоящее время проведены только с использованием световой микроскопии, основаны на установлении особенностей морфологии и жизненного цикла водорослей.

Всего выявлено 60 видов: Cyanoprokaryota — 17 видов, Bacillariophyta — 2, Xanthophyta — 3, Eustigmatophyta — 3, Chlorophyta — 33, Streptophyta — 2 таксона видового ранга. Водоросли представлены преимущественно организмами нитчатого, коккоидного, колониального и сарциноидного типов морфологической структуры. Отмечены также гемимонадные и монадные организмы. На поверхности почвы и техногенного грунта в массе наблюдали нитчатых и колониальных представителей Cyanoprokaryota, коккоидных Bacillariophyta, Eustigmatophyta, Chlorophyta.

Для большинства выявленных видов характерно бесполое размножение. Для нескольких представителей хлорофитовых водорослей отмечена способность к половому размножению, инициации которого способствуют и факторы внешней среды. При этом в разных условиях может реализовываться разный сценарий воспроизведения организма.

Обнаружены водоросли, находки которых единичны или ранее не были известны для территории Байкальского региона, частью которого является и Иркутская область. В их числе представитель рода *Chloranomala* Mitra (Chlorophyta).

Видовое и внутривидовое разнообразие микромицетов Государственной коллекции фитопатогенных микроорганизмов ФГБНУ ВНИИФ

Жемчужина Н.С., Елизарова С.А.

ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии
zhemch@mail.ru

Коллекция фитопатогенных микроорганизмов ВНИИФ создана в 1960 году в результате исследований видовой и внутривидовой структуры популяций фитопатогенов в разных зонах страны и комплектовалась главным образом за счет наиболее вирулентных штаммов возбудителей болезней. В 1996 году Коллекции присвоен статус «Государственной коллекции».

В 2004 – 2013 годах проведена коренная реконструкция помещений Коллекции, в результате чего Коллекция стала одним из основных структурных подразделений института. Оснащение и оборудование Коллекции позволяет обеспечить надежное хранение штаммов фитопатогенов и проведение исследовательских работ на современном уровне. Коллекция содержит штаммы, изоляты и образцы возбудителей наиболее вредоносных болезней зерновых, картофеля, технических и овощных культур, относящихся к грибам, оомицетам, бактериям, вирусам, вириодам, фитоплазмам и нематодам, и предназначена для проведения фитопатологических, иммунологических, селекционных, генетических, токсикологических, паразитологических и других исследований.

В настоящее время Коллекция содержит более 4000 штаммов микроорганизмов, большая часть которых относится к микромицетам различных таксономических групп. Основную часть коллекции микромицетов составляют фитопатогенные грибы, являющиеся облигатными или факультативными паразитами растений. Возбудитель бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Erikss. представлен 1098 изолятами, возбудитель стеблевой ржавчины *Puccinia graminis f. tritici* Erikss. & Henning — 16 изолятами, возбудитель желтой ржавчины *Puccinia striiformis* Westend. — 22 изолятами. В коллекционных фондах содержится 289 штаммов грибов родов *Septoria* и *Stagonospora*, 282 штамма 16 видов грибов рода *Fusarium*, 51 штамм грибов рода *Alternaria*, 71 штамм *Bipolaris sorokiniana* Shoemaker, 59 штаммов *Magnaporthe grisea* (Hebert) Barr и 120 штаммов фитопатогенных грибов других родов и видов (*Botrytis*, *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Curvularia geniculata* (Tracy & Earle) Boedijn, *Drechslera*, *Geotrichum candidum* Link, *Monilia fructigena* (Pers.) Pers., *Penicillium*, *Phoma*, *Rhizoctonia*, *Sclerotinia*, *Venturia inaequalis* (Cooke) G. Winter, *Verticillium* и др.).

Большинство штаммов грибов родов *Fusarium*, *Alternaria* и *Bipolaris sorokiniana* изучены по признакам патогенности и фитотоксичности методом биопробы на семенах.

Регулярно происходит пополнение Коллекции новыми видами и штаммами фитопатогенных микроорганизмов, выделенных из образцов поражённых растений, доставленных из различных зон РФ или поступивших из рабочих коллекций отделов, лабораторий и групп института. Применяются современные методы хранения биоматериала, в том числе криоконсервация и лиофилизация. В зависимости от условий хранения периодически от 1 раза в 6 месяцев до 1 раза в 10 лет проводится анализ жизнеспособности и возобновление изолятов коллекции. Проводится работа по совершенствованию методов выделения, идентификации, размножения, консервации и хранения биоматериала.

Эколого-географические особенности генотипов

Fomes fomentarius (L.) Fr.

Жуйкова Е.В.

ФГАОУ ВО «Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина»

elena.zhuykova@urfu.ru

Fomes fomentarius (L.) J.J. Kickx (1867) (Polyporaceae, Polyporales, Agaricomycetes, Agaricomycotina, Basidiomycota) является характерным представителем трутовых грибов, вызывающих белую гниль древесных растений. Он обладает обширным ареалом в Северном полушарии: Евразии, Северной Африке и Северной Америке. *F. fomentarius* также отличаются высокая численность и трофическая, или субстратная пластичность. Изучение его морфологических, биохимических и физиологических характеристик показало высокую степень неоднородности этого вида. Исследования генетической изменчивости с помощью анализа ITS последовательностей выявили ее высокий уровень и показали наличие двух линий *F. fomentarius*: А и В. В России, где находится значительная часть ареала настоящего труто-

вика и присутствует большое разнообразие природных условий, работы по изучению генотипических и эколого-биологических характеристик генотипов особо информативны. Целью настоящей работы явилось изучение географических и экологических особенностей линий *F. fomentarius*.

Всего было проанализировано 133 ITS последовательности, 41 из которых была получена автором исследования. Выявлено 88 изолятов линии А и 45 — линии В.

Линия А неоднородна и делится на две сублинии: азиатско-североамериканскую А1 и северо-евразийскую А2. Представители сублинии А1 распространены в Южной Корее, Китае, Приморском крае, Сахалинской области, Японии, Канаде и США и преимущественно встречаются на *Betula* (25 из 36), а также на *Fagus* (6), *Alnus* (2), *Acer* (1), *Chosenia* (1) и *Quercus* (1).

Наиболее многочисленная сублиния А2 обнаружена на территории Германии, Австрии, Словакии, Латвии, Швеции, Армении и Китая. В границах Российской Федерации соответствующие изоляты идентифицированы в Московской, Свердловской, Челябинской, Иркутской областях, республиках Коми и Тыва, Алтайском и Приморском крае. Плодовые тела сублинии А2 были собраны с *Betula* (19 из 43), *Fagus* (7), *Populus* (6), *Alnus* (4), *Picea* (3), *Larix* (1), *Negundo* (1), *Quercus* (1) и *Ulmus* (1).

Линия В согласно филогенетическому анализу как и линия А имеет две сублинии. Первая из них — В1 — представлена небольшой группой изолятов из Азии (Иран, Непал, Китай, Южная Корея, Япония) и с Крымского полуострова. 6 образцов с идентифицированными субстратами росли на *Fagus* (2), *Alnus* (1), *Juglans* (1), *Pistacia* (1) и *Quercus* (1).

Сублиния В2 более многочисленна и включает в себя преимущественно изоляты из европейской части ареала *F. fomentarius* (Италия, Великобритания, Латвия, Словакия, Словения, Республика Крым), единично из Азии (Иран, Китай и Приморский край), а также в Челябинской области. Из 29 плодовых тел 5 были обнаружены на *Populus*, 4 на *Acer* и *Juglans*, по 3 на *Salix* и *Tillia*, 2 на *Aesculus*, *Fagus* и *Platanus*. Единичные находки отмечались для *Abies*, *Duschekia*, *Prunus*, *Quercus*.

В целом, *F. fomentarius* линии А статистически достоверно связан с *Betula* (значение критерия Пирсона $X^2 = 31,75$ при $p > 0,01$), в то время как представители линии В не обладают выраженным субстратным преферендумом, но и не встречаются на березах. Это, а также выше изложенные данные о распространении линий, говорят об устойчивом, не случайном характере их географических и экологических особенностей.

Экология гриба *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk. в составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 9» г. Петрозаводска

Заводовский П.Г.

МОУ «Средняя школа № 9», г. Петрозаводск
petr1483@mail.ru

Бореальные и арктические лесные экосистемы очень уязвимы в условиях глобальных изменений и возрастающих антропогенных нагрузок и все в большей степени осознаются как важнейшая часть всемирного природного наследия. Зеленые пояса и системы экологических коридоров создают условия для беспрепятственного распространения растений, грибов и животных не только в приграничной территории, но и на Европейском Севере в целом.

В связи с этим, важное значение для охраны лесов и лесного хозяйства Республики Карелия приобретают микологические и ботанические гербарии в школах и ВУЗах, поскольку являются местами идентификации и хранения видов дереворазрушающих грибов.

Трутовик плоский (*Ganoderma lipsiense* (Batsch) G. F. Atk.) — селится на пнях или древесине мертвых лиственных деревьев (чаще березе и тополе). Изредка его можно встре-

тить на стволах ослабленных или больных деревьев. Поселяясь на их поверхности, гриб постепенно разрушает древесину, образуя на ней белую или желтоватую гниль.

Плодовые тела многолетние, сидячие. Часто бывают расположены близко друг от друга. Шляпка 5 – 40 см в ширину, плоская сверху с неровными наплывами или с концентрическими бороздками, покрыта матовой коркой. Цвет сверху от серовато-коричневого до ржаво-коричневого. Очень часто плодовое тело покрыто сверху слоем ржаво-коричневого спорового порошка. Наружная (растущая) кромка имеет белый или беловатый цвет. Трутовик плоский — разрушитель древесины.

Встречается повсеместно на пнях и валежнике лиственных деревьев, обычно располагается невысоко. Вызывает белую или желто-белую (желтоватую) гниль древесины. Изредка поражает ослабленные живые деревья или древесину хвойных пород.

В составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 9» г. Петрозаводска преобладают деревья *Populus alba* L. В результате проведенных исследований МОУ «Средняя школа № 9» осенью 2018 г. (до настоящего момента микологического изучения территории не проводилось) нами были исследованы пни, валеж, порубочные остатки и живые деревья *Populus alba* L. Была собрана микологическая коллекция состоящая из 15 плодовых тел *Ganoderma lipsiense*, которая помещена в гербарий МОУ «Средняя школа № 9».

Сбор и идентификация афиллофороидных дереворазрушающих грибов проводились по методике составления гербария грибов и определителям.

Большее количество плодовых тел *Ganoderma lipsiense* было обнаружено на пнях, валеже и порубочных остатках *Populus alba*, поскольку по трофической приуроченности гриб относится к группе сапротрофов или ксилоторофов, поселяющихся на мертвой древесине и осуществляющих ее разложение. Полученные данные согласуются с мнением М.А. Бондарцевой, которая в своих работах по экологии грибов относит *Ganoderma lipsiense* к грибам характерных для крупномерного свежего и частично разрушенного валежа, порубочных остатков и пней. В России данный вид очень часто встречается в лесах, садах, парках и на большей части лесной зоны.

Дальнейшие исследования экологии гриба *Ganoderma lipsiense* в составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 9» г. Петрозаводска позволят оценить фитопатогенное состояние древесных растений и собрать новые гербарные образцы для школьной микологической коллекции.

Эффективность защиты сосновых насаждений от корневой губки с применением препарата Флебиопин на основе ксилотрофного гриба *Phlebiopsis gigantea*

Звягинцев В.Б., Волченкова Г.А., Савицкий А.В.

Учреждение образования «Белорусский государственный технологический университет»
zviagintsev@belstu.by; savandrei.1993@mail.ru

Биологические методы профилактики корневых гнилей в хвойных насаждениях имеют хорошую научную доказательную базу и широко применяются в странах Западной Европы. В условиях Беларуси прошел государственные регистрационные испытания биопрепарат Флебиопин, в основе которого используется субстратный конкурент возбудителя корневой губки *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. ксилотрофный базидиомицет *Phlebiopsis gigantea* (Fr.) Jülich. Применяемый в биопрепарате штамм *P. gigantea* отобран на территории Беларуси и по ряду хозяйственно важных признаков он не уступает штаммам, применяемым в западноевропейских аналогах. Задачей наших исследований была оценка полевой эффективности биологического метода с использованием препарата, получившего в настоящее время название Флебиопин, через 5 лет после его применения.

На базе Негорельского учебно-опытного лесхоза (Минская область) в 2012 году была проведена обработка свежесрубленных пней сосны обыкновенной после рубок ухода в типичных для региона чистых лесных культурах, созданных на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования. Именно в таких лесонасаждениях высока угроза возникновения очагов корневой губки. На момент закладки пробной площади древостой имел следующие характеристики: возраст — 46 лет; состав — 10С; бонитет — I; тип леса — сосняк орляковый; полнота — 0,9. Насаждение поражено корневой губкой в слабой степени.

Рабочую жидкость получали путем разведения биопрепарата до 10 млн. КОЕ на 1 л воды. Обработку проводили методом опрыскивания свежеспиленных поверхностей пней с нормой расхода 0,75 л на 1 м² спилов. Всего было обработано 693 пня. Контроль — часть выдела без обработки. Антропогенное воздействие на опытный объект было ограничено, лесоводственные мероприятия после обработки не проводились.

Спустя 5 лет после проведения лесозащитных мероприятий инфекционный процесс не прекратился, происходило и постепенное ухудшение санитарного состояния насаждения. Однако данные процессы характеризуются различной интенсивностью на контрольном и опытном участках. На опытной секции 51,4 % деревьев не имеют признаков ослабления, а доля сильно ослабленных и усыхающих составляет 12,9 %, в то время как в необработанной части насаждения количество сильно ослабленных и усыхающих деревьев (24,1 %) превышает количество деревьев без признаков ослабления (20,4 %). Средняя категория состояния деревьев на участке леса, пни в котором были обработаны биопрепаратом, составила II,0, а на секции без обработки — III,1. При этом на контрольном участке также высока доля сухостойных деревьев — 25,9 %, в то время как на опытном — 9,1 %. Следовательно, защитная обработка пней позволяет снизить интенсивность развития патологического процесса более чем в 2 раза.

Различия существенны и в таксационных параметрах древостоев на различных участках постоянных пробных площадей. Насаждения, произрастающие на контрольных секциях, имеют более низкие показатели по сравнению с опытными участками: на 5 % ниже средний диаметр древостоя, на 44,5 % ниже полнота и на 46,5 % — запас древостоя.

Таким образом, нельзя утверждать, что применение биологического препарата останавливает развитие очагов корневой губки за 5 лет. Однако даже при однократном внесении в насаждение биопрепарата с активным штаммом *P. gigantea* наблюдается ощутимое снижение интенсивности патологического процесса. Следовательно, путем массового вселения конкурирующего сапротрофного гриба в сосновые насаждения, подвергающиеся интенсивной лесохозяйственной деятельности, можно оказывать существенное влияние на их состояние и ограничивать вредоносность заболевания.

Ризоктониоз картофеля в короткоротационном севообороте

Зейрук В.Н.

*Всероссийский научно-исследовательский институт картофельного хозяйства им.
А.Г. Лорха.*

vzeyruk@mail.ru

Изучали проявление *Rhizoctonia solani* Kuhn (черная парша клубней) в стационарных специализированных картофельных севооборотах со степенью насыщения их картофелем 25 % (два варианта), 50 %, 75 % и 100 % (бессменная культура). Было установлено, что количество ростков при посадке здоровым материалом было выше, чем инфицированными клубнями на 8,0 – 8,8 %. При этом поражение ростков картофеля ризоктониозом при бессменной культуре достигало 82,6 %, а степень развития болезни равнялась 58,3 %.

Минимальные показатели болезни получены во всех севооборотах при посадке здоровым семенным материалом после предшественника смеси овса с горохом ($P = 7,7\%$; $R = 2,4\%$).

Поражение столонов ризоктониозом в контроле достигало 14,5 – 22,5 %, а после овса с горохом — 4,9 %. В варианте ячмень с подсевом клевера болезнь снижалась на 7,6 %. Наименьшее поражение стеблей картофеля также наблюдали в варианте овес + горох – 24,6 % и ячмень с подсевом клевера — 28,8 %.

Минимальное поражение корневой системы картофеля ризоктониозом было зарегистрировано после клевера — 50,0 – 75,0 %. Максимальное развитие «белой ножки» (совершенная стадия гриба *Hypochnus solani*, Pr. et. Del.) получено при бессменной культуре 62,6 – 76,6 %, как со здоровым, так и больным семенным материалом.

Грибы рода *Agaricus* Fr. на территории Российской Федерации: видовой состав, экология, проблемы охраны

Иванов А.И.

Пензенский государственный аграрный университет, ул. Ботаническая, д. 30. Пенза,
440014, Россия.

rcgkim@mail.ru

Род *Agaricus* по своей значимости занимает особое место среди агарикомицетов. Это связано с тем, что к нему относятся ценные съедобные грибы, которые успешно выращиваются в культуре. Среди них впервую очередь следует указать *A. bisporus* (J.E. Lange) Imbach. В мировом производстве съедобных грибов его культура занимает ведущее положение. Кроме того для пищевых целей выращиваются также *A. arvensis* Schaeff., *A. bitorquis* (J.E. Lange) Sacc., *A. urinaceus* (Jul. Schäff. et F.H. Møller) Singer (Бисько и др., 1983; Siwulski et al., 2014). Шампиньоны обладают не только высокой пищевой ценностью, но и лекарственными свойствами. (Ли Юй и др., 2009). Поэтому изучение грибов рассматриваемого рода имеет не только теоретическое, но и прикладное значение. Поэтому охрана их генетического фонда представляет собой актуальную научную задачу.

Как показал анализ литературных источников и материалов микологической коллекции БИН им. В.Л. Комарова РАН условиях России род *Agaricus* представлен 47 видами, т.е. он изучен с достаточной полнотой. Это подтверждается тем, что на территории других стран, расположенных в умеренном климатическом поясе, видовое разнообразие рассматриваемого рода выражается близкими цифровыми показателями (Вассер, 1980; Noordeloos et al., 2001; Galli, 2012; Siwulski et al., 2014).

В отношении грибов рода *Agaricus* территория России изучена неравномерно. Наиболее детально исследована Европейская часть. Грибы рода *Agaricus* обитают во всех свойственных ей природных зонах, однако их видовое богатство уменьшается с юга на север. В азиатской части России род *Agaricus* изучен значительно слабее.

Грибам рода *Agaricus* свойственен сильный внутривидовой полиморфизм и широкая норма реакции отдельных генов. Связанная с ними вариабельность морфологических признаков, затрудняет использование методов классической систематики при идентификации видов рассматриваемого рода. Благодаря молекулярно-генетическим исследованиям, многие виды оказались переведены в синонимы, что затрудняет сравнение региональных видовых списков.

Значительная доля редких и очень редких видов в видовом составе грибов рода *Agaricus* России не является результатом недостаточной изученности распространения представителей рассматриваемого таксона, а природной закономерностью. Она проявляется как на уровне отдельных регионов страны, так и на уровне микобиот территорий других государств.

Большинство видов рассматриваемого рода не связано с какими-либо конкретными природными экосистемами. Лишь немногие из них приурочены к климаксовым сообществами: к степным — семь видов, к лесным — восемь видов, к тундровым — один вид. Остальные представители рода распространены в местообитаниях испытывающих те или иные типы антропогенного воздействия. Это дает основание предполагать, что современное состояние растительного покрова является неблагоприятным для рассматриваемой группы грибов. Многие виды рода *Agaricus* тяготеют к пастбищным ландшафтам, роль которых в современном растительном покрове нашей страны относительно не велика и имеет тенденцию к сокращению.

Меры охраны в отношении редких видов рода *Agaricus* не могут быть универсальными, т.к. эти грибы имеют различную жизненную стратегию. В отношении к-стратегов вполне эффективной мерой охраны будет включение их местообитаний в состав ООПТ. Единственным эффективным методом сохранения генфонда г-стратегов может быть создание коллекций мицелиальных культур.

Высокая расообразующая способность патогенов и селекция гибридов томата, резистентных к ним

Игнатова С.И.

*Всероссийский НИИ овощеводства – филиал ФГБНУ ФНЦ по Овощеводству.
svil@bk.ru*

Во ВНИИ овощеводства с 80-х годов прошлого столетия проводится работа по селекции томата для различных типов теплиц: промышленных остекленных, пленочных, полистироловых, с обогревом или без него. Условия теплиц являются очень благоприятными для развития и распространения различных грибных, вирусных и других заболеваний, в частности, Фульвия фульвум (бурой пятнистости или кладоспориоза) *Cladosporium fulvum* (Cooke) Cifferi, вируса табачной и томатной мозаики. Серьезными особенностями данных патогенов является их высокая расообразующая способность, которая ставит перед селекционером задачу поиска методов, позволяющих получить гибриды и сорта с высокой долговременной резистентностью (во времени и пространстве). Одной из этих возможностей является совмещение в генотипе гибрида генов устойчивости разного типа: толерантности и сверхчувствительности.

У томата и его дикорастущих форм выделено несколько генов устойчивости к фульвия фульвум: Cf1, Cf2, Cf3, Cf4, Cf5, Cf6, Cf9. В течение всего периода изучения в 95 тепличных хозяйствах — с 1985г по настоящее время — расового состава патогена и реакции генотипов (дифференциаторов) с данными генами было установлено, что при появлении новой расы, поражающей очередной ген устойчивости, все генотипы кроме гена Cf1 меняли статус У на В, в то время как образцы с геном Cf1 сохраняли устойчивость на уровне Т — толерантность и имели единичные пятна поражения на листьях. Совмещение в одном генотипе этого гена с другими, потерявшими устойчивость, позволило нам получить гибриды F1, сохранившие высокий уровень устойчивости до настоящего времени: Ласточка, Красная Стрела, Северный Экспресс, Арлекин и многие другие, вошедшие в Государственный Реестр с 1991 г.

Аналогичная работа была сделана по вирусу табачной мозаики. Совмещение гена толерантности Tm1c генами, контролирующими сверхчувствительность Tm2 и Tm2/2, дает возможность защитить растения томата от всех известных в настоящее время штаммов вируса табачной и томатной мозаики, в том числе от очень опасного некротического штамма ВТМ, поражающего ген Tm 2/2.

Исследования биоцидного действия эфирных масел

Калашникова К.А., Дмитриева М.Б., Ефимова Э.Б., Титова Н.А.
Российский государственный архив научно-технической документации
kri2012@yandex.ru

В последнее время природные соединения растительного происхождения имеют все большее распространение и применение в различных сферах деятельности человека в виду отсутствия токсичных свойств и экологической безопасности. В архивной отрасли их использование перспективно для подавления жизнедеятельности микроорганизмов-биодеструкторов, главным образом, плесневых грибов, вызывающих необратимые повреждения бумаги. Целью эксперимента было изучение воздействия эфирных масел на активность микромицетов-биодеструкторов на поверхности зараженных архивных документов.

Исследованы 5 водных дистиллятов эфирных масел российского производства, в предыдущих экспериментах показавших хорошую биостатическую активность в отношении основных видов-целлюлозолитиков и других видов условно-патогенных плесневых грибов, развивающихся на бумажных носителях и присутствующих в воздушной среде помещений: эфирные масла гвоздики, цитронеллы, мяты, нероли, Melissa. Воздействие масел на плесневые грибы оценивали по количеству жизнеспособных КОЕ, выросших на чашках Петри после определенного времени выдерживания (15 и 34 сутки) документа в парах эфирных масел. Для этого были отобраны архивные документы, которые пострадали в аварийной ситуации и оказались зараженными естественным путем после намочания и недостаточно быстрого высушивания. В каждый отобранный документ, в то место, откуда предварительно были получены положительные результаты оценки зараженности, закладывали лист фильтровальной бумаги, смоченный 20 % спиртовым раствором эфирного масла и подсушенный на воздухе. Документ упаковывали в полиэтилен на длительный срок. Посев на чашки Петри осуществляли методом сухого смыва плесневых налетов стерильными ватными тампонами с площади $5 \times 5 \text{ см}^2$, тампоны суспендировали в пробирках со стерильной водой (10 мл). Полученную суспензию наносили по 0,2 мл на чашку Петри со средой Чапека и распределяли шпателем по поверхности чашки. Чашки Петри инкубировали в термостате при $(26 \pm 2) \text{ }^\circ\text{C}$ в течение 7 суток. По истечении этого срока чашки Петри просматривали, подсчитывали КОЕ на единицу площади (1 дм^2) и идентифицировали выделенные плесневые грибы до вида.

Всего было протестировано 30 зараженных архивных документов. Видовой состав микромицетов был довольно однообразен и включал 8 видов (расположены в порядке снижения частоты встречаемости): *Penicillium chrysogenum*, *P. cyclopium*, *Ulocladium consortiale*, *Stachybotrys chartarum*, *Chaetomium globosum*, *Aspergillus niger*, *Mucor plumbeus*, *Aspergillus versicolor*. После выдерживания зараженных документов в парах эфирных масел было отмечено существенное снижение численности вышеперечисленных видов. Показано, что эффективность действия эфирных масел зависит от плотности плесневого налета.

По результатам эксперимента можно сделать следующие выводы: 1) Выбранные эфирные масла оказывают подавляющее действие на обнаруженные на документах плесневые грибы; 2) Подавляющее действие зависит от длительности выдерживания документов с активными очагами плесневого заражения в парах эфирных масел; 3) На практике для снижения численности жизнеспособных спор грибов и фрагментов мицелия следует применять эфирные масла только после механического удаления плесневых налетов вручную.

**К 110-летию со дня рождения профессора МГУ
имени М.В. Ломоносова Зинаиды Эрнестовны Беккер
(1908 – 1986)**

Камзолкина О.В.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
o-kamzolkina@yandex.ru*

Доктор биологических наук, профессор. Доктор биологических наук, профессор Зинаида Эрнестовна Беккер (1908 – 1986) была выдающимся специалистом в области изучения грибов, ученым, известным как в России, так и за рубежом.

Зинаида Эрнестовна Беккер родилась в Московской области, в Мытниках. Мать Зинаида Николаевна Беккер (дев. Зограф). Дед по материнской линии Никола́й Юрьевич Зо́граф (1851 – 1919) — русский зоолог, заслуженный профессор Московского университета, кавалер французского ордена Почётного легиона.

Отец Зинаиды Эрнестовны — Беккер Эрнест Георгиевич энтомолог, профессор МГУ им. М.В. Ломоносова.

Природа щедро одарила Зинаиду Эрнестовну многими талантами: художественным, поэтическим, музыкальным, способностью к языкам. Но самое большое увлечение всей ее жизни были грибы. Она всегда говорила, что они достойны выделения в отдельное царство и что они больше похожи на животных по ряду признаков, чем на растения. Тем самым она предвидела создание современной системы живых организмов и положение в ней грибов, построенной через много лет после ее смерти.

В 1926 году З.Э. Беккер поступила в Университет на биологическое отделение физико-математического факультета, так как биологический факультет был организован только в 1930 году. Окончила кафедру низших растений биологический факультет МГУ в 1931 году. Зинаида Эрнестовна была одной из первых учениц Льва Ивановича Курсанова. Она всю жизнь почитала его, посвящала ему свои стихи и впоследствии книгу «Физиология грибов» (1963) и ряд других работ.

В 1934 – 1935 году она знакомится и работает с Ермольевой Зинаидой Виссарионовна по испытанию препарата пенициллина на возбудителе чумы сусликов лат. *Yersinia pestis*. При консультации Ермольевой Зинаиды Виссарионовны пускала заводы в Риге, Свердловске и др. городах по производству пенициллина.

Зинаида Эрнестовна работала во многих областях прикладной микологии и постоянно развивала фундаментальные аспекты знаний о грибах. Беккер З.Э. внесен значительный вклад в организацию антибиотической промышленности и производство пенициллина в нашей стране. С 40-х по 60-е гг. Беккер З.Э. возглавляла лабораторию новых антибиотиков грибного происхождения во Всесоюзном научно-исследовательском институте антибиотиков, где сейчас успешно работают ее ученики.

В 60 – 70 гг. З.Э. Беккер руководила лабораторией физиологии и биохимии грибов Института ботаники АН Туркменской ССР, где было создано новое направление комплексного подхода к борьбе с фузариозным вилтом хлопчатника, включающего широкие эколого-физиологические исследования.

Многие годы Зинаида Эрнестовна была связана с Московским университетом. И посвятила ему не одно стихотворение (привожу в конце текста статьи одно из ее стихотворений об университете). Она подготовила около 80 студентов-дипломников и несколько десятков аспирантов, которые теперь работают во многих республиках нашей страны, а также в Болгарии, Чехословакии, ГДР и др. странах.

Круг ее микологических исследований обширен. Проведенные и опубликованные З.Э. Беккер работы свидетельствуют о широте научных интересов и большой эрудиции. Она занималась морфологией, цитологией, физиологией и биохимией грибов. Верность объекту исследований дала ей возможность внести видный вклад в учение о грибах.

Последние 30 лет Зинаида Эрнестовна читала курс физиологии грибов на кафедре низших растений биологического факультета МГУ. Цикл ее лекций давал углубленные знания по физиологии и биохимии грибов и постоянно пополнялся новыми последними литературными данными, а также результатами собственных исследований. Лекции З.Э. Беккер привлекали не только студентов и аспирантов, но и специалистов разных областей микологической науки.

Университет

Я прохожу в старинные ворота
Как прежде с толстой книгой налегке.
Вот промелькнул давно знакомый кто-то
В профессорском помятом пиджаке.

Навстречу светлокрылою ватагой
Несется юность... Также вот и я,
Взметая волосы по ветру светлым флагом,
Бежала здесь когда-то. Здесь моя

Душа и Родина. Здесь и отец и дед
Росли, учились, были молодыми...
На всей земле такого места нет,
Где так все камни были бы моими.

Я прохожу ступеньками крутыми
В знакомый дом, в старинный строгий свет.
Ты весь в каком-то невесомом дыме,
Любимый друг мой, Университет.

Гербарии, коллекции растений,
В шкафах тяжелых толстые тома,
И этот запах странный и нетленный,
Чего? Не знаю даже и сама...

Быть может мудрости, прадедовской науки?
И мне еще теплей в тот миг, когда
Мне узловатую протягивает руку
Мой дорогой учитель, как всегда.

И в слух вступают медленные звуки...
Я слышу в шумах городов глухих
Огромный, тяжкий медный шаг науки,
Похожий на старинные стихи.

1944 год.

Золотистые водоросли (Chrysophyceae: Ochromonadales, Synurales, Paraphysomonadales) провинции Папуа (Индонезия)

Капустин Д.А.¹, Гусев Е.С.²

1. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

2. Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

Индонезийская провинция Папуа расположена в западной части о-ва Новая Гвинея. Единственные сведения о золотистых водорослях этого региона содержатся в работе В. Вивермана (Vyverman, 2006).

Нами обработано 20 проб из озер, канав и заболоченных водоемов провинции Папуа и обнаружено 23 таксона золотистых водорослей. Наибольшим разнообразием отличался род *Mallomonas* Perty — 15 таксонов, род *Paraphysomonas* de Saedeleer представлен тремя видами, которые пока идентифицировать не удалось, *Synura* Ehrenb. emend. Korshikov и *Spiniferomonas* E. Takah. — по 2 и *Chrysosphaerella* Lauterborn — 1.

Многие виды приводятся для водоемов Индонезии впервые, а *Mallomonas solea-ferrea* var. *irregularis* Nemsova et al. впервые найден за пределами Европы. В заболоченной луже в горах провинции Папуа нами обнаружен новый для науки вид, провизорно названный *Mallomonas papuensis* sp. nov. ad int. Не менее интересной является находка прежде считавшегося ископаемым вида *Mallomonas preisigii* Siver. Этот реликтовый таксон был недавно описан из эоценовых отложений в Канаде, и наша находка теперь позволяет считать его реликтом.

Сравнение видового состава золотистых водорослей Индонезийского Папуа с соседней Папуа Новой Гвинеей (Vyverman, Cronberg, 1993) показало значительные различия и лишь два таксона — *Mallomonas striata* var. *serrata* Harris et Bradley и *Spiniferomonas trioralis* E. Takah., оказались общими.

Большое число неидентифицированных чешуек свидетельствует о наличии потенциально новых видов, поэтому дальнейшее изучение золотистых водорослей провинции Папуа является перспективным.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №16-34-60099 мол_а_дж).

Изучение интенсивности поражения мучнистой росой клена остролистного

Карелина Е.Д.¹, Благовещенская Е.Ю.²

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

1. katjaramm@yandex.ru

2. kathryn@yandex.ru

Клён остролистный (*Acer platanoides* L.) является одним из наиболее часто поражаемых мучнистой росой (*Sawadaea tulasnei* (Fuckel) Nomma) деревьев в Москве. Однако интенсивность болезни может довольно сильно отличаться как на разных деревьях, так и в разных местообитаниях и районах города. В сентябре 2016 и 2017 годов на Большом газоне МГУ (Москва, Воробьевы горы) проводились полевые исследования, целью которых было оценить поражение молодых деревьев клена мучнистой росой, как вблизи автодороги (Университетского проспекта), так и в глубине зеленой зоны.

В 2016 году были заложены 4 пробные площадки (100 м² каждая), в 2017 году, дополнительно были заложены ещё две. На площадках отмечались все деревья клёна, которые были выше 50 см. С деревьев собирали по 3 – 5 листьев, которые затем гербаризировались. С высоких деревьев, листва которых находилась на уровне 2 м и выше, листья не брали.

Для определения интенсивности поражения листьев по гербарному материалу в программе Adobe Photoshop оценивали процент площади пораженной поверхности; анализ данных проводили в программах Excel и Statistica.

На площадках было отмечено от 10 до 50 деревьев клёна. Поражение деревьев мучнистой росой оказалось очень неоднородным, присутствовали как совершенно здоровые деревья, так и, в непосредственной близости от здоровых, — больные. На ближайших к проспекту площадках распространённость болезни (доля больных деревьев) составляла около 100 %, на расположенных в глубине зеленой зоны значения были меньше и наименьшая распространённость болезни (18%) отмечена для площадки № 6, расположенной в центре Большого Газона.

Интенсивность поражения также показывает существенные разбросы значений, варьируя от 0 (здоровые деревья) до 56,2 %. Распределение этих значений оказывается далеким от нормального, как для объединенных данных, так и для отдельных площадок. Так, для данных 2017 г. коэффициент асимметрии составляет 2,2 для суммарных данных, достигая значения 3,4 для площадки № 4. Такие высокие показатели иллюстрируют то, что среди пораженных растений в целом преобладают листья с незначительной площадью пораженной поверхности, даже если глазомерная оценка и говорит что-то другое. Сильное поражение (иногда до 80 % листовой пластинки) отмечается только у единичных экземпляров, зато оно сразу «бросается в глаза», провоцируя переоценку общего поражения на территории.

Несмотря на большой разброс полученных данных, фактор местоположения в поражении клёнов мучнистой росой оказался значимым и в 2016, и в 2017 году (по критерию Краскела-Уоллиса). Поражённость деревьев клёна на площадках, расположенных в непосредственной близости от автодороги, была значимо выше по сравнению с таковой на площадках в центральной части Большого Газона МГУ. Наиболее поражённой как в 2016, так и в 2017 году оказалась площадка № 1 (13,0 % в 2016 году и 33,5 % — в 2017). Повышение поражённости на данной площадке в 2017 году связано с проведенной вырубкой деревьев, что привело к «открытию» территории по отношению к споровой нагрузке, а также, возможно, ослаблению отдельных деревьев, оказавшихся в стрессовых для них условиях.

Коллекция диатомовых водорослей лаборатории молекулярной систематики водных растений ИФР РАН

Кезля Е.М., Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Шкурина Н.А, Куликовский М.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
melosira@mail.ru, max-kulikovsky@yandex.ru

В настоящее время наиболее актуальными и перспективными направлениями в альгологии стали молекулярно-генетические исследования, изучение биохимических свойств водорослей, поиск биотехнологически ценных штаммов, изучение филогенетических связей и т.д. Материалом для таких исследований служат культуры живых водорослей.

Создание коллекции монокультур диатомовых водорослей было начато М.С. Куликовским и Е.С. Гусевым. Первые штаммы были выделены из проб, привезенных из экспедиций на озеро Байкал, Рыбинское водохранилище и из Вьетнама. Позднее коллекцию дополнили штаммы из Индонезии, повторно были организованы экспедиции во Вьетнам, на Байкал и Рыбинское водохранилище. Собран обширный материал в водоемах Монголии, Индонезии, Арктики. Позже коллекцию дополнили штаммы, выделенные из проб водоемов Крыма, Краснодар, Испании, Абхазии, Японии, Эфиопии, Карелии, Алтая, Индии. В результате коллекция насчитывает около 3218 штаммов. Для определения видов и изучения морфологии подготовлены постоянные препараты. Большая часть проанализирована на световом микроскопе, создана иконотека микрофотографий. Для 1566 штаммов проведены молекулярно-

генетические исследования при помощи нуклеотидных последовательностей генов 18SrDNA и хлоропластного *rbcL* и ряда других.

В настоящее время сотрудники лаборатории продолжают исследование филогении водорослей, отрабатывают технологии ведения культур. Развивается направление по изучению биохимических свойств диатомовых с целью поиска штаммов, продуцирующих ценные химические соединения и возможности их последующего использования для биотехнологии и прикладных сфер.

Коллекция культур диатомовых водорослей лаборатории молекулярной систематики водных растений является одной из крупнейших в мире и России, а ее использование позволяет получать научные результаты на международном уровне и публиковать статьи в ведущих изданиях.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-14-00555.

Популяции фитопатогенного гриба *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn на территории России

Кокаева Л.Ю., Яремеева М.М., Побединская М.А., Белосохов А.Ф., Еланский С.Н.

Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова
kokaeval@gmail.com

Базидиомицет *Rhizoctonia solani* Kühn (телеоморфа *Thanatephorus cucumeris* (A.B.Frank) Donk) вызывает широко распространенное опасное заболевание картофеля — ризоктониоз. Высокая вариабельность *R. solani* позволяет ему адаптироваться к поражению разных сортов и даже видов растений, а также к применяемым против него фунгицидам.

В лаборатории микологии и теоретических основ фитопатологии были выделены в чистую культуру и изучены изоляты возбудителя ризоктониоза картофеля из разных регионов России: Костромской, Московской, Владимирской областей, Дальнего Востока, а также из импортированного из Германии семенного картофеля. Все изоляты были выделены из склероциев на клубнях картофеля и имели типичные для вида *R. solani* морфолого-культуральные и микроскопические признаки, а также многоядерные клетки.

Для изучения генотипического разнообразия патогена был исследован участок ITS1-5,8S-ITS2 (далее ITS), а также ген транскрипционного фактора элонгации *tef-1α*. Большинство штаммов было отнесено к группе AG-3, внутри которой было выявлено несколько подгрупп. Два штамма были отнесены к группе AG-5. Были выявлены генетические различия внутри анастомозных групп AG-3 и AG-5, причем высокая вариабельность наблюдалась не только в некодирующих последовательностях (ITS), применяемых для изучения внутривидового разнообразия, но и в маркерах, используемых на более высоких таксономических уровнях (*tef-1α*). Группирование штаммов по региональному принципу не было отмечено.

Штаммы патогена были протестированы на способность к росту при повышенной температуре (+34 °C) и на устойчивость к фунгициду пенцикурон (препарат «Престиж»), широко применяемому для борьбы с ризоктониозом. Были обнаружены три штамма, способных расти при высокой температуре, а также обладавшие высокой устойчивостью к пенцикурону. Секвенирование регионов ДНК ITS и *tef-1α* этих штаммов показало, что два изолята (13M2PT1 и 12S2PT7) относятся к группе AG-5, третий (14BMrс6) — к AG-3 относятся к группе AG-5, третий (14BMrс6) — к AG-3. Оба штамма группы AG-5 отличались высокой патогенностью в отношении прорастающих семян рапса и сравнительно низкой — в отношении семян томата; все 3 устойчивых к пенцикурону штамма были более агрессивны в отношении ростков картофеля сорта Волат, по сравнению с прочими исследованными штаммами.

Анализ поражаемости ризоктониозом стеблей 8 сортов картофеля российской и белорусской селекции показал, что сорта картофеля сильно различались по устойчивости к штаммам

возбудителя ризоктониоза. Для теста был использован один штамм группы AG-5, устойчивый к пенцикуруну (13M2PT1) и 2 чувствительных штамма группы AG-3. Сорт Журавинка был устойчив ко всем трем использованным для тестирования штаммам. Сорт Зорачка был чувствителен ко всем исследованным изолятам. Сорта Рагнеда, Уладар, Романо, Невский поражались изолятами в средней степени. Сорта Волат и Лад были устойчивы к изолятам AG-3, но абсолютно неустойчивы к штамму AG-5.

Таким образом, в результате проведенных исследований впервые в России были выявлены изоляты группы AG-5 на картофеле. Обнаружены агрессивные к растениям картофеля и способные расти при высокой температуре штаммы, при этом устойчивые к пенцикуруну.

Результаты показывают, что лабораторное тестирование устойчивости сортов к ризоктониозу необходимо проводить с использованием набора штаммов, выделенных с картофеля в разных регионах и различающихся по своим биологическим и патогенным свойствам. Особое внимание следует обратить на повышенную агрессивность штаммов группы AG-5 к картофелю.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (№ 18-34-00280) и гранта Президента РФ (№ МК-2518.2018.11).

Вторичные метаболиты цианобактерий: экологический и биотехнологический аспекты

Кокшарова О.А.

*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
koksharova@genebee.msu.ru*

Цианобактерии, древнейшие фотоавтотрофные микроорганизмы, распространены повсеместно на нашей планете и вносят существенный вклад в циклы азота и углерода. Они являются эволюционными предшественниками хлоропластов. Цианобактерии вместе с растениями определили и поддерживают кислородный состав атмосферы. В течение последних двух десятилетий они привлекают особое внимание исследователей, занимающихся изучением экологической альгологии и микробиологии. Цианобактерии синтезируют сотни молекул вторичного метаболизма. Эти молекулы относятся к различным химическим классам, таким как поликетиды, нерибосомные пептиды, небелковые аминокислоты, сахараиды, алкалоиды, терпеноиды и другие.

Некоторые вторичные метаболиты цианобактерий обладают сильным токсическим действием на эукариотические организмы. Среди них выделяют гепатотоксины, нейротоксины, дерматотоксины. Широкое распространение цианотоксинов, часто связанное с цветением водоемов, вызывает все большую озабоченность и необходимость изучения процессов регуляции их синтеза, а также понимания их биологических функций в жизни самих цианобактерий. Использование современной аналитической техники и биоинформационных ресурсов позволяет идентифицировать вторичные метаболиты как в клетках цианобактерий, так и в окружающей их среде. Применение различных экспериментальных методов (микробиологических, биофизических, молекулярно-генетических, геномных, транскриптомных, протеомных, и других) способствует всестороннему изучению молекулярных механизмов биологического действия вторичных метаболитов цианобактерий. Функции их разнообразны. Они могут играть важную роль в виде метаболитов, аллелопатических химических веществ, в передаче сигналов и в ответе на стресс. Аллелопатические функции вторичных метаболитов обеспечивают цианобактериям конкурентное преимущество, позволяя контролировать рост и развитие водорослей и грибов, препятствовать росту и размножению поедающих цианобактерии беспозвоночных и позвоночных животных. Вторичные метаболиты, такие как микроцистины, например, могут быть хелаторными агентами, позволяющими цианобак-

териям связывать ионы металлов. Молекулы микоспоринов обеспечивают защиту клеток цианобактерий от жесткого ультрафиолета. Вторичные метаболиты, такие как небелковая аминокислота ВМАО, могут изменять экспрессию определенных генов в клетках нитчатых гетероцистных цианобактерий, приводя к нарушениям клеточной дифференцировки и процесса азотфиксации, что может оказывать эффект на численность и состав цианобактериального сообщества в условиях нехватки связанного азота в среде роста. Таким образом, можно отметить, что возникший в процессе эволюции энергозатратный синтез разнообразных вторичных метаболитов обеспечил прекрасные адаптационные возможности и метаболическую пластичность цианобактерий в природных сообществах.

