

*На правах рукописи*



**ФИЛИППОВА Нина Владимировна**

**СООБЩЕСТВА ГРИБОВ ВЕРХОВЫХ БОЛОТ СРЕДНЕЙ ТАЙГИ  
ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

03.02.08 – экология (биология)

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2016

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования  
«Югорский государственный университет»

**Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор  
**Лапшина Елена Дмитриевна**

**Официальные оппоненты:** **Мухин Виктор Андреевич**  
Заслуженный деятель науки РФ,  
доктор биологических наук, профессор,  
ФГБУН Институт экологии растений и животных  
УРО РАН, главный научный сотрудник;

**Горбунова Ирина Александровна**  
кандидат биологических наук, ФГБУН  
Центральный сибирский ботанический сад СО  
РАН, старший научный сотрудник.


**Ведущая организация** – ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН.

Защита состоится **17 мая** 2016 г. в **13.00** часов на заседании диссертационного совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.  
Факс: (383) 330-19-86.  
E-mail: botgard@ngs.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>

Автореферат разослан **31 марта** 2016 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
доктор биологических наук

  
Ершова Эльвира Александровна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследований.** Одним из основных факторов, определяющих формирование и существование торфяных экосистем, является превышение скорости образования первичной продукции над скоростью ее разложения, в результате чего накапливается значительный запас растительных остатков в виде торфа. Основная часть торфяников мира (до 80 %) сосредоточена в бореальной климатической зоне, где их формирование идет на протяжении последних 10 тыс. лет (Wieder, Vitt, 2006). Накопленное за это время органическое вещество составляет до 10-16% всех запасов наземного мертвого органического вещества (мортмассы), определяя важность торфяных экосистем бореальной зоны в глобальном круговороте углерода (Thormann, 2011).

Характер деструкции органического вещества определяется абиотическими и биотическими факторами. Среди последних, первостепенное значение имеют сообщества почвенной микрофауны, бактерий и грибов. В деструкции органического вещества аэробной зоны торфа преобладающая роль отводится жизнедеятельности грибных организмов (Gilbert, Mitchel, 2006; Thormann, 2006). Установлено, что микобиота торфяных болот к настоящему времени насчитывает около 700 таксонов из четырех фил грибов (Thormann, Rice, 2007). Изучение грибных сообществ осуществлялось в разных типах торфяных болот, большая часть работ проведена в России, Канаде и на севере Западной Европы. Среди работ, касающихся видового состава и распространения грибов в торфяной залежи, преобладают работы с применением культуральных методов (Golovchenko et al., 2013; Thormann, 2006; Thormann, 2011; Грум-Гржимайло, 2013; Чернов, 2013). Менее представлены исследования сообществ макромицетов с применением метода прямого наблюдения (Favre, 1983; Kalamees, Raitviir, 1982; Lange, 1948; Salo, 1993; Stasinska, 2011). Исследования посвящены также другим сообществам грибов торфяных болот, таким как дрожжи (Качалкин и др., 2005; Качалкин, 2010), хитридиомицеты (Czeczuga, 1993; Zattaw, 1981), водные гифомицеты (Прохоров, Бодягин, 2008), микоризообразователи болотных растений (Thormann et al., 1999), лихенизированные грибы (Лапшина, Конева, 2010) и др. Небольшое число работ посвящено сообществам грибов на растительном опаде (Thormann et al., 2001; Thormann et al., 2004).

В ходе разложения мортмассы наблюдаются сукцессии ценозов грибов – где виды обладающие способностью к разложению разных химических компонентов сменяют друг друга во времени (Deacon, 1997). Выявление полной картины сукцессии микобионтов в торфяниках затрудняет преобладание культуральных методов, которые не позволяют выявить полные списки групп грибов, участвующих в разложении комплексных структурных полимеров на последней стадии сукцессии (Thormann, 2006). В последнее время в изучении микоценоза торфяников стали применяться молекулярные методы (Artz et al., 2007; Trinder et al., 2008; Thormann, 2007).

