

МИКОЛОГИЯ И АЛЬГОЛОГИЯ

УДК: 58.006.: 582.28

**50 ЛЕТ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ
НА БЕЛОМОРСКОЙ БИОСТАНЦИИ им. Н.А. ПЕРЦОВА:
ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ, ИТОГИ, ПЕРСПЕКТИВЫ****Е.Н. Бубнова, О.А. Грум-Гржимайло, О.П. Коновалова, О.Е. Марфенина****(Беломорская биологическая станции им. Н.А. Перцова;
e-mail: kattya.bubnova@wsbs-msu.ru)*

Представлен обзор микологических исследований на ББС МГУ. Беломорская биостанция (ББС) им. Н.А. Перцова — учебно-научный центр МГУ, созданный в 1938 г. для организации научных работ и проведения студенческих практик в субарктическом приморском регионе. Микологические исследования проводятся здесь в течение уже более 50 лет. За это время здесь было выполнено большое число исследований, опубликовано много статей, выполнено и защищено два десятка студенческих курсовых и дипломных работ и диссертаций. Основное внимание исследователей сосредоточено на изучении разнообразия и экологии микобиоты в морских, литоральных и почвенных экосистемах. Здесь было обнаружено более 1000 видов грибов и грибоподобных организмов. Сейчас ББС является самой северной из настолько хорошо обследованных микологами прибрежных морских территорий. В то же время существуют большие возможности для дальнейших исследований микобиоты: исследования эпифитных грибов, некоторые экологические работы или изыскания в области филогении грибов.

Ключевые слова: Белое море, ББС МГУ, грибы, грибоподобные организмы, биоразнообразие.

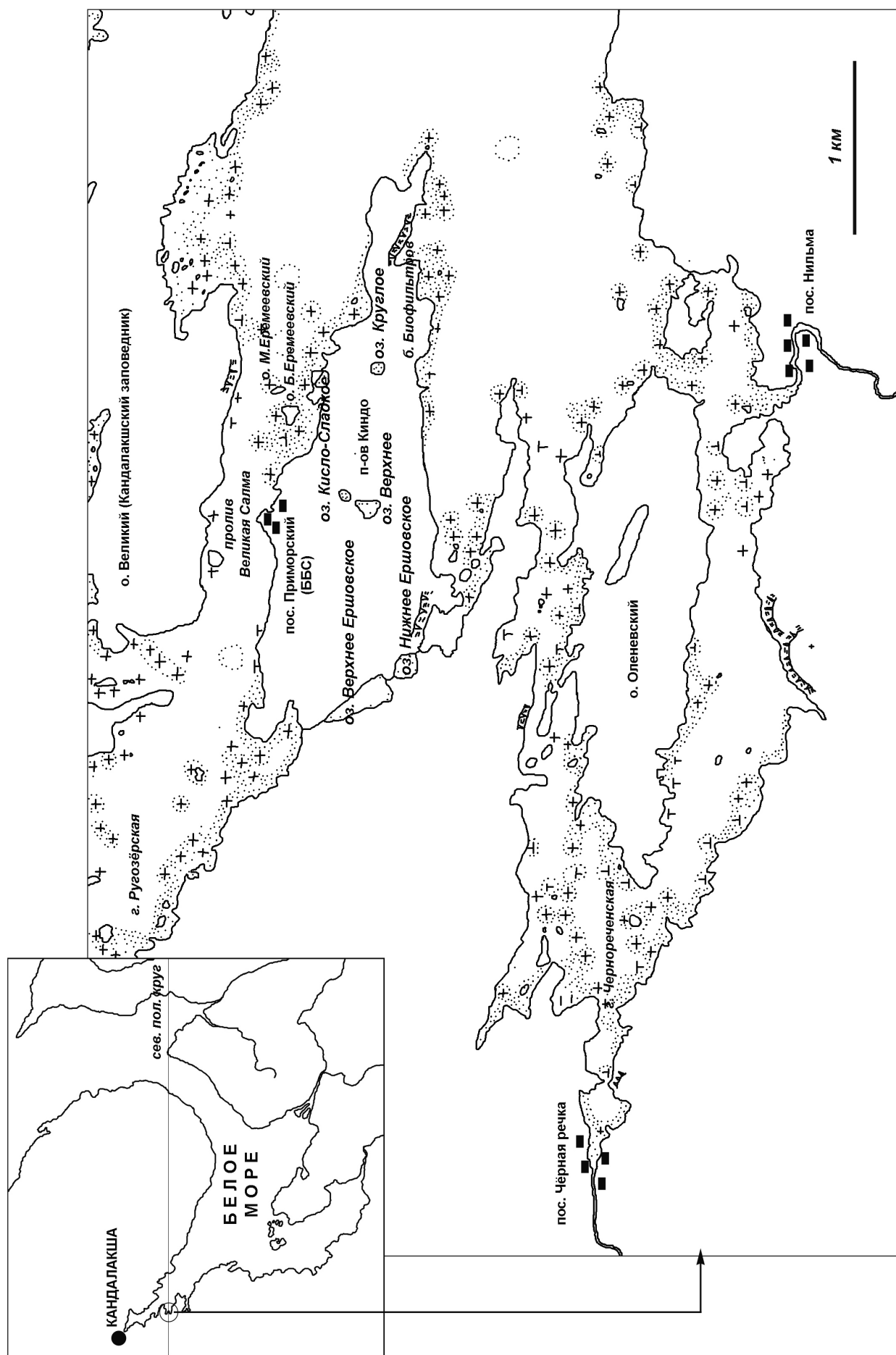
Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (ББС МГУ) — учебно-научный центр, созданный в 1938 г. для организации и проведения морских научных исследований в северном регионе, подготовки специалистов и для проведения полевых студенческих практик. Она расположена на Карельском берегу Кандалакшского залива Белого моря на п-ве Киндо. Географические координаты поселка биостанции: 66°34' с.ш., 33°08' в.д. (рисунок). О погодных [1] и океанографических [2, 3] условиях, геоморфологическом устройстве [4], почвах [5—8], альгофлоре [9—11] и высшей растительности [10—13] Белого моря и этого района имеются обширные сведения в литературе. Значительная часть работ в перечисленных областях, а также, конечно, зоологических исследований выполнены именно на Беломорской биостанции МГУ [10, 11]. То же можно сказать и о микологических исследованиях в Беломорском регионе.

Первое исследование грибов в окрестностях Беломорской биостанции МГУ было выполнено более полувека назад — в августе 1961 г., когда ББС посетил египетский ученый Анвар Абдель Алим, один из известнейших арабских океанографов, морских бо-

таников и микологов [14]. Его работа [15] стала первым исследованием грибов в Белом море и на его берегах. В дальнейшем ББС МГУ стала основным центром микологических исследований в регионе. Уже несколько десятков лет здесь проводятся студенческие практики по экологии низших растений, в том числе — лишайников [16]. Здесь выполнены 15 курсовых и дипломных работ, четыре кандидатские [17—20] и одна докторская [21] диссертации в области микологии; опубликовано большое количество статей. Кроме того, материалы, полученные на ББС, частично вошли еще в несколько курсовых, дипломных работ, диссертаций и монографий [22—27]. Результаты микологических исследований на ББС были доложены на многочисленных отечественных и международных конференциях [28—34], опубликованы в сборниках “Трудов” ББС [35—36].

Первым обобщением многолетних исследований грибов стал соответствующий раздел в “Каталоге биоты Беломорской биостанции МГУ” (2008) [10]. В аннотированных списках “Каталога” о каждом виде грибов и грибоподобных организмов приводятся следующие сведения: местообитание (морской, пресноводный или наземный вид); трофическая группа; субстрат; встречаемость. Кроме того, дается ссыл-

* Кафедра биологии почв факультета почвоведения МГУ имени М.В. Ломоносова.



Карта ближайших окрестностей Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова

Таблица 1

Общее число родов и видов грибов
и грибоподобных организмов, обнаруженных
в окрестностях ББС МГУ, в соответствии с [10]

Отдел	Число родов	Число видов	Источники
ГРИБОПОДОБНЫЕ ОРГАНИЗМЫ			
Acrasiomycota	5	6	[21, 28]
Dictyosteliomycota	2	5	[21, 28]
Myxogasteromycota	19	28	[21]
Plasmodiophoromycota	7	14	[21, 29]
Labyrinthulomycota	8	27	[43, 45, 29, 21, 30]
Oomycota	49	135	[15, 42, 43, 45, 29, 21]
Hyphochytriomycota	4	5	[21]
ВСЕГО ГРИБОПОДОБНЫХ	94	220	
ГРИБЫ			
Blastocladiomycota	5	9	[21]
Chytridiomycota	36	127	[15, 43, 45, 21]
Zygomycota	22	42	[48, 49—51, 47, 29, 35, 21, 31, 53, 18, 32, 33]
Ascomycota	31	51	[48, 29, 21, 34, 32, 33]
Basidiomycota	64	139	[36] Е.А. Кузнецов, К.Л. Тара- сов, собств.
Анаморфные грибы	72	219	[48, 49—52, 47, 29, 35, 21, 53, 18, 34, 32, 33]
Incertae sedis Fungi	1	1	[43]
Лишайники	52	174	[55] Т.Ю. Толпышева, собств.
ВСЕГО ГРИБОВ	283	762	
ВСЕГО ГРИБОВ И ГРИБОПОДОБНЫХ	377	982	

ка на обнаруживших организм авторов и, когда это возможно, на соответствующие публикации. Списки составлены в таксономическом порядке. В списках “Каталога” упоминаются (табл. 1) представители практически всех отделов грибов и грибоподобных организмов. После выхода “Каталога” было подготовлено и опубликовано еще несколько работ [19, 20; 37—41]. Они расширили список обнаруженных в районе ББС видов в основном за счет несовершенных грибов из морских и заболоченных местообитаний (табл. 2).

Основные направления микологических работ на ББС — исследования биоразнообразия и экологии грибов в морских, литоральных, почвенных и болотных экосистемах.

Итак, первой микологической работой на ББС явилось исследование грибоподобных организмов, обитающих на различных морских водорослях, проведенное А.А. Алимом [15]. Эта работа дала начало целому направлению исследований грибов в морских экосистемах окрестностей ББС. Материал для исследования — талломы водорослей — отбирали в августе 1961 г. в литорали и сублиторали, до глубин 20—25 м. Исследованию было подвергнуто большинство встреченных в это время года видов водорослей. Всего автор обнаружил 9 видов грибоподобных организмов и по одному не идентифицированному представителю родов *Ectrogella* и *Labyrinthula*. Кроме того, автор отмечает присутствие на талломе красной сублиторальной водоросли *Rhodomela* мицелия, отнесенного им к сапрофитирующим аскомицетам. Для всех обнаруженных видов приводятся оригинальные иллюстрации и подробные описания, включающие следующие сведения: перечисление водорослей, на которых обнаружен данный организм; описание особенностей строения и существования обнаруженных грибов на них; общее географическое распространение. Автор отмечает, что в целом морские грибоподобные протисты, ассоциированные с водорослями, видимо, более многочисленны в сублиторальной зоне. Большинство обнаруженных видов принадлежат к эвритермным и эвригалльным формам, имеющим широкое географическое распространение. Заметим, что данная работа является не только первым микологическим исследованием в Белом море, но и вообще одним из первых исследований грибов в морях Субарктики и Арктики [22].