Помимо фундаментального значения рассматриваемой проблемы, обширные знания о разнообразии и физиологии цианобактерий, а также наличие всех экспериментальных инструментов, создали основу для развития прикладных и биотехнологических исследований. Биологические активности вторичных метаболитов цианобактерий включают в себя антибактериальную, противовирусную, противогрибковую, противоводорослевую, противоопухолевую. В связи с этим, цианобактерии рассматриваются как наиболее перспективная группа организмов для получения вторичных метаболитов с целью поиска новых лекарственных препаратов.

Работа поддержана грантом РФФИ 17-04-00412.

Альгологические исследования в пресноводных экосистемах республики Карелии

Комулайнен С.Ф.

Институт биологии КарНЦ РАН

komsf@mail.ru

Первые сведения о водорослях, найденных в водоемах Карелии приведены Х. Я. Гоби (1879) в статье, опубликованной после поездки по Ладожскому озеру. До середины 20-х годов прошлого столетия альгологические сборы проводились в случайно выбранных озерах и реках (В.М. Арнольди, М.А. Алексеенко, С.М. Вислоух, Я.В. Ролл). Однако именно эти работы положили начало составлению альгофлоры водоемов Европейского Севера России. Наиболее фундаментальной является монография Е.Н. Балахонцева (1911) о фитопланктоне Ладожского озера, которая стала классической в истории альгологических исследований в России.

Второй этап альгологических исследований в Карелии связан с промышленным освоением территории и стремлением получить достоверные данные о биопродукционных и рыбохозяйственных возможностях водоемов. Сборы водорослей часто проводились выдающимися российскими ботаниками и флористами: Л.Г. Раменским, В.П. Савичем, Ю.Д. Цинзерлингом. Для обработки они передавались А.А. Еленкину, Н.Н. Воронихину, Е.К. Косинской и использовались при составлении флористических сводок. Наибольшее внимание уделяется изучению структуры и распространению диатомовых водорослей в связи с поисками диатомитов (В.С. Вислоух, Р.Р. Колбе, К.К. Марков, В.К. Чернов, В.С. Порецкий, А.П. Жузе, В.С. Шешукова). С этим периодом связаны ставшие классическими работы, касающиеся изучения сообществ прикрепленных водорослей в реках (В.К. Чернов, В.С. Порецкий). Альгологические исследования на водоемах Карелии в эти годы активизировались благодаря открытию Бородинской биологической станции (1926), Карельского научно-исследовательского института (1930), Карельской научно-исследовательской рыбохозяйственной станции (1931), Карело-Финского (затем Петрозаводского) университета (1940).

Третий этап можно определить, как стационарно-экспедиционный, связанный с проведением многочисленных исследований, выполненных как сотрудниками научных учреждений,

находящихся в пределах Карелии, так и целенаправленно организованными экспедициями центральных научных учреждений страны. Детальные, комплексные исследования структуры водорослевых сообществ были проведены сотрудниками Института Озероведения на Ладожском и Онежском озерах (Н.Н. Давыдова, Н.А. Петрова, И.С. Трифонова, М.А. Рычкова, Г.И. Летанская, Е.В. Протопопова, А.Л. Афанасьева, О.А. Павлова, А.Г. Русанов). На малых озерах проводились исследования сотрудниками Зоологического института (В.Н. Никулина), Института Водных проблем Севера КарНЦ (И.Г. Вислянская, Т.А. Чекрыжева, А.Н. Шаров, Ю.Л. Сластина), Петрозаводского государственного университета (Т.А. Иешко, И.И. Попченко), Ботанического института (Л.Н. Волошко, А.Ф. Лукницкая), Санкт-Петербургского научно-исследовательского центра экологической безопасности (Е.Ю. Воякина), Санкт-Петербургского государственного университета (М.А. Маринич), Северного НИИ Рыбного Хозяйства (Н.С. Гордиенко), Института биологии внутренних вод (С.И. Генкал).

Значительно реже в исследованиях анализировалась структура альгофлоры рек. Известны лишь работы И.С. Трифоновой, выполненные на реке Кеми и на притоках Ладожского озера, И.Г. Вислянской — на притоках Онежского озера и А.И. Калугина — в системе Кенти-Кенто. Анализу структуры альгоценозов обрастаний в реках посвящены исследования Е.В. Станиславской (Институт Озероведения) и С.Ф. Комулайнена (Институт биологии КарНЦ).

Охраняемые и редкие виды грибов и лишайников на территории биологической станции Яргу «Улейма»

Кондакова Г.В.

*Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова
gvkondakova@mail.ru*

Биологическая станция «Улейма» факультета биологии и экологии Ярославского государственного университета им. П.Г. Демидова (биостанция Яргу) расположена на западе Ярославской области (ЯО), в месте впадения реки Улеймы в реку Юхоть (приток р. Волги). Территория находится на границе двух геоботанических подзон — южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, что обуславливает разнообразие растительности, типов фитоценозов, богатство микобиоты, флоры и фауны. Часть территории биостанции и её окрестностей входит в состав памятника природы «Стрелка впадения р. Улеймы в р. Юхоть» и зоологического Верхне-Волжского государственного природного заказника.

Разнообразие микобиоты ЯО к настоящему времени включает более 600 видов макромицетов, более 300 видов микромицетов, а также 278 видов лишайников. На территории биостанции Яргу на сегодняшний день обнаружено 122 вида грибов и 125 видов лишайников. Из грибов, в основном, выявлены макромицеты из отделов Ascomycota и Basidiomycota — микоризообразователи, ксилотрофы (паразиты и сапротрофы), подстилочные и гумусовые сапротрофы. Кроме макромицетов обнаружены 11 видов фитопатогенных микромицетов, вызывающих заболевания высших растений (мучнистая роса, ржавчина, пятнистости и деформации листьев и стеблей). Среди встречающихся на биостанции макромицетов 5 видов являются охраняемыми и включены в Красную книгу ЯО (2015) с категорией «3» — редкий. Это *Gyroporus cyanescens* (Bull.) Quél., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Leccinum versipelle* (Fr. & Hök) Snell (syn. *Leccinum percandidum* (Vassilkov) Watling), *Phaeolepiota aurea* (Matt.) Maire, *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. Последний вид имеет также федеральный ранг охраны и включён в Красную книгу РФ (2008). Довольно редким в ЯО является обитающий на биостанции *Climacodon septentrionalis* (Fr.) P. Karst., ксилопаразит, развивающийся здесь на живых берёзах. Стоит также отметить не упоминавшийся до сих пор для ЯО *Elaphomyces*

granulatus Fr. Этот вид является микоризообразователем и чувствителен к уничтожению старовозрастных лесов, нарушению и загрязнению почвенного покрова.

Среди встречающихся на территории биостанции лишайников также имеются редкие и уязвимые виды. Из них 6 включены в Красную книгу Ярославской области: 1 вид с категорией «1» — находящиеся под угрозой исчезновения — *Cladonia turgida* Hoffm.; 4 вида с категорией «3» — редкий: *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *Bryoria simplicior* (Vain.) Brodo et D. Hawksw., *Peltigera polydactylon* (Neck.) Hoffm., *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg; 1 вид с категорией «4» — малоизученные или не определённые по статусу — *Peltigera extenuata* (Nyl. ex Vain.) Lojka. Кроме них, обнаружены редкие для ЯО виды рода *Cladonia*, формирующие напочвенный ярус в зеленомошных и берёзовых сосняках биостанции. Это *C. crispata* (Ach.) Flot., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. gracilis* (L.) Willd., *C. gracilis subsp. turbinata* (Ach.) Ahti, *C. pyxidata* (L.) Hoffm. *C. squamosa* Hoffm., *C. subulata* (L.) Weber ex F.H. Wigg., *C. verticillata* (Hoffm.) Schaer. Эти виды чувствительны к рекреационному воздействию, прежде всего, к вытаптыванию. На территории биостанции и её окрестностей обнаружены также виды, редкие для Центральной России (ЦР). Это *Arthonia exilis* (Flörke) Anzi, *Buellia erubescens* Arnold, *Catillaria nigroclavata* (Nyl.) Schuler, *Lecanora intumescens* (Rebent.) Rabenh., *Naetrocymbe rhyponota* (Ach.) R. C. Harris, *Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr. Последние два вида являются чрезвычайно редкими для ЦР.

Микромицеты — эпилбионты двустворчатых моллюсков Черного моря

Копытина Н.И.

Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН, г. Севастополь

kopytina_n@mail.ru

Мясо моллюсков — диетический продукт, имеющий прекрасные вкусовые качества, содержит незаменимые для человека аминокислоты, витамины и микроэлементы.

В результате эпизодических исследований грибов на створках моллюсков Чёрного моря было обнаружено 47 видов грибов из отделов: Ascomycota (44 вида), Zygomycota (2), Oomycota (1); 6 классов — Dothideomycetes, Sordariomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Mucoromycetes, Mortierellomycetes, Incertae sedis (Oomycota); порядков Pleosporales, Hypocreales, Eurotiales, Helotiales, Microascales, Botryosphaeriales, Lulworthiales, Capnodiales, Sordariales, Mucorales, Mortierellales; 16 семейств, 27 родов (Базовые биологические..., 2004; Губанов, 1990, Копытина, Лебедевская, 2014 и др.).

В 70 – 80 годах прошлого столетия эпизоотия раковинной болезни моллюсков, вызванная грибом-вселенцем *Ostracoblabe implexa* Bornet et Flahault 1891, привела к вымиранию основных поселений аборигенной устрицы *Ostrea edulis* Linne, 1758 (Губанов, 1990). Заболевание было обнаружено в прибрежных водах северо-западной части Чёрного моря, Крыма и Кавказа. Случаи заболевания продолжают регистрировать и в 2000-е годы: озеро Донузлав, район Севастополя (бухты Казачья, Карантинная, между устьями рек Кача и Бельбек) (Лебедевская, Гаевская, 2015; Пиркова, 2010). Гриб *O. implexa* является эндолитом. Эндолиты — организмы (археи, бактерии, грибы, лишайники, водоросли, амёбы), которые обитают внутри камней, кораллов, раковин животных или в порах между частицами камня. В биопленках на поверхностях камней в историко-археологическом заповеднике Херсонес Таврический (г. Севастополь, Крым) обнаружены микромицеты: *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. 1912, *Al. chartarum* Preuss 1851, *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G.A. de Vries 1952, *C. sphaerospermum* Penz. 1882, *Penicillium chrysogenum* Thom 1910, *Fusarium oxysporum* Schltdl. 1824, *Neocosmospora solani* (Mart.) L. Lombard & Crous 2015, *Mucor racemosus* Bull.

1791, *Rhizopus stolonifer* (Ehrenb.) Vuill. 1902 (Rousakov A., Zelenskaya, et al. 2009), которые известны в микобиоте моря и они, возможно, могут поселяться на моллюсках.

Тихоокеанская, или гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Thünberg 1793) была акклиматизирована в Чёрном море для замены, исчезающей устрицы *O. edulis*. Этот вид более устойчив к раковинной болезни. На створках *C. gigas* выявлены: *A. alternata*, *Chaetomium globosum* Kunze 1817, *Ch. cochliodes* Palliser 1910, *Cirrenalia macrocephala* (Kohlm) Meyers et R.T. Moore, *Cunninghamella elegans* Lendn., Bull. Herb. Boissier 1905, *Mortierella* sp., *Piricauda pelagica* T. Johnson 1958, *Pseudallescheria boydii* (Shear) McGinnis, A.A. Padhye et Ajello 1982, *Remispora quadriremis* (Hohnk) Kohlm. 1960, *Rhizopus arrhizus* A. Fisch. 1892 (Копытина, Лебедевская, 2014).

В конце 80-х годов прошлого столетия обнаружено грибковое поражение раковин мидии («грибковое шелушение периостракума мидий — ГШП»), возбудитель которого не идентифицирован (Найдёнова, Захалёва, 1992). В 2001 г. в акватории Одесского торгового порта на створках мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck 1819 выделено 22 таксона (Базовые биологические..., 2004), в том числе виды-вселенцы — *Savoryella lignicola* E.B.G. Jones et R.A. Eaton 1969 и *Cirrenalia basiminuta* Raghu-Kumar et Zainal. 1988, а примерно 25 % таксонов были отнесены к условной группе Fungi spp. Изучение микромицетов на створках моллюсков следует продолжить, в связи с развитием морских хозяйств по выращиванию моллюсков.

Работа подготовлена по теме государственного задания Института морских биологических исследований РАН «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» № 4 АААА-А18-118021350003-6.

Микромицеты в почвах Кольского полуострова

Корнейкова М.В.

Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение
ФГБУН Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр РАН»
korneykova.maria@mail.ru

Как известно, микроскопические грибы являются неотъемлемым компонентом экологических систем, выполняя ряд важных функций: деструкция и минерализация органического вещества, иммобилизация биогенных элементов, детоксикация поллютантов, индикаторная и трофическая функции, а также участие в процессах почвообразования и биогеохимической трансформации минералов.

Мурманская область относится к сухопутной части Арктической зоны РФ и все больше привлекает внимание исследователей различных отраслей знания, в т.ч. микологов. Сотрудниками Лаборатории экологии микроорганизмов проводятся работы как в незагрязненных районах Кольского полуострова и прилегающих территорий, так и в зоне воздействия промышленных предприятий (медно-никелевые и алюминиевый заводы). Выявлены основные тенденции изменений сообществ микромицетов в зоне воздействия металлургических предприятий: снижение численности, биомассы, видового разнообразия микромицетов и перестройка структуры их сообществ. Воздушные выбросы алюминиевого завода в значительно меньшей степени, чем выбросы медно-никелевого производства, оказывают влияние на состояние почвенной микобиоты и растительного покрова.

В северных почвах Кольского полуострова доминируют грибы рода *Penicillium*. При анализе внутриродовой структуры этого рода выявлено, что встречаются преимущественно виды секций *Asymmetrica* и *Monoverticillata* (47 и 41 % от общего числа выделенных видов соответственно), представители секции *Biverticillata* составляют всего 12 %, однако увеличе-

ние разнообразия последних отмечается в загрязненных почвах данного региона. В почве тундровой зоны доминируют *Mortierella longicollis*, *Penicillium melinii*, *P. raistrickii*, *P. simplicissimum*; в таёжной — *M. longicollis*, *P. decumbens*, *P. implicatum*, *Umbelopsis isabellina*.

Выявлены микромицеты-биоиндикаторы загрязнения почв соединениями тяжелых металлов и фтора. Выделены три группы грибов по отношению к фтору: устойчивые, умеренно-толерантные и чувствительные. Отмечено, что грибы с темноокрашенным мицелием более устойчивы к фтору, чем светлоокрашенные. В почве вблизи алюминиевого завода доминирует вид *Penicillium spinulosum*, часто встречаются виды *P. implicatum* и *Trichoderma viride*. Вблизи медно-никелевого предприятия доминируют виды *P. spinulosum*, *P. glabrum*, *T. viride*. Показано увеличение доли условно-патогенных микромицетов и усиление их патогенных свойств в загрязненных районах Кольского полуострова.

Проводится изучение физиолого-биохимических свойств микроскопических грибов, выделенных из почв Кольского полуострова, с целью выявления видов, обладающих высоким биотехнологическим потенциалом. С 2014 года проводятся работы по поиску штаммов, участвующих в процессах деструкции углеводов нефти. Принимая во внимание тот факт, что северные почвы имеют кислую реакцию, применение микромицетов при создании биопрепаратов для ремедиации почв представляется более эффективным. Подобран эффективный консорциум деструкторов, состоящий из грибных (*Penicillium canescens*, *P. commune*, *P. simplicissimum*) и бактериальных штаммов.

Проводятся работы по изучению антибиотической активности штаммов грибов, а также по определению характера влияния на нее соединений, входящих в состав выбросов предприятий. У видов *Penicillium aurantiogriseum* и *P. ochrochloron* отмечено усиление антибиотической активности, а у видов *P. spinulosum* и *P. thomii*, напротив, уменьшение. Наиболее чувствительными к ионам фтора оказались грибы рода *Penicillium*.

Штаммы микроскопических грибов, выделенные из почв Кольского Севера, включены в коллекцию микроорганизмов, являющуюся частью INEP Herbarium of Institute of the Industrial Ecology Problems of the North of the Kola Science Center of the Russian Academy of Sciences.

Диатомовые водоросли голоценовых отложений малых озер Мурманской области

Косова А.Л., Денисов Д.Б.

*Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра
«Кольский научный центр Российской академии наук»
annkosova1976@yandex.ru*

Изучением развития территории в поздне- и послеледниковое время в пределах Имандровской депрессии занимаются на протяжении многих лет. Нами были исследованы диатомовые комплексы из донных отложений озерной котловины, расположенной в 1,3 км от Уполокшской губы озера Бабинская Имандра (67°31.98'; 31°45.18'). Озеро находится на плоской заболоченной территории с высотной отметкой 134,4 м над уровнем моря, имеет вытянутую с северо-запада на юго-восток форму, площадь 0,385 км². Мощность изученной колонки донных осадков составила 3,1 м. Диатомовый анализ был выполнен для 16 образцов. Всего в отложениях было обнаружено 207 таксонов диатомей рангом ниже рода. Диатомовые комплексы в нижних слоях, представленных алевритами и алевритистой гиттией черного цвета (гл. 488 – 500 см), характеризуются низким общим обилием и малым таксономическим разнообразием. Вероятно, это начальный этап формирования водоема и заселения его водорослями. Озеро было мелководным, о чем говорит отсутствие планктонных форм диатомей. В этот период активно развивались бентосные виды и обрастатели — *Brachysira zellensis*

(Grun.) Round et Mann; *Planothidium minutissimum* (Krasske) E. A. Morales; *P. lanceolatum* (Breb. ex Kutz.) Lange-Bertalot; *Staurosirella pinnata* (Ehrb.) Williams & Round; *S. pinnata* var. *intercedens* (Grun.) P. B. Hamilton; *S. construens* Ehrb. При дальнейшем накоплении органических илов (гл. 480 – 430 см) формируются более богатые в видовом и количественном отношении диатомовые комплексы. В этот этап развития водоема господствовали донные формы и обрастатели, развивающиеся в условиях пониженных значений pH: различные виды рода *Brachysira* и *Frustulia saxonica* Rabenh., появились немногочисленные представители планктона: *Cyclotella antiqua* W. Smith, *C. bodanica* Eulenstein, *C. radiosa* (Grun.) Lemm. Озеро представляло собой мелководный олиготрофный таежный водоем, с pH < 7,0, с низкой минерализацией; берега могли быть частично заболочены. В составе палеосообществ присутствуют теплолюбивые виды: *Staurosira venter* (Ehrb.) H. Kobayasi, *Planothidium lanceolatum*. В вышележащих осадках, представленных нарушенным брекчиевым горизонтом, состоящим из перемешивания гиттии, алевроита, песка и торфа (гл. 400 – 426 см), наблюдаются изменения в составе диатомового комплекса. Происходит резкое снижение общего обилия как результат изменения локальных местообитаний и нарушения процессов седиментогенеза. Уровень воды в озере в этот период существенно снизился на фоне зарастания и заболачивания территории. При дальнейшем формировании толщи гиттии на глубине 375 – 393 см условия развития диатомового комплекса все еще не были стабильны. Это заметно по резкому увеличению доли планктонных диатомей (*Aulacoseira alpigena* (Grun.) Kramm. и *A. distans* (Ehrb.) Simons.). Они стали занимать позиции доминантов на фоне сокращения донных форм и обрастателей. Такие изменения, возможно, являются свидетельством увеличения объемов воды в озере. Снижение доли ацидофилов отражает увеличение pH. На глубине 375 – 344 см резко снижается доля планктонных видов наряду с восстановлением доли донных, обрастателей и планктонно-бентосных в результате обмеления озера. В диатомовых комплексах (гл. 325 – 344 см) относительное обилие диатомей восстановилось до значений, характерных для периода начального накопления органики. Доминируют представители рода *Brachysira* (*Brachysira zellensis*; *B. vitrea*; *B. brebissonii*) и другие диатомей, развивающиеся в условиях pH < 7,0, за счет которых продолжалось увеличение общего обилия. Доля планктонных видов незначительна, наблюдается некоторое увеличение аркто-альпийских форм. Очевидно, озеро стало более мелководным по сравнению с предыдущими интервалами.

К изучению биоразнообразия макромицетов западной части Центрального Кавказа

Крапивина Е.А.

Кабардино-Балкарский государственный университет, г. Нальчик
e.a.krapivina@mail.ru

Западная часть Центрального Кавказа является в микологическом отношении одним из интереснейших регионов России. Географическое расположение территории и разнообразие ее почвенно-климатических условий обуславливают уникальность и богатство ее растительного мира.

Планомерное исследование макромицетов с 2000 – 2018 гг показало, что аннотированный список насчитывает 727 видов из 184 родов, 65 семейств, 23 порядков и трех классов. Список пополнился 327 новыми видами для данной территории, из них 293 вида впервые для данного региона.

Преобладающими типами растительных сообществ западной части Центрального Кавказа являются буковые, грабовые, дубовые, сосновые и березовые леса. Изучена приуроченность биоты макромицетов к основным лесным формациям Западной Части Центрального Кавказа.

Дубовые леса образованы, в основном, лесообразующим видом — дубом черешчатым (*Quercus robur* L.). В данной формации леса нами обнаружены 402 вида из 84 родов и 51 семейств. Второй формацией дубового леса является дубняк грабово-лещиновый. В дубняке грабово-лещиновом выявлен 271 вид, относится к 102 родам, 39 семействам. По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы 48,3 %.

В равнинной части, встречаются леса с преобладанием осины. В этих лесах выявлено 178 видов, относящихся к 75 родам, 33 семействам. Буковые леса (*Fagus orientalis* Lipsky) занимают 50 % лесопокрытой площади республики. В букняках зарегистрировано 475 видов из 96 родов и семейств. *Tricholomataceae* (52 вида), *Coriolaceae* (30), *Russulaceae* (15), *Entolomataceae* (9), *Agaricaceae* (8), *Amanitaceae* (6). Из эколого-трофических групп преобладают ксилотрофы 43,98 %. Сапротрофы опада и подстилки составляют 16,06 %; гумусовые сапротрофы — 8,37 %; микоризообразователей 16,16 %.

Сосновые леса образованы из *Pinus hamata* D. Sosn., встречающихся в высотном пределе 1000 – 2000 м над ур. моря в пределах Бокового и Главного Кавказского хребтов. В данных формациях леса выявлено 160 видов из 68 родов и 35 семейств. По трофической приуроченности преобладают микоризообразователи 10,51 %; сапротрофы опада и подстилки, составляют 6,27 %; ксилотрофных грибов 7,56 %; гумусовых сапротрофов 4,24 %. Из них съедобными являются 38 видов:

Березняки (*Betula pendula*, *B. litwinowii*, *B. Raddeana*) в регионе распространены на склонах Бокового и Главного Кавказского и отчасти Скалистого хребтов. В данных типах леса выявлено 174 вида из 61 рода и 34 семейств. Симбиотрофами являются 57 видов, на березовой древесине (ксилотрофы) встречается 39 видов, на листовом опаде 30 видов.

Ольшаники (*Alnus incana* (L.) Moench *A. glutinosa* (L.) Gaertn. *A. barbata* C.A. Mey), занимают пойменные части рек Малка, Черек, Чегем, Терек. В ольшаниках выявлено 165 видов из 75 родов и 33 семейств. преобладают виды следующих семейств: *Tricholomataceae* (6 видов) и *Coriolaceae* (3). По трофической приуроченности преобладают ксилотрофы 48,3%. Из них съедобными являются 5 видов *Pluteus cervinus*, *Polyporus squamosus*, *Hypholoma capnoides*, *Kueheromyces mutabilis*, *K. vernalis*. Из ядовитых грибов встречается *Paxillus involutus*.

Следует отметить, важность региональных исследований динамики видовой разнообразия микобиоты, ее состава, структуры, распространения и экологии отдельных видов, что дает возможность сделать выводы о тенденциях изменения численности видов и разработки мер охраны биологического разнообразия грибов.

Воздействие высокоэнергетичных электронов на микобиоту пустынных почв при моделировании условий Марса

Крючкова М.О., Иванова А.Е., Воробьева Е.А., Чепцов В.С.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

margo_kruchkova@mail.ru

Модельными объектами астробиологии зачастую являются сообщества микроорганизмов земных местообитаний с экстремальными условиями среды. Предполагается, что такие организмы имеют набор механизмов для выживания в особо неблагоприятных условиях.

Облучение высокоэнергетичными электронами это один из факторов, способных лимитировать жизнеспособность потенциально существующих микроорганизмов в поверхностном слое реголита Марса.

Целью данного исследования было изучить влияние облучения высокоэнергетичными электронами (ВЭЭ) в высоких дозах в сочетании с низкими температурами и давлением на

естественные сообщества микромицетов. Дозы воздействия учитывали возможность накопления радиационных эффектов в биомассе в условиях длительного анабиоза.

Объектом исследования были образцы из верхнего горизонта серозема, характеризующегося высоким уровнем дефицита влаги (пустыня Негев, Израиль). Образцы были облучены в климатической камере, позволяющей сохранять давление в $8 - 9 \cdot 10^{-3}$ Торр и температуру — 130°C в течение всего эксперимента. Образцы получили следующие дозы: 0,05; 1; 2 МГр. Часть образцов была подвержена воздействию только температуры и давления, без облучения.

Численность КОЕ и структуру грибных сообществ определяли методом почвенных разведений и посевом на агаризованные среды: грибной Чапек и щелочной агар. Посевы выдерживали при температуре 5, 25 и 37°C . Грибную биомассу определяли методом прямой люминесцентной микроскопии с использованием красителя калькофлуора белого.

Численность грибных пропагул в контрольных образцах составила $1 - 5 \times 10^4$ КОЕ/г почвы. Воздействие низкой температуры и давления не оказало значительного влияния на численность КОЕ. Облучение дозами в 0,05 МГр и 1 МГр привело к увеличению КОЕ в 5 раз до $11 - 20 \times 10^4$, тогда как после облучения дозой в 2 МГр наблюдали уменьшение КОЕ до 7×10^4 . Обратная корреляция отмечена между числом видов и дозой облучения. Наибольшее разнообразие наблюдали в контрольных образцах — до 35 видов. Воздействие низкой температурой и низким давлением привело к уменьшению числа видов до 25. После облучения ВЭЭ дозами в 0,05 МГр и 1 МГр наблюдали сокращение числа видов до 11 – 13, а после 2 МГр разнообразие культивируемых микромицетов возросло до 20 видов.

После воздействия ВЭЭ изменение наблюдали и в структуре грибных сообществ: некоторые виды, достаточно редкие в контрольных образцах доминировали в облученных (виды родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*), значительно возросло количество дрожжей.

Грибная биомасса имела тенденцию к уменьшению с увеличением дозы облучения.

Таким образом, получены доказательства того, что грибные сообщества пустынных почв сохраняют жизнеспособность после воздействия высоких доз ВЭЭ, низкой температуры и низкого давления. Облучение привело к уменьшению биоразнообразия, но увеличению численности активно растущих форм (КОЕ).

Биопленкообразование как стратегия выживания на примере альго-бактериального сообщества каротиногенной зеленой микроводоросли

Haematococcus lacustris (Girod-Chantrons) Rostafinski

Кублановская А.А., Чеканов К.А., Лобакова Е.С.

*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Биологический
факультет, кафедра биоинженерии*

annakublanovskaya@gmail.com

Образование биопленок, состоящих из клеток микроорганизмов, погруженных во внеклеточный полимерный слизистый матрикс (ВПМ), происходит на границах раздела фаз воздух-вода-твердый субстрат. Биопленки всегда характеризуются сложной, зачастую многослойной структурой, внутри которой клетки всех компонентов биопленки оказываются защищены от внешних воздействий и существуют в относительно стабильных условиях. Особенно к формированию биопленок склонны гетеротрофные и фотосинтезирующие бактерии, благодаря их способности синтезировать внеклеточные полисахариды, а также наличию развитых слизистых чехлов (цианобактерии). Биопленки, сформированные с участием

клеток биотехнологически значимой зеленой микроводоросли *Haematococcus lacustris*, были обнаружены нами в супралиторальных ваннах Белого моря.

Образцы, содержащие биопленки разной степени зрелости были собраны в 2014 – 2018 гг. в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова. Биопленки были исследованы с помощью световой и электронной микроскопии, а также методами метагеномики.

В пробах были отмечены различные этапы формирования биопленок, начиная со стадии отдельно расположенных «красных» клеток (гематоцист) *H. lacustris*, несущих на своей поверхности незначительное количество ВПМ, заканчивая плотной структурой, толщиной 1 – 2 мм, компоненты которой погружены в слизистый матрикс. По краю ванн с сформированной биопленкой были отмечены корки, представляющие собой высохшую биопленку. В июле 2018 года, в период длительного отсутствия дождей и высоких температур воздуха (до 34° С) биопленки во многих ваннах были представлены исключительно сухими корками на поверхности камней, веточек, песчинок и кристаллов соли. При изучении фрагментов данных корок с помощью световой и электронной микроскопии было отмечено наличие всех структур, свойственных биопленкам: слизистых тяжей, ВПМ, каналов и пор. После размачивания корок был отмечен переход гематоцист *H. lacustris* в вегетативные («зеленые») клетки, формирование зооспор и автоспорангиев.

Метагеномный анализ проб показал наличие групп бактерий, свойственных зеленым микроводорослям и цианобактериям в качестве ассоциантов альгологически чистых и смешанных водорослевых культур. Обнаружена связь между таксономическим составом проб и соленостью местообитания. Было отмечено доминирование представителей семейств Comamonadaceae, Pseudomonadaceae, Chitinophagaceae и Moraxellaceae в соленых и солоноватых пробах и представителей Caulobacteraceae — в пресных.

Данная работа впервые описывает бактериальный компонент природных биопленок, включающих клетки каротиногенной микроводоросли *Haematococcus lacustris*. Также, впервые обнаружены гематоцисты данной микроводоросли в гипертонических ваннах и на поверхности кристаллов соли, формирующихся при пересыхании супралиторальных ванн. Показано быстрое, в течение 48 часов, восстановление жизнедеятельности клеток микроводоросли после намокания биопленок.

Влияние фитогормонов на рост и развитие макромицетов

Кузнецова О.В.

Украинский государственный химико-технологический университет, г. Днепр
Olga59kk@gmail.com

Фитогормоны давно и успешно используются в биотехнологии растений, входят в состав питательных сред для стимуляции корне- и побегообразования. В грибных биотехнологиях влияние фитогормонов на рост и развитие высших грибов активно исследуется. Фитогормоны возможно использовать для выделения чистых культур грибов, более активного накопления биомассы, а также получения грибных метаболитов.

Целью научной работы было изучение влияния гиббереллина, гетероауксина и 6-БАП на культурально-морфологические признаки мицелия промышленных штаммов *Pleurotus ostreatus* IBK-551 и *Pleurotus pulmonarius* IBK-230 на агаризованных питательных средах.

Маточный мицелий исследуемых штаммов, полученных из Коллекции шляпочных грибов института ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, сохраняли в пробирках на скошенном кукурузном агаре. Питательные среды (глюкозо-аммонийная — Г-АМ, глюкозо-аспарагиновая — Г-АС, кукурузный агар — КА) готовили в соответствии с общепринятыми методиками. Культивирование проводили на чашках Петри в термостате при температуре

25 – 26 °С. Исследовали следующие культурально-морфологические признаки мицелиального роста: продолжительность лаг-фазы, среднюю радиальную скорость роста, морфологическую характеристику мицелия.

Изучение действия гиббереллина и гетероауксина на продолжительность лаг-фазы роста мицелия не выявило заметного эффекта у исследуемых штаммов макромицетов, что свидетельствовало об отсутствии влияния этих стимуляторов роста на данную стадию роста мицелия.

Синтетический регулятор роста группы цитокининов 6-БАП при использовании концентраций 1, 10 и 50 мг/л способствовал сокращению почти в 2 раза продолжительности лаг-фазы роста вегетативного мицелия *Pleurotus ostreatus* ИВК-551, *Pleurotus pulmonarius* ИВК-230 по сравнению с контролем на всех исследованных средах. Высокая концентрация стимулятора 100 мг/л, наоборот, увеличивала продолжительность лаг-фазы роста исследованных штаммов, что свидетельствовало о торможении роста мицелия, особенно *Pleurotus pulmonarius* ИВК-230 на среде Г-АМ и КА.

Гиббереллин увеличивал скорость роста мицелия исследуемых видов грибов на всех питательных средах в концентрациях от 1 до 100 мг/л. Увеличение скорости радиального роста мицелия в процентах по сравнению с контролем в зависимости от питательной среды составило от 17,5 % (на КА) до 123,1 % (на Г-АС).

Анализ влияния 6-БАП на скорость радиального роста мицелия показал, что этот фитогормон увеличивает скорость роста мицелия *Pleurotus ostreatus* ИВК-551, *Pleurotus pulmonarius* ИВК-230 на средах КА и Г-АМ в концентрации 1, 10 и 50 мг/л. Указанный эффект не наблюдался лишь на глюкозо-аспарагиновой синтетической среде. Увеличение скорости радиального роста мицелия по сравнению с контролем составило от 17,1 до 116,7 % в зависимости от концентрации, но наилучшее стимулирующее действие 6-БАП оказывал на Г-АМ среде с минеральным азотом (на 92,2 – 116,7 %).

Увеличение концентрации 6-БАП до 100 мг/л в питательной среде приводило к заметному торможению роста мицелия *Pleurotus pulmonarius* ИВК-230. Уменьшение скорости линейного роста составило: на КА — 34,3 %, на Г-АМ — 33,4 %. Тормозящее действие высокой концентрации 6-БАП на скорость роста мицелия также отмечено и для *Pleurotus ostreatus* ИВК-551: на КА — на 1,2 %, на Г-АМ — на 50,0 %.

При изучении влияния гетероауксина на рост мицелия *Pleurotus ostreatus* ИВК-551 на различных агаризованных средах установлено, что гетероауксин не влиял на скорость роста мицелия, то есть достоверных изменений скорости радиального роста мицелия под действием различных концентраций гетероауксина не обнаружено.

Микроводоросли: систематика, филогения, биотехнология

**Куликовский М.С., Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Кузнецова И.В., Шкурина Н.А.,
Кезля Е.М., Глущенко А.М., Шкилев Т.Э.**

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
max-kulikovsky@yandex.ru

Систематика различных групп микроводорослей изменяется очень большими темпами в последнее время. Это связано с использованием новых методов исследования, таких как молекулярно-генетические, электронно-микроскопические и т.п. Поиск новых видов для биотехнологического использования не возможен без знания систематики и морфологии отдельных видов и родов диатомовых, золотистых, зеленых и других одноклеточных организмов. Применение молекулярно-генетических методов позволяет изучить филогенетическое положение отдельных таксонов, что является основой для последующего биотехнологического использования. Использование водорослей в биотехнологии только развивается и

перспективность этого направления признается многими исследователями. Систематика, филогения и использование водорослей в биотехнологии неразрывно связаны между собой для получения хорошо обоснованных результатов. В докладе будут представлены работы по синтезу морфологических и филогенетических изысканий в разных группах микроводорослей (диатомовые, золотистые и др.) и их использованию в биотехнологии. Нами были получены важные результаты по возможности использования микроводорослей в биотехнологических целях и поиску наиболее перспективных штаммов организмов. Создание обширной коллекции позволило значительно расширить количество таксонов для использования в биотехнологии.

Исследование выполнено при поддержке грантов РФФИ (№ 14-14-00555) и РФФИ (17-04-00042_a и 17-54-45038_Инд_a).

Оценка внутривидовой вариабельности штаммов *Colletotrichum coccodes* по независимым маркерным признакам

Кутузова И.А., Кокаева Л.Ю., Еланский С.Н., Александрова А.В.
Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова
snelansky@gmail.com

Несовершенный гриб *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) S. Hughes вызывает заболевания картофеля и томата, известные под названиями «антракноз» и «черная пятнистость» клубней картофеля. Штаммы были выделены в чистые культуры из клубней с симптомами поражения черной пятнистостью, отобранными из семенного и продовольственного картофеля в Костромской, Владимирской, Московской областях, в Приморском крае. Кроме того, пораженные клубни были взяты из семенного материала сортов Дельфине, Эстрелла, Альвара, Сафия, привезенного из двух регионов Германии. Также штаммы были выделены из листьев картофеля, привезенных из Марий Эл; из стеблей необрабатываемого фунгицидами картофеля, выросшего на тестовом поле ВНИИ фитопатологии; из пораженных плодов томата, выросших на полях Краснодарского края, Приморского края, Московской области. На данный момент коллекция представлена 70 изолятами *C. coccodes*. Для уточнения видовой принадлежности после определения по культурально-морфологическим признакам все исследованные штаммы амплифицировали с видоспецифичными праймерами Cc1NF1/Cc2NR1.

Изучение морфологии колоний и микроморфологии штаммов показало некоторые межштаммовые различия, но в целом они не выходили за пределы типичных для вида. На среде сусло-агар была исследована скорость роста 17 картофельных штаммов в зависимости от температуры. Лучше всего все изоляты росли при температуре +24 °С, несколько медленнее — при +15 °С. При обеих температурах все исследованные штаммы росли практически одинаково; существенной разницы в скоростях роста не выявлено. В экстремальных условиях (+5 и +33 °С) штаммы росли значительно медленнее и при этом была отмечена высокая разница в скоростях роста.

Определены последовательности участков ДНК, используемых для выявления видовой принадлежности и внутривидовой вариабельности *C. coccodes*: ITS1-5,8S-ITS2, генов актина, глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы, глутамин-синтетазы. Последовательности изучены у 42 – 48 штаммов, среди которых выделенные из клубней картофеля, собранных в разных регионах России и из семенного картофеля, импортированного из Германии и Нидерландов. Кроме того, исследованы штаммы, выделенные из листьев и стеблей картофеля и из плодов томата. Результаты исследования последовательностей ДНК показали низкую вариабельность среди выделенных с картофеля штаммов *C. coccodes*. Не выявлено дивергенции популяций исследуемого гриба ни по регионам выделения, ни по органам растения картофеля.

Штаммы, выделенные из пораженных листьев и стеблей картофеля, попали в те же группы, что и выделенные из клубней. При этом различия между группами штаммов с картофеля были не более 1 – 2 нуклеотидов.

Штаммы, выделенные с томата, существенно отличались от выделенных с картофеля по структуре проанализированных участков глутамин-синтетазы, глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназы, актина. Только по структуре участка ITS не были выявлены различия между картофельными и томатными штаммами. Таким образом, обнаруженные различия между штаммами *S. coccodes*, выделенными из картофеля и томата, показывают расхождение вида *S. coccodes* по трофическим нишам и, возможно, начальный этап симпатрического видообразования.

Редкие грибы Ярославской области

Лазарева О.Л.

Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского
ollazar71@mail.ru

Уникальность и своеобразие микобиоты той или иной территории обусловлены наличием редких видов. Биота агарикоидных и гастероидных базидиомицетов, а также макроскопических аскомицетов Ярославской области насчитывает более 650 видов. Более 80 видов грибов являются редкими (не более 5 находок) для региона. Шестнадцать видов из них включены в Красную книгу Ярославской области (2015). Особое значение для сохранения популяций редких грибов имеют существующие ООПТ. На них располагается большинство локальных популяций редких видов. В настоящее время лучше всего изучена микобиота Козьмодемьянского и Гаврилов-Ямского зоологических заказников, ландшафтного заказника «Узел слияния рек Лахости и Которосли», национального парка «Плещеево озеро» и целого ряда памятников природы. Особое значение для сохранения популяций редких видов имеет национальный парк «Плещеево озеро». Территория парка относится к подзоне хвойно-широколиственных лесов. Здесь встречаются различные типы лесных фитоценозов, с преобладанием экотопов ельников с липой и дубом (10 % территории парка), а также вторичные березово-осиново-еловые, березовые и осиновые леса с участием широколиственных пород (10 %), болота, участки низинных лугов.

На территории парка обнаружено 67 видов грибов (24 % микобиоты парка), являющихся редкими для Ярославской области (не более 5 находок). Это объясняется наличием в парке уникальных для региона растительных сообществ: участков дубрав и липо-дубняков с лещиной в подлеске и неморальнотравяным покровом. Из них в Красную книгу Ярославской области (2015) занесено 8 видов грибов: *Ganoderma lucidum* (Curtis) P. Karst., *Gyroporus castaneus* (Bull.) Quél., *Gyroporus cyanescens* (Bull.) Quél., *Hericium coralloides* (Scop.) Pers., *Leccinum percandidum* (Vassilkov) Watling (сейчас *Leccinum versipelle* (Fr. & Hök) Snell), *Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr.) *Geastrum fimbriatum* Fr., *Phallus impudicus* L. Наиболее вероятными причинами редкости указанных видов являются мутуалистические отношения с широколиственными видами деревьев (*Gyr. castaneus*, *Gyr. cyanescens*), нарушение местообитаний в результате антропогенного воздействия (все виды, кроме *G. fimbriatum*) и сбор плодовых тел грибниками для использования в пищу (*Gyr. castaneus*, *Gyr. cyanescens*, *L. percandidum*) или в лекарственных целях (*P. impudicus*). Два вида из этого списка включены в Красную книгу Российской Федерации (2008): *Pol. umbellatus* и *Gan. lucidum*.

Семь видов (все из вышеперечисленных кроме *G. fimbriatum*) приурочены к ненарушенным лесным фитоценозам. Вид *G. fimbriatum*, кроме природных фитоценозов, встречается в антропогенных местообитаниях (в селитебной зоне г. Ярославля, на газоне).

Кроме того, на территории парка выявлено 59 видов редких и уязвимых видов грибов, по разным причинам не включенных в Красную книгу Ярославской области. В парке встречается довольно редкий для области вид *Suillellus luridus* (Schaeff.) Murrill, связанный микоризными отношениями с широколиственными древесными породами. На территории национального парка находится единственное в области местообитание вида *Cortinarius bolaris* (Pers.) Fr. (микоризообразователь с *Q. robur*). Это обусловлено тем, что парк целиком расположен в подзоне хвойно-широколиственных лесов, и дубы представлены не только отдельными экземплярами в смешанных лесах, но иногда образуют небольшие чистые дубравы. Интересными и довольно редкими видами (для региона в целом) являются *Verpa bohemica* (Krombh.) J. Schröt., *Cerioporus squamosus* (Huds.) Quél., *Volvarellia hypopithys* (Fr.) Shaffer, обнаруженные в национальном парке.

