

**На правах рукописи**

**Неустроева Надежда Викторовна**

**ЛИШАЙНИКОПОДОБНЫЕ СИМБИОТИЧЕСКИЕ АССОЦИАЦИИ  
КСИЛОТРОФНЫХ ГРИБОВ И ВОДОРОСЛЕЙ**

03.02.08 – экология

и 03.02.01 – ботаника

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

**Научный руководитель:** **Мухин Виктор Андреевич**  
доктор биологических наук, профессор,

**Официальные оппоненты:** **Арефьев Станислав Павлович,**  
доктор биологических наук, заведующий сектором биоразнообразия и динамики природных комплексов структурного подразделения Институт проблем освоения Севера. Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр Тюменский научный центр Сибирского отделения РАН  
**Фролов Иван Валерьевич,** кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экспериментальной экологии и акклиматизации растений Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический сад РАН

**Ведущая организация:** Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова»

Защита состоится «30» апреля 2019 г. в 11-00 часов на заседании диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений и животных УрО РАН, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202; факс: (343) 210-29-54, E-mail: dissovet@ipae.uran.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Института экологии растений и животных УрО РАН, <http://ipae.uran.ru>

Автореферат разослан «\_\_\_» февраля 2019 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Золотарева Наталья Валерьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Присутствие в базидиокарпах ксилотрофных базидиомицетов водорослей широко известное явление (Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1998; Любарский, Васильева, 1975; Атлас-определитель дереворазрушающих грибов..., 2014; Nordic Macromycetes, 1997; Laessøe, Lincoff, 2002; Ниемеля, 2001; Ryvarden, Gilbertson, 1993; Ryvarden, Gilbertson, 1994). Однако, оно остается крайне слабо изученным. Одной из первых работ можно считать статью Burdsall, Volk (1996), в которой сообщалось о 2 видах одноклеточных водорослей, присутствующих в базидиокарпах *Oxyporus nobilissimus* W.B. Cooke. Zavada, Simoes (2001), Zavada et al., (2004) описали в базидиокарпах *Trametes versicolor* (L.) Lloyd 4 вида водорослей (*Hormidium* sp., *Stichococcus bacillaris* Nägeli, *Chlorococcum* sp., *Trebouxia* sp.), а Videv et al. (Epimycotic Algae..., 2017) – 9 зеленых водорослей и 1 – *Klebsormidium dissectum* (F. Gray) Y. Ettl. et Gärtner – из отдела Charophyta. Развитие 4-х видов водорослей – *Desmococcus vulgaris*, *Trebouxia arboricola*, *Stichococcus bacillaris*, *S.minutus* – отмечено Stoyneva et al. (2016) на базидиокарпах *Fomes fomentarius* (L.) Fr.

Дереворазрушающие грибы – уникальная биосферно-значимая группа организмов, жизнедеятельность которых наряду с жизнедеятельностью древесных растений, лежит в основе углеродного цикла, и сопряженных с ним циклов других биогенных элементов и самого существования, лесных экосистем (Мухин, 2015). Несомненно, что симбиоз дереворазрушающих грибов с водорослями это фундаментальный аспект их экологии, требующий своего всестороннего изучения (Мухин, 2015; Мицетобионтные водоросли-симбионты..., 2016).

**Цель работы** - изучение видового разнообразия водорослей и их функциональных связей в лишайникоподобных симбиотических ассоциациях с ксилотрофными грибами.

### **Задачи:**

1. Изучить разнообразие и эколого-биологические особенности широко распространенных в бореальных лесах ксилотрофных грибов, вступающих в симбиоз с водорослями;

2. Установить таксономический и эколого-биоморфологический состав мицетобионтных водорослей, населяющих базидиокарпы ксилотрофных грибов;
3. Выявить гостальные, сезонные, географические и экологические особенности сообществ мицетобионтных водорослей;
4. Выяснить физиологические связи мицетобионтных водорослей с ксилотрофными грибами.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

1. Таксономически и экологически разнообразные базидиальные ксилотрофные грибы образуют с водорослями лишайникоподобные симбиотические ассоциации.
2. Симбионты ксилотрофных грибов – это неспецифическая, таксономически и экологически разнородная группа эукариотических и прокариотических водорослей.
3. Взаимоотношения ксилотрофных грибов и мицетобионтных водорослей можно охарактеризовать как факультативный ассоциативный симбиоз.

**Научная новизна.** Впервые дана развернутая характеристика биоразнообразия водорослей, вступающих в симбиотические ассоциации с ксилотрофными базидиомицетами, установлены основные закономерности гостальной, географической, экологической изменчивости, а также сезонной динамики мицетобионтных сообществ. Показано широкое распространение этого явления у различных таксономических и экологических групп ксилотрофных базидиальных грибов. Дана оценка фотосинтетической и азотфиксирующей активности базидиокарпов, населенных мицетобионтными водорослями, показано, что взаимоотношения ксилотрофных грибов и водорослей – это факультативный ассоциативный симбиоз.

**Теоритическая и практическая значимость.** Впервые для РФ получены сведения о разнообразии и экологических особенностях мицетобионтных водорослей-симбионтов ксилотрофных грибов. Они расширяют наши

представления об альго-грибных симбиотических ассоциациях, их роли в азотном и углеродном циклах лесных экосистем, а также о биоразнообразии альгофлоры Среднего Урала. Часть мицетобионтных водорослей выделены в чистые культуры и помещены в коллекцию живых штаммов микроводорослей Института Биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKOA). В перспективе они могут быть использованы как биотехнологические объекты, а также при проведении альгологических молекулярно-генетических исследований.