В конце 1960-х — начале 1970-х гг. в мире возрос интерес к исследованию грибов и грибоподобных Мирового океана; были начаты исследования в различных географических регионах [22]. Именно в это время на ББС Ниной Яковлевной Артемчук и Евгением Андреевичем Кузнецовым были продолжены работы по изучению разнообразия и биологии морских грибоподобных организмов.

В 1972 г. в “Трудах Института океанографии” в Бремерхафене вышла статья Н.Я. Артемчук [42] с описаниями двух новых родов и четырех новых видов грибоподобных организмов, обнаруженных в проливе Великая Салма. Это новый для науки род траустохитриевых — *Elina* с двумя видами: *E. marisalba** и *E. sinorifica*; новый вид в роде *Thraustochyt-*

* Все названия видов, упоминаемые в нашем обзоре, мы приводим в редакции авторов соответствующих публикаций. Если в настоящее время правильным для вида является другое название (в соответствии со “Словарем грибов” Эйнсворта и Бисби: www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp), то оно следует далее в скобках (совр.: ...). Мы не приводим современные синонимы в случае, если для анаморфы таковым является название телеоморфы, так как во всех случаях были обнаружены именно конидиальные стадии, и, по нашему мнению, их названия употреблять более правильно. Мы не приводим названия морских видов рода *Dendryphiella*, принятые в “Словаре грибов”, так как последние исследования [62] не подтверждают их перенос в род *Scolecobasidium*.

Таблица 2

Виды грибов, обнаруженные в окрестностях ББС после 2008 г.

Виды грибов	Источники					
	[37]	[38]	[39]	[40]	[19]	[20]
ZYGOMYCOTA						
<i>Mortierella elongata</i> Linnem.						+
<i>M. lignicola</i> (G.W. Martin) W. Gams & R. Moreau						+
<i>M. longicollis</i> Dixon-Stew.						+
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.						+
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams						+
ВСЕГО ЗИГОМИЦЕТОВ	5					
ASCOMYCOTA						
<i>Emericellopsis minima</i> Stolk	+					+
<i>Chaethomium difforme</i> W. Gams						
<i>C. murorum</i> Corda					+	
<i>Cordyceps militaris</i> (L.) Link						+
<i>Debariomyces hansenii</i> (Zopf) Lodder & Kreger			+			
<i>Gelasinospora tetrasperma</i> Dowding			+			
<i>Monodictys levis</i> (Wiltshire) S. Hughes					+	
<i>Nectria mauritiicola</i> (Henn.) Seifert & Samuels					+	
<i>Pseudeurotium zonatum</i> J.F.H. Beyma	+					
<i>Sydowia polyspora</i> (Bref. et Tavel.) E. Müll.						+
ВСЕГО АСКОМИЦЕТОВ	10					
BASIDIOMYCOTA						
<i>Amylostereum areolatum</i> (Chaillet ex Fr.) Boidin						+
<i>Antrodia xantha</i> (Fr.) Ryvarden						+
<i>Antrodiella romellii</i> (Donk) Niemelä						+
<i>Ceriporiopsis subvermispore</i> (Pilát) Gilb. & Ryvarden						+
<i>Cylindrobasidium laeve</i> (Pers.) Chamuris						+
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.						+
<i>Peniophora piceae</i> (Pers.) J. Erikss.						+
<i>Phlebiopsis gigantea</i> (Fr.) Jülich						+
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.						+
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. & Schwein.) Parmasto						+
<i>Sistotrema brinkmannii</i> (Bres.) J. Erikss.						+
<i>Strobilurus tenacellus</i> (Pers.) Singer						+
<i>Tilletiopsis albescens</i> Gokhale			+			
ВСЕГО БАЗИДИОМИЦЕТОВ	13					
АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ						
ГИФОМИЦЕТЫ						
<i>Acremonium dichromosporum</i> W. Gams & Sivasith					+	
<i>A. furcatum</i> (Moreau & V. Moreau) W. Gams	+					
<i>A. implicatum</i> (J.C. Gilman & E.V. Abbott) W. Gams						+
<i>A. potronii</i> Vuill.			+		+	+

Продолжение табл. 2

Виды грибов	Источники					
	[37]	[38]	[39]	[40]	[19]	[20]
<i>A. roseolum</i> (G. Sm.) W. Gams					+	
<i>A. salmoneum</i> de Hoog			+			
<i>Acrodontium album</i> Kushwaha & S.C. Agarwal					+	
<i>A. crateriforme</i> (J.F.H. Beyma) de Hoog				+		+
<i>A. hydnicola</i> (Peck) de Hoog			+			
<i>Arthrimum algicola</i> (N.J. Artemczuk) E.B.G. Jones, Sakay., Suet-rong, Somrith. & K.L. Pang					+	
<i>Aspergillus proliferans</i> G. Sm.						+
<i>A. repens</i> (Corda) Sacc.						+
<i>A. tubingensis</i> Mosseray						+
<i>Beauveria brongniartii</i> (Sacc.) Petch						+
<i>Broomella acuta</i> Shoemaker & E. Mull.			+			
<i>Cadophora fastigiata</i> Lagerb. & Melin	+				+	+
<i>C. luteo-olivacea</i> (J.F.H. Beyma) T.C. Harr. & McNew					+	+
<i>C. malorum</i> (Kidd & Beaumont) W. Gams					+	+
<i>C. melinii</i> Nannf.						+
<i>Cephalotrichum nanum</i> (Ehrenb.) S. Hughes					+	
<i>Chrysosporium carmichaelii</i> Oorschot					+	
<i>Cladophialophora humicola</i> Crous et U. Braun						+
<i>Cladosporium antarcticum</i> K. Schub., Crous et U. Braun						+
<i>C. bruhnei</i> Linder						+
<i>C. halotolerans</i> Zalar, de Hoog & Gunde-Cim.					+	
<i>C. langeronii</i> (Fonseca, Leão & Nogueira) Vuill.						+
<i>Cryptococcus albidus</i> (Saito) C.E. Skinner			+			
<i>Cylindrocarpon cylindroides</i> Wollenw.			+			
<i>C. destructans</i> (Zinssm.) Scholten					+	
<i>C. lucidum</i> C. Booth					+	
<i>Cylindrocarpon</i> sp. c.f. anam. <i>Nectria coccinea</i> Desm.			+			
<i>Embellisia phragmospora</i> (Emden) E.G. Simmons					+	
<i>Epicoccum nigrum</i> Link			+			
<i>Exophiala dermatitidis</i> (Kano) de Hoog			+			
<i>E. heteromorpha</i> (Nannf.) de Hoog & Haase					+	
<i>Fusarium acuminatum</i> Ellis & Everh.					+	
<i>F. graminearum</i> Schwabe						+
<i>F. sporotrichioides</i> Sherb.					+	
<i>F. tricinctum</i> (Corda) Sacc.					+	
<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen						+
<i>Isaria alba</i> J.F.H. Beyma					+	
<i>Lecanicillium evansii</i> Zare & W. Gams						+
<i>L. muscarium</i> (Petch) Zare & W. Gams					+	+
<i>Lecythyophora mutabilis</i> (J.F.H. Beyma) W. Gams & McGinnis						+
<i>Memnoniella echinata</i> (Rivolta) Galloway						+

Продолжение табл. 2

Виды грибов	Источники					
	[37]	[38]	[39]	[40]	[19]	[20]
<i>Oedocephalum glomerulosum</i> (Bull.) Sacc.					+	
<i>Oidiodendron ambiguum</i> Peyronel et Malan						+
<i>O. griseum</i> Robak				+		+
<i>O. maius</i> var. <i>citrinum</i> (Barron) Rice a. Currah.						+
<i>O. periconioides</i> Morrall				+		+
<i>Penicillium aculeatum</i> Raper & Fennell						+
<i>P. atrovenetum</i> G. Sm.					+	
<i>P. citreoviride</i> Biourge				+		
<i>P. dierckxii</i> Biourge						+
<i>P. duclauxii</i> Delacr.						+
<i>P. italicum</i> Wehmer	+					
<i>P. multicolor</i> G.-M. & Porad.		+				+
<i>P. restrictum</i> J.C. Gilman & Abbott	+			+		+
<i>P. rolfsii</i> Thom				+		+
<i>P. solitum</i> Westling						+
<i>P. verruculosum</i> Peyronel				+		+
<i>Phialophora europaea</i> de Hoog, Mayser & Haase						+
<i>P. lagerbergii</i> (Melin & Nannf.) Conant						+
<i>P. verrucosa</i> Medlar						+
<i>Pochonia suchlasporium</i> (W. Gams & Dackman) Zare & W. Gams	+					
<i>Polyscytalum fecundissimum</i> Riess						+
<i>Stachybotrys dichroa</i> Grove						+
<i>Stachybotrys</i> anam. <i>Melanopsamma pomiformis</i> (Pers.) Sacc.					+	
<i>Stephanosporium atrum</i> Dal Vesco						+
<i>Teberdinia hygrophila</i> Sogonov, W. Gams, Summerb. et Schroers						+
<i>Tolypocladium geodes</i> W. Gams				+	+	+
<i>T. nubicola</i> Bissett						+
<i>T. tundrense</i> Bissett						+
<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. & Nirenberg						+
<i>T. piluliferum</i> J. Webster & Rifai						+
<i>Trixosporon lignicola</i> (Diddens) Fell & Scorzetti						+
<i>Wardomyces anomalus</i> F.T. Brooks & Hausford	+					
<i>Verticillium albo-atrum</i> Reinke & Berthold					+	
<i>Ulocladium chartarum</i> (Preuss) E.G. Simmons			+			
<i>U. consortiale</i> (Thum) Simmons		+	+		+	
<i>U. septosporum</i> (Preuss) E.G. Simmons					+	
<i>Zythiostroma pinastri</i> (P. Karst.) Höhn.				+		+
ВСЕГО ГИФОМИЦЕТОВ	82					
ЦЕЛОМИЦЕТЫ						
<i>Coniothyrium cerealis</i> E. Mull			+			
<i>Paraconiothyrium sporulosum</i> (W. Gams & Domsch) Verkley					+	

Окончание табл. 2

Виды грибов	Источники					
	[37]	[38]	[39]	[40]	[19]	[20]
<i>Phoma herbarum</i> Westendorp	+		+			
<i>Ph. leveillei</i> Boerema & G.J. Bollen			+			
<i>Ph. poolensis</i> var. <i>verbascicola</i> (Ellis & Kellerm.) Aa & Boerema						+
ВСЕГО ЦЕЛОМИЦЕТОВ	5					
ОБЩЕЕ ЧИСЛО НОВЫХ ДЛЯ ББС ВИДОВ ПОСЛЕ 2008 года	115					

rium — *T. arudimentale* и новый род с видом из оомицетов — *Lagenidicopsis arctica*. В работе приводятся описания и иллюстрации видов. Все виды являлись сапротрофами на пыльце сосны в морской воде, были обнаружены на нижней литорали или в супралиторали в июле 1969 г.