В настоящей работе для изучения сообществ грибов верховых сфагновых болот мы применяли метод прямого наблюдения, который до сих пор слабо использовался в микологических исследованиях болотных экосистем (Thormann, Rice, 2007).

Территория таежной зоны Западной Сибири является одной из наиболее сильно заторфованных на Земном шаре. Здесь абсолютно преобладают экосистемы верховых сфагновых болот. При этом целенаправленных исследований сообщества грибов этих экосистем на данной территории до наших исследований не проводилось.

**Целью** настоящей работы являлось выявление видового состава и экологической структуры сообществ грибов верховых болот в таежной зоне Западной Сибири методом прямого наблюдения.

### **Задачи исследования:**

1. Разработка методики количественного описания сообществ грибов верховых сфагновых болот, выявляемых методом прямого наблюдения.
2. Описание таксономического состава и экологической структуры сообщества грибов на опаде *Andromeda polifolia* L.
3. Выявление видового состава сообществ грибов на опаде других вересковых кустарничков и травянистых растений, на сфагнуме, древесине и иных субстратах.
4. Описание видового состава и экологической структуры сообществ макромицетов.
5. Таксономический и экологический анализ микобиоты верховых болот.
6. Выявление редких видов макромицетов верховых болот, имеющих природоохранное значение.

### **Основные положения диссертации, выносимые на защиту:**

1. Видовое разнообразие грибов верховых сфагновых болот Западной Сибири, выявляемое методом прямого наблюдения, значительно превышает количество микромицетов торфяной залежи установленное методом выделения в культуру.

2. Экосистемы верховых болот среднетаежной зоны Западной Сибири отличаются высоким видовым разнообразием грибов, которое составляет половину известного к настоящему времени богатства микобиоты торфяных болот мира в целом.

**Научная новизна.** Впервые для таежной зоны Западной Сибири изучено видовое разнообразие микобиоты верховых болот методом прямого наблюдения. Всего выявлено около 350 видов. Из числа видов с законченным определением 118 являются новыми для микобиоты торфяных болот мира (Thomann, Rice, 2007), что расширяет ее богатство на 20%. Около 100 видов с законченным определением впервые указываются для таежной зоны Западной Сибири. Описан новый для науки вид: дискомицет на опаде багульника болотного – *Micropeziza curvatispora* Filippova, U. Lindemann, Helleman sp. nov. (Lindemann et al., 2014). Разработаны и апробированы методики количественной характеристики сообществ грибов верховых болот в рамках метода прямого наблюдения. Впервые приводятся количественные соотношения видового разнообразия грибов и сосудистых растений в растительных сообществах верховых болот, изучена таксономическая и экологическая структура сообществ грибов. Доказано, что метод прямого наблюдения вносит значительный вклад в выявление видового разнообразия микобиоты верховых болот.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Изучение качественных и количественных характеристик микоценоза торфяных болот имеет большое теоретическое и практическое значение в свете важности той роли, которую играют грибы в процессах деструкции органического вещества и круговорота углерода в экосистемах. Результаты проведенного нами исследования дополняют и расширяют сведения о географическом распространении многих, в том числе редких, видов грибов, об их морфологии, экологии и функциональной роли в экосистемах торфяных болот таежной зоны Западной Сибири. Создана коллекция, включающая около 750 гербарных экземпляров и база данных с полным описанием характеристик местообитания и морфологическими описаниями образцов. Полученные результаты были использованы для составления списков грибов Красной книги Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (Васин, Васина, 2013). Материалы исследования могут быть использованы в учебном процессе в лекционных курсах и на практических занятиях в высших учебных заведениях при подготовке специалистов по направлениям «Биология», «Экология и природопользование» и «Биотехнология».