Результаты диссертационной работы используются в лекционных курсах «Альгология и микология», «Микология и фитопатология», читаемых в Уральском федеральном университете им. Первого Президента России Б.Н. Ельцина.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Надежность и обоснованность выводов и защищаемых положений диссертационной работы основывается на больших, многолетних фактических данных, обработанных проанализированных с использованием классических и современных альгологических, микологических, физиологических и экологических методов.

Основные результаты представлены на XIII съезде РБО (Тольятти, 2013), Всероссийской конференции с международным участием «Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии» (Екатеринбург, 2015), 5-м Всероссийском симпозиуме с международным участием «Автотрофные микроорганизмы» (Москва, 2015), 4-м Съезде микологов России (Москва, 2017), IV Международной научной конференции «Экология и география растений и растительных сообществ» (Екатеринбург, 2018), Всероссийской конференции с международным участием «Микология и альгология в России. XX – XXI век: смена парадигм» (Москва, 2018). Результаты также были представлены на 8 молодежных и региональных конференциях.

**Личный вклад автора.** Автор принимал непосредственное участие на всех этапах выполнения диссертационной работы: сбор полевых материалов, их гербаризация, альгологический анализ базидиокарпов с использованием световой

и электронной микроскопии, обработка и обобщение полученных данных, формулирование целей, задач, выводов и защищаемых положений, написание и оформление диссертационной работы.

**Публикации.** По теме работы опубликовано 17 научных работ, из них 3 – в журналах рекомендованных ВАК РФ, из которых 2 публикации входят в международные системы цитирования WoS и Scopus.

**Структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 2 приложений. Работа изложена на 136 страницах текста, основной текст диссертации содержит 27 таблиц и 20 рисунков. Список литературы, включает 261 источник из них 180 на иностранных языках.

**Благодарности:** Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н., профессору, В.А. Мухину, а также за помощь при выполнении работы коллегам из Коми НЦ УрО РАН – к.б.н., с.н.с., доценту Е.Н. Патовой; к.б.н., н.с. И.В. Новаковской; ведущему инженеру М.Д. Сивкову; к.б.н., доценту УрФУ И.С. Киселевой; д.б.н., профессору МГУ, О.В. Камзолкиной.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

#### 1.1 Объекты исследования

В качестве объектов исследования были выбраны широко распространенные, часто доминирующие в процессах биологического разложения древесного дебриса виды ксилотрофных грибов: класс Agaricomycetes, отдел Basidiomycota (Таблица 1).

Полевые работы по сбору базидиокарпов грибов проведены в 2012–2018 гг. Большая их часть выполнена на Биостанции Уральского федерального университета им. первого президента России Б.Н. Ельцина: Сысертский район Свердловской области. На Среднем Урале работы по сбору полевых материалов были также проведены в темнохвойных (*Abies sibirica*, *Picea obovata*) южнотаежных лесах в окрестностях д. Шигаево (57°21'01" с. ш., 58°41'54" в. д.), г. Полевского (56°27'00" с. ш. 60°11'00" в. д.), г. Кировграда (57°26'00" с. ш.,

60°04'00" в. д.), г. Ревда (56°50'17" с. ш. 59°49'49" в. д.), оз. Чусовское (56°45'10" с. ш., 60°18'56" в. д.). Часть работ выполнена в Екатеринбурге (Уктусский и Юго-Западный лесопарки, Ботанический сад УрО РАН).

Таблица 1 – Ксилотрофные базидиомицеты - объекты исследований

Порядки	Семейства	Виды
Agaricales (1)	Cyphellaceae (1)	<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.) Pouzar
Auriculariales (1)	Exidiaceae (1)	<i>Echlerialla deglubens</i> (Berk. & Br.) D.A. Reid
Gloeophyllales (1)	Gloeophyllaceae (1)	<i>Gloeophyllum sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.
Hymenochaetales (4)	Hymenochaetaceae (4)	<i>Onnia leporina</i> (Fr.) H. Jahn, <i>Phellinus chrysoloma</i> (Fr.) Donk, <i>Ph. ignarius</i> (L.) Quél., <i>Ph. tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov
Polyporales (15)	Meruliaceae (1)	<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.
	Phanerochaetaceae (1)	<i>Steccherinum ochraceum</i> (Pers.) Gray,
	Polyporaceae (13)	<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill, <i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk, <i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr., <i>Diplomitoporus flavescens</i> (Bres.) Domanski, <i>Lenzites betulina</i> (L.) Fr., <i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr., <i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd, <i>T. ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden, <i>T. pubescens</i> (Schumach.) Pilát, <i>T. trogii</i> Berk., <i>T. versicolor</i> (L.) Lloyd, <i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.) Ryvarden, <i>T. biforme</i> (Fr.) Ryvarden, <i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.) Ryvarden
Russulales (2)	Stereaceae (2)	<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers., <i>S. subtomentosum</i> Pouzar

Для выявления географической изменчивости состава мицетобионтных водорослей полевые работы по были проведены в южнотаежных ельниках Валдайской возвышенности (Новгородская область, Национальный парк «Валдайский», 57°57.76' с.ш., 33°20.34' в.д.), и в среднетаежных старовозрастных смешанных лесах северо-восточной части Русской равнины (окрестности г. Сыктывкар, 61°34' с. ш., 50°36' в.д.).

## 1.2 Методы исследования

В результате полевых работ в общей сложности было собрано около 500 базидиокарпов ксилотрофных базидиомицетов.