Через два года вышла следующая статья Н.Я. Артемчук [43], посвященная исследованию сапротрофных фикомицетов пролива Великая Салма. Под фикомицетами в то время понимали примерно то же, что сейчас под грибоподобными организмами: оомицеты, лабиринтуловые, траустохитриевые и хитридиевые. Материал для исследования отбирали в июле 1968 г. и в июле—августе 1969 г. на разрезах через литораль, заложенных на побережье п-ова Киндо, напротив Еремеевских о-ов (рисунок). Литораль на данном участке типичная валунно-песчано-илистая, с небольшим пресным стоком. Отбирали пробы воды, грунта и водорослей. Дополнительно были отобраны три пробы воды, грунта и пены из губы Чернореченской. Кроме того, были отобраны пробы воды, донного грунта, водорослей и животных (губки, мидии) из сублиторали: из губы Ругозёрской, пролива Великая Салма и бухты Биофильтров (рисунок). Было отобрано 37 проб с литорали и 72 — с сублиторали. В статье приводится таблица с подробной характеристикой всех отобранных проб. В этой же таблице для каждой пробы указано нахождение в ней организмов из следующих групп: Chytridiomycetes, Traustochytriaceae, Oomycetes, Fungi imperfecti. Для выделения грибов использовали обычные приманки (пыльца сосны, проросшее прокипяченное льняное семя). Всего из всех отобранных образцов было выделено 16 видов из родов: *Olpidium*, *Rhizophidium*, *Chytridium*, *Elina*, *Traustochytrium*, *Schizochytrium*, *Saprolegnia*, *Lagenidicopsis*, *Pythium*, *Coulterella*. В статье приводится полный таксономический список обнаруженных видов с указанием особенностей спороношения, экотопов, в которых организм обнаружен, и географии распространения в мире. Кроме того, статья иллюстрирована картой-схемой района работ и рисунками обнаруженных организмов. 9 из обнаруженных видов были указаны для СССР впервые.

Экологический анализ распространения обнаруженных организмов приводится в следующей статье Н.Я. Артемчук [44], в которой обосновывается утверж-

дение о том, что главным экологическим фактором, влияющим на распространение грибоподобных организмов в исследованных биотопах, является соленость воды. Приводятся сведения о распространении отдельных таксонов обнаруженных организмов и о связи их распространения с соленостью среды. В частности, в литоральной зоне хитридиевые грибы были обнаружены при солености воды от 4 до 25‰; среди них есть как типично морские, так и пресноводные виды; некоторые из обнаруженных в морской воде видов являются пресноводными. Незадолго перед тем описанные виды из рода *Elina* [42], скорее всего, являются морскими, так как были выделены только из проб воды с соленостью 18,3—26,5‰. Траустохитриевые — также настоящие морские организмы. Они распространены в сублиторали, до глубин 75 м, хотя могут встречаться и в мезогалинных пробах с соленостью 15—16‰. В то же время сапролегниевые при такой солености угнетены, не размножаются, а могут только выжить; оптимум размножения для них лежит в пределах 0,0—5,0‰. Питиевые обладают эвригалинностью: они встречаются и могут пройти полный цикл при солености от 0,0 до 25,0‰. В заключение автор делает вывод о том, что изменения состава грибной популяции обусловлено изменением солености воды.

В 1969 г. Е.А. Кузнецов начал исследования морских грибоподобных организмов в районе ББС. Через десять лет вышла первая его статья [45], посвященная исследованию разнообразия морских низших грибов пролива Великая Салма. Отбор проб был проведен в летние сезоны 1969—1971 гг. Целью работы было выявление видового состава сапротрофных и паразитных низших морских грибов в районе исследования. Были изучены пробы морской и солоноватой воды, литоральных грунтов, водорослей и некоторых наиболее обычных беспозвоночных животных. Для выявления паразитических организмов водоросли и беспозвоночных тотально просматривали под микроскопом. При обнаружении гриба его вместе с организмом-хозяином переносили в чашку Петри со стерильной морской водой, где пытались проследить цикл развития гриба. Сапротрофные низшие грибы выделяли методом приманок (на пыльцу высших растений, человеческие волосы, крылья стрекозы, мертвых ракообразных, прокипяченные талло-

мы различных водорослей). Всего было исследовано 132 пробы, в 94 обнаружены представители семи родов. Наиболее частыми были представители рода *Thraustochytrium* (обнаружены в 62,1% общего числа проб). Отмечено, что из всех приманок они предпочитали развиваться на пыльце сосны. Также в статье приводятся данные о встречаемости сапротрофных грибов в различных исследованных биотопах. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в воде опресненных приустьевых участков моря, солоноватых лиманчиков и литоральных ванн. Автор предполагает, что это связано с повышенным содержанием органики и биогенных элементов, поступающих с материковым стоком, а также с большим прогревом воды и высокими значениями первичной продукции планктонных и бентосных водорослей в этих биотопах. Указывается, что в истинно морских местообитаниях, удаленных от берега, и на глубинах 50—75 м обнаружены только *Olpidium maritimum* Höhnk et Aleem и траустохитриевые. Автор предполагает, что остальные обнаруженные в море виды являются занесенными солеустойчивыми организмами, приуроченными в основном к опресненным прибрежным районам. В статье не содержится полного списка обнаруженных видов. Приводятся только описания и распространения для трех видов траустохитриевых (*Thraustochytrium pachydermum* Scholz, *T. aggregatum* Ulken, *T. striatum* Schneider), не вошедших в работу Н.Я. Артемчук [43]. В заключение автор указывает, что кроме сапротрофных были обнаружены также паразитные виды на водорослях и ракообразных, но точное таксономическое положение удалось установить не для всех в связи с невозможностью в некоторых случаях проследить жизненный цикл.

Следующая статья этого же автора [46] посвящена исследованию анабиоза у грибоподобных организмов. Предварительно в работе дается обзор имеющихся в литературе сведений о способности грибоподобных организмов сохранять жизнеспособность при высушивании и вымерзании. В экспериментальной части работы были использованы траустохитриевые и хитридиевые из различных морей, в том числе из Белого в районе ББС. Кроме того, грибы выделяли с гербариев водорослей, в том числе собранных в окрестностях ББС. В статье подробно описана методика исследования и ее авторские модификации. Было выяснено, что все исследованные траустохитриевые и большинство хитридиевых способны переносить высушивание и сохранять жизнеспособность по крайней мере в течение 10 лет. Причем оказалось, что при высушивании дольше сохраняют жизнеспособность штаммы, выделенные из холодноводных северных морей. Однако нагревание до +40° в течение 10 мин убивает эти организмы. Сапролегниевые переносят высушивание гораздо хуже — они сохраняют жизнеспособность не более 1 мес. Что касается возможности выделения исследуемой группы организмов с гербариев водорослей-макрофитов, то оказалось,

что лучше всего восстанавливают свою жизнеспособность грибоподобные организмы с водорослей, пролежавших в гербарии до 8 лет, а старше 20 лет были менее жизнеспособны. Лабораторные опыты по вымерзанию показали, что некоторые изоляты хитридиевых и траустохитриевых из Белого моря выдерживали вымерзание по крайней мере до 1 мес. Сапролегниевые вымораживания не выдерживали. В конце статьи автор высказывает идею о том, что именно способность к анабиозу при высушивании и вымерзании способствует очень широкому географическому распространению исследуемых организмов. Автор также описывает и обсуждает собственные модификации методики хранения траустохитриевых и хитридиевых, основанные на их способности переносить высушивание.

В дальнейшем Е.А. Кузнецов продолжил изучать разнообразие и экологию морских грибоподобных организмов. Весь накопленный за долгие годы исследования материал был обобщен в его докторской диссертации [21], а также в “Каталоге биоты Беломорской биостанции МГУ” [10], в основном по его же собственным данным.

В начале 2000 гг. были продолжены исследования морских грибов с применением уже совершенно других методов и подходов. Теперь внимание исследователей привлекли собственно грибы, обитающие в различных морских экотопах. Их разнообразие изучают с использованием культуральных методов, и основной группой, попадающей в поле зрения исследователей, являются культивируемые несовершенные гифомицеты и отчасти пикнидиальные грибы, зигомицеты и аскомицеты.

В 2009 г. вышла первая статья этого направления [37]. Она посвящена исследованию грибов в донных грунтах пролива Великая Салма (рисунок). Десять образцов для исследования были отобраны в июле 2006 г. с глубины 54—108 м и высеяны на агаризованные питательные среды. Таким образом были определены видовой состав микроскопических грибов в исследованных образцах, а также численность пропагул грибов, рассчитаны их обилие и частота встречаемости. Численность грибных пропагул в исследованных донных грунтах составляет от десятков ($n \times 10$) до сотен ($n \times 10^2$) на 1 см³ исходного грунта и не связана с какими-либо известными характеристиками точек отбора (глубина, положение на рельефе, характер грунта, др.). Разнообразие микробиоты высоко, а распределение по грунту очень неоднородно: 65 видов из 24 родов; 8 морфотипов идентифицированы только до уровня рода, большинство видов встречались единично и только в отдельных образцах. В группу доминантов грибных комплексов исследованных грунтов входят *Geomyces pannorum* (вместе с изолятами, давшими в культуре половое спороношение *Pseudogymnoascus roseus*, — частота встречаемости 80%), *Penicillium chrysogenum*, *P. ex-*

pansum, *P. nalgiovense*, *Tolypocladium inflatum* и *Trichoderma viride*. Из перечисленных видов наиболее обилен *P. chrysogenum* (15%). Автор обсуждает особенности видового состава грибов в исследованных местообитаниях, проводит сравнение с аналогичными местообитаниями из других географических точек, а также с сообществами грибов в почвах данного района. В частности, отмечено, что микобиота исследованных грунтов представлена в основном космополитными видами (*Penicillium* spp.); велика доля видов, доминирующих или обычных в почвах фитоценозов суши в этом районе (*Tolypocladium* spp., *Pseudogymnoascus roseus* + *Geomyces pannorum*; *Trichoderma* spp.). Облигатно морских видов обнаружено три (*Acremonium fuci*, *Dendryphiella arenaria* и *D. salina*), все остальные — наземного происхождения. Отличительной особенностью микобиоты исследованных грунтов является относительно высокая численность и разнообразие видов рода *Acremonium*.