Изменение микромицетного состава почв под действием антропогенных факторов

Лапина В.В.¹, Смолин Н.Н.¹, Жемчужина Н.С.²

1. ФГБОУ ВПО «Мордовский государственный университет имени Н.П. Огарева»

2. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии

Van20099@mail.ru

Микроорганизмы, заселяющие ризосферу зерновых культур, непостоянны по видовому и количественному составу. Жизнедеятельность их во многом зависит от антропогенных факторов, одним из активных компонентов которых является внесение органических и минеральных удобрений.

С одной стороны, удобрения обогащают минеральную часть почвы, с другой — оказывают активное воздействие на ее биотическое состояние.

В условиях Республики Мордовия влияние действия минеральных удобрений на почвенные грибы не изучалось, а литературные данные по этому вопросу весьма противоречивы и спорны. Учитывая это обстоятельство и преследуя цели восполнить этот пробел, мы свои исследования посвятили изучению данного вопроса на яровой пшенице.

При исследовании присутствующих микромицетов в ризосфере яровой пшеницы обнаруживалось различие количественного соотношения систематических групп грибов, сапротрофов и патогенов, в зависимости от вида вносимого удобрения и фазы развития растения.

Так, в фазу кущения численность сапротрофов в удобренных вариантах оказалась ниже контроля, а в фазу колошения происходила активизация нарастания сапротрофной микрофлоры, как на удобренном фоне, так и в контроле.

В фазу восковой спелости все виды удобрений способствовали увеличению численности сапротрофов. Наиболее эффективно это происходило в вариантах с применением N и NP (увеличение в 2,1 – 2,5 раза). При внесении P и NPK эффективность нарастания сапротрофов увеличилась в 1,8 раза. В контроле этот процесс тоже усиливался, но в меньшей степени (в 1,3 раза).

Закономерности трансформации сапротрофных организмов отразились и на изменении развития патогенов.

Общий инфекционный фон к концу вегетации повышался незначительно, хотя формирование его в зависимости от вида удобрений было различным.

Использование минеральных удобрений ослабляло нарастание инфекции в начале вегетации по сравнению с контролем. Однако это не означало, что при внесении удобрений возбудители корневой гнили не накапливались, так как минеральные удобрения не уничтожали патогены, а лишь сдерживали их развитие.

В фазу колошения нарастание патогенов отмечалось выше, чем сапротрофов во всех изучаемых вариантах. При внесении N происходило наибольшее увеличение численности патогенов (в 1,7 раза). Достоверным оно было также при внесении NP и NPK (увеличение в 1,5 и 1,4 раза), тогда как в контроле оно было не столь существенным.

В фазу восковой спелости число патогенов в опытных вариантах практически не изменилось, а в варианте с внесением фосфорного удобрения даже снизилось, тогда, как в контроле оно увеличилось в 1,3 раза.

Исходя из вышеизложенного следует, что в начале вегетации численность сапротрофов уменьшается, затем плавно увеличивается, а в конце вегетации их нарастание происходит с большей интенсивностью в вариантах с внесением минеральных удобрений.

Динамика нарастания патогенов в фазу колошения и восковой спелости носила противоположный характер.

Бактериальные комплексы, ассоциированные с макромицетами и миксомицетами

Лысак Л.В.

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, факультет
почвоведения*

lvlysak@mail.ru

Исследования бактериальных сообществ в почвенных локусах, связанных с развитием макромицетов в природных условиях крайне малочисленны и фрагментарны. Также практически не изучены биоценологические связи бактерий и миксомицетов, в отечественной и зарубежной литературе отсутствуют данные о численности и связи отдельных таксонов бактерий с миксомицетами.

Микоризосфера, гифосфера и плодовые тела макромицетов являются специфическими местообитаниями для бактерий и существенно различаются между собой по общей численности бактерий и структуре сообществ культивируемых бактерий.

Проведенные исследования бактериальных сообществ гифосферы 32 видов базидиомицетов, относящихся к разным морфологическим и экологическим группам, выявило их значительное отличие от бактериальных комплексов почвы, что проявлялось в показателях общей численности бактерий и структуре сапротрофного бактериального комплекса (СБК). СБК гифосферы афиллофороидных и гастероидных базидиомицетов были близки и отличалась от агариикоидных базидиомицетов. Бактериальные комплексы разных видов агариикоидных эктомикоризообразующих базидиомицетов проявляла значительное сходство между собой. Бактериальные комплексы плодовых тел базидиомицетов были сходны между собой и значительно отличались от СБК гифосферы, микоризосферы и почвы, что проявлялось в спектрах доминантов и соотношении родов бактерий. Структура бактериальных комплексов плодовых тел базидиомицетов в значительной степени зависела от стадии развития и способа разложения плодового тела. На поверхности плодовых тел доминировали бактерии родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Mucococcus*, во внутренних тканях бактерии родов *Streptomyces* и *Bacillus* (хитинолитики). При разложении плодовых тел численность бактерий значительно увеличивалась независимо от механизма деструкции: автолиз у *Coprinus comatus*, разложение личинками мицетофилид у *Armillaria mellea*. Структура сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов характеризовалась доминированием бактерий родов *Aeromonas* и *Vibrio* (разложение личинками мицетофилид) и бактерий рода *Pseudomonas* (автолиз *Coprinus comatus*).

Миксомицеты — эукариоты, которые длительное время относили к грибам, а в современной системе включены в царство Protozoa. Миксомицеты широко представлены в лесах

умеренного пояса и являются важным компонентом лесных биоценозов. Исследовали бактериальные сообщества плодовых тел 14 видов миксомицетов, принадлежащих к 8 родам (*Badhamia*, *Hemitrichia*, *Trichia*, *Fuligo*, *Lycogala*, *Physarum*, *Stemonitis*). Показатели общей численности и численности сапротрофного блока бактерий, ассоциированных с миксомицетами, довольно велики и сравнимы с численностью бактерий в подстилке леса и выше, чем те же показатели, обычно регистрируемые в верхнем горизонте почвы. Это позволяет сделать вывод, что попадающие в почву плодовые тела миксомицетов создают локусы повышенной концентрации грамотрицательных бактерий родов *Cytophaga*, *Muxococcus*, *Beijerinckia*.

Полученные результаты подтверждают концепцию об активном влиянии макромицетов и миксомицетов на бактериальные сообщества почвы лесных экосистем и представляют значительный интерес в плане направленного поиска бактерий с нужными для целей биотехнологии свойствами.

Молекулярно-генетические методы в исследовании таксономии и специфической идентификации грибов семейства Erysiphaceae

Лысюк В.О.¹, Шабашова Т.Г.¹, Синявская М.Г.²

1. *Институт экспериментальной ботаники им. В.Ф. Купревича НАН Беларуси*

2. *Институт генетики и цитологии НАН Беларуси*

nikaragua100@gmail.com

Одним из самых актуальных вопросов в микологии является определение систематического положения всех грибных организмов, которое подразумевает использование разнообразных методов и концепций для достижения этой цели. Традиционно в таксономии грибов преобладает классификация на основе анатомо-морфологических критериев, таких как размер, форма, структура, окраска плодовых тел и спор и т.п. Также для идентификации грибов используют биохимические и физиологические характеристики — способность продуцировать определенные биохимические вещества, особенности метаболизма, реакции на определенные химические тесты. В последние десятилетия разработка эффективных платформ для амплификации, зондов и различных методик количественной ПЦР, появление возможности полногеномного секвенирования произвели революцию в области обнаружения и идентификации грибов. Применение методов молекулярной биологии, таких как секвенирование ДНК и филогенетический анализ, позволило существенно повысить уровень знаний в изучении биологического и генетического разнообразия в пределах различных таксономических групп.

Семейство *Erysiphaceae* — группа облигатных паразитических грибов, которая вызывает заболевания более чем 10 тыс. покрытосеменных культурных и дикорастущих растений. Заболевания сельскохозяйственных культур, вызванные представителями семейства *Erysiphaceae*, ежегодно наносят существенный ущерб, выражаемый сотнями миллионов долларов (S. Takamatsu et al.). Данные фитопатогены являются сравнительно хорошо изученными и легко узнаваемыми организмами, однако исследования последних лет указывают на то, что их биология намного сложнее. Многие вопросы таксономии и филогении мучнисторосяных грибов до сих пор остаются открытыми и широко обсуждаемыми учеными всего мира (D.A. Glawe et al.).

В настоящее время принятые ранее роды радикальным образом пересмотрены. Таксономическая система, описанная Braun et al., используемая большинством современных систематиков мучнисторосяных грибов, основана на информации о хозяине, морфологии телеоморфной и анаморфной стадий гриба (стадии полового и бесполого спороношения), географическом распространении. Однако использование методов молекулярно-генетического анализа позволило получить более полные знания в области понимания природы,

филогении и систематики эризифовых грибов, благодаря совместным усилиям Takamatsu & Braun. Для решения задач идентификации, молекулярной филогении мучнисторосяных грибов исследуют маркерные ДНК-последовательности ядерного рРНК цистрона: область внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS region) и последовательность гена большой субъединицы 28S рРНК.

Использование методов молекулярно-генетического анализа позволит получить более полные знания в области понимания природы, филогении и систематики эризифовых грибов. Точная идентификация и количественное определение грибов имеют большую значимость в области диагностики заболеваний, более глубокого понимания природных сообществ, роли того или иного вида в экосистеме. Применение методов анализа ДНК грибов-патогенов позволит сократить сроки исследования и определить инфицирование на самой ранней стадии, когда внешне оно еще никак не проявляется, что дает возможность применять меры борьбы с инфекциями в ранние сроки, когда они наиболее эффективны.

Морфология, филогения и возможности биотехнологического использования представителей рода *Parietochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta)

Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Мальцева С.Ю., Куликовский М.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
ye.maltsev@gmail.com

Parietochloris Shin Watanabe et Floyd — один из малоизученных родов зеленых водорослей, выделенный из рода *Neochloris* Starr и объединяющий виды с одноядерными клетками и голыми зооспорами с ориентацией базальных тел жгутиков против часовой стрелки (Watanabe, Floyd, 1989). Типовой представитель рода *Parietochloris* — *P. alveolaris* (H.C. Bold) Shin Watanabe et Floyd (Watanabe, Floyd 1989) описан из водоема с известковой водой (США, штат Теннесси).

Согласно современным представлениям род относится к Требуksiефициевым водорослям, но не формирует монофилетической группы (Neustupa et al. 2011). По результатам филогенетических исследований гена 18S рРНК только *P. pseudoalveolaris* (T.R. Deason & H.C. Bold) Shin Watanabe et Floyd образовал с типовым видом *P. alveolaris* единую кладу. Тогда как *P. cohaerens* (Groover et H.C. Bold) Shin Watanabe et Floyd и *P. ovoideus* Mikhailiuk et Demchenko вошли в состав клады Lobosphaera. *Myrmecia incisa* H. Reisingl, отнесенная первоначально к роду *Parietochloris* (Watanabe et al., 1996) как *P. incisa* (H. Reisingl) Shin Watanabe, позже на основании молекулярно-филогенетических исследований перенесена в род *Lobosphaera* Reisingl как *L. incisa* (Reisingl) Karsten (Karsten et al., 2005) и также вошла в кладу Lobosphaera (Darienکو et al., 2010; Neustupa et al., 2011; Neustupa, 2015; Lemieux et al., 2014).

С экологической точки зрения виды рода *Parietochloris* относятся к наземным и отмечены в почвах США, Ямайки, Новой Зеландии, Папуа Новая Гвинея, Японии, Израиля, России, Испании, Италии и Украины (Tsarenko et al., 2011). При этом, *P. alveolaris*, *P. bilobata* (G. Vinatzer) V.M. Andreyeva, *P. cohaerens*, *P. pseudoalveolaris* — найдены в лесных почвах; *P. ovoideus* — в аэрофитных условиях на скалах (Kostikov et al., 2001; Tsarenko et al., 2011).

Новый вид рода *Parietochloris* описан нами из лесной почвы соснового насаждения (Днепропетровская обл., Украина) на описании морфологических признаков и филогенетического анализа генов 18S рДНК и *rbcL*. Новый вид образовал монофилетическую линию с типовым представителем рода — *P. alveolaris*. Определение состава жирных кислот в биомассе нового штамма показало, что доминирующими жирными кислотами во время культивирования на среде BG-11 были линолевая кислота (24 – 25 %), пальмитиновая кислота (12 –

14 %), линоленовая кислота (9 – 12 %) и олеиновой кислоты (7 – 11 %). Такие показатели позволяют рассматривать данный штамм в качестве биотехнологически перспективного производителя линолевой и олеиновой жирных кислот.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 18-74-00095).

Подходы к ведению полевых записей при сборе миксомицетов в экологических исследованиях

Матвеев А.В., Гмошинский В.И.

МГУ имени М.В. Ломоносова

andrmatveev@gmail.com

На кафедре микологии и альгологии с 2014 г. начаты широкомасштабные исследования по инвентаризации биоты миксомицетов особо охраняемых природных территорий России и по выявлению экологических особенностей этой группы амeboидных простейших. Таким образом, остро встал вопрос о поиске эффективных методов фиксации характеристик микро-местообитаний и переноса получаемых больших массивов данных в электронный вид для последующей обработки и анализа.

В ходе работы было применено несколько подходов к протоколированию полевых сборов. Первый представлял запись всей информации об образцах на этикетки, которые после заполнения вкладывали в коробок. На них указывали дату сбора, номер пробной площади, породу дерева и тип субстрата. Затем исходную информацию с этикеток переносили в электронные таблицы. Этот способ имеет ряд недостатков: а) запись всех данных происходит от руки и на каждой этикетке нужно фиксировать полную информацию, зачастую многократно повторяющуюся для серии образцов (например, номер пробной площади и дата сбора); б) необходимо переносить сведения в электронные таблицы, при этом существует вероятность допустить ошибки при дешифровке неаккуратно выполненных записей или из-за невнимательности, таким образом, использование данного способа представляет собой на некоторых этапах достаточно трудоемкий и монотонный процесс. В то же время можно отметить следующие преимущества данного подхода: а) практически исключена вероятность одновременной потери всех первичных данных и б) возможность автономной работы в полевых условиях.

Начиная с апреля 2017 г. в исследованиях был введен новый метод записи и извлечения данных о полевых образцах, основанный на модифицированном способе автоматической расшифровки этикеток, который был разработан и испытан нами годом ранее. В текущей реализации метода используют специально подготовленный полевой дневник с определенными номерами записей и формами для фиксации характеристик образцов и микроместообитаний. Отдельная запись представляет ряд полей с ячейками для заполнения следующей информации: тип субстрата и хозяина, экспозиция микроместообитания к ветру и его освещенность, увлажненность субстрата, наличие прямого контакта с почвой, характеристики древесины и степень ее разрушения, тип гнили, свойства структуры коры, положение спороношений. На этикетках также предусмотрена возможность вносить небольшие примечания от руки. Каждой записи соответствует двумерный матричный штриховой код стандарта Data Matrix, который необходим для быстрой и качественной расшифровки номера полевого образца системой автоматического распознавания. При сборе на коробок наносят номер, соответствующий записи в дневнике. В дальнейшем, в лабораторных условиях производят сканирование дневника и запуск программного обеспечения, осуществляющего расшифровку и перенос сведений в электронные таблицы или базы данных. Этот способ имеет следующие преимущества: а) по-прежнему сохранена возможность автономной работы в полевых

условиях; б) данные заносят в упрощенной форме — в виде проставления отметок, впоследствии происходит их автоматический перенос в предпочтительный электронный формат; в) относительная легкость собственной разработки необходимого программного обеспечения и его бесплатность, так как можно использовать готовые, хорошо документированные модули с открытым исходным кодом (OpenCV, libdmtx). Недостатком данного способа является зависимость от технического оснащения и приборной базы в лабораторных условиях.

В дальнейшем планируется разработка электронных средств сбора экологических данных о миксомицетах в виде программно-аппаратного комплекса.

Физиолого-биохимическая характеристика изолятов фомоидного микромицета *Calophoma complanata*

Меркулов И.В., Гасич Е.Л., Берестецкий А.О.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
Merkulov.igor.v@gmail.com

Гриб *Calophoma complanata* (Tode) Q. Chen & L. Cai часто встречается на растениях борщевика и дудника, преимущественно в северных широтах, характеризующихся высокой продолжительностью светового дня. Показано, что оптимум температур развития *C. complanata* ниже, чем у других фомоидных микромицетов, и составляет 16 – 18 °С.

В коллекции чистых культур Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений по морфолого-культуральным (скорость роста на различных питательных средах, размер и форма конидий) и молекулярно-генетическим (по локусам гена бета-тубулина, большой субъединицы рибосомальной РНК, внутренних транскрибируемых спейсеров) признакам были выявлены изоляты *C. complanata* (32.121, 32.124, 32.133). Интересно, что в результате анализа их вирулентности и агрессивности в отношении борщевика Сосновского были выявлено 2 группы изолятов. Первая группа, содержащая в том числе изолят 32.121 и его реизоляты, при заражении листовых дисков борщевика Сосновского фрагментами мицелия, выращенного на жидкой сахарозно-соевой среде на стадии трофофазы (50 мкг мицелия в 0,01 % водном растворе Твин-80), приводила к 100 % некрозу листьев. Вторая группа содержала штаммы, которые развивались эпифитно на поверхности, не проникая в толщу листа борщевика Сосновского (32.124, 32.133 и их реизоляты). Также все изученные изоляты не образовывали вторичных метаболитов, обладающих антимикробной (исследование методом бумажных дисков в концентрации экстрактов 500 мкг/диск) или фитотоксической активностью в отношении листовых дисков борщевика Сосновского (в концентрации 5 мг/мл). Таким образом, механизм патогенеза этого узкоспециализированного патогена, видимо, имеет свои особенности, а имеющаяся коллекция может стать уникальной моделью для выявления ключевых факторов патогенеза.

Более того, один из рассматриваемых изолятов *C. complanata* был предложен в качестве потенциального микогербицида для борьбы с борщевиком Сосновского. Более глубокое изучение особенностей этого вида может с одной стороны позволить увеличить эффективность препаративных форм, с другой - прогнозировать экологические риски, связанные с применением этого препарата.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 16-16-00085).

Воспоминания о Татьяне Петровне Сизовой

Мокеева В.Л.¹, Биланенко Е.Н.¹, Антропова А.Б.²,

1. МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т

2. ФГБНУ НИИ вакцин и сывороток им. И.И. Мечникова

v.ponizovskaya@gmail.com

Значительные люди символизируют и эпоху, в которую они жили, и место, где они работали и творили, оставляя неизгладимый след в сердцах соприкасавшихся с ними людей. Имя Татьяны Петровны Сизовой неразрывно связано с историей кафедры низших растений (впоследствии кафедры микологии и альгологии). Татьяна Петровна была «знаковым» человеком сначала на Биолого-почвенном, а впоследствии на Биологическом факультете Московского университета. Когда она спускалась с четвертого и шла по второму этажу в буфет, каждый встретившийся здоровался с ней и пускался в разговор. Она помнила все имена, рассказывала метко и в деталях о людях, прибавляя неизменно: «Ведь это был мой студент (или студентка)». Однажды Юрий Таричанович Дьяков, обращаясь к Татьяне Петровне, сказал: «... легче перечислить тех, кто не был Вашим студентом, чем тех, кто ими был...». Ее общительность, открытость и эрудиция притягивали не только студентов. Среди ее знакомых были выдающиеся деятели, писатели, актеры, певцы. Окончив университет в 1941 году, она вплоть до 1998 года, т.е. более 50 лет, работала на кафедре низших растений. Преподавала, читала лекции, писала статьи и разделы в книги, руководила студентами и аспирантами, а в последние годы, не будучи к тому времени штатным сотрудником, все равно приходила на кафедру, садилась за свой стол, работала, принимала людей. Неизменно аккуратная, собранная, доброжелательная и внимательная, она не отказывала никому в помощи. Люди приходили к ней постоянно, из самых разных организаций, приносили грибы с просьбой помочь их определить. Татьяна Петровна была незаменимым и высокопрофессиональным специалистом в области систематики и таксономии «несовершенных» грибов. Она очень любила свои объекты, называла их «очаровашками», призывала всех нас, сидящих с ней в одной комнате, полюбоваться и оценить их гармоничную красоту. Тем самым она привила нам любовь к грибам и преданность им на всю жизнь... Татьяна Петровна радовалась людям, приходящим к ней, интересовалась буквально всем, а на столе у нее все время стояли чашки с грибами из самых разнообразных, иногда очень экзотических, мест. Часто это служило началом новых направлений исследований. В числе тематик, в которых она принимала непосредственное участие, были исследования комплексов грибов в почвах разных широт; биоповреждения различных материалов, в том числе произведений искусства; микобиота жилых помещений; биоценологические связи грибов и клещей... Под руководством Татьяны Петровны было выполнено очень много студенческих и 10 аспирантских работ.

Студенты ее побаивались. Первое впечатление, которое складывалось о ней при встрече в учебной аудитории, во время занятий на малом практикуме, а особенно при сдаче ей экзамена, это — требовательность, пунктуальность, непоколебимая принципиальность. Но у тех, кто знал ее ближе, это ощущение уходило. Она нас приглашала к себе домой и угощала чаем с пирогами и хачапури, которые мастерски делала со своим мужем, Валерианом Леонтьевичем Маргвелашвили. Во время этих встреч мы пели, музицировали, читали стихи и просто разговаривали. Татьяна Петровна рассказывала о себе, о годах своего детства, юности, учебы в Университете. Неизменно, в одно и то же время вечером, на кафедру за Татьяной Петровной приходил Валериан Леонтьевич. К этому времени она собиралась, убирала микроскоп и книги-определители, и они уходили вместе. В последние годы, когда мужа не стало, ее провожали ученики. По дороге на кафедру и обратно (она жила сначала на Ломоносовском, а позднее на Мичуринском проспекте) она шла, прихрамывая, опираясь на неизменную палочку. При этом часто рассказывала о своем детстве, о том, как мечтала стать балериной. Но несчастный случай не дал этим планам осуществиться. Трамвай сбил девочку в возрасте примерно 10 лет, ногу ампутировали, всю остальную жизнь Татьяна Петровна

ходила с протезом. Она говорила, что случись это в более поздние времена, когда медицина стала более развитой, ногу можно было бы спасти. Татьяна Петровна увлекалась балетом всю жизнь, покупала журналы и книги о балете, показывала нам открытки. Она рассказывала, что очень рано потеряла маму, отец женился второй раз, и девочку растила и воспитывала мачеха. Своих родителей, а особенно отца, она очень любила и глубоко уважала. Жили они тогда на ул. Горького (теперь ул. Тверская) над Елисейевским магазином.

Просто удивительны то мужество и внутренняя дисциплина, благодаря которым жизнь человека без ноги (про Татьяну Петровну нельзя сказать «инвалид», это никак с ней не сочетается) была столь полна, полезна и красива! Ведь летом, почти до самого конца своей трудовой деятельности, она с удовольствием ездила на практику на Звенигородскую биологическую станцию (ЗБС), проводила полевые экскурсии со студентами, определяла с ними грибы и водоросли в кафедральной лаборатории. Бывала и на Беломорской биологической станции (ББС), причем не в рамках обязательной учебной программы, а в порядке личной инициативы. Оставалось только удивляться, как стойко, практически без посторонней помощи, она перешагивала с камня на камень во время экскурсий в лес, на карьер или на остров Касьян.

Свои рассказы нам, имевшим с ней не только профессиональные, но и теплые дружеские отношения, она неизменно заканчивала словами: «Я прожила счастливую, красивую и интересную жизнь. У меня хорошая семья, любимая работа, со многими интересными людьми я сталкивалась, многое повидала...». А мы счастливы тем, что имели возможность общаться с Татьяной Петровной, учиться у нее, лучше понимать жизнь благодаря общению с ней.

Микологическая коллекция

Морозова Т.И.

*Сибирский институт физиологии и биохимии СО РАН, ФГБУ ИМВЛ, г. Иркутск
ti.morozova@mail.ru.*

Развитие микологических исследований и создание гербария грибов в Байкальской Сибири начато на базе Академии наук в середине 50-годов. Им сформированы принципиально новые научные направления: систематика, таксономия, география, биология и экология высших грибов. Микологический гербарий СИФИБР СО РАН стал активно пополняться с восьмидесятых годов прошлого века. Гербарий включает представителей различных систематических групп Ascomycotina, Basidiomycotina, Deuteromycotina. Помимо фитопатологической коллекции, являющейся ценной научной базой для многосторонних исследований грибов. Ценность и значение гербариев определяются не только общим количеством образцов в них. Весьма существенны и другие количественные и качественные показатели, например, количество типовых образцов, наличие уникальных коллекций. Наиболее старые из них были собраны в шестидесятых годах прошлого столетия.

Основной гербарий насчитывает более 2 тысяч единиц хранения, среди которых два являются типовыми. Из более 800 видов грибов-макромицетов, отмеченных на территории в списки рекомендованных к охране, кроме включенных в «Красную книгу РСФСР» (1988), вошли наиболее уязвимые таксоны — эндемики, реликты, а также виды, сохранение местных популяций которых необходимо для сохранения генофонда данного таксона в целом (Петров, 1991).

Материалы гербария характеризуют преимущественно различные районы Иркутской области, однако имеется значительное количество образцов, собранных в республиках Бурятия, Саха Якутия, Алтай, Монголия, Читинской области, Красноярского края. В состав гербария входят отдельные коллекции, собранные микологами Поповым Л.В., Петровым А.Н., Морозовой Т.И., Пензиной Т.А.

В Иркутскую область ввозится подкарантинная продукция из тридцати стран мира. По данным 2000 – 2017 гг., ежегодно фитопатологической экспертизе подвергается более 1200 образцов. Выявляются более 100 видов паразитических грибов. Эта часть гербария включает в себя более 420 видов микромицетов, зарегистрированных на более 100 видах питающих растений. Последнее крупное пополнение гербария более 1000 образцов грибов-паразитов сельскохозяйственных растений, собранных сотрудниками карантинных лабораторий в вегетационные сезоны 2000 – 2017 гг. на территории Иркутской области, и поступившие из разных стран и областей России.

В гербарии только из раздела микромицетов обнаружены впервые на изучаемой территории более 20 видов, впервые для России 10 видов, 2 вида — новых для науки. Созданная научная группа изучает грибы, пополняет ежегодно новыми образцами и оформляет микологический гербарий. Задачи раздела микологии в Гербарии СИФИБР СО РАН провести ревизию, зарегистрировать эти виды в базу данных Гербария.

Развитие микологического направления в институте связано с приходом в 1985 г. в СИФИБР А.Н. Петрова и, несколько позже Т.А. Пензиной. Ими были изучены многие районы Байкальской Сибири, Монголии и сопредельных регионов. Собранный в экспедициях материал послужил основой создания коллекции плодовых тел грибов. Основой коллекции служат штаммы дереворазрушающих грибов Сибири, полученные в местах с различными климатическими условиями. Точки сбора образцов расположены от севера Иркутской области до Центральной Монголии. В настоящее время коллекция чистых культур включает 44 вида и 120 штаммов грибов, принадлежащих к разным систематическим и экологическим группам, в том числе в ней представлены редкие и занесенные в Красные Книги РФ и Иркутской области виды.

Проблемы охраны грибных ресурсов

Музыка С.М.

*ФГБОУ ВО «Иркутский государственный аграрный университет имени А.А. Ежевского»
ignitmuz@mail.ru*

Обладая огромными потенциальными запасами грибного сырья, отечественный рынок наполняется в основном грибной продукцией импортного происхождения, в хозяйственном обороте задействована лишь незначительная доля потенциальных ресурсов дикорастущих грибов. В настоящее время в отдельных административных районах Иркутской области по опросным данным местного населения отмечается тенденция сокращения рационально доступных грибных ресурсов, уменьшение биологической продуктивности отдельных видов съедобных грибов и площади их распространения.

В широком смысле охрана грибных ресурсов напрямую связана с охраной леса, но в более узком понимании особо пристальное внимание нужно уделять месторождениям ценных съедобных грибов, где их сбор и заготовка будут рентабельны в связи с высокой продуктивностью и возможностью вывоза из леса больших объемов грибной продукции.

Охраной грибных ресурсов можно считать комплекс мероприятий по их сохранению в местах произрастания в процессе использования. Для реализации таких мероприятий следует решать в первую очередь вопросы организационного, правового, социального и экономического характера. Важно понимать, что разные стороны подходов к охране грибных ресурсов взаимосвязаны.

В настоящее время большей частью отсутствуют достоверные сведения о потенциальных грибных ресурсах, их пространственном размещении, продуктивности по видам. В документах лесного планирования не предусмотрено выделение грибных мест. В лесохозяйственных регламентах и лесных планах субъектов приводятся лишь примерные сведения о запасах

грибов без привязки к конкретным лесным участкам. При выделении наиболее урожайных грибных площадей за первичную единицу учета ресурсов необходимо брать сам гриб и его биологическую продуктивность, а не таксационные показатели. Работа по идентификации крупных месторождений грибов и ведению реестра сырьевых кластеров должна проводиться при активном взаимодействии территориальных отделов органов управления лесным хозяйством с администрациями муниципальных образований и местным населением.

Экологические проблемы лесов имеют глобальный уровень. Одной из самых главных причин потери грибных ресурсов были и остаются лесные пожары. Арендаторы проводят заготовку древесины без учета упущенной выгоды, которая могла бы быть получена от заготовки грибов на обособленном грибном участке. Решение вопросов охраны конкретных лесных участков может вполне успешно осуществляться и на локальном уровне. Интересы заготовителей древесины не должны нарушать интересы таежных поселений, жители которых пользуются лесом для удовлетворения собственных потребностей, при планировании рубок в припоселковых лесах следует учитывать их мнение. Для рационального использования съедобных грибов на муниципальном уровне вполне возможно разработать и утвердить нормы сбора, как для населения, так и для заготовителей, формирующих местную экономику. В местах массового сбора следует определить перечень мероприятий по повышению производительности грибных угодий. В Иркутской области уже имеется положительный опыт, когда одно юридическое лицо ведет разные виды пользования лесом и заботится о сохранении и приумножении всех полезных его ресурсов.

В связи с вышеизложенным назрела необходимость разработки концепции охраны лесов посредством применения научных достижений и знаний в области микоценологии, через сохранение ресурсов грибов и местообитаний макромицетов.

Лихенологические исследования в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ: история, результаты и перспективы

Мучник Е.Э.¹, Благовещенская Е.Ю.²

1. Институт лесоведения РАН

eugenia@lichenfield.com

2. Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

kathryn@yandex.ru

Первые лихенологические исследования на территории Звенигородской биологической станции МГУ (далее ЗБС) и в ее окрестностях (примерно, в пределах регионального заказника Звенигородская биостанция МГУ и карьер «Сима») проведены в конце 50-х годов XX в. Н.С. Голубковой, в ее диссертации «Флора лишайников Московской области» (Голубкова, 1962) для указанной территории приводится 59 видов лишайников. Сборы хранятся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE-L). Тогда же группой авторов (Клюшников и др., 1962) опубликован список кустистых и листоватых лишайников лесов ЗБС из 65 видов, а спустя несколько лет они же посвятили статью экологии лишайников ЗБС (Клюшников и др., 1970), где упомянуты уже 80 видов (согласно современным таксономическим и номенклатурным источникам — 72), из которых 37 являются новыми по отношению к списку Н.С. Голубковой. Однако 12 видов из статьи Е.С. Клюшниковой с соавт. являются весьма сомнительными (по разным причинам), а отсутствие гербарных образцов, послуживших материалами для этой публикации, делает ее ненадежным источником сведений.

В различные годы, с середины 60-х XX в. и до начала XXI в. Л.Г. Бязровым собраны 41 вид лишайников (личное сообщение), из них 13 видов не приводились в ранее опубликованных списках. Гербарные образцы в настоящее время переданы в гербарий кафедры

микологии и альгологии МГУ и, в связи с изменениями в понимании многих таксонов, эти материалы требуют ревизии. Таким образом, «исторический» список лишенобиоты ЗБС составляет 108 видов, 37 из них не подтверждены гербарными образцами (в том числе, 12 являются сомнительными).

В течение 2010 – 2016 гг. группой исследователей (Сулова и др., 2017) в рамках работ по мониторингу редких видов на территории ЗБС отмечались 5 видов, два из них впервые: *Bryoria capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw. и *B. fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw. Летом 2015 г. Е.Ю. Благовещенской выполнены лишенологические сборы в лесах ЗБС (в основном, на деревьях после ветровала), в итоге выявлены 32 вида макролишайников (Blagoveshchenskaya, 2016). В 2016 г. проведены аналогичные сборы, определенные нами в Институте лесоведения РАН с использованием общепринятых лишенологических методик, некоторые образцы стерильных видов идентифицированы с помощью метода тонкослойной хроматографии на базе Уральского Федерального университета. В результате выявлены 65 видов лишайников и близких к ним грибов, из них 33 — впервые для обследованной территории. К особенно интересным находкам следует отнести новые для Московской области виды: *Calicium pinastri* Tibell и *Lecanora hypoptoides* (Nyl.) Nyl., а также опубликованный нами ранее (Мучник и др., 2018) *Phaeocalicium polyporaeum* (Nyl.) Tibell. Стоит отметить и находку *Bryoria nadvornikiana* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., занесенного в Красную книгу Московской области (далее ККМО) (Распоряжение..., 2018).

К настоящему моменту общий список лишенобиоты ЗБС составляет 144 вида (включая 12 сомнительных), в их числе 20 видов, занесенных в ККМО (из 36 охраняемых в области). Однако 9 охраняемых видов отмечены только в работе Е.С. Ключниковой с соавт. (1970) и не имеют подтверждения ни гербарными образцами, ни сборами других авторов.

В перспективе необходимо продолжить лишенологические исследования территории ЗБС в нескольких направлениях: более тщательные сборы и определение микролишайников; ревизия фондовых материалов; изучение экологии как наиболее распространенных, так и редких видов, в том числе, для более успешных поисков их местонахождений.

Оценка количественных показателей микобиоты почв Земли Франца Иосифа классическими и молекулярными методами

Никитин Д.А.^{1,2}, Семенов М.В.², Тхакахова А.К.²

1. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

2. Почвенный институт имени В.В. Докучаева

dimnik90@mail.ru

Полярные биогеоценозы имеют относительно низкое таксономическое разнообразие, поэтому удобны для выявления фундаментальных экологических закономерностей. Грибы — доминантные организмы в почвах полярных регионов. Большинство микологических работ в Арктике посвящено оценке количества видов и численности культивируемых микромицетов. Однако, значительная часть грибов находятся в некультивируемом состоянии и не формируют плодовых тел. Поэтому для изучения микобиоты почв и грунтов рационально применять прямую люминесцентную микроскопию и молекулярно-биологические методы. Земля Франца Иосифа (ЗФИ) одна из наименее изученных территорий Арктики. До настоящего времени на архипелаге не проводились оценки количественных показателей микобиоты почв, кроме единичных исследований методом микробиологического посева.

Цель работы — оценка запасов и структуры биомассы грибов, а также численности копий генов грибов в почвах ЗФИ.

Объекты исследования — почвенные образцы с островов ЗФИ: Алджера, Ферсмана, Хейса, Гукера и Земли Александры. Запасы и структуру биомассы грибов определяли

методом люминесцентной микроскопии, окрашивая препараты калькофлуором белым. Количество копий генов ITS рДНК грибов в почвах оценивали с использованием метода полимеразной цепной реакции с детекцией в реальном времени (PCR real-time). Также анализировали содержание общего органического углерода в образцах по методу Тюрина.

Грибная биомасса в органогенных горизонтах почв ЗФИ варьировала от 0,244 мкг/г почвы в мохово-лишайниковой подстилке литозёма грубогумусированного мерзлотного о. Земля Александры до 0,958 мкг/г почвы в чёрной лишайниковой корке оглеенного псаммозёма о. Хейса, что может быть связано с большим вкладом лишайников в грибную биомассу. Установлено, что разброс значений длины грибного мицелия в исследованных органогенных слоях весьма велик. Он составлял от 49,2 м/г почвы в мерзлотном литозёме о. Земля Александры до 395,1 м/г почвы в моховом очёсе глееватого криозёма о. Хейса.

В каждом из минеральных горизонтов почв ЗФИ биомасса грибов на порядок ниже, чем в органических слоях, и составляла от 0,031 до 0,105 мкг/г почвы. Длина мицелия глубинных слоёв ниже, чем в поверхностных горизонтах в 5 – 10 раз. С глубиной уменьшалась доля крупных, но возрастал процент мелких спор.

Содержание копий генов ITS рДНК грибов в изученных почвах колебалось от $2,1 \times 10^9$ до $1,0 \times 10^{10}$ на грамм почвы. Столь высокие результаты, сопоставимые со значениями для чернозёмов, могут быть связаны с тем, что большинство изученных органогенных горизонтов содержали значительное количество лишайников, в состав которых входят грибы. Максимальные показатели отмечены для мохового очёса литозёма о. Гукера, а минимальное количество копий генов ITS рДНК грибов — в безрастительной серо-гумусовой мерзлотной почве о. Ферсмана.

Таким образом, впервые оценены запасы и структура биомассы, а также численность копий генов ITS рДНК грибов в почвах ЗФИ. По нашим результатам данные количественные показатели микобиоты положительно коррелируют со степенью развития растительного покрова и содержанием органического вещества в почвах.

Микромицеты как продуценты протеиназ-активаторов белков системы гемостаза человека

Осмоловский А.А., Корниенко Е.И., Орехова А.В., Матвеева Э.О., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Егоров Н.С.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет

aosmol@mail.ru

Внеклеточные протеиназы, образуемые микромицетами, представляют собой одну из самых распространенных групп секретлируемых ферментов. Некоторые протеиназы по своим свойствам и условиям осуществления катализируемой реакции оказались приближены к физиологическим условиям организма человека и оказались весьма перспективны для использования в медицине. Изучение субстратной специфичности таких протеиназ показало, что они могут проявлять активность к фибрину и фибриногену, гидролизуя их с разной скоростью, что привело к разработке препаратов медицинского назначения на их основе. Проблемы лечения и диагностики нарушений системы свертывания крови и фибринолиза (системы гемостаза) и использование нативных и рекомбинантных протеиназ животного происхождения для их решения привело к инициации исследований по поиску аналогичных ферментов среди образуемых микромицетами. В последние годы была показана новая активность протеиназ, образуемых микромицетами, — способность воздействовать не только на фибрин и фибриноген, но и на ряд проферментов системы гемостаза. Обнаружение таких ферментов открывает новые перспективы для их практического использования. К перспектив-

ным продуцентам протеиназ-активаторов белков системы гемостаза, изучаемых в Московском университете в последнее время, относятся микромицеты *Aspergillus ochraceus* L-1, *Sarocladium strictum* 203 и *Tolypocladium inflatum* k1.

Протеиназы — активаторы протеина С и фактора X, образуемые *Aspergillus ochraceus* L-1, весьма перспективны для определения содержания этих проферментов в плазме крови человека. Протеин С — предшественник активированного протеина С — антикоагулянтной протеиназы, регулирующей постоянство жидкого состояния крови и предотвращающей чрезмерное тромбообразование. Фактор X является ключевой протеиназой свертывания крови. Недостаток содержания обоих проферментов в кровотоке вследствие врожденных или приобретенных причин приводит к риску возникновения тромбозов, поэтому необходимо проводить измерение их концентрации в крови, для чего были разработаны диагностикумы, содержащие специфические протеиназы-активаторы, получаемые из змей. Изучение свойств протеиназ, выделенных из культуральной жидкости *Aspergillus ochraceus* L-1, показало, что они сходны по ряду физико-химических свойств с активаторами из змеиного яда и могут быть применены в диагностических целях. В настоящее время ведется разработка диагностикумов для определения содержания протеина С и фактора X в плазме крови человека на основе протеолитических ферментов *Aspergillus ochraceus* L-1.

Микромицеты *Sarocladium strictum* 203 и *Tolypocladium inflatum* k1 — перспективные продуценты протеиназ — активаторов плазминогена. Плазминоген является предшественником пламина — протеиназы системы гемостаза, ответственной за лизис тромбов в кровотоке. Использование активаторов плазминогена считается наиболее перспективным способом лечения тромбоэмболических заболеваний. Протеиназы микромицетов наряду с активаторной к плазминогену активностью обладают и прямой фибринолитической активностью, поэтому вектор исследований для разработки тромболитических препаратов направлен на поиск продуцентов, протеиназы которых обладали бы большей активаторной активностью. Оба продуцента проявляют высокую активаторную к плазминогену активность, значения которой выше фибринолитической активности, что позволяет использовать их протеиназы как в терапевтических, так и диагностических (определение содержания плазминогена в плазме крови) целях.

Разнообразие и азотофиксирующая активность цианопрокариот в пойменных болотах подзоны средней тайги на европейском северо-востоке

Патова Е.Н., Сивков М.Д.

*Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской
академии наук, г. Сыктывкар, Россия*

patova@ib.komisc.ru

Суанопрокaryota/Суанобacteria Stanier ex Cavalier-Smith способны фиксировать из атмосферы не только углерод, но и молекулярный азот, что определяет их особое место в структурно-функциональной организации экосистем различных природных регионов. В болотных экосистемах, лимитированных по азоту, цианопрокариоты являются важным функциональным компонентом фитоценозов. В болотах основными местообитаниями цианопрокариот являются сфагновые и зеленые мхи.

Цель работы — предварительная оценка азотфиксирующей активности цианопрокариот обитающих в сфагновом покрове пойменного переходного болота в подзоне средней тайги. Исследования проведены в 2017 – 2018 гг. в таежной зоне Республики Коми. Изучено видовое разнообразие цианопрокариот, проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности сфагновых мхов, с высоким обилием эпифитных гетероцитных циано-

прокариот. Изучена зависимость процесса азотфиксации от температуры и на ее основе рассчитаны показатели азотфиксирующей активности за вегетационный период. Измерения суточной динамики нитрогеназной активности выполнены методом ацетиленовой редукции (Stewart, 1967). Активность фиксации молекулярного азота рассчитана как продукция C_2H_4 в $mg\ m^{-2}ч^{-1}$.

В болотных экосистемах таежной зоны наиболее разнообразны по составу аэрофильные цианопрокариоты (эпифитирующие на сфагновых и зеленых мхах). Среди азотфиксирующих видов для болотных сообществ комплекс доминантов чаще других формируют виды родов *Microchaete*, *Hapalosiphon*, *Nostoc*, *Fischerella*.

Исследованы аэрофильные группировки цианопрокариот, обитающие в разных условиях увлажнения на сфагновых мхах. Впервые для данного региона проведены измерения нитрогеназной активности в сезонной динамике в полевых условиях. Основу аэрофильных группировок на сфагновых мхах формируют гетероцитные цианопрокариоты *Microchaete tenera* Thuret ex Bornet et Flahault, *Hapalosiphon pumilus pumilus* Kirchner ex Bornet et Flahault, *Nostoc paludosum* Kützing ex Bornet et Flahault, *Fischerella ambigua* (Nägeli) Gomont.

Нитрогеназная активность сфагновой дернины с доминированием выше перечисленных цианопрокариот для самого теплого месяца (июль) составила $15,5 + 3,3\ mg\ C_2H_4\ m^{-2}сут^{-1}$ ($n = 20$) при средней температуре $21\ ^\circ C$. Предварительные расчеты сезонной азотфиксирующей активности показали результат около $2,6\ г\ C_2H_4\ m^{-2}$ за вегетационный период (130 дней). Результаты соизмеримы с азотфиксирующей активностью сообществ цианопрокариот тундровых сообществ.