*Микроскопический анализ базидиокарпов.* Высушенные образцы базидиокарпов увлажняли дистиллированной водой и помещали в чашки Петри. Затем вручную или с помощью микротомы «ТЕХНОМ МЗП–1003» готовили срезы базидиокарпов 10–30 мкм толщиной, которые просматривали при увеличении  $\times 400$ ,  $\times 1000$  на световых микроскопах Nikon Eclipse 80i, Zeiss Axiolab и Leica DM 2000. Работы по изучению характера взаимоотношения водорослей с гифами плодового тела ксилотрофных базидомицетов проводились так же с помощью методов флуоресцентной, сканирующей электронной и просвечивающей электронной микроскопии.

*Оценка видового состава и численности мицетобионтных водорослей.* Видовой состав и численность мицетобионтов оценивали как при прямом просмотре базидиокарпов под микроскопом, так и с использованием культуральных методов. При прямом микроскопировании делали соскребы с поверхности образцов базидиокарпов и помещали их на предметное стекло в каплю дистиллированной воды, для просмотра под микроскопом при увеличении  $\times 400$ ,  $\times 1000$ . Для уточнения видового состава мицетобионтных водорослей был использован метод выделения их из смешанных накопительных культур до альгологически чистого состояния. Перед посевами плодовые тела размачивали, затем с поверхности подготовленного базидиокарпа, одноразовой стерильной пипеткой отбирали по 2-3 капли и высевали в чашку Петри. Использовали



агаризированные питательные среды: Болда 3N BBM (селективная для зеленых водорослей), и Bg11 (селективная для цианопрокариот). Приготовление сред проводили по стандартным протоколам (Andersen R.A., 2015). Мицетобионтные водоросли определяли по определителям (Андреева, 1975; Андреева, 1998; Голлербах и др., 1953; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Мошкова, Голлербах, 1986; Ettl, Gartner, 2014; Komárek, Fott, 1983) и отдельным публикациям (Morphology and ultrastructure of *Interfilum* and *Klebsormidium*..., 2014; Rindi, Guiry, Lopez-Bautista, 2008). Названия таксонов и их синонимы приводятся по альгобазе (<http://www.algaebase.org>). Правильность определения водорослей подтверждена сотрудниками Института биологии Коми НЦ УрО РАН: к.б.н., с.н.с. Е.Н. Патовой, к.б.н., н.с. И.В. Новаковской.

Оценка численности мицетобионтных водорослей проведена с использованием методики Л.А. Ивановой и В.И. Пьянкова (2002).

*Радиометрический метод с использованием  $^{14}\text{C}$ .* Образцы базидиокарпов помещали в камеру для измерения фотосинтеза объемом 0.4 л (Мокроносков, Добров, 1973), продували ее воздухом, затем вводили  $^{14}\text{CO}_2$  из расчета суммарной концентрации  $^{12}\text{CO}_2$  и  $^{14}\text{CO}_2$  в камерах 0.04 об. %. Экспозиция образцов составляла 5 (при оценке фотосинтетической активности водорослей) – 15 (при изучении транслокации фотосинтатов в базидиокарпы грибов) минут при температуре  $+23^\circ\text{C}$  и освещенности  $100 \text{ Вт/м}^2$ . При оценке фотосинтетической активности мицетобионтных водорослей образцы базидиокарпов сразу же по окончании экспозиции фиксировали в парах кипящего этанола.

Образцы после фиксации высушивали до воздушно-сухого состояния, перед радиометрированием их растирали до однородной массы в фарфоровой ступке. Для оценки распределения радиоуглерода в базидиокарпах между экстрагируемыми и структурными соединениями порошкообразные навески из высушенных базидиокарпов массой 100 мг, последовательно двукратно обрабатывали 80%, 60%, 40% и 20% растворами этилового спирта, дистиллированной водой.

Радиометрирование образцов проводили на торцевом счетчике (Veб Robotron-Messelectronik, Германия).

*Анализ нитрогеназной активности.* Нитрогеназную/азотфиксирующую активность базидиокарпов оценивали непосредственно в день сбора при естественной полевой влажности методом ацетиленовой редукации (Stewart et al., 1967). Анализ этилена выполняли на газовом хроматографе Цвет–800 (Россия) с ПИД детектором и с сорбентом Porapak N 80/100 в двухметровой металлической колонке с внешним диаметром 4 мм. В качестве несущего газа использовали гелий. Для калибровки хроматографа использовали стандартные смеси производства ЛиндеГаз (Россия). Нитрогеназную активность рассчитывали в  $\text{мг С}_2\text{Н}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ .

*Статистическая обработка.* Для статического анализа использовали программу Statistica 8. Визуализация результатов анализа в виде иерархического кластерного анализа методом группового среднего проведена с использованием программного модуля «ExcelToR» (Новаковский, 2016).

## Глава 2. КОНСПЕКТ МИЦЕТОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В результате прямого микроскопирования и привлечения культуральных методов выявлено 75 видов мицетобионтных водорослей и составлен их конспект. Для каждого таксона мицетобионтных водорослей в конспекте последовательно приведены следующие данные: современное название вида, синонимы, морфотип, экологическая группа, распространение, авторские данные. Авторские данные включают название вида гриба, в базидиокарпах которого обнаружены мицетобионтные водоросли, номер в коллекции живых штаммов микроводорослей Института Биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKOA), дату и место сбора базидиокарпов, название вида древесного субстрата, на котором были найдены базидиокарпы. Номенклатура мицетобионтных водорослей, приведена по Algaebase (<http://www.algaebase.org>).

### Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГО-БИОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИЦЕТОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

#### 3.1 Таксономический состав мицетобионтных водорослей

В общей сложности с базидиокарпами ксилотрофных грибов ассоциировано 75 видов водорослей, относящихся к 45 родам, 26 семействам, 14 порядкам, 9 классам, 4 отделам (Таблица 2). Подавляющая часть мицетобионтных водорослей эукариотические (61 вид, 86%) – Chlorophyta (51 вид, 6%), Ochrophyta (7 видов, 9%), Charophyta (6 видов, 8%), реже – прокариотические водоросли/цианопрокариоты (11 видов, 14%). 65% мицетобионтов относятся к *Trebouxiophyceae* и *Chlorophyceae*, ограниченным числом видов представлены классы *Nostocophyceae*, *Xanthophyceae*, *Klebsormidiophyceae*, *Ulvophyceae*, *Conjugatophyceae*, *Cyanophyceae*, *Eustigmatophyceae*.

Таблица 2 – Таксономический состав мицетобионтных водорослей-симбионтов ксилотрофных грибов, в скобках количество видов в таксоне

Отделы, порядки	Семейства	Рода
<b>СЯНОПРОКАРЬОТА (11)</b>		
Chroococcales (2)	Chroococcaceae (1)	Chroococcus (1)
	Merismopediaceae (1)	Aphanocapsa (1)
Nostocales (6)	Nostocaceae (3)	Anabaena (1), Desmonostoc (1), Nostoc (1)
	Rivulariaceae (1)	Calothrix (1)
	Scytonemataceae (1)	Scytonema (1)
	Tolypothrichaceae (1)	Hassallia (1)
Oscillatoriales (1)	Oscillatoriaceae (1)	Phormidium (1)
<b>ОСНРОРНУТА (7)</b>		
Eustigmatales (2)	Eustigmataceae (2)	Eustigmatos (1), Vischeria (1)
Mischooccales (3)	Centrtractaceae (1)	Bumilleriopsis (1)
	Characiopsidaceae (2)	Characiopsis (2)
Tribonematales (2)	Heteropediaceae (1)	Heterococcus (1)
	Tribonemataceae (1)	Tribonema (1)

<b>CHLOROPHYTA (51)</b>		
Chlamydomonadales (15)	Chlamydomonadaceae (6)	Chlamydomonas (6)
	Chlorococcaceae (7)	Chlorococcum (1), Neosporangiococcum (3), Sporangiococcum (1), Tetracystis (2)
	Chlorosarcinaceae (2)	Chlorosarcinopsis (1), Neochlorosarcina (1)
Chlorellales (5)	Oocystaceae (2)	Pseudococcomyxa (2)
	Chlorellaceae (3)	Chlorella (3)
Prasiolales (7)	Prasiolaceae (4)	Desmococcus (1), Diplosphaera (1), Stichococcus (2)
	Prasiolales incertae sedis (3)	Elliptochloris (3)
Sphaeropleales (9)	Bracteacoccaceae (1)	Bracteacoccus (1)
	Mychonastaceae (1)	Mychonastes (1)
	Radiococcaceae (6)	Coenochloris (3), Coenocystis (1), Neocystis (1), Sporotetras (1)
	Scenedesmaceae (1)	Scotiellopsis (1)
Trebouxiales (7)	Trebouxiaceae (7)	Dictyochloropsis (1), Myrmecia (3), Parietochloris (1), Trebouxia (2)
Trebouxiophyceae ordo incertae sedis (4)	Trebouxiophyceae incertae sedis (4)	Chloroidium (2), Leptosira (2)
Ulotrichales (4)	Ulotrichaceae (4)	Interfilum (2), Ulothrix (2)
<b>CHAROPHYTA (6)</b>		
Klebsormidiales (4)	Klebsormidiaceae (4)	Klebsormidium (4)
Zygnematales (2)	Mesotaeniaceae (2)	Cylindrocystis (1), Mesotaenium (1)

### 3.2 Биоморфологический и эколого-географический состав

Мицетобионтные водоросли, представлены 4 морфотипами: коккоидные, трихальные, колониально-коккоидные и монадные. К числу наиболее часто встречающихся коккоидных водорослей относятся *Pseudococcomyxa simplex*, *Trebouxia* sp., трихальных *Stichococcus bacillaris*, *Interfilum terricola*, колониально-

кокоидных – *Desmococcus olivaceus*, а монадных – *Chlamydomonas sp.* В целом преобладают коккоидные (41%) и нитчатые (33%) водоросли, реже встречаются колониально-коккоидные (18%) и монадные (8%).

## Глава 4. ГОСТАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МИЦЕТОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

### 4.1 Грибы-симбионты мицетобионтных водорослей

Мицетобионтные водоросли обнаружены в базидиокарпах 24 видов ксилотрофных грибов. Наибольшее число ксилотрофных грибов в базидиокарпах, которых встречаются водоросли, относятся к порядкам Polyporales (21 вид, 58%) и Hymenochaetales (8 видов, 22%). В экологическом отношении грибы, в базидиокарпах которых присутствуют водоросли, разнообразны: это деструкторы лиственной и хвойной древесины, грибы белой и бурой гнили. Мицетобионтные водоросли преимущественно населяют однолетние, однолетние-зимующие базидиокарпы, редко – многолетние.