Следующая статья [38] посвящена исследованию сообществ грибов на талломах бурых водорослей из рода *Fucus* в береговой зоне Белого моря и факторов, влияющих на их состав и структуру. Материал для исследования отбирали в начале августа 2005 г. в окрестностях ББС. На разных типах берега (открытый, закрытый и полузакрытый) было заложено 6 катен, на которых отбирали живые талломы фукусов в зонах их типичного произрастания: *F. vesiculosus* — в средней литорали, *F. distichus* — в нижней, *F. serratus* — в сублиторали на глубине около 0,5 м, а также отмершие талломы *F. vesiculosus* из штормовых выбросов. Всего было отобрано более 20 образцов талломов. Непосредственно на местах сбора водорослей проводили посевы морской воды. Для выделения грибов фрагменты талломов водорослей инкубировали на агаризованных питательных средах. Из полученных данных высчитывали показатель обилия видов и встречаемости на чашках Петри; рассчитывали индекс Сьеренсена—Чекановского на основе показателей частот встречаемости; использовали элементы иерархического кластерного анализа и применяли метод анализа главных компонент. Всего из всех образцов были выделены представители 21 рода зигомицетов, аскомицетов и несовершенных грибов; 39 морфотипов идентифицировано до уровня вида; 4 — только до уровня рода. Больше всего видов было выделено с отмерших талломов — 25; меньше всего — из морской воды (13). Наиболее разнообразен род *Penicillium* (9 видов); он же является и самым обильным (среднее обилие — 51%); вторая группа по обилию — морские виды из рода *Dendryphiella* (11%), третий — *Acremonium* (7%). Показано, что сообщества грибов на талломах живых водорослей наиболее сходны между собой независимо от вида водоросли. Сообщества грибов, выделенные с отмерших талломов, значительно от них отличаются; еще большие отличия у комплекса видов в морской воде. Наиболее близки по ви-

довому составу сообщества грибов, выделенные с образцов, собранных на закрытых берегах; сообщества грибов, выделенные с открытых берегов, значительно от них отличаются; кроме того, они в большей степени различаются между собой. Авторы делают вывод, что важнейшее влияние на структуру видовых комплексов на поверхности беломорских фукусов оказывают гидродинамический режим, который складывается из типа берега и уровня литорали, и вид водоросли-хозяина.

В 2011 г. опубликована еще одна выполненная на ББС работа этого направления [39]. Она посвящена исследованию разнообразия грибов, обитающих на поверхности и внутри талломов бурых водорослей *Ascophyllum nodosum*, *A. nodosum* есад *muscooides* и *Pelvetia canalicula*. Материал отбирали в августе 2006 и 2007 гг. в трех точках на п-ве Киндо и одной — на острове Коккоиха. Для выделения грибов фрагменты талломов водорослей инкубировали на агаризованных питательных средах. Определяли численность колоний отдельных морфотипов в различных вариантах; применяли процедуры анализа соответствий и анализа главных компонент. Из всех образцов были выделены представители 33 родов зигомицетов, аскомицетов, базидиомицетов и несовершенных грибов: 50 морфотипов идентифицировано до уровня вида; 7 — только до уровня рода; кроме того, было выделено большое количество различных стерильных мицелиев. Данным исследованием показано, что состав грибов на поверхности и внутри талломов водорослей существенно различается: снаружи это в основном обычные почвенные или морские сапротрофы (*Penicillium*; *Dendryphiella*, *Cladosporium*); внутри обнаружены виды, не встреченные ранее в других местообитаниях. Число изолятов эндофитных грибов относительно невелико; особый интерес представляют обнаруженные стерильные изоляты, *Cephalosporium*-подобные грибы и виды рода *Cladosporium*. Анализ полученных данных показал, что для формирования комплекса видов грибов, ассоциированных с исследованными водорослями, важнейшую роль играет локализация — поверхность таллома или внутренняя среда. Другим важным фактором являются экологические особенности существования водоросли; видовая принадлежность водоросли оказывает существенно меньшее влияние на микобиоту.

В 2012 г. вышла последняя из опубликованных к настоящему времени работа, посвященная исследованию грибов в морских экотопах [41]. Это исследование биологии *Stigmidium ascophylli* — гриба-симбионта бурых водорослей *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia canaliculata* в окрестностях ББС. Был изучен жизненный цикл данной ассоциации. В частности, было обнаружено, что он отличается от исследованных ранее более теплых морей; большую роль в этом играет факт установления ледового покрова

в Белом море. Впервые были обнаружены различия в стратегиях образования ассоциации *de novo* у *A. nodosum* и *P. canaliculata*. Жизненный циклы подробно описаны и проиллюстрированы. Впервые были обнаружены микобионты в талломах экологических форм (экад) *A. nodosum* ecad *scorpioides* и *A. nodosum* ecad *muscooides*. Для установления таксономического положения эндотрофных грибов исследованных водорослей были получены последовательности грибных генов ITS1-5.8S-ITS2 из талломов водорослей. Обнаружена идентичность этих последовательностей, выделенных из *A. nodosum* и *P. canaliculata*. Очевидно, она принадлежит *S. ascophylli*, и для него такая последовательность получена впервые; проведен филогенетический анализ. Последовательности, выделенные из экады *A. nodosum* ecad *muscooides*, различаются в разных местах сбора образцов и принадлежат двум биотрофным видам: *Neonectria fuckeliana* и *Plectosphaerella cucumerina*. Авторы делают вывод о том, что в нетипичных для *A. nodosum* местообитаниях основной симбионт — *S. ascophylli* — может отмирать и замещаться более агрессивными и приспособленными к данным условиям наземными видами.

В 2012 г. О.П. Коновалова защитила кандидатскую диссертацию [19]. В ней содержатся общая характеристика микобиоты *A. nodosum* и *P. canaliculata*, а также сведения о биологии *S. ascophylli*, в большой степени повторяющие предыдущие публикации [39, 41]. Также были проведены физиологические исследования особенностей роста большого числа изолятов из разных таксономических групп. В ходе работы было выделено большое число культур, которые не поддавались идентификации стандартными методами. Были использованы молекулярно-генетические методы (филогенетические анализы на основе последовательности ITS1-5.8S-ITS2, сделанные для 15 *Cadophora*-подобных изолятов, 13 *Alternaria*-подобных и 37 *Acremonium*-подобных), и обнаружено, что некоторые из них не могли быть причислены ни к одному из известных видов. Автор утверждает, что среди морских анаморфных грибов, скорее всего, существует большое количество новых видов, не обладающих явными отличительными морфологическими признаками, видимо, вследствие вторичного упрощения конидиальных структур в водной среде. Был выделен и исследован новый для науки галофильный вид *Emericellopsis* sp. 1.

В настоящее время исследования грибов в морских местообитаниях продолжаются.

Еще одним направлением исследований грибов на ББС является изучение особенностей комплексов микромицетов на экотонных участках море—суша. Первая работа в этом направлении — М.В. Соконова и О.Е. Марфениной [47] посвящена исследованию микобиоты приморских маршей Белого моря. Материал для исследования (грунты и почвы с разных уровней литорали) отбирали на 5 катенах, заложен-

ных на разных типах берега (аккумулятивных, абразионных и абразионно-аккумулятивных) в губе Кив и в окрестностях ББС в 1995—1996 гг. Была исследована микобиота Al-Fe-гумусового подзола в зеленомошно-кустарничковом сосняке и проведено исследование сукцессионной смены микромицетов на штормовых выбросах с нижней части супралиторали. Исследование проводили культуральными методами; содержание мицелия в почвах определяли методом мембранных фильтров в пересчете на миллиграммы на грамм почвы (мг/г). В результате из всех образцов были выделены и идентифицированы грибы, относящиеся к 47 видам из 15 родов зигомицетов и несовершенных грибов; часть изолятов идентифицирована до уровня рода; выделены стерильные изоляты. Авторы отмечают, что в маршевых почвах формируются особые комплексы грибов, заметно отличающиеся от имеющихся в зональных почвах как по таксономическому составу, так и по содержанию мицелия разных биоморфологических групп. Показано, что в ряду зональная почва—маршевая почва лугов верхнего, среднего и нижнего уровней постепенно уменьшается представленность и разнообразие видов родов *Penicillium* и *Mortierella*, а видов из родов *Fusarium* и *Acremonium* увеличивается. В почвах лугов нижнего уровня доминируют виды *Acremonium* (*A. persicinum*, *A. charticola*); кроме того, здесь встречаются виды, не отмеченные ни в зональных почвах, ни в других луговых почвах (*Embellisia annulata* и *Dactylella aquatica*). Почвы на разных типах берегов несколько различаются по составу и структуре микобиоты. На формирование микобиоты в верхней зоне литорали существенное влияние оказывают корневые системы обитающих там растений: при посевах из прикорневой зоны было выделено значительное число микромицетов, а при посеве из грунта между куртинами грибы не выделялись вовсе. При исследовании сукцессии грибов на штормовых выбросах установлено, что на начальных ее стадиях встречаются главным образом представители родов *Aspergillus* и *Fusarium*, позднее начинают преобладать виды из родов *Penicillium* и *Acremonium*. При изучении содержания и характера мицелия в маршевых и зональных почвах было установлено, что во всех почвах преобладает темноокрашенный мицелий. Наблюдалась выраженная тенденция к изменению общего содержания и биоморфологической структуры мицелия по мере продвижения от суши к морю. В зональных почвах содержание мицелия наиболее высоко, а его структура наиболее разнообразна; по мере продвижения к морю в почвах наблюдается снижение количества и морфологического разнообразия мицелия.

Это направление было продолжено в работе М.А. Щеглова и О.Е. Марфениной, а также Е.Н. Бубновой. М.А. Щегловым был получен интересный результат о влиянии жизнедеятельности беспозвоноч-

ных животных, обитающих на литорали, на содержание грибного мицелия в грунтах. Так, для средней литорали Белого моря характерна активная переработка грунта червями-пескожилами, плотность популяций которых может достигать десятков на квадратный метр. В выбросах пескожила наблюдается снижение содержания мицелия, а также грибных спор и бактерий. Видимо, здесь имеет место “выедание” микробной биомассы [35].