**Апробация работы.** Материалы диссертационной работы доложены на конференциях: "Современная микология в России" (Москва, 2008); "X Рабочее совещание Комиссии по изучению макромицетов Русского Ботанического Общества" (Москва,

2008); "Экология и природопользование в Югре" (Сургут, 2009), "XI Рабочее совещание Комиссии по изучению макромицетов Русского Ботанического Общества" (Ханты-Мансийск, 2010); "Конференция памяти А.А. Дунина-Горкавича – лесоведа и краеведа Югры" (Ханты-Мансийск, 2012); всероссийская конференция с международным участием "Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии" (Екатеринбург, 2015).

**Личный вклад соискателя.** В основу диссертационной работы положены результаты полевых исследований сообществ грибов верховых болот, проведенных лично автором в 2009-2013 гг. Анализ, статистическая обработка и представление материалов выполнены лично автором.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 20 работ, из них 4 статьи в рецензируемых журналах рекомендованных ВАК РФ для защиты кандидатских диссертаций.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 143 страницах м.п. текста, включает 20 таблиц и 20 рисунков. Работа состоит из введения, 5 глав, выводов, списка литературы из 164 наименований, в том числе – 114 на иностранных языках, списка иллюстративного материала и 1 приложения.

**Благодарности.** Автор признателен специалистам по разным систематическим группам, оказавшим помощь в определении и консультации в ходе выполнения работы: И.В. Змитровича (кортициоидные грибы), И.В. Ставишенко (дереворазрушающие грибы), Е.С. Попова (дискомицеты), В.Ф. Мальшеву (гетеробазидиоидные грибы), О.В. Морозову (*Entoloma*), Ю.К. Новожилова (миксомицеты), R.K. Schumacher (*Venturiaceae*), A.N. Miller (*Lasiosphaeria*). Большую помощь в определении дискомицетов оказали онлайн консультации Н.-О. Baral и других специалистов на микологическом форуме AscoFrance. Глубоко благодарна моему научному руководителю Елене Дмитриевне Лапшиной за возможность проведения работы на базе стационара Мухрино и внимательное руководство в ходе подготовки диссертации.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Глава 1. История и методы изучения сообществ грибов торфяных болот

Методы изучения сообществ грибов торфяных болот соответствуют основным направлениям в изучении сообществ грибных организмов в целом: это классические наблюдения плодоношений грибов, выделение чистых культур из субстратов в лаборатории, биохимические и молекулярные исследования. Каждый подход имеет свои преимущества и недостатки, но в совокупности они обеспечивают наиболее полное выявление видового состава грибов в экосистеме (Dighton et al., 2005). В количественном анализе сообществ грибов применяют такие показатели как оценка видового богатства, индексы видового разнообразия, построение графиков ранг-обилие, расчет коэффициентов сходства сообществ и др. (Zak, Willig, 2004). В отличие от классификации растительных сообществ, выделение микоценотических синтаксонов и их наименование не получило широкого распространения. Сообщества грибов описывают в рамках фитоценотических таксонов (Hawksworth, Mueller, 2005) или используют традиционные экологические группы, такие как грибы листового опада, дереворазрушающие грибы, эндофиты, паразиты растений, паразиты животных, копрофильные грибы и др.

Торфяные болота сочетают в себе свойства наземных и водных экосистем, и представленные здесь экологические группы грибов отражают эту характеристику.

Обводненные участки болот служат местообитанием для водных гифомицетов (Прохоров, Бодягин, 2008). Исследования микромицетов и дрожжей в толще торфяной залежи проводились с применением методов почвенной микробиологии рядом исследователей в России и за рубежом (обзор работ в Thormann, 2006; Чернов, 2013). Растущие в торфяных болотах растения являются в большинстве своем микоризообразователями, структура соответствующих сообществ грибов изучалась морфологическими и молекулярными методами (Robertson et al., 2006; Thormann, 1999; Wurzburger et al., 2004). Традиционный метод наблюдения плодовых тел позволил выявить список видов макромицетов торфяных болот. Многие из этих видов являются микоризными, другие сапротрофами в торфе и подстилке (Favre, 1983; Kalamees, Raitviir, 1982; Lange, 1948; Salo, 1993; Stasinska, 2011). В результате обобщения литературных данных установлено, что микобиота торфяных болот мира к настоящему времени насчитывает около 700 таксонов из четырех фил грибов (Thormann, Rice, 2007). Аскомицеты и базидиомицеты в этом списке представлены примерно в равном количестве и составляют большинство (86%), зигомицеты и хитридиомицеты представлены меньшим числом видов.