Величины, полученные для азотфиксации таежных болот, являются первыми сведениями для региона исследований и представляют собой рекогносцировочные данные требующие дальнейшего уточнения. Полученные результаты в дальнейшем могут служить основой для выполнения расчетов сезонной активности цианопрокариот в переходных пойменных болотах северо-востока европейской России.

Исследования выполнены в рамках бюджетной темы № АААА-А16-16021010241-9, а также при финансовой поддержке проекта РФФИ № 18-04-00643.

Роль вторичных метаболитов в накоплении металлов эпилитными лишайниками

Пауков А.Г., Тептина А.Ю., Морозова М.В.

Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина
alexander_paukov@mail.ru

Вопрос о роли вторичных метаболитов лишайников интересует исследователей практически с момента их открытия (Pfaff, 1826). Известно их действие в талломах как светофильтров и антибактериальных агентов. Роль вторичных метаболитов лишайников в поглощении тяжелых металлов лишайниками привлекло внимание исследователей сравнительно недавно. Эпилитные лишайники, в отличие от эпифитов — экологическая группа, постоянно контактирующая с тяжелыми металлами, содержащимися в субстрате. Постоянный контакт с металлами и выработавшиеся механизмы связывания катионов, вероятно, позволили проявиться высокой устойчивости эпилитов в условиях антропогенно загрязненной среды (Perkins et al., 1980; Perkins, Millar, 1987; Arup et al., 1989). Среди механизмов устойчивости — хелатирование металлов лишайниковыми кислотами и меланиноподобными пигментами. Известны хелатные соединения металлов с норстиктовой и псоромовой кислотами — часто встречающимися соединениями у эпилитных лишайников. Элементы, которые подвергаются хелатированию кислотами — медь, железо, марганец (Purvis et al., 1987, 1990, 2004).

Вероятно, разнообразие вторичных метаболитов и субстратов порождает огромное разнообразие типов взаимодействий от активного связывания металлов до “избегания”. В результате некоторые лишайниковые метаболиты могут играть важную роль как хелатообразователей на бедных элементами субстратах, таких как кварциты или известняки и не способствовать накоплению в случае их избытка.

В условиях Уральской горной страны происходит закономерное изменение химического состава накипных эпилитных лишайников, обитающих на субстратах различного химического состава. С увеличением содержания кремнезема в горной породе от известняка к кварциту с 50 до 90 % увеличивается доля лишайников, содержащих вторичные метаболиты, и изменяется процент лишайников, содержащих определенные кислоты. Так, увеличивается доля видов, содержащих гирофоровую, норстиктовую, стиковую кислоты, а также атранорин.

В ходе работы была сделана предварительная оценка накопления металлов видом, содержащим одно из перечисленных веществ. Талломы распространенного вида *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., содержащего норстиктовую кислоту, были собраны на ультраосновной горной породе — серпентините и на кислых породах — граните и кварците на Среднем и Южном Урале. Виды, содержащие стиковую и алифатические кислоты, обитающие на серпентините, также были проанализированы на возможность накопления металлов. Лишайники и образцы каменистого субстрата, непосредственно контактирующие с талломами, были проанализированы методом атомно-адсорбционной спектроскопии.

Лишайники, произрастающие на богатом металлами серпентините, независимо от их вторичной химии, накапливают относительно небольшое количество металлов по сравнению с субстратом. Некоторые металлы, содержатся в талломах в концентрациях, равных или даже ниже, чем в горной породе. Напротив, *Aspicilia cinerea* на «кислых» породах содержит гораздо более высокое количество металла, чем в субстрате. Наиболее заметные различия были обнаружены для Cu, Zn, Pb и Ni. В то же время абсолютные концентрации металлов в исследуемом виде на серпентине и граните сопоставимы. Наши предварительные результаты подтверждают предположение о том, что высокое сродство ряда вторичных метаболитов к металлам может быть адаптацией лишайников, растущих в местообитаниях с низкой доступностью микроэлементов.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект 18-04-00414).

Предварительная оценка глобального разнообразия семейства Megasporaceae

Пауков А.Г.

Уральский федеральный университет им. Б.Н. Ельцина
alexander_paukov@mail.ru

Лишайники семейства Мегаспоровых — одна из распространенных групп в наскальных сообществах в широком диапазоне климатических условий — от аридных до арктических. Большинство видов связано в своем распространении с горными регионами Голарктики, где они входят в состав эпилитных лишайниковых группировок. Несмотря на длительную историю изучения, которая насчитывает более 260 лет, семейство считается одним из самых трудных с систематической точки зрения. Известный норвежский лишайнолог Б. Лунге в одной из своих работ назвал это семейство ‘*cruces lichenologorum*’ за сложности, с которыми он столкнулся при его изучении (Lynge, 1940).

Начало истории изучения семейства можно отсчитывать с описания К. Линнеем в 1753 году первого вида *Aspicilia* s.l. как представителя рода *Lichen* — *Lichen calcareus* L. Позднее Линней описал еще один вид — *Lichen cinereus* L. (*Aspicilia cinerea* (L.) Körb.), являющийся

самым широко распространенным видом семейства. Как следствие отсутствия представлений о признаках *Aspicilia* s.l. на заре их исследования, авторы конца XVIII — начала XIX вв. относили известные в то время виды к совершенно разным родам. Так, *Aspicilia cinerea* была отнесена разными авторами к девяти различным родам, *Circinaria calcarea* к — десяти, а *C. esculenta* — к двенадцати.

К середине XIX века было описано 82 таксона в пределах семейства в его современных границах. Одним из ключевых моментов в изучении семейства стал выход работы итальянского лихенолога А. Массалонго (Massalongo, 1852), в которой он описал род *Aspicilia* и включил в него 8 видов, из которых только один входит в *Aspicilia* s.s. Во второй половине XIX века произошло резкое увеличение числа описанных видов современного семейства Megasporaceae. К 1900 году было известно 229 таксонов, а спустя еще 80 лет это число более чем утраивается и составляет 731 вид и подвид Мегаспоровых.

Начало современного этапа в изучении семейства Megasporaceae можно условно отсчитывать с начала 80-х годов XX века, когда австрийский лихенолог Й. Хафелльнер выпустил работу по систематике Lecanoraceae и Lecideaceae (Hafellner, 1984). В этой работе он критически подошел к оценке признаков, по которым ранее выделялись семейства и сделал вывод, что важнейшим из них должна быть характеристика апикального аппарата сумок. Молекулярными методами в дальнейшем подтверждено, что *Megaspora* и *Aspicilia* не входят в леканоровые и были объединены в сем Megasporaceae (Lumbsch et al., 1994; Ivanova & Hafellner, 2002; Wedin, 2005; Miadlikowska et al., 2006; Schmitt et al., 2006).

Видовое разнообразие семейства в настоящее время окончательно не установлено. В разных источниках называется число от 200 до 250 видов (Owe-Larsson et al. 2007; Kirk et al. 2008), однако эти данные базируются только на ориентировочных оценках. Списки зарегистрированных таксонов, относимых разными авторами к *Aspicilia* s.l. в онлайн базах включают около 600 наименований, однако они не полны. Используя эти источники, а также многочисленные работы по разнообразию и систематике семейства, нами был создан наиболее полный аннотированный список Megasporaceae. Согласно полученным данным, 975 таксонов ранга видов, подвидов и форм были отнесены разными авторами к *Aspicilia* s.l. Более 180 по результатам систематических обработок не являются представителями Megasporaceae, в то время как почти 800 относятся к этому семейству. Это число включает как самостоятельные таксоны, так и многочисленные гетеротипные синонимы. Оценка числа видов Megasporaceae, учитывая синонимы, установленные в работах разных авторов и исключая подвидовые таксоны позволила насчитать более 420 видов *Aspicilia* s.l., что почти вдвое превышает известные современные данные по разнообразию семейства.

Первая находка *Ilyonectria crassa* на картофеле

Платонов В.А.¹, Грекова А.Б.¹, Перцев А.С.¹, Чудинова Е.М.¹, Еланский С.Н.^{1,2}

1. Российский Университет Дружбы Народов

2. Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова

snelansky@gmail.com

Изолят гриба был выделен из пораженного клубня картофеля 1 полевой репродукции, выращенного из аэропонного миниклубня в фитосанитарно чистой зоне Костромской области. На чашках Петри с сусло-агаром гриб образовывал колонии с белым хлопьевидным мицелием, среда под мицелием окрашивалась в красно-коричневый цвет. При подсыхании среды гриб формировал споры двух типов на одиночных и агрегированных в небольшие спородохии конидиеносцах. Макроконидии вытянутые, цилиндрические, с одной-тремя септами, средняя длина 27,2 мкм с разбросом значений от 23,2 до 32,2 мкм, ширина — до

4,9 мкм. Средняя длина микроконидий — 14,3 мкм с разбросом значений от 10,3 до 18,1 мкм, ширина — до 4,0 мкм.

Определение по культурально-морфологическим признакам показало принадлежность исследуемого штамма виду *Ilyonectria crassa* (Wollenw.) A. Cabral & Crous (анаморфа *Cylindrocarpon radicolica* var. *crassum* Wollenw.). Все макро- и микроморфологические признаки укладываются в диапазон варьирования данного вида (Cabral et al., 2012).

Определение вида *I. crassa* было подтверждено методами молекулярной диагностики. Выделение ДНК, экстракция ампликонов из геля и секвенирование проводили как описано в Kutuzova et al., 2017. С помощью ПЦР были амплифицированы следующие участки ДНК: ITS1-5,8S-ITS2 (МН818326) (праймеры ITS5 / ITS4, White et al., 1990), фрагмент β-тубулина (МН822872) (праймеры Bt2a/Bt2b, Glass and Donaldson, 1995). Последовательности нуклеотидов полученных ПЦР-продуктов были идентичны имеющимся в GenBank участкам генов штамма *I. crassa*, выделенного в Нидерландах из луковицы *Lilium* sp. (JF735275, — последовательности региона ITS1-5,8S-ITS2), из корней *Narcissus* sp. (JF735394.1 последовательность гена β-тубулина) (Cabral et al., 2012; Jankowiak et al., 2016).

Полученными на питательной среде макроконидиями (в концентрации 10⁵ шт./мл) заражали ломтики клубней картофеля. На 5 день диаметр поражения достигал 2,5 см. Из развившегося на ломтике клубня картофеля мицелия был выделен в чистую культуру изолят гриба. Он был полностью идентичен родительскому штамму. Согласно результатам проведенных экспериментов *I. crassa* не инфицировал целый плод томата и неповрежденный клубень картофеля. По-видимому, *I. crassa* является раневым паразитом. По нашим сведениям, это первая находка *I. crassa* на картофеле.

Гомоталлическое воспроизведение диатомовой водоросли *Hantzschia amphioxys*

Подунай Ю.А.¹, Мальцев Е.И.², Давидович Н.А.¹, Куликовский М.С.²

1. ФГБУН «Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН»

2. ФГБУН Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН
grab-ua@yandex.ru

Hantzschia amphioxys (Ehrenberg) Grunow in Cleve et Grunow — космополитический вид диатомовых водорослей, который встречается в бентосе пресных водоемах разного типа, на мхах и влажной почве. Вид был описан С.Г. Ehrenberg в 1843 г. как *Eunotia amphioxys*, а 1877 году А. Grunow выделил новый род *Hantzschia*, типовым видом которого стала *Hantzschia amphioxys*. До начала 1970-х годов из рода *Hantzschia* было описано около 50 видов (Van Landingham, 1971), тогда как в настоящее время известно уже более 100 видов и вариантов, относящихся к данному роду (Fourtanie & Kociolek, 2007). Несмотря на возросший интерес к роду *Hantzschia*, описание новых таксонов (Lange-Bertalot et al., 2003; Zidarova et al., 2010) и некоторых аспектов биологии (Kutlu & Buyukisik, 2011, 2014), жизненный цикл и половой процесс видов рода остаются не изученными.

Из проб, собранных из дерново-подзолистой смывтой почвы (горизонт 0 – 5 см) в смешанном лиственном лесу с породами доминантами *Populus nigra* L. и *Betula pendula* Roth., возле д. Мишутино (Сергиево-Посадский район, Московская обл., Россия, N56°22'55.12" E38°6'36.13") 10.05.2015 был изолирован в культуру клон *H. amphioxys* MZ-BH8. Вместе с другими клоновыми культурами видового комплекса *H. amphioxys* штамм MZ-BH8 был использован в экспериментах по скрещиванию для выяснения особенностей полового воспроизведения и жизненного цикла. Культуры содержали на среде, близкой по составу к среде Dm (Mann, Черупнов, 2004). Монокультуры постоянно скрещивались попарно для инициа-

ции гетероталлического полового воспроизведения и просматривались под микроскопом на предмет обнаружения случаев гомоталлического воспроизведения.

При достижении клетками клона MZ-BH8 среднего размера 33,9 мкм (33,6 – 35,2 мкм, N = 10, где N — количество измерений длины клеток в клоне на данный момент времени) в чашке Петри были обнаружены половые клетки — гаметы, зиготы, ауксоспоры и инициальные клетки. Внутриклоновый половой процесс был аллогамным, два гаметангия, лежащие рядом друг с другом образовывали по две гаметы, морфологически изогамные. Момент слияния гамет пока отследить не удалось. Растущие ауксоспоры могли находиться рядом с гаметангиями или в отдалении от них. Ауксоспоры образовывали хорошо видимый перизоний. Длина полученных инициальных клеток составила 99,2 – 113,6 мкм (в среднем 106,5 мкм (N = 12)).

Большинство пеннатных диатомей являются аллогамными и гетероталлическими. У некоторых видов наряду с гетеро- может происходить и гомоталлический половой процесс (*Achnanthes longipes* Ag., *Licmophora abbreviata* Ag., *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs и др.), а у некоторых гомоталлизм является единственным путем полового воспроизведения (*Pseudonitzschia brasiliensis* Lundholm, Hasle et G. A. Fryxell, *Achnanthes javanica f. subconstricta* (Meister) Hustedt и др.). Описание гомоталлического полового процесса у *H. amphioxys* позволяет расширить представление о биологии вида, его видоспецифических размерах и критических точках жизненного цикла, но не отрицает возможность проявления у него и гетероталлического пути полового воспроизведения.

Чужеродные виды фитопатогенных микромицетов в Беларуси: потенциальная опасность

**Поликсенова В.Д., Храмцов А.К., Лемеза Н.А., Сидорова С.Г., Стадниченко М.Н.,
Федюшко И.А.**

Белорусский государственный университет
polyksenova@gmail.com

Фитопатогенные микроскопические грибы и грибоподобные организмы, как группа, тесно связанная с растениями-хозяевами, в настоящее время получают возможность более широкого распространения. Последствия от вторжения и массового распространения новых видов в растительных сообществах бывают катастрофичны, т.к. вызывают массовые заболевания и, нередко, гибель растений, представляют угрозу для стабильности как природных, так и искусственных экосистем. С учетом различных путей проникновения чужеродных видов фитопатогенных микромицетов, сведения об их появлении и распространении в республике позволят предвидеть опасность инвазий, и должны сыграть важную роль в заблаговременной оценке фитопатологических рисков для различных видов растений природной флоры и культурваров.

На кафедре ботаники БГУ проведена инвентаризация таксономического разнообразия чужеродных микроскопических фитопатогенных грибов, грибоподобных организмов и их растений-хозяев в Республике Беларусь. В результате по источникам литературы и собственным данным нами установлено 165 видов чужеродных фитопатогенных микромицетов из 46 родов, 14 семейств, 8 порядков, 7 классов, 4 отделов (Oomycota, Ascomycota, Basidiomycota, Deuteromycota), 2 царств (Stramenopila, Fungi). Доминирующими среди них явились представители отдела Deuteromycota (89 видов, 53,9 %) и порядок Moniliales (45 видов, 27,3 %). Из числа обнаруженных гифомицетов преобладают грибы родов *Alternaria* (15 видов, 9,1 %), *Ramularia* (11 видов, 6,7 %), *Cercospora* (9 видов, 5,5 %). Среди микромицетов представлены факультативные паразиты и факультативные сапротрофы (91 вид, 55,2 %), а также облигатные паразиты (74 вида, 44,8 %). Все выявленные организмы принадлежали по признаку

местообитания к одной экологической группе — микромицеты филлопланы (филлосферы). Фитопатогены зарегистрированы на культурных и дикорастущих двудольных и однодольных покрытосеменных растениях 125 видов, 112 родов и 43 семейств. Хозяева фитопатогенных микромицетов отнесены к 11 видам деревьев (8,8 %), 19 видам кустарников (15,2 %), 1 виду деревянистых лиан (0,8 %) и 94 видам (75,2 %) травянистых растений.

Установлено, что наибольшее разнообразие чужеродных видов фитопатогенных микромицетов, развивающихся в консорциях чужеродных видов растений, приурочено к центрам первичной интродукции и акклиматизации хозяйственно-полезных неаборигенных растений (ботсады, питомники и т. п.), а также полигонам твердых бытовых отходов, дорожным магистралям. Из данных местообитаний происходит спонтанное распространение инвазивных видов патогенов совместно с консортами-детерминантами либо независимо от них по пути расширения круга хозяев из числа аборигенных видов (вхождение в новые консорции).

Появление в Беларуси и продвижение опасных чужеродных видов фитопатогенных микромицетов на новые территории связано с распространением теплолюбивых видов преимущественно культурных растений на фоне наблюдаемых климатических изменений.

Определение эффективной доли популяции у диатомовой водоросли

Tabularia fasciculata

Полякова С.Л., Давидович Н.А.

*Карадагская научная станция им. Т.И. Вяземского – природный заповедник РАН,
Феодосия, Крым*

svietlana.poliakova.77@mail.ru

В период с февраля по март 2017 года в бентосных пробах, отобранных у побережья Карадагского заповедника доминировала *Tabularia fasciculata* (Agardh) D.M. Williams et Round. Пробы отбирали в виде соскоба обрастаний с камней и гальки, взятых с глубины 0,2 – 0,5 м. Измеряли длину клеток, всего с февраля по март 2017 года было измерено 383 клетки. Измерения клеток проводили, используя микроскоп BiolarPI (PZO, Польша), при увеличении водоиммерсионного объектива 30× и увеличении окуляра 12×. Определена "эффективная численность" популяции в данный период времени, которая тесно взаимосвязана с жизненным циклом в целом.

Морфологический цикл, в процессе которого клетки, постепенно уменьшившиеся в результате череды митотических делений восстанавливают свои первоначальные видоспецифические размеры путем ауксоспорообразования в ходе полового процесса, более известен как правило МакДональда-Пфитцера, и характерен как для центрических так и для пеннатных диатомовых водорослей. Фазы онтогенеза клеток в популяции можно установить по их размерным характеристикам. Это важно для определения не общей численности особей в популяции, а эффективной численности, то есть той её генетически эффективной части, которая участвует в репродукции и формирует генофонд следующего поколения. Общая и эффективная численность популяции могут сильно отличаться, так как часть популяции способная к размножению, составляет, как правило, незначительную долю от всего количества индивидов в популяции.

Tabularia fasciculata (Agardh) D.M. Williams et Round — бесшовная пеннатная диатомовая водоросль, ведущая бентосный образ жизни, с гетероталлическим и гомоталлическим половым воспроизведением. Клетки одиночные или собраны пучками, одним концом прикреплены к субстрату. Створки ланцетные, концы килевидные, осевое поле от узко ланцетного до широко ланцетного, варьирует в разных популяциях. Размерный диапазон по данным разных литературных источников варьирует от 10 до 248 мкм (Прошкина-Лавренко, 1963; Snoeijjs, 1992; Davidovich et al., al., 2010; Куликовский и др., 2016; и др.). Вид широко распространен в Мировом океане, являясь, по сути, космополитом.

Анализируя полученные данные о размерах клеток *T. fasciculata* в природной популяции в районе Карадага с февраля по март 2017 года, и их изменении в жизненном цикле в целом, можно отметить, что длина измеренных клеток варьировала в широком диапазоне, от 49 до 207 мкм. Наибольшее количество клеток находилось в диапазоне длины 140 – 180 мкм. Заметим, что за многолетний период наблюдений за природными популяциями и в лабораторных экспериментах с клоновыми культурами максимальный размер клеток, отмеченный нами для *T. fasciculata*, составил 277 мкм. У *T. fasciculata*, как и у большинства диатомовых, длина клеток, способных к половому воспроизведению, т.е. находящихся в генеративной фазе, не превышает 45 – 50 % максимального видоспецифического размера. Из общего количества измеренных клеток 90 имели длину от 80 до 110 мкм. Таким образом, в изученной популяции *T. fasciculata* в районе Карадага только 20 – 25 % клеток, составлявших её эффективную численность, участвовало в формировании генофонда следующего поколения.

Биоповреждения интерьеров памятников архитектуры

Понизовская В.Б.¹, Ребрикова Н.Л.², Антропова А.Б.³, Биланенко Е.Н.¹, Мокиева В.Л.¹

1. МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т

2. Государственный научно-исследовательский институт реставрации
Министерства культуры РФ

3. ФГБНУ НИИ вакцин и сывороток им. И.И. Мечникова
v.ponizovskaya@gmail.com

Одной из актуальных современных проблем является участие грибов в биоповреждении строительных материалов на минеральной основе в интерьерах памятников архитектуры. Показано, что микромицеты играют одну из ключевых ролей в деструкции каменистых субстратов, разрушая эти материалы как механически, так и химически (Warscheid, Braams 2000). Цель нашей работы — охарактеризовать комплекс грибов, колонизирующих строительные материалы на минеральной основе в интерьерах памятников культуры, а также изучить физиологические особенности представителей этого комплекса.

Наше исследование включало в себя следующие этапы:

1. Определение видового состава комплекса микромицетов, колонизирующих строительные материалы на минеральной основе;
2. Характеристика структуры этого сообщества;
3. Изучение физиологических особенностей функционально значимых представителей комплекса.

Анализ интерьеров 14-и памятников архитектуры выявил, что микромицеты, колонизирующие деструктированные строительные материалы на минеральной основе (штукатурку и белый камень) образуют специфическое сообщество, представители которого преимущественно относятся к *Hypocreomycetidae* (*Sordariomycetes*). Микромицеты в составе комплекса играют различную роль в деструкции материалов. Наиболее активно в изученных материалах развиваются микромицеты видов *Acremonium charticola*, *Acremonium furcatum*, *Lecanicillium* sp., *Paronyodontium album*, *Purpureocillium lilacinum* и *Sarocladium kiliense*. Эти виды доминируют как по абсолютному, так и по относительному обилию. Изоляты перечисленных микромицетов преимущественно сильные алкалолтеранты, меньшая их часть относится к алкалофилам, причем все виды хорошо развиваются в широком диапазоне значений pH, от нейтральных до слабощелочных. Более того, по данным литературы (Luangsa-ard et al. 2011; Perdomo et al. 2011; Tsang et al. 2016; Lopez et al. 2014; Gams 1971; Lou et al. 2013) перечисленные виды способны разлагать широкий спектр органических веществ. Таким образом, устойчивость указанных микромицетов к высоким значениям pH в сочетании с высокой ферментативной активностью дает им преимущество при освоении

штукатурки и белого камня, которые характеризуются недостатком органических веществ, высокой концентрацией минеральных солей и значениями pH в диапазоне от слабокислых до слабощелочных. Мы предполагаем, что эти виды способны развиваться в субстрате в течение длительного периода, механически воздействуя на него, и, следовательно, представляют наибольший интерес при планировании реставрационных работ. Установлена видовая принадлежность изолятов с *Acremonium* — подобной морфологией, идентификация которых долгое время была крайне сложной задачей. Обнаружены потенциально новые для науки виды рода *Lecanicillium*, которые, по полученным нами данным, играют важную роль в биодеструкции, т.к. они не только способны активно развиваться в субстрате, но и растворять карбонат кальция благодаря выделению органических кислот.

Настоящее исследование пополняет сведения о структуре и функционировании сообществ микромицетов, повреждающих интерьеры объектов культурного наследия, и может послужить дополнительной базой для работ в области консервации и реставрации памятников культуры.

Выделение микромицетов, разрушающих целлюлозу

Попихина Е.А., Великова Т.Д.

Федеральный центр консервации библиотечных фондов РНБ
fcc@nlr.ru, velikova@nlr.ru

Основную часть фондов в библиотеках составляют документы на традиционных носителях. Одной из основных причин повреждения документов являются биологические вредители, в том числе микромицеты. В процессе роста грибы выделяют целлюлолитические ферменты, вызывающие глубокие повреждения бумаги документов. Прорастание спор и развитие грибов происходит при содержании воды в бумаге более 8 %.

В работе использовали 45 видов микромицетов, изолированных из воздуха книгохранилищ и поверхности документов. На первом этапе эксперимента методом скрининга осуществляли отбор штаммов по способности продуцировать целлюлазы для того, чтобы оценить их опасность для бумаги документов. Инокулят вносили на поверхность агаризованной среды с карбоксиметилцеллюлозой, на 3 – 5 сутки среду окрашивали красителем Конго красный. В местах локализации фермента образовывались зоны просветления, которые были отмечены на красном фоне у микромицетов 29 видов. Эти культуры использовали на втором этапе эксперимента для количественного определения сахаров при разложении целлюлозы.

Активность целлюлазного комплекса микромицетов определяли по образованию редуцирующих сахаров, образующихся в результате гидролиза бумаги. В качестве источника углерода использовали фильтровальную бумагу, культивирование проводили в среде Ван-Итерсона. Инкубировали в течение 3 – 5 суток при $(29 \pm 2) ^\circ\text{C}$, рост микромицетов в жидкой среде оценивали визуально. Содержание восстанавливающих сахаров, образующихся в результате ферментативной реакции, определяли методом Шомоди-Нельсона. Для регистрации сахаров использовали фотометр КФК-3, измерения проводили при длине волны 610 нм. За единицу активности целлюлазы по фильтровальной бумаге принимали активность такого количества ферментов, которое за 60 мин. действия на 100 мг фильтровальной бумаги образует 1 мг глюкозы в данных условиях эксперимента.

На основе результатов экспериментов все исследуемые микромицеты разделили на три группы по степени их активности. В первую группу отнесли четыре наиболее активных штамма микромицетов, которые обладали целлюлазной активностью больше 0,050 ед.: *Aspergillus ustus* (Bainier) Thom & Church, *Penicillium cyclopium* Westling, *Penicillium frequentans* Westling и *Trichoderma viride* Pers. Во вторую группу — 12 штаммов: *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl., *Aspergillus flavus* Link, *Aspergillus niger* Tiegh., *Penicillium camemberti*

Thom, *Penicillium commune* Thom, *Penicillium funiculosum* Thom, *Penicillium lanosum* Westling, *Penicillium ochrochloron* Biourge, *Penicillium solitum* Westling, *Penicillium variabile* Sopp, *Penicillium verrucosum* Dierckx. Их активность составляла 0,01 – 0,049 ед.

К неактивным (третья группа) отнесли микромицеты, у которых общая целлюлазная активность была менее 0,01 ед., а именно 13 видов *Acremonium roseum* Petch, *Aspergillus clavatus* Desm., *Aspergillus flavipes* (Bainier & Sartory) Thom & Church, *Chaetomium globosum* J.N. Rai & J.P. Tewari, *Phoma glomerata* (Corda) Wollenweber & Hochapfel, *Penicillium chrysogenum* Thom, *Penicillium corymbiferum* Westling, *Penicillium expansum* Link, *Penicillium herquei* Bainier & Sartory, *Penicillium lanosocoeruleum* Thom, *Penicillium purpurogenum* Stoll, *Penicillium roqueforti* Thom. Те микромицеты, которые на первом этапе отбора не давали зон просветления также отнесли к третьей группе.

Следует отметить, что в первую группу вошли все четыре вида микромицетов, которые являлись доминирующими или часто встречающимися в воздухе и на поверхности документов, во вторую группу — восемь видов. Таким образом, многие микромицеты, преобладающие в воздухе книгохранилищ и на поверхности документов, обладающие целлюлазной активностью, представляют опасность при возникновении аварийных ситуаций или локальном повышении влажности бумаги документов.

Морфологические и ультраструктурные особенности эндофитных грибов злаков

Попкова Е.Г., Благовещенская Е.Ю.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
kattyworld@yandex.ru

Несмотря на незаметное невооруженному глазу существование эндофитные микроорганизмы все чаще оказываются вовлеченными в важнейшие процессы, связанные с функционированием растительных сообществ. Клавипитальные эндофиты (Clavicipitaceae, Nurocreales, Sordariomycetes, Ascomycota), колонизирующие различные злаки, имеют к тому же огромное значение в экономическом плане, являясь как вредителями, так и помощниками сельского хозяйства. Этим удивительным организмам посвящено множество исследований, которые значительно улучшили понимание их строения, физиологии и роли в экосистемах, но многие вопросы все еще остаются открытыми.

На территории России на настоящее время отмечено только 2 вида эндофитов злаков: *Epichloë uncinata* и *Epichloë festucae*. Данная работа представляет обобщение ряда наблюдений особенностей роста эндофитов в культуре и *in planta*, проведенных на изолятах этих двух видов, а также на некоторых неспорулирующих культурах, выделенных нами из различных злаков, собранных на территории РФ.

При изучении заселенных эндофитами растений было обнаружено, что мицелий эндофитов может развиваться не только в надземных частях растения, как это было принято считать ранее, но и в корнях; причем данные наблюдения касаются как молодых растений, выращенных в условиях гидропоники из зараженных семян, так взрослых экземпляров, собранных в природных местообитаниях. Важно отметить, что диаметр мицелия в надземных частях и корнях значительно отличается: $2,5 \pm 0,2$ мкм и $0,6 \pm 0,1$ соответственно. В целом, *in planta* эндофиты чаще всего располагаются в межклетниках тканей одиночно и покрыты толстым слоем слизи, которая прочно прикрепляет гифу к клеточной стенке растения, формируя зону контакта, где, скорее всего, происходит взаимодействие и обмен метаболитами между хозяином и грибом. Мицелий при этом накапливает большое количество липидов, залегающих в цитоплазме в виде глобул.

Являясь облигатными биотрофами, при выделении в чистую культуру эндофиты характеризуются низкими скоростями роста. На твердых средах обычно образуют плотные колонии белого или кремового цвета. Многие из них после непродолжительного роста на поверхности среды погружаются в толщу субстрата или образуют колонии в виде тонкой полупрозрачной прочной пленки, причем при длительном поддержании в культуре и пересевах их внешний вид может изменяться. Субстратный мицелий представлен неравномерно вздутыми, сильно ветвящимися и плотно переплетенными гифами, состоящими из укороченных клеток, среди которых часто встречаются структуры, напоминающие хламидоспоры. Воздушный мицелий характеризуется тенденцией к агрегации гиф в тяжи различной толщины (от нескольких штук до нескольких десятков гиф), причем как отдельные гифы, так и тяжи окружены толстым слизистым чехлом, чья поверхность зачастую неравномерно покрыта слоем полисахаридов. При культивировании эндофитов в жидкой среде тенденция к формированию тяжелой сохраняется.

Что касается ультраструктурных особенностей эндофитных грибов, показано большое количество маркеров, указывающих на высокоактивную метаболическую и секреторную деятельность мицелия. В исследованных образцах обнаружены митохондрии с типичными пластинчатыми кристами, множество мембранных образований, в том числе миелиноподобные, мультивезикулярные тела и другие мультимембранные комплексы, наличие которых обычно связывают с активной секрецией соединений белковой природы.

Особый интерес представляет изучение ультраструктуры мицелия, локализованного в корнях, так как его малая толщина, предположительно, может повлиять на его строение и функционирование, однако данный вопрос требует дальнейшего изучения.

Соотношение мутуализма и антагонизма в микробно-растительных взаимодействиях: концепция плейотропного симбиоза (доклад, посвященный памяти Ю.Т. Дьякова)

Проворов Н.А.

Всероссийский НИИ сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург

Тезисы доклада Концепция симбиоза, предложенная Антоном де Бари более 140 лет назад, рассматривала его как совокупность отношений мутуализма (взаимовыгодной кооперации) и антагонизма (паразитизма), связанных многочисленными эволюционными переходами. Анализ взаимодействий микроорганизмов с растениями показал, что в основе континуума мутуалистических и антагонистических отношений лежат пластичные генетические системы хозяев, которые позволяют им активировать полезных и подавлять вредных симбионтов. Эти взаимодействия могут быть описаны в рамках концепции плейотропного симбиоза, в котором сочетаются разнонаправленные отношения партнеров. Наиболее характерна плейотропность для факультативных и экологически облигатных (условно облигатных) симбиозов, где партнеры сохраняют способность к автономному существованию. В этих симбиозах плейотропность проявляется на популяционном, онтогенетическом и филогенетическом уровнях, обеспечивая высокую эволюционную пластичность надорганизменных комплексов. Поддержание в азотфиксирующих и микоризных симбиозах молекулярных и клеточных взаимодействий, характерных для патогенеза, способствует стабилизации мутуализма, основанного на балансе положительных и отрицательных обратных связей партнеров. В симбиозах растений с бактериями и грибами возможны два способа преобразования микробов-антагонистов в мутуалистов: прямые филиации (у грибоваскомицетов сем. *Clavicipitaceae* они связаны с утратой половых процессов и с переходом к вертикальному наследованию хозяином) и горизонтальный перенос генов (у бактерий сем. *Rhizobiaceae* он,

по-видимому, привел к переходу от онкотрансформации растений к развитию азотфиксирующих клубеньков).

Технология культивирования штамма *Chlorella vulgaris* в условия низких температур

Прокофьева М.А., Степневская Я.В.

Украинский государственный химико-технологический университет
m_prokofeva@ukr.net

Вопрос разработки технологий эффективного культивирования биопродуцентов, которые могли бы обеспечить эффективное и экономически оправданное накопление биомассы и биологически активных веществ (БАВ) для нужд сельского хозяйства, фармацевтической, косметической и других отраслей всегда будет актуален. Таким продуцентом может быть одноклеточная водоросль *Chlorella vulgaris*, ведь она неприхотлива, легко приспосабливается к изменениям условий культивирования и обеспечивает эффективное накопление протеинов, жиров и БАВ. Но, несмотря на все преимущества этой альгокультуры, масштабного ее культивирования в Украине почти не существует. Это связано с определенными трудностями культивирования ее в осенне-зимний период, так как оптимальный температурный режим культивирования существующих культурных штаммов составляет 22 – 28 °С.

Таким образом, формирование популяции хлореллы более стойкой к низким температурам является актуальным и экономически обусловленным заданием, а решение некоторых селекционных вопросов при работе с водорослью позволит решить еще и некоторые теоретические представления об отборе и превращениях ее генофонда.

Для селекции штамма микроводоросли *C. vulgaris*, стойкого к низким температурам, была использована культура выделенная из р. Днепр. Выбор природного «дикого» штамма *C. vulgaris* обусловлен его природными региональными особенностями: способностью выдерживать резкие сезонные колебания температуры, приспособленностью биохимических метаболических процессов к трансформациям атмосферных и гидросферных загрязнений, устойчивостью к другим биообъектам региона. Родительские клетки «дикого» типа, безусловно, имели склонность к быстрому приспособлению к различным температурным условиям, но с потерей производительности. Нами были исследованы различные температурные режимы, не характерные для оптимального роста микроводоросли. При снижении температуры наблюдалось снижение и ее продуктивности, но при достижении температуры 12 °С наблюдалась стабилизация количества клеток, что объясняется гетерогенностью «дикого» штамма *C. vulgaris* по своему составу, и наличием в нем как термофильных и мезофильных так и криофильных культур. Таким образом, отбирая культуру продуктивную в условиях низких температур и используя ее в качестве маточной нами был селекционирован высокопродуктивный штамм, который обеспечивает эффективный рост клеток биомассы при температуре 12 – 14 °С, что на 8 – 12 °С ниже, чем исходный «дикий».

Экспериментально определен минеральный состав питательной среды, необходимой для получения максимального количества биомассы. Наиболее эффективными средами для культивирования *C. vulgaris* является среды Тамия и Майерса. Но для уменьшения затрат на технологию культивирования, предложено использование среды Майерса. Проведены экспериментальные исследования по определению способа концентрирования биомассы с помощью центрифугирования и использования различных коагулянтов. По результатам экспериментов сделан вывод, что центрифугирование при частоте вращения 1500 об./мин. в течение 10 минут позволяет почти полностью (90%) осадить клетки биомассы с сохранением их жизнеспособности. Предложено также использовать для осаждения биомассы высокоосновный алюминиевый коагулянта. Для расширения диапазона использования продукции на

основе биомассы хлореллы исследованы условия дезинтеграции клеток с помощью ультразвуковой диспергации. При дезинтеграции суспензии при частоте ультразвука 22 кГц, в течение 10 минут наблюдается 90 – 98 % разрушенных клеток.

Проведенные исследования положены в основу разработанной технологии культивирования селекционированного штамма *C. vulgaris*.

Весеннее цветение фитопланктона в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря

Радченко И.Г.^{1,*}, Смирнов В.В.², Ильяш Л.В.¹

1. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова;

2. Зоологический институт РАН

*e-mail: IraRadchenko@yandex.ru

Субарктическое Белое море по абиотическим условиям сочетает черты как арктических, так и умеренных морей, в которых характерной чертой динамики фитопланктона (ФП) является весеннее цветение. Нарастание биомассы ФП начинается еще подо льдом и обусловлено снятием светового лимитирования водорослей благодаря сезонному увеличению освещенности и установлению стратификации водного столба. Уровень цветения достигается за счет высокой концентрации биогенных элементов, поступивших из глубинных слоев при осенне-зимней конвекции. Весеннее цветение ФП играет ключевую роль в функционировании морских экосистем в полярных районах. В это время создается более половины годовой первичной продукции, обеспечивающей энергией последующие трофические звенья как в пелагических, так и в бентосных сообществах. Срок инициации цветения, его продолжительность и масштаб в значительной степени зависят от климатических факторов. Наблюдаемое в последние десятилетия потепление Арктики и субарктики ведет к сдвигу цветения ФП на более ранние сроки, изменению состава доминирующих в этот период видов водорослей, снижению выедания первичной продукции за счет разобщения пиков ФП и зоопланктона, снижению вертикального потока углерода и другим экосистемным перестройкам. Соответственно, детальные исследования динамики ФП в весенний период являются необходимыми и актуальными для адекватного прогноза изменения структуры и функционирования полярных экосистем при климатическом тренде.

Данные о весеннем ФП Белого моря немногочисленны. В губе Чупа исследования динамики весеннего ФП проведены более 40 лет назад. Отсутствие современных сведений определило цель настоящей работы — оценить динамику численности, биомассы, видового состава и вертикального распределения ФП в губе Чупа в весенний период. Исследования были проведены с конца марта до середины июня 2017 г. на базе ББС ЗИН «Картеш». Отметим, что зима 2016/2017 гг. была теплой с поздним (февраль) становлением ледового покрова.

Зафиксировано две стадии весеннего цветения ФП: (1) Конец марта подо льдом, по биомассе преобладала диатомея *Pauliella taeniata*. Преимущественным биотопом этой диатомеи является лед, из которого она заселяет подледную воду. (2) С третьей декады апреля до третьей декады мая, таяние льда, основной вклад в суммарную биомассу ФП давали диатомеи *Fragilariopsis* spp., *Thalassiosira* spp., *Coscinodiscus* spp. В период снижения биомассы ФП (окончание цветения) по биомассе стали преобладать гетеротрофные динофлагелляты *Gyrodinium* spp., а затем (в первой декаде июня) миксотрофная диктиоховая водоросль *Pseudopedinella pyriformis*. В первой фазе цветения основная масса водорослей была сосредоточена в подповерхностном слое, во второй фазе высокая биомасса отмечалась вплоть до глубины 20 м. Соответственно, наибольшая интегральная биомасса ФП в слое 0 – 20 м (1,4 г C/м²) отмечена во второй фазе цветения в первой декаде мая. Сравнение с данными преды-

дущих исследований показало, что состав доминирующих видов существенно не изменился. Сопоставление количественных параметров ФП в 2017 г. с оценками, полученными ранее, можно провести только для подповерхностного слоя. Величины биомассы ФП в подповерхностном слое весной 2017 г. попадают в пределы варьирования этого параметра, выявленные в предыдущих исследованиях, хотя наибольших значений, отмеченных в губе Чупа ранее, не достигают. Этот результат согласуется с выводом ряда авторов об отсутствии изменений биомассы ФП Белого моря под влиянием климатического фактора.

Болезни многолетних кормовых культур в Московской области

Разгуляева Н.В., Костенко Н.Ю., Пуца Н.М.

ФГБНУ ФНЦ “ВИК им. В.Р. Вильямса”

bioresearch@yandex.ru

Целенаправленные исследования по фитосанитарному мониторингу посевов многолетних кормовых культур в ВИК им. В.Р. Вильямса проводятся с 1996 года.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в травостоях постоянно идет изменение эпидемиологической обстановки, появляются новые и приближаются к эпифитотийному порогу не столь опасные ранее заболевания. Это связано как с естественными эволюционными изменениями в системе “патоген – растение”, обусловленными погодными и климатическими факторами, так и с резким изменением стратегии земледелия (снижение объемов применения удобрений и пестицидов, несоблюдение агротехнических приемов возделывания и др.).

На клевере луговом в Московской области встречается более 15 заболеваний. Наиболее распространенными и вредоносными являются клеверный рак (возбудитель *Sclerotinia trifoliorum* Erikss.), фузариоз (грибы рода *Fusarium* Lk.), бурая пятнистость (*Pseudopeziza trifolii* Fuck.), аскохитоз (*Ascochyta trifolii* Bond. et Tr.), ржавчина (*Uromyces fallens* Koern.), мучнистая роса (*Erysiphe communis* f. *trifolii* Rab.), антракноз (*Kabatiella caulivora* Kar.), вирусы.

Средняя распространенность фузариоза достигает 69 %, клеверного рака — 36 %, бурой пятнистости — 70 %, ржавчины — 30 %, аскохитоза — 33 %, антракноза — 29 %, мучнистой росы — 10 %, вирусов — 7 %.

С 1996 года на посевах клевера отмечается рост поражения антракнозом. К настоящему времени распространенность болезни возросла с 0 – 5 % до 29 %.

Изменения произошли и в видовом составе возбудителей фузариоза. Широкое распространение, кроме *F. oxysporum* Schl. em. Snyd. et Hans., *F. avenaceum* (Fr.) Sacc., *F. culmorum* (Sm.) Sacc., *F. sambucinum* Fuck. и *F. solani* (Mart.) App. et Wr., теперь имеет и *F. gibbosum* App. et Wr. em. Bilai. Гриб *F. javanicum* Koord., составляющий сейчас до 5 % популяции, раньше на клевере луговом в нашей зоне не описывался.

На многолетних злаковых травах зарегистрировано свыше 20 возбудителей грибных заболеваний. Наиболее распространенными являются пятнистости — гельминтоспориоз (р. *Drechslera* Ito), сколекотрихоз (*Scolecotrichum graminis* Fckl.), гетероспориоз (*Heterosporium phlei* Gregory) и мастигоспориоз (р. *Mastigosporium* Riess.).

Распространенность гельминтоспориоза на коостреце безостом по среднемноголетним данным составляет 100 %, гетероспориоза и сколекотрихоза на тимopheевке луговой — 55 % и 36 %, соответственно. Анализ данных мониторинга показывает, что идет постепенное нарастание распространенности сколекотрихоза, и в отдельные годы он становится основным заболеванием.