Е.Н. Бубнова защитила диссертацию [18], посвященную исследованию изменений комплексов микромицетов на ландшафтном градиенте от почв суши, через литоральный экотон, к морским экосистемам. Всего в ходе данной работы были обнаружены представители 132 видов грибов, в основном — несовершенные гифомицеты. Показано, что в зональных подзолистых почвах преобладали *Micromucor ramannianus* var. *ramannianus* (совр.: *Umbelopsis ramanniana* (Möller) W. Gams), *Pseudogymnoascus roseus* (и его конидиальная стадия *Geomyces pannorum*), *Trichoderma* spp., *Penicillium* spp.; в почвах береговой зоны и на поверхности литоральных макрофитов — виды из родов *Fusarium*, *Acremonium*, темноокрашенные гифомицеты и стерильные мицелии. В грунтах и воде преобладали в основном виды из рода *Penicillium*, *Cladosporium*, *Mucor hiemalis* и некоторые другие. Влияние пресного стока на микобиоту литорали проявляется в увеличении видового разнообразия за счет сноса типично почвенных видов и в сближении видовых составов микобиоты в грунтах разных типов литорали. На литораль сносится большое количество грибов, типичных для зональных почв, но они там не выживают. Преобладание отдельных видов и родов почвообитающих грибов в морских экотопах связано с их способностью выдерживать условия водной среды повышенной солености. В исследованных условиях такими способностями обладали в основном несовершенные грибы, родственные аскомицетам из порядков Pleosporales и Nyporeales.

Кроме исследований грибов и грибоподобных организмов в морских и литоральных экотопах на ББС в течение многих лет проводятся исследования микобиоты почв наземных экосистем.

Первой в ряду исследований почвенных грибов в этом районе была работа Е.С. Лисиной и Р.А. Максимова (1967) [48]. В статье приведены данные о видовом составе и антагонистических свойствах почвенных грибов, выделенных из ризосферы некоторых растений (мхи, лишайники, бобовые, злаки, толстянковые, пасленовые), произрастающих на побережье Белого моря. Образцы отбирали в ближайших окрестностях ББС из верхнего почвенного горизонта. Далее почвенную суспензию высевали на чашки со средой Чапека (рН 6). Антагонистические свойства определяли методом агаровых блоков по отношению к следующим тест-объектам: *Staphylococcus aureus* 209, *Escherichia coli*, *Neurospora sitophila*, *Saccharomyces cerevisiae*. К сожалению, в работе не указаны виды

растений, из ризосферы которых отбирали образцы, поэтому сложно судить о реальных условиях существования грибов. Например, разнообразие злаковых и бобовых на изученной территории высоко, и обитают они практически во всех местных биоценозах — на приморских лугах, в лесах и т.д. Представителей семейства толстянковых для данного района известно 3 вида, 2 из которых (*Sedum acre* и *S. rosea*) обитают на приморских скалах, а один (*S. decumbens*) — на огороде в поселке ББС, т.е. тоже в совершенно разных экологических условиях. Однозначно можно говорить только о представителе семейства пасленовых — здесь известен только огородный картофель [12]. В работе показано, что численность колониеобразующих единиц (КОЕ) грибов в ризосфере мхов и лишайников на порядок ниже (под мхами минимальна из всех исследованных почв — $8,3 \times 10^3$ КОЕ/г почвы), чем в ризосфере высших растений. А в целом она растет с увеличением содержания в почве органических веществ и максимальна для огородной почвы, в ризосфере картофеля (910×10^3 КОЕ/г почвы). Авторы выделяют группы грибов, приуроченных к ризосфере определенных растений: виды секции *Monoverticillata* рода *Penicillium* чаще встречаются под мхами, лишайниками и толстянковыми (наиболее характерные виды — *P. frequentans* (совр.: *P. glabrum* (Wehmer) Westling) и *P. thomii*), виды из секции *Asymmetrica divaricata* — в ризосфере бобовых; представители рода *Fusarium* в целом более типичны для ризосферы высших растений, чем мхов и лишайников, а наиболее часто они встречаются в ризосфере злаков. При этом если проанализировать имеющиеся в статье данные по обилию грибов в ризосферах разных растений, оказывается, что представители рода *Fusarium* скорее более характерны для почвы под лишайниками (здесь их обилие 7%), чем под бобовыми (3,5%), хотя под злаками их все равно больше (22%); под мхами, толстянковыми и пасленовыми виды этого рода не отмечены вообще. Обращает на себя внимание то, что при максимальном количестве КОЕ в ризосфере пасленовых отсюда выделено минимальное число видов (7). При этом наиболее обильным является *Hormodendrum hordei* Bruhne (совр.: *Cladosporium hordei* (Bruhne) Hordei), он же наиболее обилен в ризосфере злаков — вид вообще не слишком частый в различных почвах, а также *Isaria* sp., которая не отмечена в других ризосферах. Наибольшее видовое богатство приходится как раз на почвы из ризосфер мхов (выделено 17 видов) и лишайников (15); почвы из ризосфер высших растений беднее видами, максимальное их число (9) выделено из ризосферы злаков. Изучение антагонистических свойств показало, что среди грибов, выделенных из-под мхов и лишайников, число активных форм минимально, а наибольшее число форм с широким спектром антибиотического действия выделено из ризосферы бобовых.

В заключение авторы отмечают, что высокая встречаемость представителей секции *Monoverticillata* рода *Penicillium* (до 63,2% под толстянковыми, под мхами и лишайниками, соответственно 44,7 и 25,3%), также как и малое число антагонистов в здешних почвах, связано с суровыми температурными условиями и соответственно с ослаблением микробиологических процессов в них. Нам представляется важным отметить также значительные различия в видовом составе почвенных грибов под разными растениями. Хотя в связи с тем что неизвестны условия произрастания каждого растения, читателю сложно сделать однозначный вывод, и, возможно, эти различия в большей мере обусловлены какими-либо другими факторами.

В 1976 г. были продолжены почвенно-микологические исследования в районе ББС. Т.Ю. Толпышева проводила здесь изучение влияния лишайникового покрова, образованного в основном *Cladina stellaris* и *Cladina mitis*, на микобиоту почв в борах-беломошниках. На эту тему вышел ряд статей [49–52], обобщенных в виде кандидатской диссертации [17]. Почвы отбирали в Кандалакшском заповеднике — на о-ве Великий, расположенном напротив ББС (рисунки) и на территории самой ББС.

Для первоначального обследования микобиоты почв боров-беломошников (без выделения влияния лишайникового покрова) образцы были отобраны в этих растительных ассоциациях в районе ББС и на о-ве Великий в июле 1973 и 1976 гг. [49]. Показано, что общее видовое богатство в 29 исследованных почвенных образцах составило 51 вид из 13 родов грибов: 3 вида из 2 родов зигомицетов, 1 вид из 1 рода несовершенных целомицетов, остальные — гифомицеты. Наиболее разнообразный род — *Penicillium*: выделено 29 видов (из них 19 из секции *Asymmetrica*, 9 — из секции *Monoverticillata*). Большое число видов секции *Monoverticillata* рода *Penicillium*, а также подсекций *Velutina* и *Fasciculata* секции *Asymmetrica*, небольшое число видов муконовых грибов автор связывает с бедностью исследованных почв и общей суровостью условий, складывающихся в них. Наиболее типичными видами, с частотой встречаемости более 60%, в исследованных почвенных образцах являются *Penicillium fuscum* (совр.: *P. velutinum* J.F.H. Beuma), *P. frequentans* (совр.: *P. glabrum*) и *Trichoderma viride*. Обычные виды с частотами встречаемости 40–60% — *Trichoderma harzianum*, *P. raistrickii*, *P. purpurogenum*, *Aspergillus niger* и *Mortierella* sp. В статье приводится полный список обнаруженных видов в виде таблицы. В ней указаны наличие/отсутствие (+/–) видов в почвах ББС и острова Великий, а также общая частота встречаемости. В заключение автор обращает внимание на то, что в видовом составе грибов в почвах о. Великий и ББС наблюдается большое сходство. Имеющиеся различия связаны с наличием видов, частота встречаемости которых составляет менее 10%.

Следующая статья была посвящена изучению влияния лишайникового покрова на видовой состав микроскопических грибов в примитивных почвах [50]. Образцы почвы отбирали на 4 опытных площадках с сомкнутым лишайниковым покровом (покрытие лишайников *Cladina stellaris* и *C. rangiferina* — 70–80%; брусника, вереск, черника, водяника, толокнянка — 10–15%; покрытие другими видами лишайников — менее 10%) и на 3 контрольных площадках без лишайникового покрова (покрытие кустарничками всего 10–15%, других видов лишайников — менее 1%, остальная часть — без растительного покрова). Отбирали смешанные образцы почв из 8–10 точек отдельно под лишайниками *C. rangiferina* и *C. stellaris*, под кустарничками (без учета видовой принадлежности) и с участков без растений. Из всех образцов были выделены грибы 40 видов (или неидентифицированных морфотипов) из 8 родов. Наиболее разнообразен род *Penicillium*: выделено 20 видов этого рода и 8 неидентифицированных морфотипов. Общее число видов составило: под *C. stellaris* — 18, под *C. rangiferina* — 21, под кустарничками — 22 и в контроле без растительности — 18 видов. Обнаружены различия в видовом составе грибов в опытной почве под лишайниками и контрольной под кустарничками и без растительного покрова. В первую очередь это касается особенностей видового состава рода *Penicillium* как преобладающего в исследованных почвах. В частности, в почвах под лишайниками не обнаружены представители секции *Biverticillata-Symmetrica*, найденные в контрольных почвах. Кроме того, соотношение видов из секций *Monoverticillata* и *Asymmetrica* в почвах с контрольных площадок (под кустарничками и без растительного покрова) приблизительно сходно, в то время как в почвах под лишайниками число видов секции *Asymmetrica* в 1,5 раза больше видов секции *Monoverticillata*. Суммарное число видов рода *Penicillium* в почвах под лишайниками также на 30% больше, чем в почвах с контрольных площадок. Все выделенные виды автор делит на 3 группы: 1) виды, отсутствующие под лишайниками, но встречающиеся на контрольных площадках (12 видов из рода *Penicillium*, *Rhinochloidiella elatior*); 2) виды, встречающиеся только под лишайниками (*Aspergillus fumigatus*, *Mucor racemosus*, 10 видов рода *Penicillium*); 3) виды, общие для опытных и контрольных площадок (*Aspergillus niger*, *Humicola* sp., *Mortierella ramaniana* (совр.: *Umbelopsis ramanniana*), *Mortierella* sp., *Oidiodendron tenuissimum*, *Trichoderma harzianum*, *T. viride*, 6 видов из рода *Penicillium*). Стерильные мицелии указаны автором как члены первой и второй групп. Общий вывод статьи таков: “...Лишайники оказывают существенное влияние на почвенные микробиоты, дифференцируя видовой состав, характерный для сосняков, хотя способ этого воздействия еще не ясен”.