Функциональной характеристике различных сообществ грибов торфяных болот уделено внимание в большом числе работ. Выявлено распределение различных фракций биомассы (грибной мицелий, споры, клетки дрожжей) в торфяных залежах различных типов (Звягинцев и др., 1991; Golovchenko et al., 2002; Качалкин, 2005; Golovchenko et al., 2007; Грум-Гржимайло, 2012). Показано преобладание мицелия в верхнем аэробном слое торфяной залежи и наличие во всем слое торфа жизнеспособных пропагул, часть из которых способны к факультативному анаэробному существованию (Golovchenko, Polyanskaya, 1999; Грум-Гржимайло, 2012). Различными методами (PFLA, люминесцентная микроскопия, выделение в культуру) проводилась оценка общей биомассы грибов в торфе и ее отношение к биомассе других микроорганизмов (Wynn-Williams, 1982; Sundh et al., 1997; Andersen, 2010; Golovchenko et al., 2007; Jaatinen, 2007). В ряде экспериментов проводилось изучение скорости разложения органического вещества разными видами грибов под влиянием разных факторов окружающей среды (Thormann et al., 2002; Thormann et al., 2004; Thormann, 2011; Rice et al., 2006). На ультраструктурном уровне изучались особенности разложения сфагновых мхов и других субстратов торфа разными видами болотных микромицетов (Tsuneda et al., 2001; Rice et al., 2006). На молекулярном уровне в ряде работ проводилась оценка ферментативной активности видов грибов, выявленных в торфяных болотах (Thormann et al., 2001; Thormann et al., 2002; Schulz, 2005; Грум-Гржимайло, 2012).

В заключительной части главы приводится обзор микологических исследований, проведенных ранее на территории Ханты-Мансийского автономного округа (ХМАО), включающего основную часть среднетаежной зоны Западной Сибири. Целенаправленное изучение микобиоты верховых сфагновых болот в регионе в рамках данной работы проведено нами впервые.

## **Глава 2. Материалы и методы**

Основная часть работы выполнена автором в 2012 и 2013 гг. на двух болотных массивах в окрестностях г. Ханты-Мансийска (Рис. 1): болото Чистое (61.059°N, 69.466°E) и болото Мухрино (60.892°N, 68.674°E), репрезентативных по основным характеристикам для зоны выпуклых сфагновых болот таежной зоны Западной Сибири (Кац, 1971; Лисс и др., 2001).

Видовой состав грибов изучался маршрутным методом со сбором плодовых тел (макромицеты) и субстратов с плодоношениями (микромицеты). Одновременно записывались растительные сообщества, координаты, субстраты и другая информация экологического плана. Описание плодовых тел осуществлялось в живом виде,

микроскопирование – также преимущественно в живом виде. Создана коллекция и база данных насчитывающая около 750 образцов с полными описаниями, хранящаяся в Фунгрии Югорского государственного университета (ЮГУ) (Приложение). Определение осуществляли по отечественным и зарубежным определителям; по определению таксономического ранга грибов ряда таксономических групп была оказана помощь специалистов.