Подобная смена патогенов наблюдается и на еже сборной. До 2014 года господствующим патогеном был возбудитель мастигоспориоза (36 %). Сколекотрихозом было поражено 11 % растений. А с 2015 г. распространенность сколекотрихоза возростала и составила 53, 51,82 и 62 %.

На растениях тимофеевки луговой ежегодно отмечается чехловидная болезнь (*Epichloa typhina* Tul.). Особенно страдают от этого заболевания старовозрастные посевы.

В последние годы (2017 – 2018) на посевах многолетних злаковых трав отсутствует поражение растений спорыньей и ржавчиной.

В целом, изучение изменений фитосанитарного состояния посевов кормовых культур, связанных с климатическими условиями и хозяйственной деятельностью, позволяет не только констатировать наличие того или иного заболевания, но и своевременно вносить коррективы в стратегию селекции новых болезнестойчивых сортов.

Метод графического анализа таксономических пропорций в микроальгоценозах и его междисциплинарный характер

Разумовский Л.В.

*Институт водных проблем Российской академии наук
l.razumovskiy1960@mail.ru*

Метод графического анализа (МГА) был первоначально разработан для диатомовых комплексов из озерных экосистем (Разумовский, 1997). В дальнейшем МГА был применен при изучении диатомовых комплексов из проточных водоемов (Разумовский, 2002, 2004). Были установлены три основных типа таксономических пропорций в диатомовых комплексах и три сценария их пространственно-временной трансформации (Разумовский, Моисеенко, 2009; Разумовский, 2012).

Два сценария развиваются при воздействии на экосистему извне. Третий сценарий может развиваться в экосистеме, если меняются физико-химические свойства самой водной среды или морфометрические параметры водоема.

Позднее, сходные закономерности были установлены при анализе бактериологических показателей качества воды в районе Москворецкого водосточника, на створе р. Москва (Долгонос и др., 2006).

По аналогичной методике были проанализированы негативные трансформации, зафиксированные на территориях, примыкающих к Жигулевской ГЭС под воздействием работы ее сооружений. Констатирована общность сценариев трансформации этих гидрологических систем (Разумовский, Шумакова, 2014). Сходные сценарии трансформации выявлены при оценке долговременных изменений минимального зимнего стока в малых реках бассейна р. Волга (Болгов и др., 2016).

Метод графического анализа (МГА) неоднократно описывался в научной литературе (Разумовский, Гололобова, 2014; Разумовский, Шелехова, Разумовский, 2014). Однако ранее он никогда не применялся к фитопланктонным комплексам в целом, а исключительно к комплексам и ассоциациям диатомовых водорослей.

Анализ долговременных трансформаций (2006 – 2012 гг.) структуры фитопланктона р. Москва в черте мегаполиса, позволил установить преобладание первого сценария трансформации (Щеголькова и др., 2018).

МГА таксономической структуры фитопланктонных комплексов Иваньковского водохранилища позволил сделать вывод о распространении двух из трех основных сценариев: первого сценария и третьего сценария — образование генераций результирующих линий, которые, по своему расположению, близки к параллельному (Разумовский, Разумовский 2017).

Предварительные результаты МГА в логарифмической системе координат для доминирующих таксонов фитопланктона Рыбинского водохранилища выявили все три сценария пространственно-временных трансформаций: «вращение» результирующих линий, «разворот» и их параллельное расположение (Разумовский и др., 2018).

Все упомянутые исследования позволяют сделать вывод о междисциплинарном характере МГА. Однако необходимо отдавать отчет, что те или иные принципы графического построения это только методологические приемы, преследующие одну цель — демонстрацию достоверности протекающих процессов трансформации в пресноводных системах.

Gastrosuillus — новый для евразии род секотиоидных базидиомицетов

Ребриев Ю.А.¹, Звягина Е.А.², Сазанова Н.А.³, Малышева Е.Ф.⁴

1. Южный научный центр РАН

2. Государственный заповедник «Юганский»

3. Институт биологических проблем Севера ДВО РАН

4. Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

1. rebriev@yandex.ru

2. mycena@ya.ru

3. ef.malysheva@gmail.com

4. nsazanova_mag@mail.ru

Таксоны с секотиоидной формой плодовых тел встречаются достаточно часто в разных семействах Agaricales и Boletales. Характерными признаками такого типа строения являются утрата баллистоспории, разнонаправленное расположение пластинок или трубочек, часто становящихся изогнутыми, анастомозирующими или преобразующимися в систему лакун, редукция ножки. Гименофор при этом закрыт плотной пленкой или прилегающим к ножке краем шляпки; в некоторых случаях край шляпки плотно прирастает к ножке.

Среди болетовых грибов известно немало секотиоидных таксонов, объединявшихся ранее в род *Gastroboletus* Lohwag. Однако тот факт, что все они имеют близкое морфологическое сходство с разными родами болетовых, позволил выделить из *Gastroboletus* еще два рода: *Gastroleccinum* Thiers и *Gastrosuillus* Thiers (Thiers, 1989). Род *Gastrosuillus* характеризуется присутствием пучков цистид в гимении и наличием на ножке гландул (железок). Данные геносистематики показывают близкое родство родов *Gastrosuillus* и *Suillus*. Виды *Gastrosuillus* до последнего времени были известны только из Северной Америки. Большинство из них отмечались крайне редко: *Gastrosuillus amaranthii*, *G. imbellus* и *G. umbrinus* известны только по типовым образцам, *G. laricinus* был собран в единственном локалитете, и только *G. suilloides* обнаруживается сравнительно часто.

В августе 2010 года в Магаданской области Н.А. Сазановой было собрано несколько плодовых тел секотиоидного гриба, определение которого вызвало определенные затруднения. Образец найден в Среднеканском районе, в пойме р. Сеймчанки, в ивовых зарослях с редкими молодыми лиственницами. В последующие годы в смешанном ивово-лиственничном лесу долины Сеймчанки выявлено еще одно местообитание. Вид предпочитает увлажненные ложбины, где ежегодно и обильно плодоносит в окружении лиственничных маслят: *S. viscidus* (наиболее обильен), *S. asiaticus*, *S. grevillei*, *S. spectabilis*, *S. tridentinus*.

Проведенное секвенирование ITS-участка г-ДНК показало принадлежность образца к Suillaceae. Ближайшим родственным видом является *Suillus viscidus* s.l. Различия составили 1 %, выражались в 1 делеции и 2 нуклеотидных заменах. Морфологические признаки, такие как гименофор серого цвета и наличие волосистых чешуек на шляпке, также позволяют отнести образец к группе близкородственных видов *Suillus viscidus* s.l., а необычная секотиоидная форма базидиом — к роду *Gastrosuillus*, ранее не отмечавшегося в Евразии.

Анализ морфологии образца показал существенные отличия от пяти известных видов *Gastrosuillus*, что подтверждается и молекулярно-генетическими данными. Согласно последним, наш образец помещается в кладе *Suillus viscidus*. Остальные виды образуют собственную кладу (*G. amaranthii*, *G. suilloides*, *G. umbrinus*) либо кладируются с *S. grevillei* (Kretzer,

Bruns, 1997). Таким образом, подтверждается вывод о полифилетическом происхождении рода *Gastrosporella* от типичных маслят (Kretzer, Bruns, 1997). Слабая дифференциация некоторых видов на молекулярном уровне может свидетельствовать о сравнительной «молодости» этих таксонов.

Грибы — индикаторы экологического состояния почвы

Рудаков В.О.

ФГБНУ ВНИИ фитопатологии канд. биол. наук, ст. научн. сотр. лаборатории
сельскохозяйственной экологии микроорганизмов
rudakov-valeryi@mail.ru

Установлены закономерности распространения видов грибов в зависимости от почвенных условий.

В почвах с высоким содержанием гумуса и незатронутых техногенными нагрузками обычно обнаруживается обилие в разнообразии сапротрофов и высокой частотой встречаемости антагонистов и микопаразитных грибов. Доминантами оказываются разнообразные представители *Mucorales*. При этом отсутствуют или единично встречаются *Fusarium*. Растения полноценно развиваются от посеянного семени до урожая. Потребность в химической защите от вредителей и болезней в период вегетации минимальная, а при оптимальных погодных условиях может отсутствовать.

В деградированных почвах, наоборот, мукоровые отсутствуют или единично встречаются, при этом в доминирующей группе оказываются фитопатогенные виды (с высокой долей многочисленных видов рода *Fusarium*). Растения на таких почвах нуждаются в интенсивной химической защите весь период развития от семян до урожая.

В крайне деградированных землях установлено полное доминирование видов токсинобразователей из родов *Penicillium* и *Aspergillus*. Растения в таких почвах не в состоянии полноценно развиваться, высеваемые семена теряют всхожесть, часть проросших погибает, выжившие развиваются неполноценно. Предпосевная химическая защита семян обычно неэффективна. Урожай с таких земель низкий и некачественный.

Границы уровней изменчивости, определяющие пороги чувствительности растений к изменчивости микробного состояния описывали по схеме с четырьмя уровнями изменчивости.

Для каждого уровня (зоны) изменчивости установлены индикаторные группы грибов:

1. Зона гомеостаза. Изменения в составе микробных сообществ могут происходить, но после исчезновения нагрузок состояние ценоза полностью восстанавливается. Доминирует разнообразие *Mucorales*;

2. Зона стресса. Происходит перераспределение видов в доминирующей группе — доминируют *Fusarium*, *Verticillium*, *Trichoderma*, *Gliocladium*, *Acremonium* и др. *Mucorales* малочисленны;

3. Зона резистентности. Чувствительные подавлены, доминируют виды единичных родов: *Fusarium*, *Rhizoctonia*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Chaetomium*. Из *Mucorales* распространен только *Rhizopus stolonifer*;

4. Зона техногенного катаклизма биотопа. Чувствительные виды исчезают, устойчивые *Penicillium* и *Aspergillus* занимают освободившееся пространство. Микробные консорции с их участием высоко фитотоксичны.

Метод геометрической морфометрии в изучении морфологии диатомовых водорослей

Русанов А.Г.

Институт озерадения РАН

a_rusanov@yahoo.com

Характерной особенностью жизненного цикла диатомовых водорослей, в отличие от других организмов, является снижение среднего размера клеток (в клоне) со временем. Процесс редукции размера клеток в ходе вегетативного клеточного деления у пеннатных диатомовых водорослей сопровождается изменением формы створок панциря. С увеличением числа последовательных делений клетки изменяют свои пропорции, принимая все более округлые или эллиптические очертания и теряя при этом видоспецифические черты. Утрата важных таксономических характеристик диатомового панциря при редукции его размера часто является причиной ошибок в определении видов. Следовательно, для уверенного различения видов диатомовых водорослей необходимо знать полные спектры внутривидовой вариабельности формы створок, определяемые аллометрическими изменениями в ходе онтогенеза (онтогенетическая аллометрия).

В последние десятилетия, в изучении изменчивости формы створок диатомовых водорослей широко применяются количественные методы, такие как регрессия ширины и длины створки (Tropper, 1975), анализ формы Лежандра (Pappas, Stoermer, 2003; Mann et al., 2004) и анализ Фурье (Pappas et al., 2001). Метод геометрической морфометрии, основанный на многомерном анализе координатных меток (landmarks), первоначально считался неподходящим для анализа формы диатомовых водорослей из-за отсутствия у них однозначно сопоставимых (гомологичных) точек (Mou, Stoermer, 1992). Метод получил дальнейшее развитие с введением полуметок (semilandmarks), скользящих вдоль контура морфологического объекта (Bookstein, 1997). В данном случае сравнение объектов происходит не по отдельным точкам, а по всей последовательности точек, описывающих кривизну контура (Павлинов, Микешина, 2002). В отношении диатомовых водорослей, метод геометрической морфометрии использовался для изучения морфологической изменчивости комплекса видов, близких к *Achnantheidium minutissimum* (Potapova, Hamilton, 2007). Данный метод также применялся для изучения морфологической вариабельности, связанной с редукцией размера клеток, нескольких видов *Surirella* (English, Potapova, 2012). Благодаря наглядному представлению вариабельности формы клеток разных видов в едином многомерном морфопространстве, метод позволяет провести прямое сравнение видовых кривых онтогенетической аллометрии.

Метод геометрической морфометрии использовался для выявления морфологических различий между двумя близкими видами *Staurosira inflata* и *S. tabellaria* (Rusanov et al., 2018). Проведенный анализ показал, что в общем пространстве морфологических признаков все объекты из естественных популяций и типового материала разделились на две четкие группы, соответствующие отличительным особенностям створок *S. inflata* и *S. tabellaria*. За морфологические различия между двумя видами были в основном ответственны метки, характеризующие очертания средней части створок. Помимо отличий в форме створок, два вида статистически достоверно различались кривыми онтогенетической аллометрии. *S. tabellaria* имела более крутой наклон кривой, чем *S. inflata*. Это указывало на то, что *S. tabellaria* отличается большей изменчивостью очертаний створки, изменяющейся с редукцией клеточного размера от ромбической до эллиптическо-ланцетной. У *S. inflata*, несмотря на более сильный разброс линейных размеров, форма клетки варьировала меньше, и изменение ее формы с уменьшением размера заключалось в снижении степени расширения средней части клетки. Таким образом, сравнительный анализ кривых онтогенетической аллометрии зарекомендовал себя как полезный диагностический инструмент, позволяющий различать морфологически близкие виды.

Сравнительный аспект изучения диатомовых водорослей эпифитона макрофитов в разных районах крымского побережья Черного моря

Рябушко Л.И., Широян А.Г., Лишаев Д.Н.

Институт морских биологических исследований РАН, Севастополь
larisa.ryabushko@yandex.ru

Изучение диатомовых водорослей эпифитона консорции макрофит-базифит имеет существенное значение для биомониторинга окружающей среды, т.к. можно одновременно использовать свойства микрофитов и субстрата-базифита, на котором они поселяются. Сравнительный аспект интерпретации накопленных данных позволяет точнее оценить их совместный вклад в продукцию водоёма и установить закономерности их расселения в море. Целью данного сообщения является изучение и сравнительный анализ видового разнообразия диатомовых водорослей эпифитона макрофитов, включая и новые районы изучения крымского побережья Чёрного моря.

Образцы слоевищ макрофитов из трёх отделов: бурой водоросли *Cystoseira crinita* (Stackhouse) C. Agardh (озеро Донузлав), красной *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. (Казачья бухта) и морской травы *Zostera marina* L. (Казачья и Мартынова бухты, озеро Донузлав морского происхождения) собраны в 1987 – 1989 и 2018 гг. в прибрежных акваториях Крыма с разным уровнем антропогенной нагрузки на глубине от 0,5 до 4,5 м при температуре воды от 6,0 до 25,0 °С. Микроскопирование диатомовых водорослей проводили в световых микроскопах «БИОЛАМ Л-212» и С. Zeiss "Axioskop 40" с программой AxioVision Rel. 4.6 при увеличениях 10 × 40, 20 × 40, 10 × 100. Определяли численность диатомовых водорослей и площадь поверхности макрофитов, согласно методикам (Рябушко, 2013; Миничева, 1989).

В эпифитоне указанных макрофитов обнаружено 129 видов и внутривидовых таксонов диатомовых, из них в течение годового цикла в эпифитоне *Gracillaria* найдено 94 вида с наибольшим количеством в зимне-весенний период, в том числе 23 вида встречены во все сезоны года. В отдельные сезоны в эпифитоне *Cystoseira* указано 33 вида и *Zostera* — 45. В Казачьей бухте отмечено 100 видов, Мартыновой бухте — 20 и озере — 35. Во всех сообществах диатомовых преобладают морские и β -метосапробионтные виды, что определяет акватории Крыма как мезотрофные, характерные для умеренно-загрязнённых органических вод, а также доминирование космополитных видов, что в целом является общей закономерностью для южных морей России. Максимальная численность диатомовых зарегистрирована в Казачьей бухте в эпифитоне *Zostera* ($N = 656 \cdot 10^3$ кл./см²) в январе при $t = 6$ °С, *Gracillaria* ($N = 366,3 \cdot 10^3$ кл./см²) в конце марта при $t = 10$ °С, в озере Донузлав в эпифитоне *Cystoseira* ($104 \cdot 10^3$ кл./см²) в июне при $t = 25$ °С.

Обсуждаются сравнительные аспекты изучения видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей эпифитона разных видов макрофитов в разных районах исследования, которые определяются характером субстрата макрофита-базифита, сезонностью и глубиной обитания.

Работа выполнена по теме государственного задания ИМБИ РАН «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» № 4 АААА-А18-118021350003-6.

Экстремофильные грибы — продуценты новых антимикробных пептидов, преодолевающих резистентность патогенных грибов

Садыкова В.С.¹, Рогожин Е.А., Баранова А.А.¹, Георгиева М.Л.², Кулько А.Б.³

1. Научно-исследовательский институт по изысканию новых антибиотиков имени Г.Ф. Гаузе

2. МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет

3. ГБУЗ «МНПЦ борьбы с туберкулезом ДЗМ»

sadykova_09@mail.ru

Наряду с вызываемыми мультирезистентными бактериями заболеваниями, в мире наблюдается значительный рост заболеваемости микозами. По скорости развития резистентности грибы начинают выходить на первое место. Описано уже около 600 видов возбудителей микозов, большинство из них относятся к группе условно-патогенных (оппортунистических) микроскопических грибов. Для части возбудителей микозов различных нозологий характерна природная устойчивость к отдельным основным антимикотикам или группам препаратов (азолы, эхинокандины, полиены). Поэтому поиск и разработка новых молекул — кандидатов является актуальной.

В последнее десятилетие возрос интерес к грибам, как продуцентам антимикробных пептидов. По литературным данным, АМП грибов имеют небольшой молекулярный вес, что удобно для модификации или последующего синтеза антибиотика и большую специфичность и активность.

Грибы рода *Emericellopsis* давно известны как продуценты антимикробных пептидов группы пептаиболов, наиболее изученными являются 4 гомолога зервамицина, бергофунгины и эмеримицины.

Изучена способность 22 штаммов вида *Emericellopsis alkalina* к синтезу антимикробных пептаиболов, обладающих антифунгальной активностью. Установлено, что продукция пептаиболов является штаммоспецифичным признаком и зависит от условий культивирования, концентрации сахаров и солености среды.

Исследования показали, что новый пептаибол эмерицеллипсин А, выделенный из *E. alkalina* F 1428 в опытах *in vitro* обладает рядом преимуществ перед лекарственными противогрибковыми средствами, используемыми в клинике. Эмерициллипсин А ингибирует рост изолятов клинических микромицетов, основных возбудителей инвазивных микозов, особенно эффективен против *A. terreus*, *A. fumigatus*, *A. ochraceus*, *S. cerevisiae* и *C. laurentii* — основных возбудителей хронических аспергиллезов легких и аспергиллемы легких. Ранее для этих клинических изолятов была установлена и подтверждена экспериментально сниженная чувствительность к отдельным широко применяющимся в лечении туберкулезных больных препаратам.

Экстремофильные водоросли и цианобактерии содовых озер Кулундинской степи (Алтайский край, Россия)

Самылина О.С.

Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН ФИЦ Биотехнологии РАН
olga.samyлина@gmail.com

Озера Кулундинской степи являются единственным примером гиперсолёных содовых озер на территории России (до 400 г/л). Для них характерен переменный гидрологический режим с высокоамплитудными циклическими колебаниями физико-химических параметров.

Рассолы всегда остаются содовыми, но происходят изменения соотношения карбонат/бикарбонат ионов при незначительных колебаниях pH (от 9,7 до 10,5).

В диапазоне солёности от 30 до 200 г/л широко распространены фототрофные сообщества с доминированием нитчатой зелёной водоросли *Ctenocladus circinnatus* Borzi. Этот организм был описан Н.Н. Ворониным и Т.Г. Поповой (1929, 1931) как новый род *Lochmiopsis* Woronich. et Popova. Однако, позднее была показана идентичность родов *Lochmiopsis* и *Ctenocladus* с сохранением более раннего родового названия *Ctenocladus* (Smith, 1950; Bourelly, 1966). Анализ последовательности гена 18S рРНК длиной 500 п.н. (из природного образца) выявил сходство 99,6 – 99,8 % со штаммами ТВ2014062 и ТВ2014012 из щелочных озёр Китая (Liu et al., 2016), 99 % со штаммами ULVO-16, ULVO-17 из солончаков Крыма и ULVO-25 из солончаков Одесской области Украины (Darienko, Pröschold, 2017).

Другие представители зелёных водорослей, которые встречаются в содовых озёрах Кулундинской степи — это *Dunaliella* sp. и *Picocystis salinarum* R.A.Lewin. Для массового развития *Dunaliella* sp. наиболее характерны эндозапоритовые условия при высыхании озёр, но организм встречается также в составе фототрофных сообществ и при низких солёностях. Н.Н. Ворониным (1929) вид был идентифицирован как *Dunaliella viridis* Teod.?, но отмечалось что из-за плохой сохранности организма в формалине, определение может быть ошибочным. Анализ последовательности гена 18S рРНК длиной 1640 п.н. выявил 100 % сходство с несколькими последовательностями, отнесёнными в ГенБанке к разным видам: *D. salina* ССАР 19/12, *D. tertiolecta* Dtsi, *D. quartolecta* ССАР 19/8, *D. polymorpha* ССАР 19/7А. Таким образом, видовая принадлежность *Dunaliella* sp. из содовых озёр Кулундинской степи остаётся неясной. *P. salinarum* может давать вспышки цветения в диапазоне солёности от 60 до 300 г/л, однако по неясным причинам не был ранее отмечен в содовых озёрах Кулундинской степи. Анализ последовательности гена 18S рРНК длиной 1775 п.н. выявил сходство 99,8 % со штаммом IM214 из щелочного озера во Внутренней Монголии (Китай), 99,4 – 99,6 % с клонами из африканских озёр, 99,1 % со штаммом L7 из содового оз. Моно (Калифорния, США) США (Hollibaugh et al., 2001; Krienitz et al., 2012).

Среди цианобактерий при солёности до 60 г/л массово развиваются гетероцистные цианобактерии *Nodularia* spp., *Anabaenopsis* sp. и нитчатые негетероцистные *Arthrospira* spp. и *Spirulina* spp., которые широко распространены также в североамериканских и африканских слабосолёных содовых озёрах. При невысоких солёностях часто встречаются нитчатые *Phormidium etoshii* P.Dadheech, D.A.Casamatta, P.Casper & L.Krienitz и одноклеточные *Chroococcus turgidus* (Kützing) Nägeli, *Cyanobacterium stanieri* R.Rippka & G.Cohen-Bazire. При солёности до 200 г/л доминируют нитчатые негетероцистные формы *Geitlerinema* sp., *Nodosilinea* sp., *Halomicronema* sp. Идентификация *Geitlerinema* sp. и *Nodosilinea* sp. филогенетически подтверждена (Самылина и др., 2014), однако требует описания новых таксонов. *Halomicronema* sp. морфологически соответствует виду *Halomicronema excentricum* Abed, Garcia-Pichel & Hernández-Mariné из солеварен Эйлата (Израиль). При максимальных засолениях (350 – 400 г/л) доминируют одноклеточные цианобактерии '*Euhalothece*' sp. Эта группа родового уровня была выделена на основании молекулярно-филогенетических и экологических критериев, включает экстремально галотолерантных и галофильных представителей, но до сих пор не валидирована.

Автор выражает благодарность сотруднику отдела эволюционной биохимии НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского Никитину М.А.

Новый взгляд на болетовые грибы

Светашева Т.Ю., Simonini G., Капитонов В.И.

Тульский государственный педагогический университет им. Л.Н. Толстого
foxtail_svelt@mail.ru

Молекулярная эра в биологии не только внесла кардинально новые методы в таксономию, но заставила взглянуть по-новому на давно знакомые «лица». Новый внимательный взгляд с другой точки видения проявил то, что ранее было скрыто за внешней формой, позволил увидеть за внешней одинаковостью разное содержание, или, наоборот, за разной внешностью — одинаковую сущность.

Именно благодаря методам молекулярной биологии сегодня удается открывать новые виды грибов там, где ранее (как казалось) все было пройдено и известно. И более того, опираясь на молекулярные деревья как на показатели истинного родства, теперь стало возможно определить реально работающие морфологические маркеры, которые могут помочь при идентификации видов.

Болетовые грибы — одна из любимых групп в микологии, до недавнего времени считавшаяся наиболее изученной. Однако молекулярные исследования некоторых участков генома (ITS, LSU, EF, RPB1, RPB2) в течение последних нескольких лет позволили выявить некоторые принципиально новые данные, в том числе среди болетовых грибов России.

Критическое изучение гербарных коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Le) и собственных сборов авторов с помощью детальной световой и электронной микроскопии, а также молекулярных методов, показали следующее:

— в коллекции *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara (= *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél.) большую часть составляют образцы *Xerocomellus cisalpinus* Simonini, H. Ladurner & Peintner — вида, который регистрируется впервые в России. Важно отметить, что согласно количеству находок и данных по местонахождению, в настоящий момент *X. cisalpinus* можно считать одним из наиболее широко распространенных видов моховиков в зоне широколиственных лесов европейской части России, в степных и лесостепных регионах, а также довольно обычным для хвойно-широколиственных лесов подтайги. В тоже время, считавшийся ранее широко распространенным в России вид *X. chrysenteron*, пока не имеет молекулярного подтверждения данного названия для имеющихся образцов;

— в коллекциях *Hortiboletus rubellus* (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi (= *Xerocomus rubellus* (Krombh.) Quél.), а также уже упомянутого *X. chrysenteron*, значительную часть составляют образцы *Xerocomellus fennicus* (Harmaja) Šutara. Кроме того один из образцов идентифицировался как *Hortiboletus engelii* (Hlaváček) Biketova & Wasser (= *Xerocomus communis* sensu Bon). Оба вида регистрируются впервые для России. По совокупности данных *X. fennicus* (как и *X. cisalpinus*) на сегодня является одним из наиболее широко распространенных видов, который обнаружен по всей лесной полосе России от Калининграда до республики Алтай.

— в коллекции образцов *Xerocomus subtomentosus* (L.) Quél., а также в не инсерированных сборах *Xerocomus* s.l. (колл. О. Морозова, Т. Светашева, В. Капитонов), выявлен новый для России вид *Hortiboletus bubalinus* (Oolbekk. & Duin) L. Albert & Dima.

В личных коллекциях авторов обнаружены новые для России виды:

— *Xerocomellus ripariellus* (Redeuilh) Šutara — в республике Удмуртия и Волгоградской области; *Neoboletus xanthopus* (Klofac & A. Urb.) Klofac & A. Urb. — в республике Удмуртия (собран как *Boletus erythropus* Pers).

В коллекции А.Е. Коваленко, собранной в Сихотэ-Алинском заповеднике, выявлен новый для науки вид *Baorangia alexandri* Svetash., Simonini & Vizzini 2018, являющийся морфологическим двойником североамериканского вида *Baorangia bicolor* (Kuntze) G. Wu, Halling & Zhu L. Yang и средиземноморского *Baorangia emileorum* (Barbier) Vizzini, Simonini & Gelardi.

Диатомовые водоросли левобережных старичных озер р. Припять на территории национального парка «Припятский»

Свирид А.А.¹, Михеева Т.М.², Самойленко В.М.², Кузьменкова Е.Ф.¹

1. Белорусский государственный педагогический университет им. М. Танка

2. Белорусский государственный университет

sviridanna.61@mail.ru; mikheyeva@tut.by; versam@tut.by

Объектом исследований являлись диатомовые водоросли мелководных старичных пойменных озер, имеющих гидрологическую связь с рекой Припять. Озеро Протока ров относится к группе высокоминерализованных озер гидрокарбонатно-кальциевой группы с щелочной рН. По степени минерализации водная масса озер Плищин, Плесо и Старуха относится к той же группе, но является среднеминерализованной со слабо щелочным рН. Сведения о гидрохимии озер Кривское и Старица в литературе отсутствуют (Водные..., 2011).

Цель исследований: определить видовой состав диатомовых водорослей летнего фитопланктона и проанализировать таксономическое разнообразие подсчитанной в постоянном препарате выборки видов и внутривидовых таксонов. Данные по общему фитопланктону озер и аннотированный список видов приведены в монографии и статьях (Михеева и др., 2016; Михеева и др., 2017). Пробы планктона, собранные в июле 2015 года осадочным способом, обработаны для диатомового анализа и изучены в постоянных препаратах с использованием светового микроскопа (Диатомовые..., 1974).

В процессе выполнения работы выявлено 148 видов и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей. Они распределились между 14 порядками, 25 семействами, 3 классами. Из класса Coscinodiscophyceae идентифицировано 14 видов из 4 семейств *Skeletonemataceae*, *Stephanodiscaceae*, *Melosiraceae* и *Aulacoseiraceae* и одноименных порядков. Из класса Fragilariophyceae определено 30 видов, которые относятся к 2 порядкам Fragilariales, Tabellariales и 3 семействам. Многочисленными являются роды *Fragilaria* и *Staurosirella* (по 6 видов). Из класса Bacillariophyceae определены виды, относящиеся к 8 порядкам: Eunotiales, Cymbellales, Achnanthales, Naviculales, Thalassiophysales, Bacillariales, Rhopalodiales, Surirellales и 15 семействам: Eunotiaceae, Rhoicospheniceae, Cymbellaceae, Gomphonemataceae, Achnanthaceae, Cocconeidaceae, Achnanthidiaceae, Amphipleuraceae, Sellaphoraceae, Pinnulariaceae, Naviculaceae, Stauroneidaceae, Catenulaceae, Bacillariaceae, Rhopalodiaceae, Surirellaceae. Наиболее многочисленным является род *Nitzschia*, насчитывающий 14 видов.

Богатое видовое разнообразие представлено в озере Протока ров — 84 вида и внутривидовых таксона. В остальных озерах — меньше (оз. Плищин — 32 вида и внутривидовых таксона, Плесо — 34, Кривское — 68, Старица — 39, Старуха — 36).

При выделении доминирующих комплексов видов к доминантам относили виды, составляющие $\geq 10\%$ от суммарной численности фитопланктонных организмов (Давыдова. 1984). Всего обнаружено 7 доминирующих видов. Общих для всех озер видов нет. Вид *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (индифферент и алкалибионт) доминирует в озерах Плищин, Протока Ров, Старица, Старуха; *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen var. *granulata* + var. *angustissima* — в озерах Плищин, Старуха и Плесо; *Aulacoseira ambigua* (Grunow) Simonsen — в озерах Плищин, Старица, Старуха. Остальные 4 вида доминировали только в одном озере: *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge (Плищин), *Stephanodiscus hantzschia* Grunow (Протока ров), *Cyclotella meneghiniana* Kützing (Старица), *Aulacoseira subarctica* (O. Müller) Haworth (Кривское).

Коэффициент флористической связи Л.И. Малышева (1973, 1999) при попарном сравнении таксономического состава диатомовых водорослей фитопланктона изученных озёр также показал различие флор: сильное для озер Старица и Старуха ($Z = -0,7$), слабое для озер Кривское и Протока ров ($Z = -0,3$), и умеренное — для остальных пар озер ($Z =$ от $-0,4$ до $0,6$). Эти выводы подтверждаются и на основании коэффициента общности (или сходства)

Серенсена-Чекановского, который для перечисленных в такой же последовательности пар озер составил величины 29 %, 51 % и от 32 до 48 %, соответственно.

Повышение эффективности метанобразующего процесса путем использования биомассы *Chlorella ellipsoides*

Семенов М.И., Степневская Я.В.

Украинский государственный химико-технологический университет
nikita.semenov.1996@gmail.com

На сегодняшний день существует постоянная необходимость совершенствования уже существующих биотехнологий, для максимально эффективного сбраживания органических отходов и повышение энергогенерации установок биогазовых комплексов. Поэтому замена существующего сырья, содержащего жиры на биомассу *Chlorella ellipsoides* является важным технологическим совершенствованием существующих технологий получения биогаза. Работа выполнена по заказу биогазового комплекса ЧАО «Орель-Лидер». Основным сырьем предприятия является птичий помет — сильное и быстродействующее органическое удобрение, но в свежем виде он чрезвычайно токсичен и способен вызвать ожоги у растений и даже их гибель. Содержание сухого вещества в помете составляет 40 – 60 %, а выход биогаза из сухого вещества составляет около 330 м³/т. Вспомогательным сырьем при производстве биогаза является сорго. Использование его обеспечивает стабилизацию процесса и увеличивает буферную емкость субстрата. Однако выход биогаза из него составляет всего 80 м³/т. Поэтому для повышения энергоэффективности используют дешевые липидосодержащие смеси, такие как жир технический специальный (ЖТС) и шлам дегидрированный. Содержание жировых компонентов в ЖТС составляет 40 %, а в шламе — около 20 %. Такой вид вспомогательного сырья имеет ряд существенных недостатков — быстрый период биотрансформации вызывает интенсивное выделение биогаза, что может привести к аварийной ситуации. Вследствие низкой плотности жировых компонентов они могут накапливаться в поверхностном слое субстрата и как следствие приводят к закисанию последнего, что в сумме с их поверхностно-активными свойствами может привести к интенсивному пенообразованию и, поэтому, также нежелательно при производстве биогаза. При чрезмерном пенообразовании пена может попасть в газоотводящие пути, что приводит к экстремальному росту давления биогаза в ферментаторе и системе вообще. При этом давление падает также в системах десульфирования и когенерационных модулях, что может привести к остановке биогазового комплекса.

Исследование метаногенной способности проводилось на предприятии с помощью специальной лабораторной биогазовой установки. В результате исследований по замене ЖТС на биомассу *Chlorella ellipsoides* было установлено, что введение в субстрат неподготовленной суспензии культуры позволяет лишь незначительно увеличить выход биогаза, что связано с особенностями строения клеточной стенки одноклеточной водоросли. Поэтому для повышения эффективности метанообразования, биомассу предварительно дезинтегрировали ультразвуком.

Дезинтегрированная суспензия хлореллы показала относительно ровный выход биогаза в течение эксперимента. Это свидетельствует о сбалансированности и разнообразии органических соединений в биомассе. Кривая выделения биогаза из биомассы хлореллы имеет три пика (1 – 4, 5 – 8, 9 – 11 день эксперимента). Первый пик связан с биотрансформацией жировых компонентов и моносахаридов. Второй обусловлен биодеградацией и последующей биотрансформацией олигосахаридов и легкодоступных полисахаридов. Третий характеризует наличие белковых компонентов биомассы. Общий выход биогаза из дезинтегрированной биомассы *Chlorella ellipsoides* составляет 910 м³/т, что в 12 раз больше чем при использова-

нии сорго, в 2,5 раза больше, чем из ЖТС и всего на 100 м³ меньше чем из отходов маслорерабатывающего производства. В то же время относительное равенство пиков и отсутствие спадов газообразования гарантирует равномерное выделение метана на протяжении всего процесса метанообразования, что существенно снижает риски связанные с использованием другого жиросодержащего сырья. Все это позволяет утверждать, что дезинтегрированная биомасса *Chlorella ellipsoides* является перспективным источником стабилизации процесса метанообразования на биогазовых предприятиях.

Структура микобиоты ризосферы сосудистых растений верховых болот

Семенова Т.А.¹, Головченко А.В.²

1. Институт проблем экологии и эволюции РАН, 117071, Москва, Ленинский пр-кт, 33.
tashino@mail.ru

2. Факультет почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова, 119991, Москва,
Ленинские горы

golovchenko.alla@gmail.com

Изучению микробных сообществ сфагновых мхов посвящено большое количество работ, при этом практически не исследован микробный состав травянистых растений и кустарничков, произрастающих на верховых болотах. В отличие от сфагновых мхов, имеющих крайне низкую скорость деструкции, они разлагаются значительно быстрее. Изучение структуры микобиоты ризосферы сосудистых растений верховых олиготрофных болот было целью настоящего исследования.

Исследования проводили на территории Западно-Двинского лесоболотного стационара Института лесоведения РАН (Тверской область). Анализируемый участок представлен сосняком кустарничково-пушицево-сфагновым на олиготрофной остаточно-эуτροφной торфяной почве. Анализировали ризосферу травянистых растений — пушицы влагилищной (*Eriophorum vaginatum* L.), осоки черной (*Carex nigra* (L.) Reichard), росянки круглолистной (*Drosera rotundifolia* L.) и кустарничков — подбела обыкновенного (*Andromeda polifolia* L.), багульника болотного (*Ledum palustre* L.), голубики обыкновенной (*Vaccinium uliginosum* L.), черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus* L.), брусники обыкновенной (*Vaccinium vitis-idaea* L.) и клюквы обыкновенной (*Vaccinium oxycoccus* L.).

Показано, что численность и видовое разнообразие микромицетов в ризосфере значительно выше, чем в ризоплане как травянистых, так и кустарничковых растений. При этом микобиота, ассоциированная с корнями травянистых растений, значительно беднее, чем микобиота кустарничковых растений как в количественном, так и в качественном выражении (53 тыс. КОЕ/г, 17 видов в ризосфере и 9 тыс. КОЕ/г, 8 видов в ризоплане травянистых растений; 160 тыс. КОЕ/г, 28 видов в ризосфере и 19 тыс. КОЕ/г, 20 видов в ризоплане кустарничков). Анализ микромицетных комплексов ризосферы и ризопланы травянистых растений и кустарничков показал, что наиболее сильно по видовому составу отличались комплексы ризопланы травянистых и кустарничковых растений (коэффициент сходства Серенсена — 0,35), тогда как ризосферные комплексы имели несколько большее сходство — 0,53. Микобиота ризопланы и ризосферы внутри каждой группы также имела больше сходства (0,56 для травы и 0,67 для кустарничков). В ризосфере всех групп растений доминировали *Umbelopsis isabellina* (Oudem.) Gams, *U.ramanniana* (Möller) Gams, *Trichoderma koningii* Oudem.; различия были обусловлены видами родов *Penicillium* и *Talaromyces*: из ризосферы трав постоянно выделяли *T. funiculosus* (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad & Seifert, из ризосферы кустарничков — *P. spinulosum* Thom, *P. lividum* Westling, *P. thomii* Maire. В ризоплане травянистых растений доминировали *P. lividum* и *T. funiculosus*, в ризоплане

кустарничков доминирующий комплекс микромицетов более разнообразен: *U. isabellina*, *U. ramanniana*, *T. koningii* *P. spinulosum*, *P. thomii*. Внутри каждой группы растений также выявлены отличия. Среди трав наименьшее количество видов отмечено в ризоплане росянки, а наименьшая численность микромицетов — в ризоплане пушицы. В группе кустарничков наиболее отличались брусника и андромеда. В ризосфере брусники отмечена максимальная численность микромицетов при высоком видовом разнообразии, тогда как для андромеды характерны очень низкие численность и видовое разнообразие как в ризосфере, так и в ризоплане. Таким образом, микобиота ризопланы травянистых растений и кустарничков значительно различается и специфична для каждой из этих групп, тогда как микобиота ризосферы всех растений имеет больше сходства. Микобиота ризопланы и ризосферы отдельных растений также имеет признаки специфичности.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00452-а.

Численность и разнообразие сообществ микромицетов ризосферы сельскохозяйственных культур

Семенов М.В.¹, Никитин Д.А.^{1,2}

1. Почвенный институт им. В.В. Докучаева

2. Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
semenov_mv@esoil.ru

Ризосфера является «горячей точкой» микробной активности в почве и считается одним из самых сложных локусов с точки зрения разнообразия и межвидовых связей. Важность ризосферного микробиома для роста растений широко признана, однако знания о структуре и разнообразии ризосферных микроорганизмов по-прежнему ограничены. Остается неясным влияние разных экологических факторов на структуру микробных сообществ ризосферы.

В данной работе был проведен анализ численности и разнообразия микромицетов в ризосферных и неризосферных локусах серой лесной почвы в разных фазах онтогенеза сельскохозяйственных культур с применением органической и минеральной систем удобрения. Рассматривались три опытные культуры — кукуруза, картофель и горчица белая. Отбор образцов проводили в два срока из двух локусов: в ризосфере вегетирующих растений и в междурядье. Таксономический состав культивируемых микромицетов определяли методом микробиологического посева с использованием среды Чапека и КДА. Численность грибных ITS оценивали с помощью количественной ПЦР.

Из исследованных образцов почв было выявлено 39 видов микромицетов, которые относятся к 19 родам. Основную часть выделенных изолятов составляли анаморфные грибы представители подотдела *Deuteromycotina*. Среди них наибольшим разнообразием характеризовались роды *Penicillium* (9 видов), *Fusarium* (4 вида), *Acremonium* и *Aspergillus* (по 3 вида). Общее количество выделенных видов на образец варьировало от 6 до 25, при этом количество видов грибов в ризосфере было всегда выше по сравнению с почвой. Часть выделенных видов грибов (*Aureobasidium pullulans*, *Fusarium dimerum*, *F. solani*, *Monilia geophila*, *Verticillium tenerum*) были обнаружены исключительно в ризосфере растений, еще два вида встречались только во внекорневой почве — *Penicillium canescens* и *P. spinulosum*.

Использование органических удобрений привело к значительному повышению α -разнообразия микромицетов, тогда как минеральные удобрения отрицательно сказывались на разнообразии грибов. При этом, резкое снижение грибного α -разнообразия вследствие внесения минеральных удобрений выявлялось лишь во внекорневой почве, тогда как в ризосфере данный эффект нивелировался. В большинстве вариантов индекс Шеннона увеличивался в ряду: почва + NPK < ризосфера + NPK < почва + навоз < ризосфера + навоз.

На основе кластеризации разных вариантов эксперимента с использованием неметрического многомерного шкалирования (NMDS) и метрики Брэя-Кертиса были выявлены два индикаторных таксона — *Trichoderma harzianum* и род *Fusarium*. Вид *Trichoderma harzianum* четко разделил варианты с внесением органических (высокая численность вида) и минеральных (низкая численность или отсутствие вида) удобрений. Присутствие горчицы существенно снизило численность представителей рода *Fusarium* и потенциально может повышать супрессивность почв.

Численность грибных ITS в исследованных образцах варьировала от $6,76 \times 10^8$ до $6,03 \times 10^{10}$ копий генов с коэффициентом вариации 69 %. Численность микромицетов при внесении органических удобрений была выше по сравнению с вариантами с минеральными удобрениями. Кроме того, в 9 из 12 вариантов эксперимента количество генов микромицетов в ризосфере было достоверно выше, чем во внекорневой почве. Наибольшие значения размера эффекта по Коэну выявлены для разных систем удобрения, что означает, что данный фактор играет ключевую роль в формировании численности почвенных микромицетов в агроэкосистемах.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ, проект № 17-76-00002.

Биохимические основы устойчивости ксилобионтных макромицетов к действию отрицательных значений температуры

Сеник С.В., Колкер Т.Л., Псурцева Н.В.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург
senik@binran.ru

Способность выживать при отрицательных температурах — один из ключевых факторов, ограничивающих распространение дереворазрушающих грибов. Повреждающее воздействие отрицательных температур связано, главным образом, с образованием льда внутри и вокруг клетки. Адаптация грибов к низким температурам может включать разные физиологические механизмы — накопление внутриклеточной трегалозы и полиолов, синтез ненасыщенных мембранных липидов, секрецию белков, предотвращающих образование льда, и др. Однако разнообразие стратегий адаптации базидиальных грибов разных таксономических и экологических групп к отрицательным температурам изучено крайне слабо и неравномерно.