Третья статья — экспериментальная. Она посвящена исследованию влияния лишайников на заселение почв микроскопическими грибами [51]. Для выявления этого влияния были поставлены модельные опыты в природных условиях в лишайниковом сосняке на о. Великий. Почвы отбирали на участках без растительного покрова с глубины 0—2 см, очищали от растительных остатков, просеивали и трехкратно стерилизовали. Стерильную почву насыпали в стерильные поддоны с мелкими отверстиями в дне и закапывали вровень с бортиком в почву лишайникового сосняка. Часть поддонов покрывали куртинами лишайников. Опыты продолжались 1 год с конца июля. Далее почву из поддонов собирали и исследовали грибное население. Всего было отобрано 15 образцов почвы: по 5 из-под *Cladina stellaris*, *C. rangiferina* и контрольных. В результате показано следующее: общая численность КОЕ грибов на 1 грамм составила $72,1 \times 10^3$ под *C. stellatis*, $56,1 \times 10^3$ под *C. rangiferina* и существенно ниже — $7,7 \times 10^3$ — в контрольной почве. При этом численность КОЕ представителей рода *Penicillium* наименьшая в контрольной почве — около 60%; в почве под лишайниками обилие видов этого рода увеличивается и составляет более 90% под *C. stellaris* и более 80% под *C. rangiferina*. Из всех исследованных образцов были выделены представители 33 видов грибов, 19 из которых принадлежат роду *Penicillium*. Общее число видов следующее: из-под *C. stellaris* — 15 видов, из-под *C. rangiferina* — 22 и из контрольной почвы — 21. Восемь видов являются общими для всех трех вариантов: *Cladosporium herbarum*, *Mortierella ramanniana* (совр.: *Umbelopsis ramanniana*), *Penicillium frequentans* (совр.: *P. glabrum*), *P. fuscum* (совр.: *P. velutinum*), *P. raistrickii*, *Penicillium* sp. 9, *Trichoderma harzianum*, *T. viride*. По соотношению видов рода *Penicillium* установлено сходство между почвой из-под *C. rangiferina* и контрольной: общее число видов рода (11), а также соотношение видов секций *Monoverticillata* и *Asymmetrica* одинаковое; в обеих почвах имеются виды секции *Biverticillata-Symmetrica*. Почва из-под *C. stellaris* отличается меньшим числом видов рода (9) и соотношением видов секций *Monoverticillata* и *Asymmetrica*, равным 2:1, а также отсутствием видов из секции *Biverticillata-Symmetrica*. Общего между двумя вариантами опыта, в отличие от контроля, немного. Например, обилие *P. frequentans* (совр.: *P. glabrum*) составляет 40—50% в вариантах опыта и вдвое меньше в контроле. Сходная картина с видами *P. fuscum* (совр.: *P. velutinum*) и *P. raistrickii*: в вариантах опыта их обилие выше. Полученные результаты (разницу в видовом составе грибов в разных вариантах опыта и в контроле) автор объясняет, во-первых, разной конкурентной способностью грибов и, во-вторых, различным влиянием, которое оказывают на грибы выделения различных видов лишайников (или отсутствием такого влияния в контроле). Автор пишет: “...По-видимому, выделения ли-

шайников могут создавать определенные условия, в результате которых одни виды оказываются более конкурентоспособными, чем другие...”. Однако данных по отличиям метаболитов ни в каком виде не приводится.

Последняя статья из серии [52] посвящена исследованию влияния лишайников *Cladina stellaris* и *C. rangiferina* на численность микроскопических почвенных грибов в природных условиях. Образцы отбирали под лишайниками, под кустарничками и на участках без растительности. В образцах определяли общую численность КОЕ грибов на грамм воздушно-сухой почвы, а также численность КОЕ отдельных родов и видов. Общая численность грибов в исследованных образцах составила $n \times 10^3$. Наибольшая она в почве под кустарничками, а наименьшая — под лишайниками (разница в 1,5—2 раза). Род *Penicillium* во всех случаях самый обильный: от 57% на участках без растительности до 75% под *C. stellaris*. Высоким обилием на всех типах площадок отличаются *P. fuscum* (совр.: *P. velutinum*): от 12% под *C. stellaris* до 30% под кустарничками, а также *Trichoderma viride*: от 4% под *C. stellaris* до 26% под кустарничками. В заключение автор отмечает, что состав растительности заметно влияет на количество диаспор грибов в почвах — как на общую численность КОЕ, так и на численность КОЕ отдельных видов и родов грибов.

После долгого перерыва вышла статья Е.Н. Бубновой и Л.Л. Великанова, посвященная исследованию микобиоты различных типов почв в окрестностях ББС [53]. Образцы для исследования отбирали в августе 1998 и 1999 гг. из верхнего почвенного горизонта (A0, A0/A2). Исследованы маршевая дерновая почва под приморским разнотравно-злаковым лугом и зональные Al-Fe-гумусовые подзолы в четырех растительных ассоциациях. Использовали метод серийных разведений с посевом на агаризованные питательные среды. Из полученных данных определяли обилие и частоту встречаемости отдельных видов и численность КОЕ грибов; рассчитывали коэффициент разнообразия Шеннона и коэффициент сходства Сьеренсена—Чекановского; определяли количество темно- и светлоокрашенного мицелия в метрах на грамм воздушно-сухой почвы. Содержание мицелия составляло от 180—220 м/г в зеленомошно-кустарничковом до 600—730 м/г в лишайниковом сосняке. Доля темноокрашенного мицелия в общей биомассе составляла от 20 до 52%. Численность КОЕ на грамм воздушно-сухой почвы составила от $27,5$ до $72,5 \times 10^3$. Всего из исследованных почв выделено и идентифицировано 65 видов микроскопических грибов, относящихся к 20 родам зигомицетов и несовершенных грибов; часть изолятов идентифицирована только до уровня рода; выделено большое количество разнообразных стерильных изолятов. Самым распространенным и богатым видами родом является *Penicillium* (обилие 21—68,5%; встречаемость

90—100%). Показано, что в почве под лишайниковыми сосняками преобладают представители секции *Monoverticillata*; в других подзолистых почвах — секции *Asymmetrica*. В почвах приморских лугов отмечено уменьшение численности представителей рода *Penicillium* по сравнению с подзолистыми почвами. В луговой почве их вытесняют более многочисленные и обильные здесь виды из родов *Acremonium*, *Paecilomyces*, *Verticillium* и *Fusarium*. Представители родов *Paecilomyces*, *Verticillium* и *Fusarium* часто выделялись также из почвы другой ассоциации с участием разнотравья — вторичного березняка. Расчет индексов сходства показал, что наиболее близкими между собой являются комплексы почвенных грибов в зеленомошно-кустарничковых сосняке и березняке и лишайниковом сосняке; наибольшие отличия от них имеет комплекс микромицетов луговой почвы.

В настоящее время целенаправленных исследований микобиоты почв наземных ценозов в окрестностях ББС уже не проводится.

В течение ряда лет на ББС проводились микологические исследования не только подстилок и верхнего почвенного горизонта, но и погребенных почвенных горизонтов [33]. Выяснялось наличие жизнеспособных микроскопических грибов в погребенных морских грунтах (ориентировочно возрастом 10 000 лет). Исследуемый объект залегает на глубине более двух метров и перекрыт отложениями песка, валунника и слоем морской глины. Этот погребенный, органогенный, глинистый горизонт насыщен останками морских двустворчатых моллюсков *Trodonota borealis* (Schumacher, 1817), *Hiatella arctica* (L., 1767), *Elliptica elliptica* (Brown, 1827), брахиопод *Rhynchonella psittacea* (Gmelin, 1792). Исследованные погребенные древние морские грунты содержат комплекс жизнеспособных микроскопических грибов. Однако численность грибов в них очень невысока (единичные споры при прямом подсчете.) При высеве на питательную среду число грибных колониеобразующих единиц (КОЕ) на грамм почвы составляло от $24,1 \pm 3,2 \times 10^3$ в поверхностном горизонте, а в погребенном морском грунте — до $0,8 \pm 0,3 \times 10^3$. Однако несмотря на невысокую численность исследованный погребенный морской грунт и залегающий выше над ним слой содержат довольно разнообразный комплекс микромицетов. На глубине прослеживается частое присутствие темноокрашенных грибов, особенно родов *Cladosporium* (*C. cladosporioides*, *C. sphaerospermum*) и *Aureobasidium*, но снижение встречаемости грибов рода *Penicillium* (типичного для современных хвойных биогеоценозов) вплоть до горизонта, содержащего останки беспозвоночных. В слое с ракушечником представлены многие виды грибов, характерные для лесных почв исследуемого региона, а также для пресноводных стоков с суши и участков литорального грунта вокруг них, что, видимо, связано с вымыванием из вышележащих горизонтов. Так,

из погребенного органогенного слоя, кроме разнообразных видов грибов рода *Penicillium* (*P. janczewskii*, *P. thomii*, *P. implicatum* и др.), выделяется и эдификатор подзолистых почв — вид *Umbelopsis ramaniana*, а также виды рода *Trichoderma*, *Pseudogymnascus roseus*.

Другим объектом был профиль почв с погребенным бывшим поверхностным горизонтом, расположенный вблизи трассы ЛЭП, видимо, погребенный уже после начала эксплуатации станции. Он расположен на глубине около 1 м и перекрыт слоями песка, сверху сформирован маломощный профиль иллювиально-железистых подзолов. В отличие от перекрывающих слоев, где мицелия мало, в погребенном горизонте присутствуют мицелии разных типов — темноокрашенный, толстый светлый, тонкий светлый с пряжками, тонкий темный, возможно, пороспоровых грибов, а также споры *Fusarium*. При высеве на питательные среды, в отличие от перекрывающих песчаных слоев, где доминируют виды рода *Penicillium* (*P. simplicissimum*, *P. expansum*, *P. chrysogenum*) и *Paecilomyces lilacinus* (совр.: *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones & Samson), из погребенного горизонта выделяли муковровые (*Mucor hiemalis*) и темноокрашенные грибы (*Cladosporium* spp., *Alternaria* spp.), обычно развивающиеся на богатых органических субстратах. Род *Penicillium* был представлен другими видами — *P. brevicompactum*, *P. viridicatum* (совр.: *P. aurantiogriseum* Dierckx), *P. janczewskii* и др. Кроме них выделялись известный как психротолерантный *Geomyces pannorum* и не типичные для северных широт виды *Aspergillus* (*A. versicolor*). Такие данные свидетельствуют и о сохранении в течение относительно длительного времени на значительной глубине активных грибных комплексов [27].