Структурные характеристики сообществ грибов верховых болот изучали на болотном массиве (Мухрино) в течение одного года. Сообщества микромицетов на растительном опаде наблюдали на примере 12 болотных растений: *Andromeda polifolia*, *Chamaedaphne calyculata*, *Ledum palustre*, *Betula nana*, *Oxycoccus palustris*, *Rubus chamaemorus*, *Eriophorum vaginatum*, *E. russeolum*, *Scheuchzeria palustris*, *Carex limosa*, *Drosera anglica*, *Menyanthes trifoliata*. Отмершие части каждого растения собирали в нескольких точках болота три раза в течение вегетационного сезона. Субстрат (около 100 г) изучали в лаборатории под лупой при увеличении 8-50 раз. Впервые встреченные находки видов регистрировали и обрабатывали для хранения в коллекции. Обилие видов оценивали по трехбалльной шкале: 1 – редко, 2 – часто и 3 – обильно встречающиеся виды.

Сообщество грибов модельного вида – подбела многолистного (*Andromeda polifolia*) было изучено подробнее остальных на микроплощадках, заложенных в трех типах растительных сообществ: сосново-кустарничково-сфагновое болото (рям), осоково-шейхцериево-сфагновая топь и кустарничково-пушицево-сфагновая мочажина. Предварительно на тестовой площадке оценивали необходимое число листьев опада для максимального выявления видового богатства в одной точке. Заметный перегиб кривой накопления новых видов отмечали после 300 листьев, это число было принято за размер пробы на всех площадках. Всего заложено 15 площадок для отбора листового опада (пять повторностей в каждом типе для последующего статистического анализа). Параллельно измеряли следующие экологические параметры на каждой площадке: уровень болотных вод, высота побегов андромеды, pH и электропроводность. Статистическую обработку данных об обилии видов на площадках проводили методами построения матриц коэффициентов сходства (метод Chord distance) и на их основе кластерных дендрограмм (метод Average agglomerative clustering). Связь между обилием видов на площадках и параметрами среды анализировали методом ординации (Redundancy analysis).

Описание и анализ сообщества макромицетов проводился по принятым в микоценологии методикам (Arnolds, 1992; Mueller et al., 2005). Закладывали постоянные учетные площадки в двух типах растительных сообществ: сосново-кустарничково-сфагновое болото (рям) и осоково-шейхцериево-сфагновая топь. Внутри площадки учет плодовых тел проводился на круглых микроплощадках размером 5 м<sup>2</sup>, расположенных на расстоянии 5 м друг от друга. Размер учетной площади, необходимый для выявления максимального видового богатства в одной точке, определяли по кривой накопления новых видов. Для сообществ рямов принят размер площади равный 300 м<sup>2</sup> (60 микроплощадок), для топей 200 м<sup>2</sup> (40 микроплощадок). Всего было заложено по 10 площадок в пределах каждого типа растительного сообщества. Половину площадок посещали два раза в течение сезона, полученные данные позволили получить предварительную информацию о динамике плодоношения макромицетов. Анализ данных об обилии видов проводили как методом построения диагностической таблицы, так и статистическими методами (выявление коэффициентов сходства с последующим построением кластерных дендрограмм). Для статистической обработки данных использовали свободное программное обеспечение EstimateS (Colwell, 2014) и R (R core team).