В данном исследовании изучались механизмы устойчивости ксилобионтных макромицетов к действию отрицательных температур на примере 9 штаммов из коллекции культур базидиомицетов LE-BIN: *Coprinopsis cinerea* 3798, *Rogersiomyces malaysianus* 3507, *Lignomyces vetlinianus* 3668, *Favolaschia manipularis* 3291, *Favolaschia manipularis* 3272, *Gloeophyllum sepiarium* 3667, *Gloeophyllum trabeum* 0157, *Serpula himantioides* 1368 и *Serpula lacrymans* 1192. Был проведен анализ липидов и метаболитных профилей мицелия контрольных культур, выращенных при оптимальной температуре, культур через 1 сут после промораживания и оттаивания (2 – 3 нед. при -20 °C, затем 1 сут. при T_{opt}) и «дочерних» культур, пересаженных после оттаивания на свежую среду (2 – 3 нед.). Экстракцию липидов проводили по методу В.В. Nichols (1963), количественный анализ классов липидов осуществляли денситометрически на пластинах ТСХ. Анализ жирных кислот, входящих в состав глицеролипидов, а также метаболомный анализ проводили методом ГЖХ-МС на хроматографе Agilent 6850 с квадрупольным масс-спектрометром 5975С.

Показано, что инкубация мицелия ксилобионтных макромицетов при низких отрицательных температурах приводит к целому ряду физиологических и биохимических изменений, которые сохраняются на протяжении как минимум 2 – 3 недель после посева штамма в оптимальные условия и, вероятно, обеспечивают устойчивость к последующим промораживаниям. При этом разные виды ксилобионтных макромицетов реализуют различные стра-

тегии адаптации к отрицательным температурам: одни штаммы демонстрируют изменение состава мембран (увеличение доли стеринов и ФК, уменьшение соотношения ФХ/ФЭ), адаптация других штаммов (например, *G. sepiarium*) связана, главным образом, с накоплением низкомолекулярных термопротекторных соединений (сахароспиртов, пролина, трегалозы). В некоторых случаях через сутки после низкотемпературного воздействия в мицелии накапливались триглицериды и/или свободные жирные кислоты.

Известно, что способность клетки выживать при отрицательных температурах зависит от физиологического состояния, предшествующего замораживанию. В данном исследовании выявлен феномен повышения устойчивости штамма *S. lacrymans* к промораживанию после предварительного культивирования при температуре на 5 °С выше оптимальной. По всей видимости, повышение температуры стимулирует накопление термопротекторных веществ, стабилизирующих клеточные компоненты также и в процессе промораживания. Одним из таких соединений могут быть сфинглипиды: их количество при повышенной температуре в 3 раза превышает уровень в контроле. Обнаруженный феномен может быть использован в коллекционном деле для повышения надежности криоконсервации штаммов грибов.

Работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по теме № АААА-А18-118030190098-4.

Предварительные результаты ревизии пластинчатых представителей пор. Bangiales морей Европейской части России

Симакова У.В.¹, Неретина Т.В.²

1. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук.

2. Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, yankazeisig@gmail.com

Использование молекулярно-генетических методов во флористических исследованиях альгофлор всего мира позволяет уточнять и расширять данные о видовом составе и распространении видов (Le Gall, Saunders, 2010; McDevit, Saunders, 2010). Исследования, проведенные в Северной Атлантике и нескольких регионах Тихого океана выявили, что видовое и родовое разнообразие пластинчатых представителей порядка Bangiales значительно недооценено и требует применения молекулярно-генетического метода (Sutherland, J.E., et al., 2011; Vergés et al. 2013). В наиболее поздней сводке о видовом составе рода *Porphyra* северных морей Виноградова (2007) указывает для Белого моря два вида порфир с однослойной пластиной и один — с двуслойной: *Porphyra purpurea* (Roth) C.Agardh, *Porphyra umbilicalis* Kützing, *Porphyra amplissima* (Kjellman) Setchell & Hus (= *Wildemania amplissima* Foslie). Для Черного моря авторами указывается традиционно один вид: *Porphyra leucosticta* Thuret (= *Pyropia leucosticta* (Thuret) Neefus & J.Brodie) (Ткаченко, Ковтун, 2014).

В данной работе мы представляем предварительные результаты молекулярно-генетических исследований небольшой выборки фондовых гербарных материалов (13 образцов) ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (БИН РАН) и сборов авторов за 2013 – 2016 гг. в губе Ругозерской Кандалакшского залива (15 образцов) Белого моря, на п-ове Рыбачий (10 образцов) Баренцево море и у Кавказского побережья (12 образцов) Черного моря (бухта Голубая, г. Геленджик). Для выделения ДНК были использованы участки таллома водорослей (5*5 мм) либо зафиксированных 96 % спиртом во время гербаризации, либо полученные из гербарных образцов фондовых коллекции Ботанического Института. Мы получили нуклеотидные последовательности участка хлоропластного гена *RbcL* длиной 700 н.п. с помощью праймеров F57-R 753 в случае свежefиксированных образцов и 300 н.п. (F461 –R 753) в случае гербаризованного материала (Mols-Mortensen

et al., 2012). Для сравнения последовательностей использовали базу данных GeneBank (<http://ncbi.nlm.nih.gov/>).

В результате проведенной молекулярно-генетической ревизии мы обнаружили, что большая часть образцов собранных в Белом и Баренцевом морях принадлежит к недавно описанному виду *Boreophyllum birdiae* (Neefus & A.C.Mathieson) Neefus. Представители этого рода имеют широкое распространение в холодноводной части Северной Пацифики и Атлантики (Sutherland, J.E., et al., 2011). В данной работе этот вид указывается для Белого моря впервые. Из двуслойных представителей пор. *Bangiales* в Белом море нами встречен новый для региона вид *Pyropia njordii* Mols-Mortensen, J.Brodie & Neefus. Так же имеющий распространение в холодных водах Северной Атлантики (Sutherland, J.E., et al., 2011). Молекулярно-генетический анализ образцов из Черного моря показал, что они принадлежат виду *Pyropia koreana* (M.S.Hwang & I.K.Lee) M.S.Hwang, H.G.Choi Y.S.Oh & I.K.Lee (Vergés et al. 2013).

Таким образом, современный видовой состав порядка Бангиевых Черного, Баренцева и Белого морей, выявленный методами молекулярной генетики, отличается от списка полученного только с помощью анализа морфологических признаков. С другой стороны, данные виды при первоописании были вычленены из видовых комплексов именно с помощью анализа данных молекулярной генетики. Полученные нами предварительные результаты анализа флористического разнообразия пластинчатых представителей порядка *Bangiales* говорят о крайней необходимости проведения полной современной ревизии с применением методов молекулярной генетики.

Исследование биотенологического потенциала микроводорослей

**Синетова М.А.^{1*}, Воронков А.С.¹, Сидоров Р.А.¹, Кривова З.В.¹, Медведева А.С.¹,
Стариков А.Ю.¹, Пахолкова М.С.²**

1. Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

2. Северный (Арктический) федеральный университет им. М. В. Ломоносова
maria.sinetova@mail.ru

Микроводоросли и цианобактерии являются первичными продуцентами органического вещества в биосфере и имеют важное экологическое значение. Их вклад в общую продукцию органического углерода по современным оценкам составляет более 50 %, цианобактерии также участвуют в круговороте азота в качестве азотфиксаторов. Кроме того, микроводоросли и цианобактерии являются продуцентами многих ценных соединений, включая углеводороды, этанол, водород, минеральные вещества, витамины, полярные и неполярные липиды, полиненасыщенные жирные кислоты, углеводы, стеролы, антиоксиданты, антибиотики, пигменты.

Последнее десятилетие большинство исследований было направлено на получение из микроводорослей биотоплива. В результате этих исследований стало очевидным, что даже при максимальных скоростях роста и максимальной продуктивности по триглицеридам использование микроводорослей исключительно для производства биотоплива является нерентабельным. Но в тех случаях, если биотопливо оказывается не единственным продуктом, полученным из биомассы микроводорослей, прогнозы становятся положительными. Оставшуюся после получения биотоплива биомассу, богатую углеводами, можно использовать в качестве субстрата для брожения и получать этанола и метана. Гораздо выше коммерческая ценность микроводорослей, как источника более дорогих соединений, используемых в пищевой промышленности и в сельском хозяйстве в качестве кормовых добавок — длинноцепочечных полиненасыщенных жирных кислот, каротиноидов, астаксантина. Все больше исследований появляется о фармацевтическом действии различных соединений,

получаемых их микроводорослей: это пигменты (хлорофилл, каротиноиды, фикобилины), запасные углеводы и экзополисахариды, те же липиды.

В силу приведенных фактов, при исследовании потенциально продуктивных штаммов разумно не ограничиваться отбором по накоплению какого-то одного соединения, преимущество должно отдаваться штаммам, имеющим высокое содержание нескольких соединений и/или отличающихся высокой продуктивностью.

С этой целью нами был произведен скрининг 20 штаммов микроводорослей и цианобактерий из коллекции IPPAS ИФР РАН, для которых были получены данные по скорости роста, содержанию углеводов, белков, липидов, жирных кислот и пигментов. В соответствии с поставленными задачами из проскринированных штаммов было выбрано 4 перспективных штамма: IPPAS B-1200 *Cyanobacterium* sp. — продуцент короткоцепочечных насыщенных и мононенасыщенных жирных кислот, экзополисахаридов, перспективный для производства биотоплива; IPPAS H-242 *Eustigmatos* sp., обладающий повышенным содержанием липидов (суммарное содержание жирных кислот до 20 % от сухого веса) с большой долей эйкозопентаеновой кислоты (до 17,5 %) и высоким соотношением каротиноидов к хлорофиллу; IPPAS C-1210 *Chlorella* sp. с повышенным содержанием липидов (до 14 % от сухого веса) и способностью запасать большое количество триацилглицеридов; IPPAS B-1220 *Desertifilum* sp., потенциальный продуцент цианотоксинов, имеющих фармакологическое применение, который характеризуется необычным составом жирных кислот: в его липидах содержатся 16:1 Δ 7 и 16:2 Δ 7,10 жирные кислоты, редко встречающиеся у цианобактерий. Все штаммы отличаются высокими скоростями роста (время удвоения 9 – 22 ч.). Для каждого выбранного штамма были подобраны оптимальные для роста условия (среда, температура). Также были выявлены условия, в которых происходит накопление целевого продукта.

Работа поддержана грантом Российского научного фонда № 14-14-00904.

Некоторые биологические особенности *Monilinia fructigena* Honey — возбудителя бурой гнили плодов семечковых культур

Скрипникова Е.В.^{1*}, Серая Л.Г.²

1. Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина

2. ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии

elena.sk@mail.ru

Существенный ущерб рентабельности хранения плодов наносит бурая гниль, возбудителем которой является *Monilia fructigena* Honey (телеоморфа *Monilinia fructigena* Honey).

Целью исследования было проанализировать отдельные особенности распространения патогена и развития заболевания в период вегетации и хранения в условиях ЦЧР.

Для изучения конидий *M. fructigena* культивировали на КГА. Для выявления особенностей проникновения патогена в плоды и развития латентной инфекции яблоки в состоянии съемной зрелости инокулировали изолятом *M. fructigena* и инкубировали при 4 °С. В конце инкубации образцы ткани яблок вырезали из точек инокуляции и готовили для микроскопических исследований. Образцы эпидермиса (толщиной около 0,5 мм) были получены из поверхностно дезинфицированных плодов. Образцы эпидермиса помещали на поверхность стеклов с 2 % агаром. Затем на каждый образец осаждали 10 мкл конидиальной суспензии и инкубировали при 4 °С. Окрашивание проводили синим лактофенолом.

На начальных этапах развития заболевания на поверхности плода появляется небольшое бурое пятно, которое быстро разрастается, охватывая всю поверхность плода. Дальнейшее развитие заболевания зависит от температурных условий, при котором оно протекает.

При раннем заражении плодов в саду на их поверхности правильными концентрическими кругами образуются бурые подушечки конидиального спороношения гриба. При позднем

заражении плодов яблоки быстро мумифицируются, приобретая черную или синевато-черную окраску на гладкой, блестящей поверхности. Заражение плодов может происходить в течение всего вегетационного периода, возможно перезаражение в процессе хранения. Начало развития заболевания возможно при температуре 2 – 35 °С, оптимум 24 – 28 °С, желательное наличие капельно-жидкой влаги. Заражение в саду может осуществляться аскоспорами и конидиями. Основным источником инфекционного начала в саду являются конидии.

Гриб имеет многоклеточный, разветвленный, гаплоидный, мицелий. Сумки в апотециях. Апотеции вырастают из склероциев, представляющих собой черные полые шарики, находящиеся под покровными тканями пораженного плода. Сумки открываются в виде поры, аскоспоры выбрасываются активно за счет изменения тургорного давления. Сумкоспоры яйцевидные, на концах слегка заостренные, 11 – 12,5 × 5,6 – 6,8 м. Попадая на питательный субстрат, аскоспоры прорастают в первичный мицелий. На мицелии за период вегетации образуется несколько поколений конидий. Именно конидиями происходит заражение плодов перед попаданием в хранилище. Конидии одноклеточные, бесцветные, яйцевидные. В зависимости от места выращивания плодов и состава среды размер конидий колебался в пределах 15 – 25 × 11 – 15 м.

При микроскопическом исследовании тканей плодов яблони было установлено, что при искусственном заражении *M. fructigena* колонизировал устьица, вызывал некроз эпидермальных клеток и колонизацию субэпидермиса. Верхние слои эпидермальных клеток начали разрушаться через 48 – 52 часа. Далее происходила колонизация тканей гифами *M. fructigena*, разрушение эпидермальных и мезокарпических клеток, деградация кутикулы и эпидермиса, затем споруляция *M. fructigena*.

В условиях хранения может развиваться латентная инфекция, что обусловлено постепенно прогрессирующей колонизацией клеток грибом. Потери при хранении могут достигать 10 – 15%. Активация скрытой инфекции обеспечивается нарастающим действием ферментов, разрушающих клеточную стенку. Было установлено, что в плодах после искусственного заражения, еще не имеющих видимых проявлений заболевания, гифы гриба располагаются в межклеточном пространстве, тогда как при появлении симптомов заболевания обнаруживается внутриклеточное поражение.

О золотистых водорослях Южного Урала

Снитько Л.В.

Ильменский государственный заповедник

lvs223@yandex.ru

Золотистые водоросли (Chrysophyta) считаются одной из ведущих групп фитопланктона олиготрофных озер, являясь, в основном, пресноводными холодолюбивыми организмами. На Южном Урале распространены водоемы с пресным гидрокарбонатным нейтрально-слабощелочным типом природных вод с характерными фитопланктонными сообществами с высоким разнообразием и обильным развитием. По уровню трофии небольшие водоемы региона относятся к мезотрофным и эвтрофным, а в летний период при прогреве воды по некоторым показателям достигают уровня гипертрофии. Тем не менее, нами отмечен ежегодный определяющий вклад золотистых водорослей в облик фитопланктона многих южноуральских озер и прудов прежде всего горно-лесной зоны, а также лесостепной и степной природных зон.

Идентификацию видов золотистых водорослей проводят по строению вегетативных клеток и морфологической структуре кремнистых чешуек, видимых только с применением электронного микроскопирования (ЭМ). Для более 160 видов хризофитовых водорослей установлена способность образовывать кремнистые стоматоцисты — полые образования размером от 2 до 30 мкм, как правило, сферической формы, имеющих различную орнамента-

цию, которые часто не соотнесены с известными видами хризофитовых водорослей и фигурируют в определителях под номерами. Золотистые водоросли и их стоматоцисты исследуют с применением методов ЭМ в России с 1970-х гг., в водоемах Полярного Урала выявлена достаточно разнообразная флора золотистых водорослей — 46 видов из 7 родов. В более южных областях Урала специальные исследования хризофитовых начаты в недавнее время. С 2014 г. по 2018 г. проведен круглогодичный отбор планктонных проб в ряде малых озер и прудов восточных предгорий Южного Урала. Особое внимание уделено изучению холодноводных комплексов водорослей подледного периода и времени таяния льда в апреле-мае, а также водоемам с нетипичным для региона составом вод, подверженных ацидификации в условиях горнорудных месторождений.

Изучение кремниевых структур панцирей и фотосъемка велись на сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Tescan Vega 3SBU при увеличении $2 - 20 \times 10^3$. Для этого аликвоту сгущенного планктона наносили на токопроводящий скотч и высушивали, напыление золотом производили с помощью ионно-плазменного напылителя Quorum Q150R ES. Кремниевый состав оболочки стоматоцист хризофитовых оценивали с помощью рентгено-спектрального микроанализатора Oxford Instruments X-act.

К настоящему времени в планктоне водоемов восточных предгорий Южного Урала идентифицированы 21 вид и разновидность золотистых водорослей из 4 семейств и 5 родов *Chryso-sphaerella*, *Dinobryon*, *Mallomonas*, *Spiniferomonas* и *Synura*.

Представители золотистых водорослей могут формировать значительные популяции в пресных озерах и прудах Южного Урала в периоды остывшей воды — зимне-весенний, поздне-осенний. Наиболее распространен и обильно развивается в водоемах всех типов *Dinobryon sociale* var. *americanum* (Brunnthaler) Bachmann, который отмечен и в летний период. В водоемах региона при температуре воды $2,5 - 3,9$ °C нами обнаружено подледное развитие хризофитов: с высоким обилием вегетировали *Chryso-sphaerella brevispina* Korschikov, *Mallomonas caudata* Ivanov emend. Krieger, *M. elongata* Reverdin, *M. striata* Asmund var. *striata*, *Synura petersenii* Korschikov. Из известных из литературы возбудителей «цветения» воды в водоемах Южного Урала отмечены с высоким обилием *Dinobryon divergens* var. *divergens* Imhof, *Mallomonas caudata*, *M. crassisquama* (Asmund) Fott var. *crassisquama* и *Synura petersenii*. Широкое распространение в планктоне пресных водоемов разных природно-географических зон Южного Урала имеет вид *Synura petersenii*: обнаружен как в озерах лесной зоны, так и в прудах степной зоны.

Образование кристаллического оксалата меди

Penicillium устойчивым к Cu^{2+}

Соколянская Л.О., Глухова Л.Б., Иккерт О.П., Карначук О.В.

Лаборатория биохимии и молекулярной биологии, Томский государственный университет

Lusi5055@yandex.ru

Микромицеты могут принимать участие в процессах биоминерализации металлов, связывая их в малорастворимые формы. Мы показали, что новый вид '*Penicillium metallidurans*' устойчивый к меди образовывал нерастворимый кристаллический оксалат меди — мулуит (Glukhova et al., 2018). При исследовании проб остатков горения бурого угля на месторождении Кош-Агач на Алтае мы обнаружили присутствие мулуита. Целью настоящего исследования была проверка возможности образования мулуита новым микромицетом Mo3A13, выделенным из грунтов, ассоциированных с горящим бурым углем на месторождении Кош-Агач.

Результаты филогенетического анализа последовательностей ITS, РНК-полимераз RPB2 и RPB1, субъединице цитозольного шаперонина Cst8 и белка Tsr1 показали, что штамм

Mo3A13 может относиться к новому виду секции *Aspergilloides* рода *Penicillium*. Штамм выращивали в течение 20 и 40 суток при концентрации меди 3 г/л. Результаты дифракционного анализа показали возможность образования мулуита исследованным штаммом. Однако мы не исключаем того факта, что мулуит мог образовываться при промывке образцов щавелевой кислотой, что является стандартной обработкой при подготовке проб для дифракционного анализа. Роль микромицета может заключаться в концентрации меди на мицелии.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-34-00510.

Молекулярное маркирование потенциальных микогербицидов

Соконова С.В.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
svsokornova@vizr.spb.ru

Одним из подходов борьбы с инвазивными и трудноискоренимыми сорными растениями является разработка препаратов на основе инокулюма и фитотоксических метаболитов фитопатогенных микромицетов. Большинство разработок в этом направлении связано с поиском новых продуцентов и повышением эффективности и технологичности потенциальных микогербицидов. Зачастую высокая эффективность таких препаратов связано с внесением в почву или на поверхность растения избыточных концентраций инфекционного материала. В тоже время и с точки зрения экологической безопасности, и с точки зрения эффективности препарата, крайне важно понимать, что происходит дальше с внесенным материалом. А именно: насколько широко распространяется патоген за пределы обработанного участка, как долго инфекционный материал сохраняет свою жизнеспособность, может ли он зимовать, не расширяется ли в результате внесения в препаративную форму различных добавок специализация гриба, происходит ли токсинообразование и т.д. Также, на мой взгляд, необходимо стремиться к точной идентификации продуцента, для глубокого анализа литературных данных с точки зрения оценки возможных экологических рисков, которые могут возникнуть в результате применения препаратов. Надо отметить, что подобная практика существует, и в основном касается патогенов с широкой специализацией. К ним можно отнести работы по таким видам, как *Sclerotinia sclerotiorum*, *Sclerotinia minor*, *Colletotrichum coccodes*, *Fusarium oxysporum* f.sp. *strigae* и *Phoma macrostoma*. В нашем институте в качестве потенциальных микогербицидов были предложены штаммы грибов с узкой специализацией, а именно *Phoma complanata* (= *Calophoma complanata*) 1.40 ВИЗР, *Stagonospora cirsii* ВИЗР 1.42, *Paraphoma* sp. ВИЗР 1.46. Был проведен мультилокусный анализ по наиболее часто используемым для идентификации фомоидных микромицетов участкам, а именно, по последовательности большой субъединицы РНК (праймеры LROR, LR5), гену бета-тубулина (T1, T2) и гену фактора элонгации трансляции (EF1-728F, EF1-1190R). На основе биоинформационного анализа были предложены праймеры, штаммоспецифический, в случае *Paraphoma* sp. ВИЗР 1.46 и видоспецифический для *Stagonospora cirsii*. Для *Phoma complanata* (= *Calophoma complanata*) 1.40 ВИЗР необходимо продолжить поиск, в частности, предполагается проанализировать локус гена актлина, а также разработать для данного вида микросателлитные маркеры. В настоящее время показано, что *Phoma complanata* (= *Calophoma complanata*) 1.40 ВИЗР может зимовать на остатках зараженных растений борщевика на поверхности почвы в условиях Ленинградской области, сохраняя жизнеспособность и агрессивность в отношении растения-хозяина. Более точное маркирование штаммов позволит провести многолетний мониторинг и более масштабно оценить степень распространения патогенов (в почве, на остатках растений, на молодых растениях).

Таким образом, молекулярное маркирование штаммов необходимо для оценки как возможных экологических рисков применения препаратов на основе фитопатогенных грибов, так и длительности последствий препаратов.

Внутрипопуляционная структурированность эпифитных лишайников *Evernia prunastri* (L.) Ach. и *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl.

Суетина Ю.Г.

Марийский государственный университет

suetina@inbox.ru

Исследования проводили в 2008 – 2017 гг. на территории Республики Марий Эл, *E. prunastri* изучали на липе сердцелистной в липняках; *H. physodes* — на липе и на пихте сибирской в пойменном липняке, на сосне обыкновенной в сосняках. Исследовали число слоевищ на дереве, распределение по стволу, онтогенетическую и размерную структуру популяции, для *E. prunastri* — жизненность слоевищ; динамику демографической структуры популяций *E. prunastri* (2008 – 2016 гг.) и *H. physodes* (2010 – 2016 гг.) в пойменном липняке.

Число слоевищ *E. prunastri* на дереве (до 4 м) варьирует в разных липняках по-разному. Можно выделить четыре типа распределения числа слоевищ *E. prunastri* по высотам на стволе дерева: постепенное увеличение числа слоевищ от основания ствола до 4 м; две группы с низким и высоким числом слоевищ; увеличение числа до 2 м с последующим уменьшением числа слоевищ до 4 м; нет различий по числу слоевищ на разных высотах ствола. В природных местообитаниях наибольшее число слоевищ отмечено на северной экспозиции, в антропогенно нарушенных местообитаниях нет этой закономерности. Размеры слоевищ увеличиваются в онтогенезе до g_{3v} состояния, уменьшаются в ss состоянии. В пойменных липняках наибольшие размеры слоевища имеют на высотах 1,5 – 2 и 2 – 2,5 м; взаимодействие высота – онтогенетическое состояние статистически значимо во многих местообитаниях, при этом нет какой-либо общей закономерности для исследованных местообитаний. Жизненность особей уменьшается в онтогенезе от v_1 до ss состояния. С увеличением высоты уменьшается жизненность g_{3v} особей. Для большинства местообитаний выявлено, что на больших высотах произрастает больше слоевищ старших онтогенетических групп, что свидетельствует о более раннем заселении этих участков стволов деревьев.

Число слоевищ *H. physodes* на дереве (до 3 м) является максимальным на сосне. В липняке на пихте на высоте 0 – 0,5 м слоевища не были найдены, на липе встречались единично. Резкое увеличение числа слоевищ на пихте происходит до 1,5 м с последующим уменьшением числа слоевищ на выше расположенных высотах; на липе — до высоты 3 м. Больше число слоевищ на сосне в лесопарковом сосняке отмечено на высоте 2,5 – 3,0 м, на сосне вблизи автотрассы — на высоте 1 – 1,5 м. На сосне вблизи автотрассы выше 2 м слоевища встречаются единично, что связано с низким расположением в этом местообитании мелкопластинчатой корки, на которой слоевища не произрастают. Высокое число особей характерно, как правило, для северной экспозиции. Размеры слоевищ *H. physodes* увеличиваются до g_{3v} состояния, уменьшаются в ss состоянии. Наибольший размер слоевища на липе имеют на высоте 1 – 1,5 м, на пихте — на высоте 0,5 – 1 м, на сосне в лесопарковом сосняке — на высотах 0,5 – 1 м и 1 – 1,5 м, на сосне вблизи автотрассы — на высоте 0 – 0,5 м. Слоевища разных онтогенетических состояний имеют разный размер на разных высотах и на разных экспозициях (взаимодействие факторов). В онтогенетической структуре популяции *H. physodes* на липе в пойменном липняке и на сосне в лесопарковом сосняке на выше расположенных высотах больше доля слоевищ старшего биологического возраста.

В динамике структуры популяций число слоевищ *E. prunastri* и *H. physodes* возрастает статистически значимо, при этом уменьшаются размеры слоевищ, у *E. prunastri* уменьшается

жизненность. В онтогенетических спектрах популяции *H. physodes* значимых трендов не выявлено, так как спектры на отдельных деревьях изменяются по-разному. У *E. prunastri* спектры смещаются влево за счет увеличения доли молодых слоевищ.

Таким образом, внутривидовая организация позволяет выяснить разные аспекты приспособленности и экологические стратегии видов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 16-04-01198.

О ранге таксонов *Sphaerotheca* и *Microsphaera*

Тарасов К.Л.

Кафедра микологии и альгологии, биологический факультет, МГУ им. М.В. Ломоносова

Понижение в ранге таких родов, как *Sphaerotheca* и *Microsphaera* (первый трактуется как подрод рода *Podosphaera*, а второй — как секция рода *Erysiphe*) (Braun, Cook, 2012), вряд ли правомерно. Здесь учитываются, прежде всего, особенности анаморф, подкрепленные данными геносистематики. Фактически признаки телеоморф полностью игнорируются. Вероятно, было бы целесообразно всё же трактовать эти таксоны в ранге рода.

Система мучнисторосяных грибов со времен Левейе (Léveillé, 1851) до сравнительно недавнего времени строилась практически исключительно на признаках телеоморф. Особенности анаморф, если и учитывались, то очень мало. Это могло быть связано с тем, что признаки телеоморф очень информативны, чего никак нельзя сказать о признаках анаморф: по хазмотециям определение идет очень легко, а по конидиальному спороношению эти грибы еще кое-как определяются в свежем виде, но в гербарном материале их идентифицировать практически невозможно. Во 2-й половине XX века шло всё большее привлечение именно признаков анаморф, тем более, что они хорошо согласуются с данными геносистематики. Признаки телеоморф стали всё больше отходить на задний план, а в последнее время они почти перестали учитываться.

Конечным на настоящее время отражением этой тенденции явилось объединение рода *Sphaerotheca* с родом *Podosphaera*, а рода *Microsphaera* — с родом *Erysiphe*.

Важно иметь в виду, что оба этих отвергнутых рода всё же признаются как некое единство, как таксон (в отличие, например, от рода *Uncinula*, который «разлетелся» по разным родам). Так что вопрос стоит только о ранге таксона. Однако, как известно, четких критериев ранга таксона мы обычно не имеем.

Можно отметить также, что видами *Sphaerotheca* поражаются преимущественно травы (*S. mors-uvae* — редкое исключение), тогда как виды *Podosphaera*, с которым его объединили, — патогены деревьев и кустарников. Аналогично виды *Microsphaera* поражают деревья и крупные кустарники, а виды *Erysiphe* s.str. — травы.

Кроме того, во всех определителях до совсем недавнего времени роды *Sphaerotheca* и *Microsphaera* признавались и вряд ли будет оправданным при работе с мучнисторосяными грибами тех же студентов на практических занятиях и летних практиках, а также специалистов в разных областях (например, фитопатологов) постоянно их поправлять.

Возможности и ограничения современных методов таксономической идентификации цианобактерий и водорослей

Темралеева А.Д.

Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН
temraleeva.anna@gmail.com

Современные методы идентификации цианобактерий и водорослей, основанные на анализе морфологических, биохимических, ультраструктурных и молекулярно-генетических данных, имеют разные возможности и ограничения. Преимуществом морфологической идентификации является большой объем данных, накопленный в течение нескольких сотен лет и отраженный в определителях, монографиях и тематических статьях, а также доступное приборное обеспечение. Скудность морфологических характеристик цианобактерий и водорослей, их вариабельность, связанная с культивированием в лабораторных условиях, требует привлечение более независимых и постоянных признаков. Ярким примером может служить исследование 20 штаммов цианобактерий из коллекции ACSSI, которые по фенотипу были близки роду *Nostoc*. Однако 16S рРНК-анализ подтвердил принадлежность кладе *Nostoc sensu stricto* (Hrouzek et al., 2005; Řeháková et al., 2007; Lukešová et al., 2009) только 14 штаммов. Остальные шесть образовали две независимые филогенетические линии новых *Nostoc*-подобных родов. Также нами отмечен факт потери некоторых важных морфологических признаков при длительном культивировании в искусственных условиях: обесцвечивание желто-коричневой слизи *N. commune*, распадание на единичные трихомы *Microcoleus* sp., отсутствие узелков у *Nodosilinea epilithica*. Только молекулярно-генетический анализ позволил правильно определить указанные таксоны. Подобная ситуация наблюдается и у зеленых водорослей. Из солонца и каштановой почвы (Волгоградская обл.) нами были выделены два штамма ACSSI 104 и 144 с очень простой морфологией близкой распространенному роду *Mychonastes*. Однако 18S рРНК-анализ установил местоположение обоих штаммов в классе Trebouxiophyceae, а не Chlorophyceae, где находится род *Mychonastes* (Krienitz et al., 2011). Мы предполагаем, что представители рода *Mychonastes* распространены в водных экосистемах, а находки *Mychonastes homosphaera* в почвах сомнительны. На дереве 18S рРНК штаммы ACSSI 104 и 144 кластеризовались со штаммом, идентифицированным как *Nannochloris* sp. Однако род *Nannochloris* является полифилетичным: виды *Nannochloris eucaryotum*, *Nannochloris maculata* и *Nannochloris atomus* перешли в новый род *Picochlorum*, *Nannochloris coccoides* в новый род *Marvania* (Henley et al., 2004). Штаммы ACSSI с *Nannochloris/Mychonastes*-подобной морфологией не группируются ни с *Mychonastes*, который относится к другому классу водорослей — Chlorophyceae, ни в пределах класса Trebouxiophyceae с истинным представителем рода — аутентичным штаммом *Nannochloris normandinae* SAG 9.82. Это позволяет предположить, что изученные штаммы являются видами нового неопisanного рода класса Trebouxiophyceae с очень простой морфологией. Генетические дистанции по 18S рРНК гену между штаммами внутри предлагаемого рода составили 0 %, с близкими родами *Marvania* и *Pumiliosphaera* — 2,1 и 1,2 %, соответственно. Тем не менее, ограничения использования молекулярной систематики связаны с отсутствием ваучерных нуклеотидных последовательностей аутентичных штаммов в генетических базах данных и сложностью установления границ таксонов. Возможно применение методов цито- и хемотаксономии позволит найти дополнительные отличительные свойства морфологически сходных цианобактерий и водорослей. Таким образом, комплексный подход (*polyphasic approach*), хотя и остается субъективным в части разделения таксонов и описания новых, тем не менее, повышает надежность идентификации любого биологического объекта.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта №18-016-00184 А.

Механизмы адаптации экстремофильных грибов

Терешина В.М.¹, Януцевич Е.А.¹, Бондаренко С.А.^{1,2}, Викчижанина Д.А.¹,
Данилова О.А.¹, Георгиева М.Л.², Биланенко Е.Н.²

1. ФИЦ Биотехнологии РАН, Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского РАН

2. Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

v.m.tereshina@inbox.ru

Органическими осмолитами называют низкомолекулярные соединения различной химической природы, которые используются клетками для адаптации к неблагоприятным условиям. По современным представлениям органические осмолиты, являются не только «совместимыми соединениями» (compatible solutes), как считалось ранее (Brown, Simpson, 1972), но и метаболическими, и нейтрализующими цитопротекторами (Yancey, 2005). У грибов осмолиты представлены, в основном углеводами и, иногда, аминокислотами, которые защищают клетки от обезвоживания, возникающего как при высушивании, так и при действии многих стрессорных факторов. Особый интерес представляет изучение осмолитной системы у экстремофилов — грибов, эволюционно приспособившихся к жизни в экстремальных условиях pH (алкалофилы, ацидофилы), температуры (термофилы, психрофилы), при высоких концентрациях солей (галофилы), низкой влажности (ксерофилы) и др. В связи с этим в качестве объектов исследования были выбраны алкалофильный гриб *Sodiomyces tronii*, термофил *Rhizomucor miehei* и галоалкалотолерантный гриб *Emericellopsis alkalina*. Цель работы — изучить роль органических осмолитов в адаптации к действию стрессорных факторов у экстремофильных грибов.

Микромицет *S. tronii* выделен из литорали содового озера Магади в Кении, является облигатным алкалофилом, поскольку имеет выраженный оптимум роста при pH 9 и не растет при pH ниже 5. Нами впервые обнаружено, что в процессе роста в оптимальных условиях в мицелии гриба накапливается большое количество трегалозы (до 10 % от сухой массы), что указывает на большое значение этого осмолита в алкалофилии. Такое же высокое содержание трегалозы обнаружено и у термофила *R. miehei*, в отличие от следовых количеств у мезофилов, что показывает важное значение трегалозы и для термофилии. В ответ на осмотический шок, несмотря на высокий уровень трегалозы, в мицелии грибов дополнительно накапливаются полиолы: глицерин и арабит у *R. miehei*, арабит и маннит у *S. tronii*. Устойчивость алкалофила к осмотическому шоку значительно выше, чем у термофила, и при повышении концентрации хлорида натрия до 1М, кроме полиолов, увеличивается и уровень трегалозы. Полученные данные доказывают, что высокого уровня трегалозы в мицелии грибов недостаточно для защиты от осмотического шока — необходимы и полиолы. Ответ на тепловой шок у термофильного и алкалофильного гриба принципиально различается. У термофила он приводит к снижению уровня трегалозы, а у алкалофила — к повышению.

Изучение особенностей состава осмолитов алкалогалотолерантного гриба *E. alkalina* представляет интерес как с позиции сравнения с алкалофилами, так и в связи с двойной толерантностью к внешнему pH и осмотическому фактору. Гриб растет с высокой скоростью в широком диапазоне pH (4 – 11) и предпочитает для оптимального роста присутствие 0,4 М хлорида натрия в среде. В составе углеводов цитозоля обнаружен низкий уровень трегалозы, а основными сахарами являются маннит и арабит. В кислых условиях преобладает маннит, в высокощелочных — арабит. Увеличение концентрации NaCl в среде приводит к резкому росту уровня другого полиола — эритрита. Такая смена доминирующих углеводов маннита и арабита на эритрит (90 % от суммы и 9 % от сухой массы) указывает на важность именно этого полиола для адаптации к осмотическому воздействию. Результаты показали, что осмолитная система является ключевым звеном в адаптации к экстремальным условиям среды и к стрессорным факторам у грибов-экстремофилов.

Работа поддержана грантом РФФИ № 18-04-00488.

**Выявление скрытого разнообразия болетовых грибов на примере
sect. *Boletellus* рода *Boletellus* (Boletaceae, Agaricomycetes)
в тропических леса Центрального нагорья Вьетнама**

Фам Тхи Ха Жанг

Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет,
Санкт-Петербург

giangvietnga@gmail.com

Центральное нагорье (Тэйнгуен, Tay Nguyen) занимает обширную территорию в центральной части Вьетнама, на которой сохранились большие массивы горных и предгорных лесов, где произрастает значительное число редких видов болетовых грибов (*Boletaceae*, *Boletales*, *Agaricomycetes*). В лесах Юго-Восточной Азии находится центр разнообразия этой группы грибов. Применение в таксономических исследованиях молекулярно-генетических методов привело к серьезным изменениям в систематике болетовых грибов и к необходимости пересмотра состава выявленных ранее видов.

Целью нашей работы является ревизия разнообразия болетовых грибов Тэйнгуен на современном уровне. До начала наших исследований здесь было зарегистрировано 56 видов семейства, нахождение которых на исследуемой территории в основном не подтверждено гербарным материалом. Сбор образцов проводится нами с 2012 г. Они изучаются с применением световой и электронной микроскопии, а также путем анализа последовательностей ДНК.

Наиболее часто среди болетовых грибов на Тэйнгуен встречаются представители секции *Boletellus* рода *Boletellus*. Они характеризуются сухой шляпкой с красными волокнистыми чешуйками на ее поверхности, желтым гименофором, затянутым у молодых плодовых тел кожистым частным покрывалом, синеющей мякотью и спорами с продольными крыловидными выростами и бороздами, полосатыми под световым микроскопом, оливковыми в массе.

До начала наших исследований на Тэйнгуен было отмечено 3 вида — *B. annamiticus* (Pat.) E.-J. Gilbert, описанный Патуйяром (Patouillard) с Центрального нагорья (из Далата), *B. ananas* (M.A. Curtis) Murrill и *B. emodensis* (Berk.) Singer. Однако филогенетический анализ на основании последовательностей ITS1-5.8S-ITS2 области и гена *tef1α* показал, что группа видов сходной с этими видами морфологией включает по крайней мере 5 OTU (оперативных таксономических единиц). Две из них соответствуют недавно описанным из Японии видам *B. areolatus* Hirot. Sato и *B. aureocontextus* Hirot. Sato, морфологически различающимся размерами спор. Поскольку анализ ДНК типового образца *B. annamiticus* невозможен, необходимо провести эпитификацию этого вида на основании материала, собранного в окрестностях Далата и соответствующего протологу. Еще две OTU, возможно, представляют новые для науки виды. В то же время, находки *B. ananas* и *B. emodensis* s. str. пока подтверждены не были.

Таким образом, применение молекулярно-генетических методов позволило выявить криптические виды и показало, что реальное разнообразие болетовых грибов на Тэйнгуен отличается от того, что фиксировалось морфологическими методами. Задача состоит в поиске микро- и макроморфологических, а также экологических маркеров для идентификации этих видов.

Базидиальные грибы городских и пригородных насаждений города Кемерово

Филиппова А.В., Кашина А.Ю., Снигирев Д.Ю.

ФГБОУ ВО «Кемеровский государственный университет»
sasha1977@ngs.ru

Город Кемерово расположен в лесостепной полосе южной части Западной Сибири, в пределах увалисто-холмистой эрозионной равнины севера Кузнецкой котловины, по обоим берегам реки Томь, в среднем ее течении, при впадении в нее реки Искитимки. Преобладающими формами рельефа являются плоские водоразделы со сглаженными плоскими вершинными поверхностями. Особенно хорошо развиты верхние площадки надпойменных террас (Ильичев, Соловьев, 1994).

Вокруг города располагаются естественные и искусственные зеленые насаждения. В основном это березовые, березово-осиновые или смешанные леса естественного происхождения, а так же сосновые и березово-сосновые посадки.

Лесные насаждения, являются важной составной частью пригородных зон, оказывают благотворное влияние на человека, создавая своим микроклиматом благоприятную для него среду. Велика роль пригородных лесов в очищении атмосферного воздуха от примесей и различных газов (Пряхин, Николаенко, 1981). Целью являлось изучение разнообразия базидиальных макромицетов в пригородных лесах города Кемерово.

Материалом для исследований послужили сборы грибов, хранящиеся в микологической коллекции Гербария кафедры экологии и природопользования института биологии, экологии и природных ресурсов Кемеровского государственного университета. Плодовые тела грибов собирали в пригородных и городских лесах Кемерово с различных субстратов (почва, подстилка, пни, валеж и др.). Были обследованы: Красный бор, Серебряный бор, сосняк искусственный возле Кардиоцентра, Ишановский бор, Пригородный бор, Промышленновский бор, Пионерский бор, Комиссаровский бор. В древостое преобладают *Pinus sylvestris* L. и *Betula pendula* Roth. Большинство изученных насаждений имеет искусственное происхождение, возраст деревьев составляет более 30 – 50 лет.

Выявлено 114 видов грибов из 60 родов, 30 семейств, 10 порядков, отдела Basidiomycota. Все грибы относятся к подотделу Agaricomycotina, классу Agaricomycetes, подклассу Agaricomycetidae. Большинство изученных нами базидиальных грибов относится к афиллофоридным гименомицетам.

Таксономический спектр выявленных макромицетов отражает преобладание представителей порядка Agaricales. Он насчитывает 77 видов (67,5 %). Второе место по видовой насыщенности занимает порядок Polyporales — 14 видов (12,3 %) Значительно меньшим числом видов характеризуются порядок Gomphales — 7 видов (6,1 %). Остальные порядки насчитывают от 1 до 5 видов, в сумме дающие 14,1 % от общего количества видов.

При анализе семейств было выявлено преобладание видов семейства Tricholomataceae (17 видов, 14,9 % от общего числа). Второе место занимает семейство Мусенасеае (12 видов, 10,5 %). Третье место делят семейства Agaricaceae и Pluteaceae (по 8,8 %).

Самым многочисленным является род Мусена, насчитывающий 7 видов, что составляет 6,1 %. Второе место занимает род *Clitocybe*, включающий 6 видов (5,2 %). На третьем месте по численности видов находится род *Ramaria* (5 видов, 4,3 %).

При эколого-трофическом анализе были выявлены следующие экологические группы: ксилотрофы, гумусовые и подстилочные сапротрофы. Лидирует группа подстилочных сапротрофов — 44 вида (38,5 % от общего числа видов). На втором месте расположены ксилотрофы (41 вид, 35,9 %). Гумусовые сапротрофы включают в себя 12 видов (10,5 %). Практически во всех исследованных лесных насаждениях достаточно хорошо развита подстилка, что благоприятно сказывается на развитии подстилочных и гумусовых сапротрофов.

Из редких видов грибов обнаружены *Phallus impudicus* L. и *Mutinus ravenelii* (Berk. & M.A. Curtis) E. Fisch., занесенные в Красную книгу Кемеровской области.