В 2007 г. О.А. Грум-Гржимайло были начаты исследования в новом направлении: изучение микромицетов торфяников верховых болот в окрестностях ББС. За первый сезон исследования трех болот в окрестностях ББС было идентифицировано 32 анаморфных вида (Ascomycetes) и 8 типов стерильных мицелиев. Большинство выделенных анаморфных видов аскомицетов принадлежит роду *Penicillium*, секциям *Monoverticillata* и *Biverticillata-Symmetrica* (*P. funiculosum*, *P. glabrum*, *P. spinulosum*, *P. thomii* и др.). Частыми были отмечены виды родов *Oidiodendron*, *Tolypocladium*, а также вид *Geomyces pannorum* и стерильные мицелии. В целом видовое разнообразие и количественное содержание жизнеспособных зачатков в исследованных торфяниках невелико, однако можно отметить, что для торфяников верховых болот, расположенных в северных широтах, характерны специфические особенности структуры комплексов культивируемых микромицетов. Они проявляются как в составе видов грибов, так и в количественных показателях [40].

Диссертация О.А. Грум-Гржимайло [20] посвящена характеристикам микобиоты заболачивающих-

ся водоемов п-ва Киндо, находящихся на разной стадии отделения от моря. Впервые было проведено комплексное исследование грибов торфа и ила прибеломорских болот разной степени заболачивания и опреснения. Образцы отбирали в 5 различных озерах (рисунок): Верхнем (87 м над уровнем моря), Круглом (27,5 м), Верхнем Ершовском (4 м), Нижнем Ершовском (3 м), Кисло-Сладком (1—2 м). В работе наряду с традиционными морфолого-культуральными были широко использованы молекулярно-генетические методы (анализ последовательностей ITS и LSU). Это позволило идентифицировать многие сомнительные культуры, обнаружить новые для науки таксоны грибов. Всего было выделено и идентифицировано 328 видов, среди которых преобладали несовершенные грибы. Обнаружено, что в сфагновом торфе всех водоемов доминируют виды родов *Penicillium*, *Cladosporium*, *Trichoderma*, *Oidiodendron*, анаморфы рода *Cordyceps*. Для придонного ила характерны значительные флуктуации в видовом составе грибов разных водоемов. Высоко представлены *Tolypocladium inflatum*, *Penicillium funiculosum*, *Trichoderma hamatum*, *Tr. polysporum*. Ил от торфа отличает преобладание стерильных мицелиев и характерных для морских местообитаний видов из родов *Acremonium* (*A. potronii*, *A. strictum*) и *Emericellopsis* (*E. minima*). Были выявлены особенности структуры комплексов микромицетов торфа и ила водоемов в зависимости от степени удаления от моря и заболачивания. Был проведен анализ роста некоторых выделенных культур при разных значениях pH, на средах с разными источниками углерода и в условиях гипоксии.

Данное направление исследований продолжает развиваться и в настоящее время.

Таким образом, сейчас Беломорская биостанция МГУ является одной из компактных территорий с достаточно полно изученной микобиотой почв, прибрежной зоны моря и болот. Таксономические группы, исследованные лучше других, — это культивируемые несовершенные гифомицеты, а также целомицеты, зигомицеты, аскомицеты и некоторые группы грибоподобных организмов.

Грибы пресноводных водоемов и водотоков ББС пока исследованы значительно слабее. То же относится и к грибам непочвенных экосистем суши (такие группы, как паразиты высших растений, ксилотрофные грибы, напочвенные макромицеты). Аннотированные списки пресноводных и наземных групп грибов приведены в докторской диссертации Е.А. Кузнецова [21], а также в “Каталоге биоты Беломорской биостанции МГУ” [10] в основном по его же данным.

По агарикоидным базидиомицетам на самой биостанции была выполнена одна работа, опубликованная в трудах ББС [36]. Работа представляет собой аннотированный список 110 видов агарикоидных

базидиомицетов, относящихся к 41 роду 15 семейств, обнаруженных на п-ве Киндо в июле—сентябре 1992 г., июле—августе 1998, 1999 и 2000 гг. На основе этой работы составлен список в “Каталоге биоты Беломорской биостанции МГУ” [10]. Кроме того, известна еще одна работа, выполненная в ближайших окрестностях ББС — на островах Кандалакшского залива, в частности на о-ве Великий [54]. В ней содержатся аннотированные списки не только базидиомицетов, но и наземных аскомицетов и несовершенных грибов.

Лишайники также пока исследованы недостаточно подробно. В 1967 г. была опубликована статья Т.Х. Пийн [55], в которой представлен аннотированный список кустистых и листоватых лишайников, собранных на п-ве Киндо и о. Великий. Материалы по накипным формам не были опубликованы. На основе этого списка и собственных данных Т.Ю. Толпышевой был составлен список лишайников для “Каталога биоты Беломорской биостанции МГУ” [10]. В 2007 г. на ББС была выполнена небольшая работа по экологии лишайников, где дана оценка влияния удаленности от моря на обилие эпифитных лишайников, приводится список обнаруженных видов [56].

Список обнаруженных в окрестностях ББС видов грибов и грибоподобных организмов обширен и разнообразен (таблицы 1, 2). В нескольких работах установлен общий видовой состав грибов в почвах данной территории [17, 18, 47—53]; определены группы видов-доминантов; выявлены особенности влияния растительного покрова на видовой состав грибов в почвах. Другими исследованиями [18, 47, 53] установлен состав и структура грибных комплексов в почвах луговых ценозов. Среди морских экосистем микологами обследованы донные грунты [18, 37, 43—45]; водоросли-макрофиты [15, 18, 38, 39, 41, 43—45]; беспозвоночные животные [45].

Необходимо отметить тот факт, что территория ББС — самая северная из сравнительно полно исследованных микологами приморских территорий. Другие обследованные морские объекты в России и странах бывшего СССР — это моря Дальнего Востока [57—59] и Черное море [22, 60], а в мире — в основном тропические и субтропические моря [61, 62]. Вне ББС в Белом море была выполнена только одна морская микологическая работа [63]. В ней приводится описание нового для науки вида пикнидиального гриба *Septoria ascophylli* Melnic et Petrov, обнаруженного на талломах фукусовой водоросли *Ascophyllum nodosum*. Но нигде в мире не проводятся исследования, в которых одновременно изучается и анализируется микологическое состояние морских, приморских и наземных экосистем.

В настоящий момент для наиболее хорошо исследованной группы — культивируемых несовершенных гифомицетов — четко показано формирование в морских экотопах особых комплексов видов, от-

личных от таковых в зональных почвах [18, 47, 53]. В зональных Al-Fe подзолистых почвах преобладают *Geomyces pannorum*, *Penicillium* spp., *Umbellopsis ramanniana*, *Trichoderma* spp., что в целом характерно для данного типа почв. В морских же местообитаниях преобладают *Acremonium* spp., *Fusarium* spp., некоторые темноокрашенные грибы (*Dendryphiella* spp., *Alternaria* spp., *Phoma* spp.), стерильные мицелии. Среди выделяемых из моря культур много таких, для которых также невозможно провести точную видовую идентификацию [19, 20, 39]. Поэтому следующие задачи микологических исследований — выявление и возможная идентификация плохо культивируемых видов, выделенных из разных местообитаний методами молекулярно-генетического анализа, так как мало исследованные морские местообитания совершенно определенно являются потенциальным источником неизвестного пока видового разнообразия грибов.

Безусловный интерес представляет дальнейшее исследование морских биотопов — распределение грибов от поверхностных слоев до донных отложений, места их наибольшей локализации, связи с мор-

скими растениями и беспозвоночными животными. В наземных экосистемах практически не исследованы эпифитные грибные комплексы, первопоселенцы на скальных субстратах, отдельные функциональные группы грибов. Уникальная возможность комплексных работ на ББС одновременно со специалистами других направлений биологии и непосредственно в условиях, максимально приближенных к объектам, в условиях современного научно-технического оснащения биостанции дает основание надеяться на перспективность дальнейших исследований и интересные результаты.

Работа выполнена в Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова, на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова, кафедре микологии и альгологии биологического факультета, кафедре биологии почв факультета почвоведения.

* * *

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-01576-а, 11-04-02121-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Марфенин Н.Н. Флуктуации погоды в 1995—2001 гг. на Белом море и их экологические последствия на литорали в контексте гипотезы глобального потепления климата // Тр. Беломор. биол. станции. Т. 8. М.: Русский университет, 2002. С. 140—153.
2. Кузнецов В.В. Белое море и биологические особенности его флоры и фауны. М.; Л., 1960. 158 с.
3. Пантюлин А.Н. Белое море как эстуарная экологическая система // Тр. Беломор. биол. станции. Т. 8. М.: Русский университет, 2002. С. 165—167.
4. Шевченко Н.В. Особенности геоморфологического строения фиардовых берегов приливных морей на примере Кандакшского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. геол. наук. М.: МГУ, 1999. 24 с.
5. Евдокимова Е.И. О характере почвенного покрова территории ББС // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Почвоведение. 1972. № 3. С. 69—78.
6. Цейц М.А., Добрынин Д.В. Морфологическая диагностика и систематика почв Карельского Беломорья // Почвоведение. 1997. № 4. С. 411—416.
7. Кузнецова А.М. Эволюция почв при тектоническом поднятии морских берегов Северной Карелии: Автореф. дис. ... канд. почв. наук. М.: МГУ, 2000. 24 с.
8. Орешникова Н.В. Почвы приморских лугов таежной зоны на примере западной части побережья Белого моря: Автореф. дис. ... канд. почв. наук. М.: МГУ, 2001. 24 с.
9. Максимова О.В., Мюге Н.С. Новые для Белого моря формы фукоидов (Fucales, Phaeophyceae): морфология, экология, происхождение // Бот. журн. 2007. № 7.
10. Каталог биоты Беломорской биостанции МГУ / Под ред. А.В. Чесунова, Н.М. Калякиной, Е.Н. Бубновой. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 484 с.
11. Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас / Под ред. А.Б. Цетлина, А.Э. Жадан, Н.Н. Марфенина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 515 с.
12. Соколов Д.Д., Филин В.Р. Определитель сосудистых растений окрестностей ББС МГУ (Учебное пособие для студентов-биофизиков физического факультета МГУ). М.: Изд-во НЭВЦ ФИИТ, 1996. 170 с.
13. Виталь А.Д. Растительный покров полуострова Киндо // Мат-лы IV Научной конференции ББС МГУ 11—12 августа 1999 г. М.: Русский университет, 1999. С. 90—91.
14. Botanica Marina. 1997. Vol. 40. Iss. 1—6. P. 257—262. A.A. Aleem: Obituary.
15. Алим А.А. Морские грибы Белого моря // Бот. журн. 1962. Т. 47. № 11. С. 1582—1595.
16. Толпышева Т.Ю., Тарасов К.Л. Водоросли и лишайники Беломорской биостанции МГУ. М.: МГУ, 1984. 55 с.
17. Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на микофлору почв боров-беломошников (на примере Кандакшского заповедника): Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1980. 168 с.
18. Бубнова Е.Н. Изменения комплексов почвообитающих грибов при переходе от зональных почв к морским экотопам (на примере побережья Кандакшского залива Белого моря): Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2005. 145 с.
19. Коновалова О.П. Микобиота водоросли *Ascophyllum nodosum* (Phaeophyceae, Fucales) в Белом и Баренцевом морях: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2012. 132 с.
20. Грум-Гржимайло О.А. Микромицеты заболочивающихся водоемов побережья Кандакшского залива Белого моря: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2013. 236 с.