Мицетобионтные водоросли развиваются, как на поверхности базидиокарпов, так и внутри – в контексте. Находясь в окружении грибных гиф, клетки водорослей тесно соприкасаются с ними, вступают в прямой с грибами контакт. Флуоресцентный анализ показывает, что водоросли в базидиокарпах ксилотрофных грибов находятся в физиологически активном состоянии. По нашим оценкам, например, в базидиокарпах *Trichaptum biforme* численность водорослей составляет от 700 до 20000 клеток/мм<sup>3</sup>, или в расчете на один базидиокарп средних размеров (2.5 × 2.5 × 0.1 см) – от 1.5 до 40 млн. Как показывают наши результаты, на Среднем Урале, мицетобионтные водоросли встречаются в каждом четвертом базидиокарпе *Steccherinum ochraceum*, в 6-7 из 10 базидиокарпов *Bjercandera adusta*, *Stereum hirsutum*, *S. subtomentosum*. У *Trametes versicolor*, *Trichaptum biforme*, *T. fuscoviolaceum* мицетобионтные водоросли присутствуют в 80-90% базидиокарпов. Другими словами, для ксилотрофных грибов симбиоз с водорослями имеет факультативный, не облигатный характер.

#### 4.2 Гостальная специфичность мицетобионтных водорослей

Гостальная специфичность это качественные и количественные особенности сообществ мицетобионтных водорослей, населяющих базидиокарпы разных видов ксилотрофных грибов (Таблица 3). Больше всего мицетобионтных водорослей (30–35 видов) отмечено в базидиокарпах *Cerrena unicolor* и *Trichaptum biforme*. Базидиокарпы *Stereum subtomentosum*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum* населяют 20–23 вида водорослей, а *Stereum hirsutum*, *Trametes gibbosa*, *T. ochracea*, *T. pubescens* от 11 до 15 видов. В базидиокарпах большей части грибов встречается до 10 видов водорослей. Отмечаемые различия по видовому богатству мицетобионтных водорослей, ассоциированных с разными видами ксилотрофных грибов, несомненно, отражают разный уровень их изученности: количество проанализированных базидиокарпов.

Таблица 3 – Видовое богатство и состав мицетобионтных водорослей в базидиокарпах ксилотрофных грибов: общее число видов, из них представители отделов / Chlorophyta / Charophyta / Ochrophyta / Cyanophyta. Количество видов на базидиокарп: минимальное и максимальное значение, мода

Вид гриба	Количество видов водорослей на базидиокарп	Число просмотренных базидиокарпов	Водоросли, количество и состав
<i>Bjerkandera adusta</i>	5	2	9 / 5 / 0 / 1 / 3
<i>Cerrena unicolor</i>	3–9 (7)	11	31 / 23 / 1 / 4 / 3
<i>Chondrostereum purpureum</i>	7	1	7 / 7 / 0 / 0 / 0
<i>Datronia mollis</i>	3	1	3 / 3 / 0 / 0 / 0
<i>Echlerialla deglubens</i>	3	1	3 / 3 / 0 / 0 / 0
<i>Fomes fomentarius</i>	2	1	2 / 2 / 0 / 0 / 0
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	4	1	4 / 0 / 1 / 1 / 2
<i>Lenzites betulina</i>	4–5	2	8 / 7 / 0 / 0 / 1
<i>Onnia leporina</i>	4	1	4 / 3 / 0 / 0 / 1
<i>Phellinus chrysoloma</i>	4	1	4 / 3 / 0 / 0 / 1
<i>Ph. igniarius</i>	2	1	2 / 2 / 0 / 0 / 0

<i>Ph. tremulae</i>	3	1	3 / 2 / 0 / 0 / 1
<i>Steccherinum ochraceum</i>	7	1	7 / 7 / 0 / 0 / 0
<i>Stereum hirsutum</i>	2–6	4	11 / 10 / 1 / 0 / 0
<i>S. subtomentosum</i>	5–11 (5)	6	21 / 17 / 2 / 1 / 1
<i>Trametes gibbosa</i>	3–7	3	13 / 12 / 0 / 0 / 1
<i>T. hirsuta</i>	7	1	7 / 7 / 0 / 0 / 0
<i>T. ochracea</i>	6–11	2	15 / 10 / 0 / 1 / 4
<i>T. pubescens</i>	3–12	2	12 / 8 / 1 / 1 / 1
<i>T. trogii</i>	9	1	9 / 6 / 1 / 2 / 0
<i>T. versicolor</i>	5	2	9 / 7 / 1 / 1 / 0
<i>Trichaptum abietinum</i>	3–9 (7)	12	22 / 18 / 2 / 2 / 0
<i>T. biforme</i>	3–10 (5)	23	34 / 28 / 4 / 2 / 0
<i>T. fuscoviolaceum</i>	4–9 (5)	9	20 / 18 / 1 / 0 / 1

#### 4.3 Индивидуальная изменчивость мицетобионтных сообществ

Вариативность таксономического состава мицетобионтных водорослей ассоциированных с отдельным видом ксилотрофного базидиомицета (индивидуальная изменчивость) рассматриваются на примере видов рода *Trichaptum* – *T. abietinum*, *T. biforme*. Отмечается, что коэффициент сходства видового состава мицетобионтных водорослей в базидиокарпах двух названных видов варьирует – *Trichaptum abietinum* 0.55 до 0.67, а *T. biforme* – от 0.43 до 0.83.

#### Глава 5. ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООБЩЕСТВ МИЦЕТОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Наличие водорослей в базидиокарпах ксилотрофных грибов – не является локальным явлением и регистрируется в географически удаленных локалитетах: на Валдае, в Республике Коми, и на Среднем Урале. Для оценки географической изменчивости сообществ мицетобионтных водорослей проведен анализ их состава в базидиокарпах одноименных видов грибов – *Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *Cerrena unicolor*.

### 5.1 Географическая изменчивость сообществ водорослей-мицетобионтов, ассоциированных с грибами рода *Trichaptum*

Видовое сходство мицетобионтных водорослей в разных частях ареала *Trichaptum abietinum* колеблется от 0.26 до 0.56; *T. biforme* от 0.32 до 0.45; *T. fuscoviolaceum* от 0.25 до 0.63. *Chlamydomonas* sp., *Interfilum terricola*, *Pseudococcomyxa simplex*, *Stichococcus bacillaris*, *Trebouxia* sp. отмечаются в базидиокарпах рода *Trichaptum* во всех районах. Большинство мицетобионтных водорослей, встречаются только в отдельных районах.