Оценка качества р. Мереть методами биоиндикации

Филиппова А.В.

Кемеровский государственный университет
sasha1977@ngs.ru

Оценка антропогенного влияния на природные экосистемы является одной из неотъемлемых задач экологического мониторинга и разработки мер по сохранению биологического разнообразия. Целью исследования явилось изучение разнообразия водорослей р. Мереть и оценка качества воды по альгологическим показателям.

Река Мереть является правым притоком реки Ини, протекает по центральной части Кузнецкой котловины (Кемеровская область). По характеру водного режима река относится к водотокам с весенним половодьем и паводками в тёплое время года. Исследования проводились в период с 2015 по 2018 годы.

В результате полевых исследований выявлено 190 видов, разновидностей и форм водорослей из семи отделов. По видовому разнообразию почти половина видов относится к Bacillariophyta (84 вида, 44,2 % видового разнообразия), на втором месте — Chlorophyta (51 в., 27,4 %), на третьем — Euglenozoa (26 в., 13,7 %) и Cyanobacteria (21 в., 11,1 %). Остальные отделы представлены 1 – 2 видами, на долю которых приходится 3,7 %. Преобладание диатомовых — характерный признак речных систем умеренных широт и малых рек.

В течение вегетационного сезона сообщества водорослей подвержены значительным изменениям. В весеннее время разнообразие альгогруппировок составляет 62 в., в летний сезон повышается до 85 видов, а осенью достигает своего максимума — 113 видов. Основными доминантами в сложении альгогруппировок р. Мереть в течение вегетационного периода выступают водоросли из отделов Bacillariophyta и Chlorophyta. Уступают им по разнообразию эвгленобионты и цианопрокариоты. Следует отметить, что эти четыре отдела вносят почти 100 %-ный вклад в сложение альгогруппировок реки. В целом сезонная динамика видового разнообразия водорослей на уровне крупных таксонов в р. Мереть совпадает с таковой для р. Ини.

Анализ географического распространения водорослей показал, что большинство видов являются космополитами, доля этих видов составляет 70 – 72 %. Доля других географических групп незначительна.

Наиболее широко представлена группа планктонно-бентосных организмов (41,1 %). Несколько уступают по разнообразию группы бентосных и планктонных водорослей.

В альгогруппировках р. Мереть подавляющее большинство видов являются индифферентами по отношению к минеральному составу воды (51,5 %). Доля галофилов составляет 12,9 %, мезогалобов — 6,5 %.

Подавляющее большинство видов по отношению к кислотности среды принадлежат к группе алкалифилов (37,9 %), индифферентов — 20,1 %. В целом, воды р. Мереть содержат карбонаты и имеют слабощелочную реакцию. рН воды составляет от 7,91 до 8,48.

Количество ксеносапробионтов составляет около 9,7 %. Видовое разнообразие олигосапробионтов — 24,7 %. Виды-мезосапробы занимают лидирующее положение. Их видовое разнообразие самое высокое — около 40 %. Наличие бета-мезосапробионтов является нормальным показателем умеренного, можно сказать, естественного загрязнения, характерного для живого, наполненного многими гидробионтами водоёма.

Вода в реке характеризуется как умеренно загрязнённая органическими веществами, эвтрофированная, III класса чистоты, β-мезосапробная. Индекс сапробности составляет 2,1.

Показатели сапробности говорят о том, что в этом интервале индексов (от 1,9 до 3,0) экосистема может двигаться как в сторону увеличения сапробности и снижения разнообразия, так и в обратную сторону, меняя соотношение «аборигенных» и «антропогенных» видов. Это направление можно назвать восстановлением природного состояния в процессе самоочищения, так как изменения в сообществе носят обратимый характер.

Макромицеты заповедника «Пасвик» — ключевого элемента зеленого пояса Фенноскандии

Химич Ю.Р.¹, Ширяев А.Г.²

1. Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН

2. Институт экологии растений и животных УрО РАН

ukhim@inbox.ru

Зеленый пояс Фенноскандии (ЗПФ) является одним из наиболее важных в Европе экологических коридоров для видов растений и животных, которые приспособлены к совместному существованию в экстремальных природных условиях Арктики и Субарктики. С российской стороны ЗПФ представляет собой полосу, в основном, шириной 50 км вдоль государственной границы с Норвегией и Финляндией (Боровичев и др., 2018). В мурманской части ЗПФ располагаются семь крупных ООПТ (заповедник «Пасвик», кластер Кандалакшского заповедника — Айновы острова, природные парки «Кораблекк» и «Полуострова Рыбачий и Средний», заказники «Кайта», «Кутса» и «Лапландский лес») и шесть региональных памятников природы. Заповедник «Пасвик» является самым молодым в регионе (основан в 1992 г.) и самым маленьким по площади всего 147 кв. км (на наземную часть приходится 117 кв. км). С 2008 г. заповедник входит в состав Трехстороннего трансграничного парка «Пасвик-Инари», объединяющего охраняемые природные территории на границах России, Норвегии, Финляндии. Несмотря на незначительную площадь, здесь представлены почти все основные типы местообитаний, характерные для Мурманской области, за исключением приморских, высокогорных и формации еловых лесов. В заповеднике сохранились старовозрастные сосновые леса, находящиеся на северной границе ареала. Еловые леса в заповеднике отсутствуют, но по берегам ручьев можно встретить отдельные куртины ели.

Долгое время о микобиоте «Пасвика» было известно по скудной информации, представленной в Летописях природы. Благодаря многолетним инвентаризационным работам, начатым в 2008 году и продолжающимся по настоящее время список афиллофороидных грибов постепенно увеличивался: 2011 — 83 вида, в 2015 — 124, 2018 — 218 видов. Другие группы макромицетов в заповеднике изучены слабее: агарикоидные грибы — 111, аскомицеты — 8 видов. Тем не менее, заповедник «Пасвик» в отношении грибов является самой изученной из ООПТ в Мурманской области в границах ЗПФ. По количеству видов он находится почти наравне с планируемым национальным парком "Тулос" в Республике Карелия (230 видов).

В заповеднике «Пасвик» выявлено 25 макромицетов не встреченных на других ООПТ, входящих в ЗПФ (Республика Карелия, Мурманская и Ленинградская области): *Antrodiella onychoides* (Egeland) Niemelä, *Leptosporomyces mundus* (H.S. Jacks. & Dearden) Jülich, *Paullicorticium ansatum* Libert, *Tubulicrinis medius* (Bourdot et Galzin) Oberw. и другие. Находка *Leptosporomyces mundus* является первой достоверной на территории России.

В границах заповедника произрастает три вида, внесенных в Красную книгу Мурманской области: *Cantharellus cibarius* Fr., *Leptoporus mollis* (Pers.) Quéf. и *Postia hibernica* (Berk. & Broome) Jülich.

Учитывая небольшую площадь — территория заповедника занимает менее чем 0,1 % площади области, следует считать богатство микобиоты весьма высоким, а заповедник — ключевой территорией для сохранения разнообразия грибов региона.

Работа выполнена в рамках темы НИР "Динамика восстановления биоразнообразия и функций наземных экосистем Субарктики в условия комбинированного действия природных и антропогенных факторов" № АААА-А18-118021490070-5 и частично при поддержке проекта РФФИ 18-05-00398 А.

Разнообразие микроводорослей-продуцентов каротиноидов в прибрежной зоне кандалакшского залива Белого моря (Россия, Карелия)

Чеканов К.А., Кублановская А.А., Федоренко Т.А., Лобакова Е.С.
*Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, Биологический
факультет, Россия, Москва*
chekanov@mail.bio.msu.ru

Каротиноиды — широко используемые человеком пигменты изопреноидного ряда. Они находят широкое применение как компоненты, косметических, лекарственных средств, биологически активных добавок, кормов для животных. Одноклеточные зеленые водоросли (микроводоросли) — богатейший источник натуральных каротиноидов. Некоторые представители микроводорослей способны в больших количествах накапливать данные пигменты внутри клеток в ответ на стрессовые воздействия. Среди индукторов синтеза каротиноидов: яркий свет, дефицит минерального питания, высыхание, повышенная соленость среды и т.д. Существующие штаммы микроводорослей, которые используются для промышленного получения каротиноидов, характеризуются рядом недостатков, среди которых низкая скорость роста и низкая устойчивость к контаминациям. Поэтому поиск новых штаммов с лучшими биотехнологическими характеристиками по-прежнему является актуальной задачей.

В рамках данной работы в прибрежной зоне Кандалакшского залива Белого моря изолировали 18 штаммов каротиногенных водорослей. Наиболее подробно данные микроорганизмы описаны для более южных широт. Однако полярные и субполярные области представляются перспективным источником штаммов каротиногенных микроводорослей за счет сочетания в этих регионах целого ряда неблагоприятных факторов, к которым устойчивы такие микроорганизмы. Штаммы микроводорослей изолировали из одиночных колоний на твердых средах в отсутствие органических источников углерода и азота. Идентификацию штаммов проводили путем анализа последовательности ядерного рибосомального кластера генов, включающей ген 5,8S rRNA и внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS) 1 и 2. Дополнительно исследовали особенности вторичной структуры ITS2. Путем тонкослойной хроматографии было проведено разделение пигментов для изучения соотношения между различными группами каротиноидов в клетках. Исследуемые штаммы относились к видам зеленых водорослей *Haematococcus lacustris*, *H. rubicundus* и *Bracteacoccus cohaerens* (два последних описаны для этого региона впервые). Штаммы рода *Haematococcus* в стрессовых условиях накапливали кетокаротиноид астаксантин. *B. cohaerens* накапливал β-каротин в качестве преобладающего каротиноида.

Исследуемые штаммы могут быть потенциально использованы для получения природных каротиноидов.

Альгоцидное действие тяжелых металлов

Шавырина О.Б.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет, кафедра гидробиологии

o_sha2013@mail.ru

Тяжелые металлы являются естественными компонентами водной среды и большинство из них в малых количествах необходимы для нормального роста альгофлоры. Вместе с тем, биологическая роль некоторых тяжелых металлов неизвестна, они весьма токсичны, а возглавляют этот «черный» список Hg, Cd, Pb. Однако некоторые другие тяжелые металлы, являясь необходимыми микроэлементами, равны им по токсичности или даже превосходят их. В частности, медь обладает высокими альгицидными и бактерицидными свойствами и входит состав многих препаратов, используемых для борьбы с цветением воды. Характерной особенностью меди является чрезвычайно узкий диапазон действующих концентраций (от минимально действующей до летальной). Кроме того, на проявление токсических свойств металлов в водной среде влияет множество физико-химических и биотических факторов. Эти зачастую затрудняет интерпретацию результатов, полученных в экспериментах, и осложняет построение прогностических моделей. Учитывая это, при исследованиях живых объектов, из сложного комплекса взаимодействующих и взаимозависимых элементов приходится вычленять наиболее существенные факторы.

В лабораторных условиях было исследовано воздействие ртути в виде соли $\text{Hg}(\text{NO}_3)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$, меди в виде соли $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ и кадмия в виде соли CdSO_4 на культуры зеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* (с исходной плотностью 0,1 млн кл./мл) и цианобактерий *Synechocystis aquatilis* (с исходной плотностью 2 млн кл./мл) при различных способах интоксикации.

Обнаружено, что в условиях эксперимента, если металл вносили в среду непосредственно после приготовления суспензии водорослей, медь была почти в 10 раз токсичнее для *S. aquatilis* (диапазон действующих концентраций от 0,01 до 0,03 мг/л), чем для *Sc. Quadricauda* (диапазон действующих концентраций от 0, 1 до 0,3 мг/л), а сульфат кадмия менее токсичен для *Sc. quadricauda* (диапазон действующих концентраций от 0,2 до 0,6 мг/л), чем медь. Кроме того, культуры цианобактерий, выросшие при субтоксичной, токсичной и сублетальной концентрациях меди, при пересеве на чистые среды растут иначе, чем контроль, сохраняя «память» о первичной интоксикации. Однако «старая» культура цианобактерий, росшая в чистой среде 1,5 месяца, в отличие от свежеприготовленных культур, совершенно не реагировала на внесение токсичных и даже сублетальных концентраций меди.

На культурах *Sc. quadricauda* обнаружено, что пересев водорослей, выросших при субтоксичных и токсичных концентрациях исследованных металлов, в среды с таким же содержанием металла приводит к удлинению лаг-фазы, снижению скорости роста, увеличению гетерогенности культур по форме, величине и числу клеток в ценобии. Кроме того, также как и у цианобактерий, обнаружены существенные различия в воздействии металлов на свежеприготовленные культуры водорослей и культуры, приготовленные предварительно за 5 и более суток до воздействия металла. Для инокулятных культур токсический эффект от внесения металла носил дозозависимый характер. Однако если металл вносили на 5-е сутки роста культуры и позже, то его воздействие выражалось лишь в цитостатическом эффекте. Этот эффект наблюдали при воздействии широкого диапазона концентраций и различных плотностях культур водорослей.

Кроме того, было показано, что результат интоксикации существенным образом зависел от возраста инокулята и его исходной плотности.

Молекулярно-генетическая структура популяций *Puccinia triticina* на твердой пшенице в России

Шайдаюк Е.Л.

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений
eshaydayuk@bk.ru

Бурая ржавчина, вызываемая грибом *Puccinia triticina* Eriks, распространенное заболевание твердой пшеницы. При этом, большинство популяционных исследований патогена выполнены с использованием изолятов с мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L.

Впервые в России мы провели изучение структуры популяций *P. triticina* на твердой пшенице. Целью работы являлась оценка полиморфизма изолятов *P. triticina*, полученных с твердой пшеницы, выращиваемой в географически отдаленных регионах РФ, по вирулентности и микросателлитным локусам. Инфекционный материал был собран в Дагестане (ДОС ВИР), Краснодарском крае, Алтайском крае и Самарской области в 2017 году.

По признаку вирулентности изучено 114 изолятов, в том числе 76 дагестанских, 7 краснодарских, 26 самарских, 5 алтайских. С использованием 20 почти изогенных Lr-линий сорта Thatcher (TcLr) выявлено 5 фенотипов. Все изоляты были авирулентны к линиям с генами *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr2c*, *Lr9*, *Lr15*, *Lr19*, *Lr24* и вирулентны к *Lr1*, *Lr3a*, *Lr3bg*, *Lr3ka*, *Lr14a*, *Lr14b*, *Lr18*, *Lr30*. Варьирование в частотах вирулентности отмечено на линиях TcLr16, TcLr17, TcLr20, TcLr26. Согласно анализу вирулентности изученные изоляты кластеризовались в две группы. Первую группу составляли краснодарские и дагестанские коллекции изолятов. Вторая группа включала самарские и алтайские изоляты.

Для SSR-анализа использовали 33 изолята гриба, в том числе 21 дагестанский, 3 краснодарских, 3 алтайских и 6 самарских. Анализ полиморфизма проводили с помощью 13 SSR маркеров (PtSSR 50, 55, 68, 91, 92, 151, 152, 158, 161, 164, 173, 186 и RB35), предложенных для анализа популяций *P. triticina* в Cereal Diseases Laboratory (США). Всего выявлено 16 полиморфных аллелей. Изученная коллекция изолятов была представлена 10 генотипами, среди них 9 дагестанских, 3 самарских, 2 краснодарских и 1 алтайский.

Выявлено 3 общих генотипа в дагестанских и самарских изолятах и 2 дагестанских и краснодарских. Общих генотипов среди четырех изученных коллекций изолятов не обнаружено. Наблюдаемая гетерозиготность (Ho) была выше ожидаемой (He) для всех групп изолятов. Индекс фиксации имел отрицательные значения, что указывает на клональное происхождение коллекций изолятов.

Согласно индексам генетических различий (Fst, Nei_distance и Космана KvM) изоляты с твердой пшеницы дифференцировались в две группы. В одну из них входили изоляты из Дагестана, Краснодара и Самары, в другую изоляты с Алтая.

В результате комплексного анализа показана дифференциация российских популяций гриба с твердой пшеницы по географическому признаку. Можно предположить, что существует несколько географических групп популяций *P. triticina* вирулентных к *T. durum*, как это показано для популяций патогена на мягкой пшенице. Однако для подтверждения данного предположения требуются дополнительные исследования с включением большего числа инфекционных образцов разного географического происхождения.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда (проект №14-26-00067).

Водоросли тундровых и лесных почв Кольского полуострова и сопредельных территорий

Шалыгина Р.Р., Редькина В.В.

Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение
ФГБУНФИЦ «Кольский научный центр РАН»
regina_rinat@mail.ru

Обобщены результаты исследований цианобактериально-водорослевых сообществ в естественных почвах тундровой зоны и северо-таежной подзоны (п-в Рыбачий, заповедник «Пасвик», заказник «Сейдъяввр»).

Полуостров Рыбачий расположен в северо-западной части побережья Баренцева моря. Район относится к субарктическим тундрам. В почвенном покрове доминируют Al-Fe-гумусовые подзолы, в условиях затрудненного внутреннего дренажа формируются подбуры. Пониженные элементы рельефа заняты гидроморфными торфяными и болотными почвами. Криогенные процессы проявляются в виде отдельных пятен морозного выпучивания. Государственный природный заповедник «Пасвик» расположен на границе северной тайги и лесотундры в пределах северо-таежной подзоны. Большую площадь заповедной территории занимают сосняки старше 140 лет. Мелколиственные леса представлены березняками первичными (по берегам рек и ручьев) и вторичными (на местах бывших вырубок и зарастающих сельскохозяйственных угодьях). Преобладающий тип почв — Al-Fe-гумусовые подзолы. Государственный природный комплексный заказник «Сейдъяввр» расположен почти в центре восточной части Ловозерских гор. Растительность представлена в первую очередь тундрой с небольшими вкраплениями берёзовых лесов и ельников в котловине Сейдозера. Как и для других исследованных территорий, типичны подзолистые почвы.

Практически для всех изученных почв характерно преобладание водорослей отдела Chlorophyta классов Chlorophyceae и Trebouxiophyceae. Наименьшее видовое разнообразие отмечено в кислых подзолистых почвах тундровой зоны. Типичными представителями являются виды родов *Pseudococcomyxa*, *Stichococcus*, *Elliptochloris*, *Neocystis*, *Parietochloris*, *Leptosira*, а также *Eustigmatos magnus* (J.B. Petersen) D.J. Hibberd. В лесных почвах разнообразие выше, однако значительно зависит от типа леса. Так, почвы березового леса заповедника «Пасвик», менее кислые, чем почвы под хвойными лесами, отличались большим разнообразием альгогруппировок за счет присутствия диатомовых и желтозеленых водорослей. Помимо вышеперечисленных видов часто встречались *Tetracystis* cf. *aplanospora* (Arce & Bold) R.M. Brown & Bold, *Halochlorella rubescens* P.J.L. Dangeard, *Fottea stichococcoides* Hindák, *Klebsormidium flaccidum* (Kützing) P.C. Silva, K.R. Mattox & W.H. Blackwell, *Botrydiopsis eriensis* Snow, *Xanthonema* cf. *exile* (Klebs) P.C. Silva, *Hantzschia amphioxys* (Ehrenberg) Grunow, *Microcoleus vaginatus* Gomont ex Gomont.

Самое высокое обилие видов отмечено в сухо-торфяных и торфяно-болотных низинных почвах, где значительным разнообразием отличались цианобактерии и диатомеи, внося равный, наряду с зелеными водорослями, вклад в общее биоразнообразие. Своеобразие флоры здесь определяется длительным избыточным увлажнением, накоплением органического вещества, восстановительными процессами. В списке зеленых водорослей присутствуют виды из класса Conjugatophyceae, характерные для сильно увлажненных и водных местообитаний: *Cosmarium* cf. *impressulum* Elfving, *C. quadratum* Ralfs ex Ralfs, *Mougeotia* sp. Во всех образцах торфяно-болотной почвы встречались цианопрокариоты *Microcoleus vaginatus*, *Geitlerinema* cf. *splendidum* (Greville ex Gomont) Anagnostidis, *Leptolyngbya* sp., *Pseudoanabaena* sp. Кроме того, были обнаружены представители родов *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Chroococcus*, *Nostoc*, *Anabaena*. Среди диатомовых водорослей встречались как мелкие формы, так и достаточно крупные представители диатомей: *Hantzschia amphioxys*, *Pinnularia* cf. *divergens* W. Smith, *P.* cf. *brebissonii* (Kützing) Rabenhorst, *P.* cf. *macilenta* Ehrenberg, *Rhopalodia gibberula* (Ehrenberg) Otto Müller,

Frustulia rhomboides (Ehrenberg) De Toni. В торфяно-болотной почве обнаружены и желтозеленые водоросли: *Characiopsis* sp. и *Xanthonema* cf. *exile* (Klebs) P.C. Silva.

Грибо-бактериальный консорциум микроорганизмов, выделенных из зараженного топлива ТС-1

Шапиро Т.Н., Лобакова Е.С.

Биологически факультет МГУ им. М.В. Ломоносова
Floyd52@rambler.ru

Способность бактерий и микроскопических грибов усваивать углеводороды (УВ) за счет благоприятных условий для развития, таких как наличие воды и неорганических загрязняющих веществ, становится причиной серьезных проблем при хранении нефти и различных нефтепродуктов, при транспортировке и использовании.

Из загрязненного реактивных топлива ТС-1 были получены 10 изолятов грибов, принадлежащих к роду *Penicillium cyclopium*. Проанализированы 6 изолятов, претендующих на микробиологическую принадлежность к аксеничным культурам, и определены бактериальные компоненты. Согласно литературным данным, сфера гифов грибов также населена некультурными бактериями. Мы предполагаем, что также имеем ассоциацию грибов и некультурных бактерий, так как при постановке ПЦР использованием универсальных праймеров на 16s/18s рРНК нам удалось выявить не только ПЦР продукт грибов на 18s рРНК, но и бактериальный ПЦР продукт 16s рРНК. Затем был проведен метагеномный анализ с помощью секвенирования Illumina и проанализирован метагеном бактерий, которые "прячутся" в грибном мицелии.

В результате секвенирования было установлено, что в большинстве образцов преобладают представители типа *Proteobacteria*. Подавляющее большинство бактерий во всех пробах грамотрицательные. Среди грамположительных бактерий есть представители типа *Firmicutes*. В целом, состав ассоциаций одинаков, за исключением некоторых групп бактерий, встречающихся в одном или двух изолятах, например, *Oxyphotobacteria*, *Cyanobacteria*, *Chloroflexi* и *Acidobacteria*. Не идентифицированные представители ассоциации не превышают 2 %. Более того, при длительном хранении на 3 из 6 исследованных изолятах происходит лизис грибов бактериями.

Культурально-морфологическая характеристика и биотехнологический потенциал штаммов

Metuloidea fragrans (Davied & Tortic) Miettinen **из коллекции LE-BIN**

Шахова Н.В.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
NShakhova@binran.ru

Ксилотрофные базидиомицеты — важная группа грибов, с уникальным набором ферментов лигнолитического комплекса (лакказы и различные группы пероксидаз) от деятельности которой, прежде всего, зависит скорость разложения древесины. Оксидоредуктазы грибов белой гнили также играют ключевую роль в детоксификации, не только продуктов деградации лигнина, но и различных ксенобиотиков. Поэтому постоянно проводятся работы

по поиску, выделению и изучению новых штаммов базидиомицетов с высоким лигнолитическим потенциалом, перспективных для использования в биотехнологии.

Целью работы была верификация штаммов *Metuloidea fragrans*, получение культуральной характеристики при выращивании на стандартных агаризованных средах, а также оценка окислительных ферментов при их культивировании на жидкой полусинтетической среде. Объектами исследования служили восемь изолятов *M. fragrans*, выделенных в 2017 г. в Брянской области из образцов различного субстратного происхождения. Для характеристики линейной скорости роста штаммы выращивали в чашках Петри d 90 мм на стандартных агаризованных средах MEA (Conda) и PDA (Panreac). Изучение скорости роста штаммов проводили в течение 5 недель, измеряя диаметр колонии начиная с 3-х суток через день до полного зарастания ч. Петри. Макро- и микроморфологические особенности колоний характеризовали на 28 день роста используя общепринятые методы культуральных исследований. Активность окислительных ферментов оценивали качественным экспресс-методом и количественным методом глубинного культивирования с использованием синрингалдазина, гваякола и ABTS. Все опыты проведены в 3 повторностях и статистически обработаны в OriginPro 7,5.

Результаты исследования показали, что скорость роста всех штаммов на среде MEA значительно превосходила скорость роста на PDA. У 6 культур (за исключением LE-BIN 3991 и 4000) полное зарастание ч. Петри ($d \geq 75$ мм) наступало за 2 недели. В то же время, при выращивании на PDA полное зарастание ч. Петри у штаммов наблюдалось на 4-5 неделе. На среде MEA штаммы *M. fragrans* характеризовались порошистыми, радиально волокнистыми, иногда перистыми колониями белого или светло-бежевого цвета. Внешняя линия ровная или волнистая, у LE-BIN 3976, 3980, 4000, 4001 — изломанная, иногда сильно. Край колонии бахромчатый с прижатыми, поднимающимися и погруженными гифами. Реверзум неизменен, запах анисовый. Генеративные гифы 2 – 5 мкм в диаметре, разветвленные, с регулярными пряжками, почти на каждой септе. Присутствуют анастомозы, гифальные вздутия, узлы, инкрустированные гифы. На PDA колонии порошистые, также волокнистые или перистые белого цвета, воздушный мицелий менее выражен. Внешняя линия неровная, край бахромчатый, прижатый или погруженный. Реверзум неизменен, запах анисовый. Микропризнаки отличались от MEA присутствием большего количества гифальных вздутий. Установлено, что при качественном анализе все исследованные штаммы обнаружили высокую способность к окислению синрингалдазина и гваякола. Результаты глубинного культивирования на глюкозо-пептонной среде показали, что у большинства штаммов максимальная активность, как лакказная, так и пероксидазная, была зарегистрирована на 21 сут. роста. При этом у всех культур наблюдалось характерное для грибов белой гнили повышение pH среды, по сравнению с исходной. Было показано увеличение лакказной и пероксидазной активностей в присутствии индуктора у подавляющего большинства штаммов *M. fragrans*. Штамм LE-BIN 3981 характеризовался наиболее активным синтезом лакказ в присутствии CuSO_4 в среде — уровень лакказной активности возрастал в 102 раза. Штаммы LE-BIN 3977, 3985 и 3384 также показали значительное увеличение лакказной активности при индукции Cu^{2+} — в 54, 28 и 20 раз, соответственно. Аналогичная картина наблюдалась и при анализе пероксидазной активности. Полученные данные позволили расширить круг объектов экологической группы грибов-продуцентов оксидоредуктаз.

Работа поддержана Программой фундаментальных исследований РАН I.2.41, проект «Ресурсный потенциал растений и грибов России».

Морфологические особенности клеток микроводорослей рода *Lobosphaera*

Шибзухова К.А.

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический
факультет

karina_shibzuhova@rambler.ru

Почвенные микроводоросли (МВ) составляют неотъемлемую часть биогеоценоза. Они принимают активное участие в процессах почвообразования, накапливая органическое вещество почвы, обогащают ее азотом, оказывают противозерозионное действие и участвуют в биологической рекультивации земель. Значимость микроводорослей обусловлена также тем, что представляют собой природные и экономически выгодные источники различных компонентов лекарственных и профилактических препаратов, биологически активных добавок к пище (БАД), средств в косметической и пищевой промышленности и сельском хозяйстве. Многие годы учёными разных стран ведутся исследования особенностей физиологии почвенных микроводорослей. Акцентируется внимание на адаптивных защитных механизмах, позволяющим им существовать в неблагоприятных и порой стрессовых условиях, таких как засуха, высокая инсоляция, низкая температура, изменения элементного состава минерального питания. Однако, несмотря на многочисленность исследований МВ р. *Lobosphaera* в области биотехнологии, остаются открытыми вопросы ультраструктуры клеток и систематическое положение МВ данного таксона вследствие противоречий между результатами молекулярно-генетических исследований и литературных данных по таксономии. Ввиду этого, данная работа посвящена изучению особенностей тонкой организации клеток микроводорослей с помощью методов электронной микроскопии (ТЭМ, СЭМ).

На всех стадиях роста культуры представлены в основном неподвижными одиночными сферическими вегетативными клетками диаметром 4 – 10 мкм (штамм CALU-924), 2 – 15 мкм (CALU-925), 7 – 14 мкм (CALU-1497 и CALU-855) и неподвижными автоспорангиями с 8 и/или 16 полностью сформированными дочерними вегетативными клетками. У всех изученных штаммов отмечено вегетативное размножение, в ходе которого клетки делятся митотически с образованием двух дочерних клеток, и бесполое с помощью автоспор сферической формы и подвижных зооспор грушевидной формы с двумя изоконтными жгутиками на апикальном конце клетки.

Исследования с применением растровой (сканирующей) и трансмиссионной электронной микроскопии показали, что для клеток штаммов CALU-924, CALU-925 и CALU-1497 (и CALU-855) характерна двухслойная толстая клеточная стенка. У изученных культур целлюлозные волокна клеточной стенки могут образовывать штамм-специфичные эпиструктуры в виде бородавок и тяжей, которые в совокупности формируют сеть, именуемую в литературе войлочный слой. Пластидом вегетативных клеток всех штаммов представлен одним крупным двулопастным хлоропластом, окружённый двумя мембранами и имеющий хорошо развитую систему тилакоидов в строме. Зооспоры имеют один крупный пристенный хлоропласт. Практически у всех штаммов отмечается важный таксономический признак — наличие в строме хлоропластов вегетативных клеток крупного пиреноида. Клетки штаммов CALU-924, CALU-925 и CALU-1497 (и CALU-855) сходны в строении пиреноида: окружены фрагментированной крахмальной обкладкой, тилакоиды интрапиреноидные, также отмечены пиреноглобулы вокруг пиреноида. Вакуоли у всех штаммов малочисленны и занимают небольшой объем клетки.

Вместе с тем, была проведена молекулярно-генетическая идентификация полученных изолятов. Выявлена близкородственность штаммов CALU-924 и CALU-925, определённых как *Parietochloris pseudoalveolaris* Watanabe et Floyd, и культур CALU-1497 и CALU-855, отнесенных к *P. bilobata* V. Andr. comb. nov., с МВ рода *Lobosphaera* Reisingl (Trebouxiaceae).

Таким образом, полученные результаты подтверждают данные электронно-микроскопических исследований.

Обнаружение миксогастриевых миксомицетов в парках г. Кирова

Широких А.А., Широких И.Г.

ФГБНУ ФАНЦ Северо-Востока

aleshrokikh@yandex.ru

Миксомицеты (*Mухомycetes* = *Mухogastria*) являются важным структурным компонентом наземных экосистем, принимая активное участие в процессах круговорота веществ (Keller, Everhart, 2010). Большинство исследований по экологии миксомицетов выполнено в природных сообществах, тогда как в урбоэкосистемах распространение миксомицетов изучено фрагментарно (Takahashi, Tsukiji, 2013). В России миксомицеты в городской среде изучали в основном на территории парков г. Москвы (Гмошинский, 2013).

Целью нашей работы являлось изучение распространения миксомицетов в парках г. Кирова. Исследования проводили с мая по сентябрь маршрутным методом, а также путем учёта спорокарпов методом влажных камер. Были обследованы древостой и газоны следующих экотопов: Заречный парк, Нововятский дендропарк, Дендропарк ФАНЦ Северо-Востока, Александровский сад, парк им. Ю.А. Гагарина, парк им. С.М. Кирова, сквер Трудовой Славы. Древостой в них представлен в основном липой, остролистным клёном, тополем, берёзой и осиной.

В результате регистрации спорокарпов непосредственно в природных субстратах (маршрутным методом) обнаружено в общей сложности 16 видов миксомицетов, принадлежащих пяти семействам (*Trichiaceae*, *Stemonitidae*, *Physaraceae*, *Didymiaceae*, *Reticulariaceae*) из трех порядков (*Trichiales*, *Physarales*, *Liceales*). Наибольшее количество видов миксомицетов было выявлено в Заречном парке и Нововятском дендропарке (по 10 видов), где не производится изъятия подходящих для миксомицетов субстратов в ходе проведения мероприятий по содержанию и уходу за зелеными насаждениями в городе. В парках, расположенных ближе к центральной части города, количество обнаруженных видов снизилось до пяти (дендропарк ФАНЦ Северо-Востока, парк им. С.М. Кирова), и одного (парк им. Ю.А. Гагарина, Александровский сад). Наиболее широко в городской среде распространён вид *Lycogala epidendrum* из порядка *Liceales*, который обнаружен практически во всех обследованных парках города. Вторым по частоте встречаемости и первым по количеству обнаруженных видов было семейство *Trichiaceae* порядка *Trichiales*, представленное девятью видами миксогастрид, из которых шесть не отмечены только в Заречном парке и Нововятском дендропарке. Самым широко распространенным в городской среде из этого семейства был вид *Trichia varia*.

С использованием метода влажных камер удалось обнаружить ещё 10 видов миксомицетов. Наиболее часто в образцах коры различных пород деревьев обнаруживались *Arcyria cinerea*, *Perichaena corticalis*, *P. vermicularis*, *Echinistelium minutum*. В образцах коры, собранных с деревьев в центральной части города, постоянно обнаруживались спорокарпы *Physarum auriscalpium* и *P. notable*.

На основании проведенного учета для каждого экотопа был рассчитан индекс видового разнообразия Шеннона (H). Наибольшим разнообразием видов миксомицетов (H = 0,81 – 0,92) характеризовались парки, расположенные на периферии города, слабо подверженные антропогенной нагрузке (уборка валежа, опавшей листвы и т.д.). Видовое разнообразие миксобиоты в парках, расположенных в центральной части города и, в силу этого, регулярно испытывающих антропогенное вмешательство, существо ниже: значения индексов разнообразия не превышали H = 0,21 – 0,52.

Таким образом, миксомицеты в условиях города могут служить организмами-индикаторами степени урбаногенной трансформации окружающей среды. Одним из преимуществ миксомицетов как организмов-биоиндикаторов является то, что наряду с обнаружением в природе, они могут быть так же хорошо выявлены и в лабораторных условиях.

Динамика разнообразия микобиоты как индикатор актуальны биоклиматических изменений в Арктике

Ширяев А.Г.

Институт экологии растений и животных УрО РАН
anton.g.shiryayev@gmail.com

Трансформация микобиоты, вызванная климатическими и антропогенными изменениями, происходит во всех регионах российской Арктики. Для изучения подобных процессов нашим коллективом исследуются биогеографические изменения микобиоты в тундровых и лесотундровых сообществах двух модельных регионов: Мурманской области и Ямало-Ненецкого автономного округа. Изучается современное таксономическое и географическое «реализованное» разнообразие грибов двух модельных жизненных форм афиллофоровых грибов (пороидной и клавариоидной, как наиболее хорошо изученных в высоких широтах) и динамика их сообществ за прошедшие 20 – 50 лет. Проводятся повторные синтопные описания сообществ пороидных и клавариоидных грибов тундровой и лесотундровой зон, а также верхней границы леса, описанных ранее в 1980 – 2000 гг. в Мурманской области и Ямало-Ненецком автономном округе. Полученные результаты позволяют охарактеризовать актуальные тренды микобиоты Арктики, такие как унификация сообществ, сглаживание провинциальных границ в долготном градиенте континентальности климата, современное движение границ ареалов дифференцирующих видов, определяющих биогеографический статус регионов. Результаты обобщены в виде статистических моделей, характеризующих связь между разнообразием грибов и разными характеристиками климата. Проведено картирование видового богатства клавариоидных грибов на уровне локалитетов (100 км²), что позволило подготовить карто-схему распределения видового богатства этой группы грибов в российской Арктике за 20-летний промежуток времени.

Решение задач исследования достигается путем получения новых эмпирических данных и их совмещение с ранее накопленными массивами, что позволит ответить на вопрос, насколько оправдано предположение о возможности быстрого и прямого ответа микобиоты на «актуальные» изменения окружающей среды. Это позволит установить географические закономерности современной трансформации высокоширотной биоты и обосновать идеи биогеографического прогнозирования для выявления биогеографических последствий и сохранения разнообразия в Мурманской области и Ямало-Ненецком автономном округе, так и всей российской Арктике.

Исследования выполнены при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398).

Агарикоидные грибы Урала: подходы к изучению эколо-географических закономерностей распределения разнообразия

**Ширяева О.С.¹, Переведенцева Л.Г.², Паламарчук М.А.³, Кириллов Д.В.³,
Мухутдинов О.И.², Челакова Ю.А.², Шумяцкая О.А.⁴**

1. Институт экологии растений и животных УрО РАН

2. Пермский государственный национальный исследовательский университет

3. Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

4. Институт степи УрО РАН

kirillova.o.s@ipae.uran.ru

Микологические исследования на Урале проводятся более 150 лет. Агарикоидные грибы упоминаются уже в публикациях XIX — начала XX века, где представлены результаты инвентаризации биоты, полученные в ходе экспедиций, организованных крупными научными центрами и научными краеведческими обществами. Интенсивное накопление данных о видовом составе агарикоидных грибов Уральских гор началось со второй половины XX века, с появлением в регионе научных центров и специалистов по данной группе грибов. До настоящего времени единственной обобщающей работой, в которой приводится список видов агарикоидных грибов и анализ их распределения по ботанико-географическим зонам Урала, остается публикация Н.Т. Степановой и А.В. Сирко (1977).

Сведения о микобиоте Урала постоянно пополняются — авторами проводятся полевые исследования на Полярном, Приполярном, Северном, Среднем и Южном Урале. Опубликованы (в т.ч. и другими исследователями) результаты инвентаризации видового состава агарикоидных грибов особо охраняемых природных территорий и административных регионов, расположенных частично на территории Урала. Важным источником информации являются микологические коллекции, хранящиеся в фондах Института экологии растений и животных УрО РАН, Пермского государственного национального исследовательского университета, Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Института степи УрО РАН, Ботанического института им. В.Л. Комарова. Значительная часть материала не опубликована.

Таким образом, за длительный период исследования накоплен весьма обширный материал. Авторы систематизируют данные о видовом составе агарикоидных грибов с учетом современной таксономии, оценивают полноту опубликованной информации о распространении видов и анализируют изученность группы на Урале, и в отдельных ботанико-географических подразделениях территории. Для проведения эколого-географического анализа существуют два подхода: 1) анализ компилированных списков агарикоидных грибов за весь период исследования со всего Урала, 2) сравнение списков грибов с модельных территорий, отражающих природное многообразие исследуемой территории. Первый подход затруднен по ряду причин: различные регионы обследованы с неодинаковой детальностью, изменился объем таксонов, для некоторых видов отсутствуют точные сведения о местонахождении в публикациях или на этикетках гербарных образцов, и поэтому невозможно установить их приуроченность к природным зонам и высотным поясам. Для выявления особенностей микобиоты (таксономическая и трофическая структура) всех ботанико-географических подразделений Урала вполне осуществим второй подход. Выбраны модельные территории в заповедниках и национальных парках, хорошо изученных в микологическом плане (национальный парк «Югыд-Ва», Печоро-Ильчский, Вишерский и Висимский заповедники) и перспективных для дальнейшего исследования («Басеги», Ильменский и Оренбургский заповедники, национальный парк «Башкирия»).

Исследования на Полярном Урале выполнены при поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398).

Морфология и систематика некоторых моношовных диатомовых водорослей из озера Байкал

Шкилев Т.Э., Глущенко А.М., Кузнецова И.В., Кезля Е.М., Куликовский М.С.

Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева
max-kulikovsky@yandex.ru

Озеро Байкал включает большое число моношовных диатомовых водорослей, среди которых было описано несколько новых для науки родов и большое число видов. Новыми родами являются *Skabitschewskia* Kulikovskiy & Lange-Bertalot и *Gliwiczia* Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Witkowski. Некоторые представители, такие как *Platessa elegans* Kulikovskiy & Lange-Bertalot, характеризуются необычной морфологией (Kulikovskiy et al., 2015). Это выражается в штрихах из нескольких рядов ареол, что не типично для других представителей рода. В докладе будут рассмотрены морфологические особенности моношовных диатомовых водорослей из упомянутых выше родов, а также *Eucocconeis* P.T. Cleve, *Karayevia* Round & Bukhtiyarova, *Nupela* Vyverman & Compere, *Planothidium* Round & Bukhtiyarova и *Platessa* Lange-Bertalot. Представители из этих родов в Байкале характеризуются сильным окремнением панциря, полной или частичной редукцией шва, мелкими размерами, значительной редукцией порового аппарата. Будет дано сравнение представителей байкальских представителей с видами из Европы или Юго-Восточной Азии.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда (№ 14-14-00555).

Первая находка *Phomopsis phaseoli* на томате в России

Шкункова Т.А.¹, Чудинова Е.М.¹, Кокаева Л.Ю.^{2,3}, А.В. Александрова², Еланский С.Н.^{1,2}

1. Российский Университет Дружбы Народов

2. Московский Государственный Университет имени М.В. Ломоносова

3. Всероссийский научно-исследовательский институт картофельного хозяйства имени А.Г. Лорха

snelansky@gmail.com

В августе 2017 года на коммерческом орошаемом поле в Крымском районе Краснодарского края были собраны пораженные плоды томата. На поверхности одного из пораженных плодов были обнаружены мелкие темноокрашенные структуры грибного происхождения. С помощью стерильной препаровальной иглы под бинокулярным микроскопом эти структуры перенесли на поверхность среды сусло-агар с добавлением пенициллина в чашке Петри. Выросшая колония гриба на третьи сутки достигла диаметра 4,5 см, на седьмые сутки — колонизировала всю чашку Петри (10 см).

Исследование колонии с помощью микроскопирования показало, что изолят на агаризованной среде формирует темноокрашенные перитеции с длинной шейкой, характерные для рода *Diaporthe*. Внутри перитециев находились булавовидные сумки размером 30 – 45 × 5 – 8 мкм, содержащие по 8 аскоспор. В сумках — бесцветные двуклеточные аскоспоры эллиптической или слегка веретеновидной формы размером 10–14 × 3–5 мкм. Размеры спор, размер и форма перитециев соответствовали описанию для вида *Phomopsis phaseoli* (Desm.) Sacc. (синоним *Diaporthe phaseolorum* (Cooke & Ellis) Sacc.) (Udayanga et al., 2011).

Для подтверждения видового диагноза проводили изучение структуры видоспецифичных локусов ДНК ITS1-5,8S-ITS2 (праймеры ITS5/ITS4, White et al., 1990), генов бета-тубулина (праймеры Bt2a/Bt2b, Glass and Donaldson, 1995) и фактора элонгации трансляции 1a (праймеры EF1-728F/EF1-986R, Carbone and Kohn, 1999). Для выделения ДНК гриб выращивали в жидкой

гороховой среде. Мицелий гриба замораживали в жидком азоте, гомогенизировали, инкубировали в СТАВ буфере, очищали хлороформом, 2 раза промывали 70 % спиртом. Ампликоны нужной длины экстрагировали из геля с помощью набора CleanUp компании «Евроген». Амплифицированные участки секвенировали с использованием набора реактивов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, CA, USA) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 xl (Applied Biosystems, CA, USA). Полученные последовательности нуклеотидов использовали для поиска соответствия в GenBank для видового определения с помощью программы BLASTn.