21. Кузнецов Е.А. Грибы водных экосистем: Дис. ... докт. биол. наук. Т. 2: Приложения. М.: МГУ, 2003. 369 с.
22. Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 192 с.
23. Прохоров В.П., Армения Н.Л. Копротрофные перитециоидные аскомицеты европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2001. Т. 106. Вып. 2. С. 78—82.
24. Прохоров В.П., Армения Н.Л. Виды *Podospora* Ces. (Sordariales, Pyrenomycetes) в европейской части России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2003а. Т. 108. Вып. 3. С. 51—58.
25. Прохоров В.П., Армения Н.Л. Род *Sordaria* в России и некоторых сопредельных странах // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 2003б. С. 47—52.
26. Марфенина О.Е. Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 195 с.
27. Сахаров Д.С. Микобиота погребенных почв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, 2011. Москва. 24 с.
28. Tarasov K.L., Kuznetsov E.A. Acrasid and Dictyostelid cellular slime molds of the White Sea Biological Station of the Moscow University // Ecological studies, Hazards and Solutions. 2003. Vol. 6. P. 45—47.
29. Kuznetsov E.A., Vekhov V.N. Marine fungi inhabiting eelgrass *Zostera marina* L. in the White Sea // Ecological Studies, Hazards and Solutions. 2001. Vol. 5. P. 16—17.
30. Kuznetsov E.A. Labyrinthulids (Kingdom Mycomyxa) of the territories of the former USSR // Ecological Studies, Hazards and Solutions. 2003. Vol. 7. P. 3.
31. Bubnova E.N., Kuznetsov E.A. The mucoralean fungi of intertidal zone and adjacent part of the shore at the White Sea Biological Station (WSBS) of Moscow University // Ecological Studies, Hazards and Solutions. 2003. Vol. 6. P. 8.
32. Киреев Я.В., Бубнова Е.Н. Микобиота бурых водорослей в окрестностях Беломорской биостанции МГУ // Мат-лы X науч. конф. ББС МГУ 9—10 августа 2006 г. М., 2006. С. 142—146.
33. Марфенина О.Е., Кислова Е.Е. Опыт исследования микроскопических грибов в погребенных морских грунтах (на примере палеонтологического памятника на территории ББС) // Мат-лы X науч. конф. ББС МГУ 9—10 августа 2006 г. М., 2006. С. 153—157.
34. Бубнова Е.Н., Георгиева М.Л., Биланенко Е.Н. Грибы на *Salicornia europaea* L. из географически удаленных регионов (Кулундинская степь и Побережье Белого моря) // Мат-лы X науч. конф. ББС МГУ 9—10 августа 2006 г. М., 2006. С. 131—135.
35. Бубнова Е.Н., Великанов Л.Л., Марфенина О.Е., Щеглов М.А. Характеристика микобиоты почв наземных биоценозов и литоральной зоны в окрестностях Беломорской биостанции МГУ // Тр. Беломор. биол. станции МГУ. Т. 8. М.: Русский университет, 2002. С. 38—50.
36. Вишневский М.В., Бубнова Е.Н. Агарикоидные базидиомицеты окрестностей Беломорской биостанции (аннотированный список) // Тр. Беломор. биол. станции биол. ф-та МГУ. 2003. Т. 9. С. 50—55.
37. Бубнова Е.Н. Грибы донных грунтов Кандалакшского залива Белого моря // Микол. и фитопатол. 2009. Т. 43. Вып. 4. С. 4—11.
38. Бубнова Е.Н., Киреев Я.В. Сообщества грибов на талломах бурых водорослей рода *Fucus* в Кандалакшском заливе Белого моря // Микол. и фитопатол. 2009. Т. 43. Вып. 5. С. 20—29.
39. Коновалова О.П., Бубнова Е.Н. Грибы на бурых водорослях *Ascophyllum nodosum* и *Pelvetia canalicula* в Кандалакшском заливе Белого моря // Микол. и фитопатол. 2011. Т. 45. Вып. 3. С. 240—248.
40. Грум-Гржимайло О.А., Биланенко Е.Н. Комплексы микромицетов верховых болот побережья Кандалакшского залива Белого моря // Микол. и фитопатол. 2012. Т. 46. Вып. 5. С. 297—305.
41. Коновалова О.П., Бубнова Е.Н., Сидорова И.И. Биология *Stigmatium ascophylli* — гриба-симбионта фукусовых водорослей в Кандалакшском заливе Белого моря // Микол. и фитопатол. 2012. Т. 46. Вып. 5.
42. Artemchuk N.Ya. The fungi of the White Sea. New Phycomycetes, discovered in the Great Salma Strait of the Kandalakshal Bay. III // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung, Bremerhaven. 1972. Bd. 13. H. 3. S. 231—237.
43. Артемчук Н.Я. Грибы Белого моря. Сапрофитные фикомицеты Кандалакшского залива в районе пролива Великая Салма. I // Микол. и фитопатол. 1974. Т. 8. Вып. 4. С. 281—291.
44. Артемчук Н.Я. К экологии водных сапрофитных фикомицетов. II // Микол. и фитопатол. 1975. Т. 9. Вып. 2. С. 89—91.
45. Кузнецов Е.А. Морские низшие грибы пролива Великая Салма Белого моря // Биология моря. 1979. Т. 1. С. 3—9.
46. Кузнецов Е.А. Анабиоз у низших водных грибов // Микол. и фитопатол. 1981. Т. 15. Вып. 6. С. 526—531.
47. Согонов М.В., Марфенина О.Е. Особенности микобиоты приморских маршей Кандалакшского залива Белого моря // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология. 1999. № 3. С. 42—47.
48. Лисина Е.С., Максимова Р.А. Некоторые данные о микофлоре ризосферы растений на побережье Белого моря // Науч. докл. Высшей школы. Биол. науки. 1967. № 5. С. 2—5.
49. Толпышева Т.Ю. К изучению почвенных грибов боров-беломошников побережья Кандалакшского залива // Новости систематики низших растений. 1979б. Т. 16. С. 108—113.
50. Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на видовой состав почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Бот. журн. 1979а. Вып. 5. С. 705—710.
51. Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на заселение почв микроскопическими грибами // Микол. и фитопатол. 1979в. Т. 13. Вып. 3. С. 194—199.
52. Толпышева Т.Ю. Влияние лишайников на численность почвенных микроскопических грибов лишайниковых сосняков // Бот. журн. 1979. Т. 64. Вып. 9. С. 1341—1344.
53. Бубнова Е.Н., Великанов Л.Л. Грибы разных типов почв Беломорской биологической станции МГУ // Микол. и фитопатол. 2004. Т. 38. Вып. 2. С. 26—33.
54. Пыстина К.А., Павлова Т.В., Шестаков Ю.С. К микофлоре заповедных островов Кандалакшского залива (сумчатые, базидиальные и несовершенные грибы) // Тр. Кандалакшского заповедника. 1969. Вып. VII (ботанические исследования). С. 190—227.
55. Пийн Т.Х. Лишайники острова Великий и полуострова Киндо. I // Новости систематики низших растений. 1967. Т. 4. С. 305—311.
56. Благовещенская Е.Ю., Инсарова И.Д., Штаер О.В. Влияние удаленности от моря на обилие лишайников // Мат-лы науч. конф., посвящ. 70-летию Беломорской био-

логической станции МГУ: сборник статей. М.: Гриф и К, 2008. С. 213—217.

57. Худякова Ю.В. Грибы грунтов Японского моря (Российское побережье) и их биологически активные метаболиты: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2004. 19 с.

58. Пивкин М.В., Кузнецова Т.А., Сова В.В. Морские грибы и их метаболиты. Владивосток: Дальнаука, 2006. 247 с.

59. Слинкина Н.Н. Грибы аквапочв шельфовой зоны острова Сахалин: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 19 с.

60. Копытина Н.И. Высшие морские грибы пелагических и донных биотопов северо-западного региона Черного моря: Дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2009. 121 с.

61. Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology — the higher fungi. Acad. Press, 1979. 690 p.

62. Jones E.B.G., Sakayaroj J., Suetrong S., Somrithipol S., Pang K.-L. Classification of marine ascomycota, anamorphic taxa and basidiomycota // Fungal Diversity. 2009. Vol. 35. P. 1—203.

63. Мельник В.А., Петров Ю.Е. Новый вид гриба с морской бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jolis // Новости систематики низших растений. 1966. С. 211—212.

Поступила в редакцию
20.05.13

FIFTY YEARS OF MYCOLOGICAL STUDIES AT THE MSU WHITE SEA BIOLOGICAL STATION: RESEARCH AREAS, PRINCIPAL RESULTS AND OUTLOOKS

E.N. Bubnova, O.A. Grum-Grzhimaylo, O.P. Konovalova, O.E. Marfenina

History of mycological studies at the WSBS is analyzed in the review. N.A. Pertsov White Sea Biological Station (WSBS) is an educational and research centre of the Moscow State University. Established more than 70 years ago, now WSBS is a major university facility in the subarctic region participating actively in numerous marine research and educational programs. Mycological research conducted over the past 50 years has focused on biodiversity and ecology of marine, littoral and soil fungi and fungi-like protists. More than one thousand species of these organisms have been discovered in various ecosystems. Various mycological research projects resulted in a number of published papers, masters' theses and doctoral dissertations. Nowadays WSBS is the northernmost maritime territory which mycobiota is scrutinized so closely. However, there are many "white spots" in the present-day understanding of the WSBS mycobiota, so future research should focus on diversity and biology of epiphyte fungi, some ecological projects and fungal phylogeny.

Key words: *White Sea, WSBS MSU, fungi, fungi-like protists, biodiversity.*

Сведения об авторах

Бубнова Екатерина Николаевна — канд. биол. наук, науч. сотр. Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. E-mail: katya.bubnova@wsbs-msu.ru

Грум-Гржимайло Ольга Алексеевна — аспирантка кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. E-mail: olga_grumgrzhimailo@yahoo.com

Коновалова Ольга Петровна — канд. биол. наук, инженер Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова. E-mail: oljakonovalova@gmail.com

Марфенина Ольга Евгеньевна — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ. E-mail: marfenina@mail.ru