### 5.2 Географическая изменчивость сообществ водорослей-мицетобионтов, ассоциированных с *Cerrena unicolor*

Для *Cerrena unicolor* характерны те же закономерности географической изменчивости сообществ мицетобионтных водорослей. Только один вид водорослей встречается в базидиокарпах данного вида во всех районах исследований: *Pseudococcomyxa simplex*. Подавляющая часть видов мицетобионтных водорослей (61%) отмечены в каком-либо одном районе. Коэффициент видового сходства мицетобионтов в разных частях ареала *Cerrena unicolor* колеблется от 0.11 до 0.44.

### 5.3 Экологическая изменчивость сообществ водорослей-мицетобионтов

В случае *Cerrena unicolor* видовое богатство мицетобионтов, на антропогенно-нарушенных территориях, не меньше, а даже больше, чем на природных территориях: 19 и 11 видов соответственно. В базидиокарпах *Trichaptum biforme* иная картина – в природных условиях их населяют 13 видов, а в антропогенно трансформированных – 8. На антропогенных территориях в базидиокарпах *Cerrena unicolor* появляются 11 видов, а в базидиокарпах *Trichaptum biforme* только два. На антропогенных территориях в базидиокарпах *Cerrena unicolor* отсутствуют два вида встречающиеся на природных территориях. В базидиокарпах *Trichaptum biforme* таких видов – 7.



#### 5.4 Сезонная динамика сообществ мицетобионтных водорослей

Число видов, населяющих в различные месяцы вегетационного сезона базидиокарпы *Trichaptum biforme*, колеблется от 5 до 9. Всего два вида – *Pseudococcomyxa simplex* и *Stichococcus bacillaris* – встречаются в базидиокарпах с апреля по октябрь. К этой же группе видов следует отнести и *Interfilum terricola*, не обнаруживающийся в базидиокарпах лишь в сентябре. В рамках сезонной динамики коэффициент видового сходства мицетобионтных водорослей варьирует от 0.50 до 0.75 %. По видовому составу мицетобионтов выделяется 2 кластера: в один входят виды водорослей встречающиеся с апреля по июнь, в другой – с июля по октябрь.

### Глава 6. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ СВЯЗИ МИЦЕТОБИОНТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ С ГРИБАМИ

#### 6.1 Фотосинтетическая активность мицетобионтных водорослей

Наибольшая фотосинтетическая активность зарегистрирована в базидиокарпах *Trichaptum fuscoviolaceum* и *T. biforme* (0.3–0.5 мг <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>/г • час), а у остальных видов – *Diplomitoporus flavescens*, *Stereum hirsutum*, *Stereum subtomentosum* – значимо ( $p < 0.05$ ) она более низкая и не превышает 0.2 мг <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>/г • час (Таблица 4).

Таблица 4 – Активность фотосинтетической фиксации <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> мицетобионтными водорослями, мг <sup>14</sup>C/г воздушно-сухой массы плодового тела • ч

Вид	Повторность, n	Среднее значение и ошибка
1. <i>Diplomitoporus flavescens</i>	5	0.2±0.04
2. <i>Stereum hirsutum</i>	9	0.2±0.02
3. <i>S. subtomentosum</i>	10	0.2±0.02
4. <i>T. biforme</i>	14	0.5±0.05
5. <i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	9	0.3±0.05

Отмечаемые различия по фотосинтетической активности это, скорее всего, следствие разной численности мицетобионтных водорослей в базидиокарпах разных видов грибов. Следует также отметить, что регистрируемая ассимиляция  $^{14}\text{CO}_2$ , вероятно, не в полной мере отражает фотосинтетическую активность мицетобионтных водорослей, т.к. находясь внутри базидиокарпов, они могут ассимилировать  $\text{CO}_2$ , продуцируемое грибами.

После 20 минутной экспозиции базидокарпов *Trichaptum biforme* в камерах с  $^{14}\text{CO}_2$ , содержание радиоизотопа в центральной, населенной водорослями части базидиокарпов, и в краевой, лишенной водорослей, идентично. Это может означать лишь то, что фотосинтаты уже в течение первых 20 минут поступают из водорослей в базидиокарпы грибов и равномерно в них распределяются. Радиоизотоп и на участках базидиокарпов с водорослями, и без них вначале преимущественно включается в экстрагируемые, спиртоводорастворимые соединения. Со временем содержание радиоизотопа в экстрагируемых соединениях неуклонно снижается, а в структурных возрастает. Этот процесс протекает синхронно в участках базидиокарпов с водорослями и без них и к концу 4-х суток большая часть  $^{14}\text{C}$  регистрируется в структурных соединениях.

## 6.2 Азотфиксирующая активность мицетобионтных водорослей

У грибов, в базидиокарпах которых нет мицетобионтных водорослей, а также у грибов базидиокарпы, которых населяют только эукариотические водоросли азотфиксирующая активность отсутствует, тогда как в базидиокарпах, где есть цианопрокариоты, она регистрируется (Таблица 5).

Ее уровень низкий – от 0.001 до 0.903 мг  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , в среднем 0.114 мг  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ . Наибольшая азотфиксирующая активность (0.044-0.903, в среднем 0.279 мг  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ ) регистрируется в базидиокарпах *B. adusta*, *C. unicolor*, *G. sepiarium*, *T. ochracea*. У базидиокарпов *O. leporina*, *Ph. chrysoloma*, *Ph. tremulae*, *T. pubescens* ее уровень заметно ниже и составляет 0.001-0.008 мг  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ , в среднем 0.006 мг  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ .

Таблица 5 – Нитрогеназная активность базидиокарпов ксилотрофных грибов, мг  $C_2H_4\ m^{-2}\ ч^{-1}$

Гриб-симбионт	Симбиотические цианопрокариоты	НА
<i>Bjerkandera adusta</i>	<i>Calothrix parietina</i> , <i>Nostoc</i> cf. <i>punctiforme</i>	0.079*
<i>Cerrena unicolor</i>	Отсутствуют	0.0
<i>C. unicolor</i>	<i>Calothrix parietina</i> , <i>Nostoc</i> sp.	0.044*
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	<i>Anabaena</i> sp., <i>Phormidium</i> sp.	0.089*
<i>Onnia leporina</i>	<i>Nostoc</i> sp.	0.003
<i>Phellinus chrysoloma</i>	<i>Nostoc</i> sp.	0.008
<i>Ph. tremulae</i>	<i>Anabaena</i> sp.	0.003
<i>Trametes ochracea</i>	<i>Hassallia byssoidea</i> , <i>Nostoc commune</i> , <i>Nostoc</i> cf. <i>punctiforme</i> , <i>Scytonema ocellatum</i>	0.903*
<i>T. ochracea</i>	Отсутствуют	0.0
<i>Trametes pubescens</i>	<i>Scytonema ocellatum</i>	0.008*

Примечание – \* пробы протестированы на естественное выделение этилена в суточной экспозиции

Уровень нитрогеназной активности в базидиокарпах ксилотрофных грибов почти в 30 раз ниже, чем, например, в слоевищах азотфиксирующего эпифитного лишайника *Lobaria pulmonaria* (3.191 мг  $C_2H_4\ m^{-2}\ ч^{-1}$ ), собранных в тех же районах и в тоже время, что и исследуемые базидиокарпы. Однако, она вполне сопоставима с нитрогеназной активностью цианопрокариотно-моховых ассоциаций мохового покрова лесных сообществ, диапазон которых составляет от 0.01 до 0.75 мг  $C_2H_4\ m^{-2}\ ч^{-1}$  (Egorov, 2007; Nitrogen fixation..., 2009), и биологических почвенных корочек (с доминированием цианопрокариот) арктических и горных районов: 0.03-1.3 мг  $C_2H_4\ m^{-2}\ ч^{-1}$  (Patova et al., 2016).

## ВЫВОДЫ

1. В базидиокарпах 24 видов ксилотрофных грибов присутствуют микетобионтные водоросли: 75 видов 45 родов, 26 семейств, 14 порядков, 9 классов, 4 отделов. Они населяют преимущественно однолетние (83 %), реже многолетние (17 %) базидиокарпы грибов-деструкторов лиственной, и хвойной

древесины, грибов белой и бурой гнили. Мицетобионтные водоросли развиваются и на поверхности, и внутри базидиокарпов, а их численность может достигать 20000 на мм<sup>3</sup>.

2. С базидиокарпами одного вида грибов может быть ассоциировано до 34 видов мицетобионтных водорослей, но единичный базидиокарп населяют от 2 до 12 видов. Сообщества водорослей-мицетобионтов, ассоциированные с разными видами ксилотрофных грибов, обладают определенной гостальной специфичностью, но их видовой состав не стабильный и обладает сильной индивидуальной, географической, сезонной изменчивостью. Индивидуальные различия достигают 70%, географические – 90%, а сезонные – 50%.

3. Большая часть мицетобионтных водорослей эукариотические (61 вид, 86%), меньшая – прокариотические, или цианопрокариоты (11 видов, 14%). Эукариотические водоросли – это облигатный, а прокариотические – факультативный компонент мицетобионтных сообществ. Самой крупной и облигатной группой эукариотических мицетобионтных водорослей являются представители отдела Chlorophyta (51 вид, 68%), водоросли других отделов – Ochrophyta, Charophyta – представлены небольшим числом видов (6–7), и их присутствие в составе мицетобионтов не является обязательным.

4. В составе мицетобионтных водорослей преобладают виды с коккоидными и трихальными талломами (31 вид, 41%), реже – с колониально-коккоидными и монадными (25 видов, 33%). Среди них нет облигатных мицетобионтов и все это широко распространенные эврибионтные виды. Большая часть водорослей (75%) обнаруживаются при прямом микроскопировании базидиокарпов и относятся к физиологически активному компоненту мицетобионтных сообществ, меньшая (25%) – диагностируется только на агаризированных средах и характеризует их потенциальное разнообразие.

5. В базидиокарпах мицетобионтные водоросли находятся в физиологически активном состоянии и способны к фотосинтетической ассимиляции CO<sub>2</sub>, а при наличии в их составе цианопрокариот – к азотфиксации. Их взаимоотношения с

грибами можно определить как факультативный для обоих партнеров лишайникоподобный ассоциативный симбиоз, дающий грибам доступ к дополнительному по отношению к древесине источнику углеродного и азотного питания.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ,  
ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

**Статьи в журналах из перечня научных изданий, рекомендованных ВАК РФ:**

1. Мухин В.А. Мицетобионтные водоросли-симбионты дереворазрушающих грибов / В.А. Мухин, Е.Н. Патова, И.С. Киселева, **Н.В. Неустроева**, И.В. Новаковская // Экология. – 2016. – № 2. – С. 103-108.
2. **Неустроева Н.В.** Гостальная изменчивость мицетобионтных водорослей / Н.В. Неустроева, В.А.Мухин, И.В. Новаковская, Е.Н. Патова. // Вестник Удмуртского университета. Вестн. Удмуртского ун-та, Сер. биол. “Науки о Земле”. – 2017. – Т. 27, № 3. – С. 291-296.
3. Мухин В.А. Разнообразие и азотфиксирующая активность фототрофных мицетобионтов ксилотрофных грибов / В.А. Мухин, Е.Н. Патова, М.Д. Сивков, И.В. Новаковская, **Н.В. Неустроева** // Экология. – 2018. – № 5. – С. 368-375.