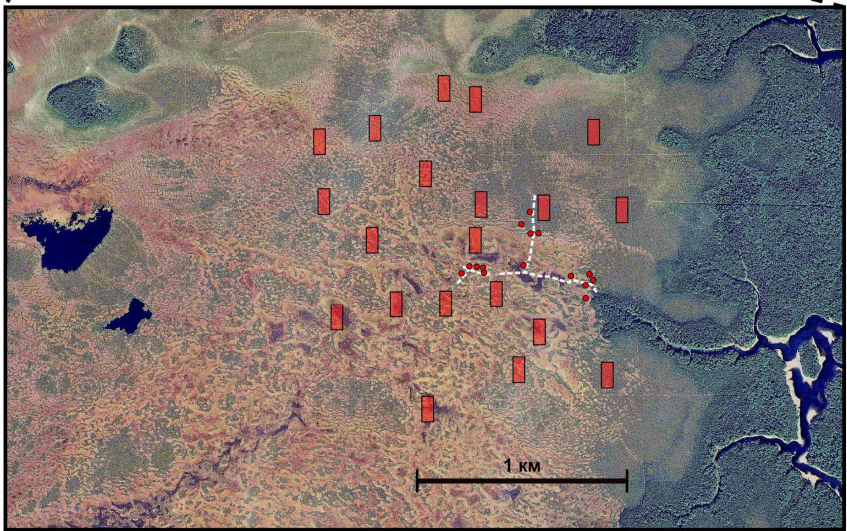


Рис. 1. Вверху: географическое положение двух болотных массивов в районе г. Ханты-Мансийска (космоснимок Landsat); внизу: расположение площадок для учета макромицетов (прямоугольники) и проб листьев андромеды (точки), пунктиром обозначены экспериментальные мостки полевого стационара (космоснимок QuickBird).



### Глава 3. Природные условия и геоботаническая характеристика верховых болот района исследований

Территория исследования расположена в зоне средней тайги Западной Сибири. По данным метеостанции Ханты-Мансийска климат этой зоны является умеренно-континентальным со среднегодовой температурой воздуха  $-1,3$  °С. Средняя температура самого холодного месяца (январь)  $-19,8$  °С, самого теплого (июль)  $18$  °С. На летний период приходится большая часть суммы осадков (75-83%), среднее годовое количество которых составляет 494 мм, с максимумом до 753 мм. Среднегодовое количество продолжительность вегетационного периода – 98 дней (Трясцин, 2007).

Активное заболачивание территории таежной зоны Западной Сибири обусловлено плоским рельефом, широким распространением слоистых слабо проницаемых почв и превышением осадков над испарением (Лисс и др., 2001). Средняя заболоченность подзоны средней тайги составляет около 47%, где абсолютно преобладают выпуклые олиготрофные болота и небольшие площади занимают мезотрофные и эутрофные типы болот (Лисс и др., 2001).

Два обследованных болота – Мухрино и Чистое, являются типичными олиготрофными массивами с узкой периферийной мезотрофной каймой и включают характерные для верховых болот типы растительных сообществ (Филиппов, Лапшина, 2008). Обширные площади относительно хорошо дренированных поверхностей на склонах заняты сосново-кустарничково-сфагновыми (рямы), рямово-мелкомочажинными и кустарничково-пушицево-сфагновыми сообществами с хорошо выраженным древесно-кустарничковым ярусом и доминированием в сфагновом покрове *Sphagnum fuscum*. По плоским сильно обводненным участкам расположены олиготрофные и мезоолиготрофные шейхцериево-осоково-сфагновые топи и сплавины, где высокий уровень болотных вод препятствует росту деревьев и кустарничков. Широким распространением пользуются грядово-мочажинные и грядово-топьяные комплексы.

Растительные сообщества обследованных болот представлены шестью ассоциациями в классах Scheuchzerio-Caricetea nigrae и Oxycocco-Sphagnetum (Лапшина, 2010): Scheuchzerio palustris-Sphagnetum cuspidati, Eriophoro vaginati-Sphagnetum baltici, Sphagno-Eriophoretum russeoli, Hepatico-Rhynchosporetum albae, Ledo-Sphagnetum fuscum, Mylio anomalae-Sphagnetum fuscum. Флора обследованных сообществ насчитывает около 40 видов высших сосудистых растений и такое же число мохообразных (Лапшина, 2004).