Последовательность нуклеотидов участка ITS1-5,8S-ITS2 (GenBank Accession No. MH412692.1) соответствовала *Diaporthe phaseolorum* (= *Phomopsis phaseoli*), выделенной из плодов киви в Китае (GenBank Accession No KX866879.1) и из бобов сои в Сербии (JF430489.1) с идентичностью 100 %. Полученные ПЦР-продукты гена бета-тубулина (MH424441) и фрагмента гена фактора элонгации трансляции 1a (MH424442) также были на 100 % идентичны *Diaporthe phaseolorum* (KC344142.1, JF461471.1 соответственно).

Культурой гриба заражали растения семейства Пасленовые. Было показано успешное заражение ломтика клубня картофеля (*Solanum tuberosum* L.), томата (*S. lycopersicum* L.), баклажана (*S. melongena* L.), перца (*Capsicum annuum* L.). В центр ломтика помещали кусочек агара (5 × 5 мм) с гифами гриба из чистой культуры после 5 дней выращивания на сусло-агаре или 20 мкл суспензии с одноклеточными конидиоспорами (10³/мл). На контрольные образцы наносили 20 мкл дистиллированной воды. В том случае, когда в качестве заражающего агента использовали кусочек агара с мицелием, на третий день наблюдали поражение тканей вокруг агара с мицелием. Размер поражения на 3 сутки инкубации на картофеле достигал 1,5 см, на томате — 1,7 см, на перце — 1,5 см, на баклажане — 5 см. Поражение тканей после заражения суспензией конидий наблюдали только на баклажане на 7 день (размер поражения 2,9 см). На поверхности зараженных кусочков баклажана формировались темноокрашенные пикниды. В слизистом экссудате, выделяемом из пикнид, наблюдали светлоокрашенные одноклеточные альфа-конидии эллиптической формы размером 6 – 11 × 2,5 – 4 мкм. Бета-конидии не наблюдали. Выделяемый из пикнид слизистый экссудат переносили на агаризованную среду с добавлением пенициллина. На среде вырос изолят гриба, по культурально-морфологическим признакам неотличимый от исходного штамма *Phomopsis phaseoli*.

По нашим сведениям, это первая находка *Phomopsis phaseoli* на томате. *P. phaseoli* известен как патоген сои (*Glycine max* (L.) Merr.), вызывающий поражения стеблей, стручков, ростков (Kulik, 1988). В Краснодарском крае широко распространены посадки сои, часто они граничат с полями томата. Возможно, этим объясняется появление данного патогена на томате. Высокая патогенность в отношении растений семейства Пасленовые показывает возможность циркулирования *P. phaseoli* в посадках томата, баклажана, картофеля и перца, посадки которых также широко распространены на юге России и в Краснодарском крае.

Анализ состава жирных кислот у некоторых перспективных для биотехнологического использования диатомовых водорослей

Шкурина Н.А., Мальцев Е.И., Сидоров Р.А., Куликовский М.С.

Институт Физиологии Растений им. К.А. Тимирязева РАН

shkurrr@yandex.ru

Жирные кислоты (ЖК) — важный компонент обмена веществ у всех живых организмов. В природе встречается более двухсот разных форм жирных кислот, различающихся по длине углеродной цепи, числу и положению двойных связей и разных химических заместителей. Для нормального развития всем животным, включая человека, важны полиненасыщенные ЖК (ПНЖК), которые они могут получить только с пищей, т. е. данная группа ЖК является

незаменимыми. Одним из наиболее важным первичным продуцентом ПНЖК являются диатомовые водоросли.

Для поиска новых продуцентов ПНЖК нами были проанализированы 9 штаммов диатомовых водорослей из коллекции культур водорослей лаборатории молекулярной систематики водных растений ИФР РАН: *Navicula salinicola* Hustedt штаммы BTD 1 и BTD 5, *Amphora copulata* (Kützing) Schoeman & R.E.M. Archibald штамм BTD 2, *Halamphora* sp.1 штамм BTD 3, *Karayevia triconfusa* (Van Landingham) Kulikovskiy comb. nov. штамм BTD 4, *Amphora* cf. *Makarovae* Gusliakov штаммы BTD 6 и BTD 8, *Nitzschia pusilla* Grunow штамм BTD 7, *Fistulifera* sp.1 штамм BTD 9.

Состав жирных кислот штаммов водорослей осуществляли методом газовой хромато-масс-спектрометрии. Культуры водорослей анализировали во время стационарной стадии роста.

Содержание суммарных липидов в пересчете на этерифицированные жирные кислоты составило: *Navicula salinicola* штаммы BTD 1 и BTD 5 — 65,4 мг/г и 57,3 мг/г сухой массы клеток соответственно; *Amphora copulata* BTD 2 — 33,1; *Halamphora* sp.1 BTD 3 — 39,7; *Karayevia triconfusa* BTD 4 — 206,7; *Amphora* cf. *makarovae* штаммы BTD 6 и BTD 8 — 231,2 и 282,0; *Nitzschia pusilla* BTD 7 — 28,0; *Fistulifera* sp.1 BTD 9 — 187,8.

Индекс ненасыщенности ЖК составил: *Navicula salinicola* штаммы BTD 1 и BTD 5 — 0,854 отн. ед. и 0,830 отн. ед. соответственно; *Amphora copulata* BTD 2 — 0,951; *Halamphora* sp.1 BTD 3 — 0,612; *Karayevia triconfusa* BTD 4 — 0,910; *Amphora* cf. *makarovae* штаммы BTD 6 и BTD 8 — 0,732 и 0,819; *Nitzschia pusilla* BTD 7 — 1,399; *Fistulifera* sp.1 BTD 9 — 1,343.

Содержание ω -3-ЖК и ω -6-ЖК от суммы ЖК составили: *Navicula salinicola* штамм BTD 1 — 8,8 % и 1,3 % и штамм BTD 5 — 8,3 % и 1,2 % соответственно; *Amphora copulata* BTD 2 — 4,3 % и 10,6 %; *Halamphora* sp.1 BTD 3 — 3,4 % и 6,4 %; *Karayevia triconfusa* BTD 4 — 6,2 % и 8,0 %; *Amphora* cf. *makarovae* штамм BTD 6 — 4,1 % и 5,0 % и штамм BTD 8 — 4,6 % и 5,4 %; *Nitzschia pusilla* BTD 7 — 11,7 % и 7,9 %; *Fistulifera* sp.1 BTD 9 — 9,4 % и 6,5 %.

Проанализировав детальный состав ЖК данных штаммов диатомовых можно сделать вывод, что исследуемые микроводоросли являются перспективными для биотехнологического использования и могут найти применение как альтернативный быстро возобновляемый источник получения различных ЖК.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-14-00555.

Наблюдение за почвенными водорослями и грибами с помощью усовершенствованного метода пластинок обрастания Росси-Холодного

Якушев А.В.

Факультет почвоведения МГУ

a_yakushev84@mail.ru

Метод пластинок обрастания Росси-Холодного [1] позволяет получить дополнительную информацию о пространственном распределении и взаиморасположении микроорганизмов в условиях приближенных к природным. Метод пластинок обрастания интересен как вспомогательный при научно-исследовательской работе, так и для практикумов по зоологии беспозвоночных при изучении почвенной нано- и микрофауны. Из-за простоты и наглядности последнего он рекомендуется для занятий в школах и кружках по биологии, экологии, почвоведению, при обучении студентов биологических специальностей в ВУЗах микроскопической технике или на микробиологических практикумах. Модернизированная методика такова [2]. Прозрачная пластинка из стекла или пластика плотно прижимается в природной среде или в лабораторных микрокосмах (в чашках Петри) к субстрату, при этом

оставляются и свободные поверхности, формирующие, «влажные камеры» - это улучшает картину обрастания. Пластинки выдерживаются от нескольких дней до нескольких месяцев, чтобы поверхность обросла микроорганизмов. Пластинку изымают, не допуская скользящих движений по субстрату, чтобы не удалить с её поверхности поселившиеся на ней микроорганизмы. Пластинки осторожно отчищаются от крупных частиц субстрата. Если сохраниться природный раствор, то можно наблюдать даже не закрепленных на пластинке обрастания мелких животных и микроорганизмов. Микроорганизмы можно рассматривать без окрашивания или окрашивать обычными или флуоресцентными красителями.

Преимущества метода: наблюдение микроорганизмов в среде, максимально приближенной к природной; анализ активной части микроорганизмов, которая растет и размножается в данный момент в природе; изучение взаимоотношений между микроорганизмами, в том числе ассоциаций и биопленок; взаимодействия микроорганизмов с животными и растениями. Закладывая сразу серию пластинок обрастания и постепенно извлекая их из субстрата можно изучать изменения во времени происходящие в микробном комплексе. Высушенные «обрастания» хранятся годами в качестве демонстрационных материалов. Метод прост (студенты сами проводят все процедуры), дешев, нагляден, не требует длительного обучения навыкам работы с ним и дорогостоящего микробиологического оборудования — реализуем на простых «школьных» микроскопах. Недостатки метода: невозможность точной морфологической идентификации микроорганизмов; зависимость условий на поверхности пластинок от того, как была заложена пластинка — плотно ли прижата пластинка к субстрату; малая пригодность метода в глинистых почвах, где частицы очень плотно прилипают к поверхности пластинок и для бедных микроорганизмами субстратов; невозможность заранее точно узнать, что можно будет продемонстрировать учащимся на том или ином препарате. Метод наиболее информативен для простейших, грибов и водорослей. Наименее для одноклеточных прокариот.

Литература

1. **Холодный Н.Г.** (1935) Методы непосредственного наблюдения почвенной микрофлоры. *Микробиология*. **4 (2):** 153 – 164.
2. **Якушев А.В.** (2014) Микромир почвы: тема урока в музее. *Труды Государственного Дарвиновского музея*. **Вып. XVIII**, М, ГДМ, 203 – 215.

Молекулярно-генетические исследования видов рода *Daedaleopsis* в азиатской части России

Ямбушева В.Д., Жуйкова Е.В.

*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,
г. Екатеринбург*

Viktoria.Yambusheva@at.urfu.ru

Систематический статус видов и объем рода *Daedaleopsis* являются дискуссионными, в частности, Koukol O. et al. (2015) получены данные, согласно которым *D. tricolor* представляет собой лишь морфологическую разновидность *D. confragosa*. Однако для более четкого понимания их таксономического статуса, по мнению этих исследователей, необходима информация по распространению, экологии и генетике представителей рода *Daedaleopsis* в азиатской части их ареала. Собственно это и определило задачи настоящей работы: изучить распространение и трофические особенности видов рода *Daedaleopsis* в Азиатской части России; с помощью молекулярно-генетического анализа частичных последовательностей внутренних транскрибируемых спейсов (Internal Transcribed Spacer- ITS) оценить генетическую близость 3-х видов рода *Daedaleopsis*: *D. confragosa* (Bolton) J. Schröt., *D. septentrionalis*

(P. Karst.) Niemela, *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev & Singer. С этой целью были проанализированы гербарные материалы (271 образец) д.б.н., профессора В.А. Мухина, хранящиеся в Институте экологии растений и животных УрО РАН. Филогенетический анализ выполнен на 27 образцах с использованием стандартных методов ПЦР-анализа, секвенирование выполнено компанией Синтол (Россия, Москва).

Установлено, что в Азиатской части России *D. confragosa*, *D. tricolor* входят в состав комплексов доминирующих грибов-деструкторов древесных остатков *Salix* и *Betula*, *D. septentrionalis* встречается значительно реже. Прослеживается тяготение *D. tricolor* к лесам южной, а *D. septentrionalis* к северной части бореальной зоны. Трофические спектры *D. septentrionalis* и *D. tricolor* принципиально не отличаются: основным субстратом у обоих видов является *Betula*. Филогенетический анализ показывает отсутствие разделения изолятов анализируемых трех видов на видовые клады. Таким образом, в Азиатской части России *D. confragosa*, *D. tricolor*, *D. septentrionalis* отличаются по распространению и трофическим спектрам, но на генетическом уровне они не разделяются и можно предполагать, что они представляют собой морфо-экологические разновидности одного вида — *D. confragosa*.

Работа выполнена при финансовой поддержке постановления № 211 Правительства Российской Федерации, контракт № 02.А03.21.0006.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

- Агеева И.В. — 118, 138
Адашев В.Е. — 52
Алдобаева И.И. — 119
Александрова А.В. — 119, 120, 180, 245
Алферова В.А. — 122
Аль-Маали Г.А. — 128
Антонов Е.А. — 120
Антропова А.Б. — 188, 201
Багирова С.Ф. — 121, 155
Балашова Н.Б. — 121
Баранова А.А. — 122, 213
Баранова Н.А. — 193
Бедошвили Е.Д. — 123
Белевич Т.А. — 124
Белозерская Т.А. — 125
Беломесяцева Д.Б. — 126
Белосохов А.Ф. — 168
Берестецкий А.О. — 127, 187
Беспятова Л.А. — 132
Биланенко Е.Н. — 41, 188, 201, 230
Бисько Н.А. — 128
Бирюков М.В. — 134
Благовещенская Е.Ю. — 129, 166, 191, 203
Бобырева Т.В. — 130
Бондарева Е.В. — 131
Бондаренко С.А. — 41, 230
Борисов Б.А. — 132
Бортников Ф.М. — 52, 133
Бочков Д.А. — 134
Бубнова Е.Н. — 135
Бугмырин С.В. — 132
Буркин А.А. — 136
Бухарев Г.М. — 130
Великова Т.Д. — 202
Викчижанина Д.А. — 230
Власенко Е.Н. — 137
Власова Т.А. — 118, 138
Волобуев С.В. — 139
Волченкова Г.А. — 126, 159
Воробьева Е.А. — 176
Воронина Е.Ю. — 74
Воронков А.С. — 222
Ганнибал Ф.Б. — 146
Гасич Е.Л. — 187
Георгиев А.А. — 140
Георгиева М.Л. — 41, 140, 213, 230
Гладенков А.Ю. — 141
Глебова А.А. — 142
Глухова Л.Б. — 143, 225
Глущенко А.М. — 144, 179, 245
Гмошинский В.И. — 52, 186
Гогорев Р.М. — 145
Головченко А.В. — 218
Гололобова М.А. — 18
Гомжина М.М. — 146
Грекова А.Б. — 197
Григорьева Е.В. — 127
Грум-Гржимайло О.А. — 135
Гультяева Е.И. — 147
Гусев Е.С. — 148, 166, 167, 179, 185
Гусева Е.Е. — 148
Давидович Н.А. — 149, 198, 200
Давидович О.И. — 150
Далинова А.А. — 127
Данилова О.А. — 230
Денисов Д.Б. — 151, 174
Дмитриева М.Б. — 152, 153, 163
Дорохова М.Ф. — 154
Дьяков Ю.Т. — 155
Егоров Н.С. — 193
Егорова И.Н. — 155
Еланский С.Н. — 168, 180, 197, 245
Елизарова С.А. — 156
Ефимова Э.Б. — 163
Жемчужина Н.С. — 156, 182
Жуйкова Е.В. — 157, 248
Заводовский П.Г. — 158
Захарова Ю.Р. — 123
Звягина Е.А. — 209
Звягинцев В.Б. — 126, 159
Зейрук В.Н. — 160
Иванов А.И. — 161
Иванова А.Е. — 131, 134, 142, 176
Игнатова С.И. — 162
Иккерт О.П. — 225
Ильяш Л.В. — 124, 206
Калашникова К.А. — 152, 153, 163
Камзолкина О.В. — 108, 164
Капитонов В.И. — 215
Капустин Д.А. — 166
Карелина Е.Д. — 166
Карначук О.В. — 143, 225
Кашина А.Ю. — 242
Кезля Е.М. — 167, 179, 245
Кириллов Д.В. — 244
Киселёв Г.А. — 121
Клименков И.В. — 123

- Кокаева Л.Ю. — 168, 180, 245
 Кокшарова О.А. — 169
 Колкер Т.Л. — 220
 Колотилова Н.Н. — 23
 Комулайнен С.Ф. — 170
 Кондакова Г.В. — 171
 Кононенко Г.П. — 136
 Копытина Н.И. — 172
 Корнейкова М.В. — 173
 Корниенко Е.И. — 193
 Косова А.Л. — 174
 Костенко Н.Ю. — 207
 Крапивина Е.А. — 175
 Краснопольская Л.М. — 69
 Крейер В.Г. — 193
 Кривова З.В. — 222
 Крючкова М.О. — 176
 Кублановская А.А. — 177, 235
 Кузьменкова Е.Ф. — 216
 Кузнецова И.В. — 179, 245
 Кузнецова О.В. — 178
 Куликовский М.С. — 144, 167, 179, 185,
 198, 245, 246
 Кулько А.Б. — 213
 Кураков А.В. — 3, 122
 Курилкина М.И. — 123
 Кутузова И.А. — 180
 Лазарева О.Л. — 181
 Лапина В.В. — 182
 Ларина Г.Е. — 131
 Левитин М.М. — 13
 Левченко М.В. — 132
 Леднёв Г.Р. — 132
 Лемеза Н.А. — 199
 Лихошвай Е.В. — 123
 Лишаев Д.Н. — 212
 Лобакова Е.С. — 177, 235, 239
 Ломберг М.Л. — 128
 Лысак Л.В. — 183
 Лысюк В.О. — 184
 Мажейка И.С. — 108
 Малышева Е.Ф. — 209
 Мальцев Е.И. — 167, 179, 185, 198, 246
 Мальцева С.Ю. — 185
 Матвеев А.В. — 52, 133, 186
 Матвеева Э.О. — 193
 Медведева А.С. — 222
 Меркулов И.В. — 127, 187
 Митропольская Н.Ю. — 128
 Михайлова О.Б. — 128
 Михеева Т.М. — 216
 Мокеева В.Л. — 188, 201
 Морозов А.А. — 123
 Морозова М.В. — 195
 Морозова Т.И. — 189
 Музыка С.М. — 190
 Мухутдинов О.И. — 244
 Мучник Е.Э. — 191
 Неретина Т.В. — 221
 Никитин Д.А. — 192, 219
 Орехова А.В. — 193
 Осмоловский А.А. — 193
 Паламарчук М.А. — 244
 Патова Е.Н. — 194
 Пауков А.Г. — 195, 196
 Пахолкова М.С. — 222
 Переведенцева Л.Г. — 244
 Перцев А.С. — 197
 Платонов В.А. — 197
 Побединская М.А. — 168
 Подунай Ю.А. — 198
 Поликсенова В.Д. — 199
 Полуэктова Е.В. — 127
 Полякова С.Л. — 200
 Понизовская В.Б. — 201
 Попихина Е.А. — 202
 Попкова Е.Г. — 203
 Проворов Н.А. — 204
 Прокофьева М.А. — 205
 Псурцева Н.В. — 220
 Пуца Н.М. — 207
 Пчелкин А.В. — 152
 Радченко И.Г. — 206
 Разгуляева Н.В. — 207
 Разумовский Л.В. — 208
 Ребриев Ю.А. — 209
 Ребрикова Н.Л. — 99, 201
 Редькина В.В. — 238
 Рогожин Е.А. — 213
 Рудаков В.О. — 210
 Русанов А.Г. — 211
 Рябушко Л.И. — 212
 Савицкий А.В. — 159
 Садыкова В.С. — 122, 213
 Сазанова Н.А. — 209
 Салимова Д.Р. — 127
 Самойленко В.М. — 216
 Самылина О.С. — 213
 Светашева Т.Ю. — 215
 Свирид А.А. — 216
 Семенов М.В. — 192, 219
 Семенов М.И. — 217
 Семенова Т.А. — 218
 Сеник С.В. — 220

- Серая Л.Г. — 141, 223
Сивков М.Д. — 194
Сидоров Р.А. — 222, 246
Сидорова И.И. — 42
Сидорова С.Г. — 199
Симакова У.В. — 221
Синетова М.А. — 222
Синявская М.Г. — 184
Скрипникова Е.В. — 223
Смирнов В.В. — 206
Смолин Н.Н. — 182
Снигирев Д.Ю. — 232
Снитько Л.В. — 224
Соколянская Л.О. — 143, 225
Сокорнова С.В. — 226
Сонина А.В. — 152
Стадниченко М.Н. — 199
Стариков А.Ю. — 222
Степневская Я.В. — 205, 217
Судаков Н.П. — 123
Суетина Ю.Г. — 227
Тарасов К.Л. — 228
Темралеева А.Д. — 229
Тептина А.Ю. — 195
Терехова В.А. — 90
Терешина В.М. — 230
Титова Н.А. — 163
Тхакахова А.К. — 192
Фам Тхи Ха Жанг — 231
Федоренко Т.А. — 235
Федюшко И.А. — 199
Филиппова А.В. — 232, 233
Химич Ю.Р. — 234
Храмцов А.К. — 199
Хуснуллина А.И. — 122
Чеканов К.А. — 177, 235
Челакова Ю.А. — 244
Чепцов В.С. — 176
Черенкова Н.Н. — 152
Чудинова Е.М. — 197, 245
Шабашова Т.Г. — 126, 184
Шавырина О.Б. — 236
Шайдаюк Е.Л. — 237
Шальгина Р.Р. — 238
Шамбуева Г.С. — 155
Шапиро Т.Н. — 239
Шахова Н.В. — 239
Шергина О.В. — 155
Шибзухова К.А. — 241
Широких А.А. — 242
Широких И.Г. — 242
Широян А.Г. — 234
Ширяев А.Г. — 234, 243
Ширяева О.С. — 244
Шкилев Т.Э. — 179, 245
Шкункова Т.А. — 245
Шкурина Н.А. — 167, 179, 246
Шнырева А.В. — 61
Шумяцкая О.А. — 244
Якушев А.В. — 247
Ямбушева В.Д. — 248
Януцевич Е.А. — 230
Ярмеева М.М. — 168
Simonini G. — 215

СОДЕРЖАНИЕ

Доклады

Кураков А.В. Кафедра микологии и альгологии биологического факультета МГУ: история и достижения (к 100-летию юбилею).....	3
Левитин М.М. Ю.Т. Дьяков и проблемы генетики иммунитета.....	13
Гололобова М.А. Современные альгологические исследования на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ.....	18
Колотилова Н.Н. Альгологические исследования на кафедре микробиологии Московского университета: страницы истории.....	23
Сидорова И.И. Биоразнообразие и экология грибов на кафедре микологии и альгологии МГУ имени М.В. Ломоносова (к 100-летию кафедры).....	32
Биланенко Е.Н., Георгиева М.Л., Бондаренко С.А. Грибы щелочных засоленных местообитаний.....	41
Гмошинский В.И., Матвеев А.В., Бортников Ф.М., Адашев В.Е. Изучение миксомицетов на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ.....	52
Шнырева А.В. Направление «Генетика грибов» на кафедре микологии и альгологии МГУ: основные результаты и перспективы развития.....	61
Краснопольская Л.М. 30 лет в строю с базидиомицетами.....	69
Воронина Е.Ю. Изучение микоризных симбиозов: история, современное состояние вопроса и перспективы.....	74
Терехова В.А. Микромицеты в современных подходах к оценке экологического риска загрязнения окружающей среды.....	90
Ребрикова Н.Л. Грибы и памятники культуры: от применения биоцидов к превентивной консервации....	99
Камзолкина О.В., Мажейка И.С. Современные представления о механизмах поглощения и транспорта веществ в мицелии грибов.....	108

Тезисы

- Агеева И.В., Власова Т.А.**
Значение шунгита на гетерогенность культур *Scenedesmus quadricauda* и *Synechocystis* sp. 118
- Алдобаева И.И., Александрова А.В.**
Почвообитающие микромицеты в карстовом массиве. 119
- Антонов Е.А., Александрова А.В.**
Грибы рода *Talaromyces*: молекулярная филогения и распространение. 120
- Багирова С.Ф.**
Новый *in vitro* метод для изучения биотрофных грибов в культуре тканей. 121
- Балашова Н.Б., Киселёв Г.А.**
Водоросли охраняемых территорий Санкт-Петербурга и Ленинградской области. 121
- Баранова А.А., Хуснуллина А.И., Садыкова В.С., Алферова В.А., Кураков А.В.**
Антимикробный потенциал микромицетов донных грунтов Белого моря. 122
- Бедошвили Е.Д., Судаков Н.П., Клименков И.В., Морозов А.А., Курилкина М.И., Лихошвай Е.В., Захарова Ю.Р.**
Цитологические признаки программированной клеточной гибели у диатомовой водоросли *Fragilaria radians* при сокультивировании со штаммом *Bacillus mycoides* BS2-15. 123
- Белевич Т.А., Ильяш Л.В.**
Фитопланктон Белого моря: итоги векового исследования и современные тенденции. 124
- Белозерская Т.А.**
Стресс и дифференцировка у грибов. 125
- Беломесяцева Д.Б., Звягинцев В.Б., Шабашова Т.Г., Волченкова Г.А.**
Инвазивные виды дендропатогенных микромицетов в дендрариях и дендропарках лесхозов Беларуси. 126
- Берестецкий А.О., Григорьева Е.В., Далинова А.А., Меркулов И.В., Полуэктова Е.В., Салимова Д.Р.**
Метаболитные фингерпринты грибов. 127
- Бисько Н.А., Ломберг М.Л., Михайлова О.Б., Митропольская Н.Ю., Аль-Маали Г.А.**
Коллекция шляпочных грибов (ИВК) — Центр сохранения генетических ресурсов лекарственных и биотехнологически важных видов макромицетов. 128
- Благовещенская Е.Ю.**
Круг хозяев грибов-паразитов: смена парадигмы на рубеже веков. 129
- Бобырева Т.В., Бухарев Г.М.**
Разработка подходов к экспресс-диагностике активности микромицетов — потенциальных биодеструкторов. 130

Бондарева Е.В., Иванова А.Е., Серая Л.Г., Ларина Г.Е. Разнообразие микроскопических грибов в ризосфере плодовых и декоративных культур в питомниках и в городской среде.....	131
Борисов Б.А., Беспятова Л.А., Бугмырин С.В., Левченко М.В., Леднёв Г.Р. Вирулентность некоторых видов и изолятов энтомопаразитических анаморфных аскомицетов в отношении имаго клеща <i>Ixodes persulcatus</i>	132
Бортников Ф.М., Матвеев А.В. История изучения миксомицетов в России.....	133
Бочков Д.А., Иванова А.Е., Бирюков М.В. Комплексы микромицетов горно-луговых альпийских почв под разными фитоценозами..	134
Бубнова Е.Н., Грум-Гржимайло О.А. Морская микология в Московском университете.....	135
Буркин А.А., Кононенко Г.П. Микотоксины, как маркер взаимодействия растений и микромицетов.....	136
Власенко Е.Н. Влияние органических и минеральных соединений на синтез ароматобразующих веществ базидиомицетами.....	137
Власова Т.А., Агеева И.В. Изучение листоватых лишайников методом сканирующей электронной микроскопии.....	138
Волобуев С.В. Афиллофороидные грибы, ассоциированные с древесиной <i>Quercus robur</i> , в условиях заповедника «Брянский лес».....	139
Георгиев А.А., Георгиева М.Л. Гербарий водорослей-макрофитов кафедры микологии и альгологии.....	140
Гладенков А.Ю. Роль данных по диатомовым водорослям при современном изучении морских отложений кайнозоя.....	141
Глебова А.А., Иванова А.Е. Изменение микобиоты почв городских клумб на разных этапах их содержания.....	142
Глухова Л.Б., Соколянская Л.О., Карначук О.В. Устойчивые к меди <i>Penicillium</i> образуют внеклеточные везикулы.....	143
Глущенко А.М., Куликовский М.С. Современные тенденции в систематике диатомей и разнообразие водорослей Юго-Восточной Азии.....	144
Гогорев Р.М. Планктонная флора Восточно-Сибирского моря.....	145

Гомжина М.М., Ганнибал Ф.Б. Первое обнаружение в России <i>Diaporthe phaseolorum</i> на подсолнечнике.....	146
Гультяева Е.И. Молекулярно-генетические подходы в изучении популяций <i>Puccinia triticina</i>	147
Гусев Е.С. Проблемы систематики криптофитовых водорослей.....	148
Гусева Е.Е., Гусев Е.С. Золотистые водоросли Байкальского региона.....	148
Давидович Н.А. Репродуктивная биология диатомовых водорослей: 170-летняя история и перспективы исследований.....	149
Давидович О.И. Диапазоны солености, благоприятные для роста и полового воспроизведения некоторых диатомовых водорослей.....	150
Денисов Д.Б. Альгоценозы Евро-арктического региона: экология и биоиндикация.....	151
Дмитриева М.Б., Калашникова К.А., Пчелкин А.В., Сони́на А.В., Черенкова Н.Н. Лихенобиота на поверхности валунно-кирпичной кладки стен соловецкого монастыря: благо или зло?.....	152
Дмитриева М.Б., Калашникова К.А. Старый-новый взгляд на дезинфекцию предметов культурного наследия.....	153
Дорохова М.Ф. Влияние углеводородного топлива на состав водорослевых сообществ.....	154
Дьяков Ю.Т., Багирова С.Ф. Биотрофные грибы: роль апоптоза в эволюции иммунитета растений-хозяев.....	155
Егорова И.Н., Шамбуева Г.С., Шергина О.В. Почвенные водоросли окрестностей г. Усолъе-Сибирское (Иркутская область).....	145
Жемчужина Н.С., Елизарова С.А. Видовое и внутривидовое разнообразие микромицетов Государственной коллекции фитопатогенных микроорганизмов ФГБНУ ВНИИФ.....	156
Жуйкова Е.В. Эколого-географические особенности генотипов <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.....	157
Заводовский П.Г. Экология гриба <i>Ganoderma lipsiense</i> (Batsch) G. F. Atk. в составе зеленых насаждений МОУ «Средняя школа № 9» г. Петрозаводска.....	158

Звягинцев В.Б., Волченкова Г.А., Савицкий А.В. Эффективность защиты сосновых насаждений от корневой губки с применением препарата Флебиопин на основе ксилотрофного гриба <i>Phlebiopsis gigantean</i>	159
Зейрук В.Н. Ризоктониоз картофеля в короткоротационном севообороте.....	160
Иванов А.И. Грибы рода <i>Agaricus</i> Fr. на территории Российской федерации: видовой состав, экология, проблемы охраны.....	161
Игнатова С.И. Высокая расообразующая способность патогенов и селекция гибридов томата, резистентных к ним.....	162
Калашникова К.А., Дмитриева М.Б., Ефимова Э.Б., Титова Н.А. Исследования биоцидного действия эфирных масел.....	163
Камзолкина О.В. К 110-летию со дня рождения профессора МГУ имени М.В. Ломоносова Зинаиды Эрнестовны Беккер (1908 – 1986).....	164
Капустин Д.А., Гусев Е.С. Золотистые водоросли (Chrysophyceae: Ochromonadales, Synurales, Paraphysomonadales) провинции Папуа (Индонезия).....	166
Карелина Е.Д., Благовещенская Е.Ю. Изучение интенсивности поражения мучнистой росой клена остролистного.....	166
Кезля Е.М., Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Шкурина Н.А., Куликовский М.С. Коллекция диатомовых водорослей лаборатории молекулярной систематики водных растений ИФР РАН.....	167
Кокаева Л.Ю., Ярмеева М.М., Побединская М.А., Белосохов А.Ф., Еланский С.Н. Популяции фитопатогенного гриба <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn на территории России....	168
Кокшарова О.А. Вторичные метаболиты цианобактерий: экологический и биотехнологический аспекты....	169
Комулайн С.Ф. Альгологические исследования в пресноводных экосистемах республики Карелии.....	170
Кондакова Г.В. Охраняемые и редкие виды грибов и лишайников на территории биологической станции Яргу «Улейма».....	171
Копытина Н.И. Микромицеты — эпibiонты двустворчатых моллюсков Черного моря.....	172
Корнейкова М.В. Микромицеты в почвах Кольского полуострова.....	173

Косова А.Л., Денисов Д.Б. Диатомовые водоросли голоценовых отложений малых озер Мурманской области.....	174
Крапивина Е.А. К изучению биоразнообразия макромицетов западной части Центрального Кавказа.....	175
Крючкова М.О., Иванова А.Е., Воробьева Е.А., Чепцов В.С. Воздействие высокоэнергетичных электронов на микобиоту пустынных почв при моделировании условий Марса.....	176
Кублановская А.А., Чеканов К.А., Лобакова Е.С. Биопленкообразование как стратегия выживания на примере альго-бактериального сообщества каротиногенной зеленой микроводоросли <i>Haematococcus lacustris</i> (Girod-Chantrons) Rostafinski.....	177
Кузнецова О.В. Влияние фитогормонов на рост и развитие макромицетов.....	178
Куликовский М.С., Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Кузнецова И.В., Шкурина Н.А., Кезля Е.М., Глущенко А.М., Шкилев Т.Э. Микроводоросли: систематика, филогения, биотехнология.....	179
Кутузова И.А., Кокаева Л.Ю., Еланский С.Н., Александрова А.В. Оценка внутривидовой варибельности штаммов <i>Colletotrichum coccodes</i> по независимым маркерным признакам.....	180
Лазарева О.Л. Редкие грибы Ярославской области.....	181
Лапина В.В., Смолин Н.Н., Жемчужина Н.С. Изменение микромицетного состава почв под действием антропогенных факторов.....	182
Лысак Л.В. Бактериальные комплексы, ассоциированные с макромицетами и миксомицетами.....	183
Лысюк В.О., Шабашова Т.Г., Синявская М.Г. Молекулярно-генетические методы в исследовании таксономии и специфической идентификации грибов семейства Erysiphaceae.....	184
Мальцев Е.И., Гусев Е.С., Мальцева С.Ю., Куликовский М.С. Морфология, филогения и возможности биотехнологического использования представителей рода <i>Parietochloris</i> (Trebouxiophyceae, Chlorophyta).....	185
Матвеев А.В., Гмошинский В.И. Подходы к ведению полевых записей при сборе миксомицетов в экологических исследованиях.....	186
Меркулов И.В., Гасич Е.Л., Берестецкий А.О. Физиолого-биохимическая характеристика изолятов фомоидного микромицета <i>Calophoma complanata</i>	187

Мокеева В.Л., Биланенко Е.Н., Антропова А.Б. Воспоминания о Татьяне Петровне Сизовой.....	188
Морозова Т.И. Микологическая коллекция.....	189
Музыка С.М. Проблемы охраны грибных ресурсов.....	190
Мучник Е.Э., Благовещенская Е.Ю. Лихенологические исследования в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ: история, результаты и перспективы.....	191
Никитин Д.А., Семенов М.В., Тхакахова А.К. Оценка количественных показателей микобиоты почв Земли Франца Иосифа классическими и молекулярными методами.....	192
Осмоловский А.А., Корниенко Е.И., Орехова А.В., Матвеева Э.О, Крейер В.Г., Баранова Н.А., Егоров Н.С. Микромицеты как продуценты протеиназ-активаторов белков системы гемостаза человека.....	193
Патова Е.Н., Сивков М.Д. Разнообразие и азотофиксирующая активность цианопрокариот в пойменных болотах подзоны средней тайги на европейском северо-востоке.....	194
Пауков А.Г., Тептина А.Ю., Морозова М.В. Роль вторичных метаболитов в накоплении металлов эпилитными лишайниками.....	195
Пауков А.Г. Предварительная оценка глобального разнообразия семейства <i>Megasporaceae</i>	196
Платонов В.А., Грекова А.Б., Перцев А.С., Чудинова Е.М., Еланский С.Н. Первая находка <i>Hyonectria crassa</i> на картофеле.....	197
Подунай Ю.А., Мальцев Е.И., Давидович Н.А., Куликовский М.С. Гомоталлическое воспроизведение диатомовой водоросли <i>Hantzschia amphioxys</i>	198
Поликсенова В.Д., Храмцов А.К., Лемеза Н.А., Сидорова С.Г., Стадниченко М.Н., Федюшко И.А. Чужеродные виды фитопатогенных микромицетов в Беларуси: потенциальная опасность.....	199
Полякова С.Л., Давидович Н.А. Определение эффективной доли популяции у диатомовой водоросли <i>Tabularia fasciculate</i>	200
Понизовская В.Б., Ребрикова Н.Л., Антропова А.Б., Биланенко Е.Н., Мокеева В.Л. Биоповреждения интерьеров памятников архитектуры.....	201
Попихина Е.А., Великова Т.Д. Выделение микромицетов, разрушающих целлюлозу.....	202

Попкова Е.Г., Благовещенская Е.Ю. Морфологические и ультраструктурные особенности эндофитных грибов злаков.....	203
Проворов Н.А. Соотношение мутуализма и антагонизма в микробно-растительных взаимодействиях: концепция плейотропного симбиоза (доклад, посвященный памяти Ю.Т. Дьякова).....	204
Прокофьева М.А., Степневская Я.В. Технология культивирования штамма <i>Chlorella vulgaris</i> в условия низких температур.....	205
Радченко И.Г., Смирнов В.В., Ильяш Л.В. Весеннее цветение фитопланктона в губе Чупа Кандалакшского залива Белого моря.....	206
Разгуляева Н.В., Костенко Н.Ю., Пуца Н.М. Болезни многолетних кормовых культур в Московской области.....	207
Разумовский Л.В. Метод графического анализа таксономических пропорций в микроальгоценозах и его междисциплинарный характер.....	208
Ребриев Ю.А., Звягина Е.А., Сазанова Н.А., Малышева Е.Ф. <i>Gastrospilus</i> — новый для евразии род секотииоидных базидиомицетов.....	209
Рудаков В.О. Грибы — индикаторы экологического состояния почвы.....	210
Русанов А.Г. Метод геометрической морфометрии в изучении морфологии диатомовых водорослей....	211
Рябушко Л.И., Широян А.Г., Лишаев Д.Н. Сравнительный аспект изучения диатомовых водорослей эпифитона макрофитов в разных районах крымского побережья Черного моря.....	212
Садыкова В.С., Рогожин Е.А., Баранова А.А., Георгиева М.Л., Кулько А.Б. Экстремофильные грибы — продуценты новых антимикробных пептидов, преодолевающих резистентность патогенных грибов.....	213
Самылина О.С. Экстремофильные водоросли и цианобактерии содовых озер Кулундинской степи (Алтайский край, Россия).....	213
Светашева Т.Ю., Simonini G., Капитонов В.И. Новый взгляд на болетовые грибы.....	215
Свирид А.А., Михеева Т.М., Самойленко В.М., Кузьменкова Е.Ф. Диатомовые водоросли левобережных старичных озер р. Припять на территории национального парка «Припятский».....	216
Семенов М.И., Степневская Я.В. Повышение эффективности метанобразующего процесса путем использования биомассы <i>Chlorella ellipsoids</i>	217

Семенова Т.А., Головченко А.В. Структура микобиоты ризосферы сосудистых растений верховых болот.....	218
Семенов М.В., Никитин Д.А. Численность и разнообразие сообществ микромицетов ризосферы сельскохозяйственных культур.....	219
Сеник С.В., Колкер Т.Л., Псурцева Н.В. Биохимические основы устойчивости ксилобионтных макромицетов к действию отрицательных значений температуры.....	220
Симакова У.В., Неретина Т.В. Предварительные результаты ревизии пластинчатых представителей пор. <i>Bangiales</i> морей Европейской части России.....	221
Синетова М.А., Воронков А.С., Сидоров Р.А., Кривова З.В., Медведева А.С., Стариков А.Ю., Пахолкова М.С. Исследование биотенологического потенциала микроводорослей.....	222
Скрипникова Е.В., Серая Л.Г. Некоторые биологические особенности <i>Monilinia fructigena</i> Honey — возбудителя бурой гнили плодов семечковых культур.....	223
Снитько Л.В. О золотистых водорослях Южного Урала.....	224
Соколянская Л.О., Глухова Л.Б., Иккерт О.П., Карначук О.В. Образование кристаллического оксалата меди <i>Penicillium</i> устойчивым к Cu^{2+}	225
Сокорнова С.В. Молекулярное маркирование потенциальных микогербицидов.....	226
Суетина Ю.Г. Внутрипопуляционная структурированность эпифитных лишайников <i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach. и <i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.....	227
Тарасов К.Л. О ранге таксонов <i>Sphaerotheca</i> и <i>Microsphaera</i>	228
Темралеева А.Д. Возможности и ограничения современных методов таксономической идентификации цианобактерий и водорослей.....	229
Терешина В.М., Януцевич Е.А., Бондаренко С.А., Викчижанина Д.А., Данилова О.А., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н. Механизмы адаптации экстремофильных грибов.....	230
Фам Тхи Ха Жанг Выявление скрытого разнообразия болетовых грибов на примере sect. <i>Boletellus</i> рода <i>Boletellus</i> (Boletaceae, Agaricomycetes) в тропических леса Центрального нагорья Вьетнама.....	231

Филиппова А.В., Кашина А.Ю., Снигирев Д.Ю. Базидиальные грибы городских и пригородных насаждений города Кемерово.....	232
Филиппова А.В. Оценка качества р. Мереть методами биоиндикации.....	233
Химич Ю.Р., Ширяев А.Г. Макромицеты заповедника «Пасвик» — ключевого элемента зеленого пояса Фенноскандии.....	234
Чеканов К.А., Кублановская А.А., Федоренко Т.А., Лобакова Е.С. Разнообразие микроводорослей-продуцентов каротиноидов в прибрежной зоне кандалакшского залива Белого моря (Россия, Карелия).....	235
Шавырина О.Б. Альгоцидное действие тяжелых металлов.....	236
Шайдаюк Е.Л. Молекулярно-генетическая структура популяций <i>Puccinia triticina</i> на твердой пшенице в России.....	237
Шалыгина Р.Р., Редькина В.В. Водоросли тундровых и лесных почв Кольского полуострова и сопредельных Территорий.....	238
Шапиро Т.Н., Лобакова Е.С. Грибо-бактериальный консорциум микроорганизмов, выделенных из зараженного топлива ТС-1.....	239
Шахова Н.В. Культурально-морфологическая характеристика и биотехнологический потенциал Штаммов <i>Metuloidea fragrans</i> (Davied & Tortic) Miettinen из коллекции LE-BIN.....	239
Шибзухова К.А. Морфологические особенности клеток микроводорослей рода <i>Lobosphaera</i>	241
Широких А.А., Широких И.Г. Обнаружение миксогастриевых миксомицетов в парках г. Кирова.....	242
Ширяев А.Г. Динамика разнообразия микобиоты как индикатор актуальны биоклиматических изменений в Арктике.....	243
Ширяева О.С., Переведенцева Л.Г., Паламарчук М.А., Кириллов Д.В., Мухутдинов О.И., Челакова Ю.А., Шумяцкая О.А. Агарикоидные грибы Урала: подходы к изучению эколо-географических закономерностей распределения разнообразия.....	244
Шкилев Т.Э., Глущенко А.М., Кузнецова И.В., Кезля Е.М., Куликовский М.С. Морфология и систематика некоторых моношовных диатомовых водорослей из озера Байкал.....	245

Шкункова Т.А., Чудинова Е.М., Кокаева Л.Ю., А.В. Александрова, Еланский С.Н. Первая находка <i>Phomopsis phaseoli</i> на томате в России.....	245
Шкурина Н.А., Мальцев Е.И., Сидоров Р.А., Куликовский М.С. Анализ состава жирных кислот у некоторых перспективных для биотехнологического использования диатомовых водорослей.....	246
Якушев А.В. Наблюдение за почвенными водорослями и грибами с помощью усовершенствованного метода пластинок обрастания Росси-Холодного.....	247
Ямбушева В.Д., Жуйкова Е.В. Молекулярно-генетические исследования видов рода <i>Daedaleopsis</i> в азиатской части России.....	248
ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ.....	250