**Статьи и тезисы, опубликованные в других научных изданиях:**

1. **Неустроева Н.В.** Симбиотические ассоциации ксилотрофных базидиомицетов и водорослей / Н.В. Неустроева // Экология: теория и практика: материалы всерос. конф. молодых ученых. – Екатеринбург: Гощицкий, 2013. – С. 77-80.
2. **Неустроева Н.В.** Симбиотические ассоциации ксилотрофных базидиомицетов и водорослей / Н.В. Неустроева, В.А. Мухин // Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна: тр. XIII съезда рус. ботан. о-ва – Тольятти: Кассандра, 2013. – Т.1. – С. 163-164.
3. **Неустроева Н.В.** Симбиотические ассоциации ксилотрофных базидиомицетов и водорослей на примере *Trichaptum pargamentum* (Fr.) Gunn / Н.В. Неустроева// Ломоносов-2014: междунар. молодеж. науч. форум: материалы XXI

междунар. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. – М.: МАКС Пресс, 2014. – С.180-181.

4. **Неустроева Н.В.** Интенсивность заселения симбиотическими ассоциативными фотобионтами ксилотрофных базидиомицетов *Trichaptum pargamentum* (FR.) GUNN / Н.В. Неустроева // Ботанические сады: от фундаментальных проблем до практических задач: материалы всерос. молодеж. науч.-практ. конф. – Екатеринбург, 2014. – С. 81-82.

5. **Неустроева Н.В.** Симбиотические ассоциации ксилотрофных базидиомицетов *Trichaptum pargamentum* (FR.) GUNN и водорослей / Н.В. Неустроева // Симбиоз-Россия 2014: материалы конгресса молодых биологов. – Екатеринбург, 2014. – С.138-139.

6. **Неустроева Н.В.** Углеродный обмен мицетобионтных водорослей с дереворазрушающими грибами / Н.В. Неустроева, И.С. Киселева, В.А. Мухин // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы всерос. конф. междунаро. участием. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. – С. 176-178.

7. **Неустроева Н.В.** Виды ксилотрофных базидиомицетов, симбиозирующие с мицетобионтными водорослями / Н.В. Неустроева // Тобольск научный – 2015: материалы всерос. науч.-практ. конф. с междунаро. участием. – Тобольск: ООО Принт-Экспресс, 2015. – С. 50-51.

8. **Неустроева Н.В.** Мицетобионтные водоросли, населяющие базидиокарпы ксилотрофных базидиомицетов рода *Stereum* S.F. Gray / Н.В. Неустроева, И.В. Новаковская // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы XXIII всерос. молодежной научной конференции (с элементами научной школы)», Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2016. – С. 27-29.

9. **Неустроева Н.В.** Мицетобионтные водоросли, населяющие базидиокарпы ксилотрофных базидиомицетов рода *Stereum* S.F. Gray и *Trichaptum* Murrill. / Н.В. Неустроева, И.В. Новаковская // «Экология: факты, гипотезы, модели»: материалы

всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 170-летию В.В. Докучаева, – Екатеринбург: Гощицкий, 2016. – С. 67-69.

10. **Неустроева Н.В.** Сезонная динамика мицетобионтных водорослей / Н.В. Неустроева // Зыряновские чтения: материалы XIV всерос. науч.-практ. конф. – Курган: Изд-во Курганского гос. ун-та, 2016. – С. 183-184.

11. **Неустроева Н.В.** Симбиотические ассоциации ксилотрофных грибов: таксономический и биоморфологический состав мицетобионтных водорослей / Н.В. Неустроева, В.А. Мухин // Современная микология в России: материалы 4-го Съезда микологов России. – М.: Национальная академия микологии, 2017. – Т.6. – С. 389.

12. Мухин В.А. Лишайникоподобные симбиотические ассоциации ксилотрофных грибов и водорослей / В.А. Мухин, Н.В. Неустроева, Е.Н. Патова, И.В. Новаковская / Экология и география растений и растительных сообществ: материалы IV международ. научн. конф. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та; Гуманитарный ун-т, 2018. – С. 593-599.

13. **Неустроева Н.В.** Индивидуальная и географическая изменчивость таксономического и биоморфологического состава водорослей-симбионтов ксилотрофных базидиомицетов / Н.В. Неустроева // «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы IV всерос. научн. конф. и шк. для молодых ученых. – СПб.: Реноме, 2018. – С. 311-314.

14. Lichen-like Symbiotic Associations of Wood-decaying Fungi and Algae / V. A. Mukhin, N. V. **Neustroeva**, E. N. Patova, I. V. Novakovskaya // I. Biodiversity and Ecology of Photobionts. Ecology and Geography of Plants and Plant Communities. – Vol. 2018. – P. 134-142.

Подписано в печать 19.02.2019  
Бумага офсетная. Гарнитура «Таймс»  
Формат 60x84 1/16. Объем 1 авт. Л.  
Заказ №3641. Тираж 100экз.  
Отпечатано в типографии «КоПИрка»  
620144, г. Екатеринбург, ул. Хохрякова, 98