### Глава 4. Сообщества грибов верховых болот

**Общий анализ разнообразия грибов.** Всего в сообществах грибов верховых болот среднетаежной зоны Западной Сибири методом прямого наблюдения выявлено около 350 видов. На настоящий момент до вида определено 153 таксона, до рода – 110, до таксономической единицы выше рода – 66. В составе выявленной микобиоты преобладают дискомицеты и агарикиоидные базидиомицеты (Рис. 2). Таксономическая структура выявленного списка представлена 30 порядками, 87 семействами и 147 родами. Первые десять порядков включают 77% видов, это Helotiales, Agaricales, Rhytismatales, Pleosporales, Boletales, Microthyriales, Capnodiales, Russulales, Hymenochaetales, Pezizales. Наиболее многовидовыми являются семейства Dermateaceae, Hyaloscyphaceae, Demateaceae, Helotiaceae, Strophariaceae, Rhytismataceae, Cortinariaceae, Melanconiaceae, Sphaeropsidaceae, Microthyriaceae. Наиболее многовидовыми родами являются *Mollisia* (16 видов), *Cortinarius* (15 видов), *Galerina* и *Lophodermium* (по 11 видов), *Hyaloscypha*, *Huophiloma* и *Mycosphaerella* (по 5 видов).

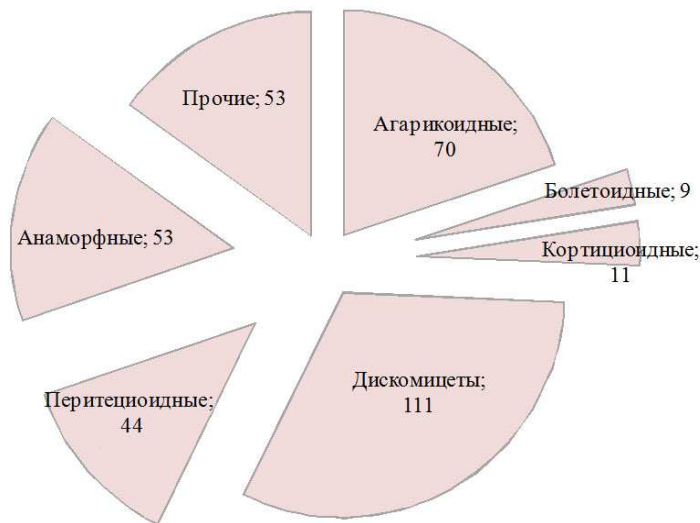


Рис. 2. Относительное распределение видов выявленной микобиоты верховых болот по традиционным морфологическим группам.

В экологической структуре сообщества грибов преобладают сапротрофы (80%), микоризные виды составляют 10%, паразиты и факультативные паразиты около 7%. Из сапротрофов, большинство видов заселяют опад растительного происхождения и сфагнома, более 50 видов найдены на лигнифицированных субстратах (древесина сосны, веточки кустарничков). Число видов грибов, связанных с определенными сосудистыми растениями, варьирует от 6 на *Menyanthes trifoliata* до 84 на *Pinus sylvestris*. На сфагновых мхах в целом зарегистрировано 57 видов (Рис. 3). Большая часть видов грибов (85%) зарегистрирована только на одном виде растения, остальные виды – на нескольких видах растений.

**Сообщества грибов на растительном опаде.** На растительном опаде 12-ти болотных трав и кустарничков выявлено около 200 видов грибов, из них 150 видов в ходе мониторинга в 2013 г. и 50 видов маршрутным методом. Проведено описание видового состава сообществ и оценка обилия видов по трехбалльной шкале. Самый богатый видовой состав грибов отмечен на кустарничках *Chamaedaphne calyculata* и *Andromeda polifolia* (42 и 39 видов соответственно) (Рис. 3).

Близки к этим значения видовой богатства грибов на двух других эрикоидных кустарничках: клюкве болотной (*Oxycoccus palustris*) – 31 вид и багульнике (*Ledum palustre*) – 26 вид. Достаточно богат видовой состав грибов на пушице влагалищной (*Eriophorum vaginatum*) – 24 вида, и морошке (*Rubus chamaemorus*) – 21 вид. Количество видов, выявленных на растительном опаде других растений было менее 20. Также небольшое богатство грибов выявлено на листьях карликовой березки (*Betula nana*).

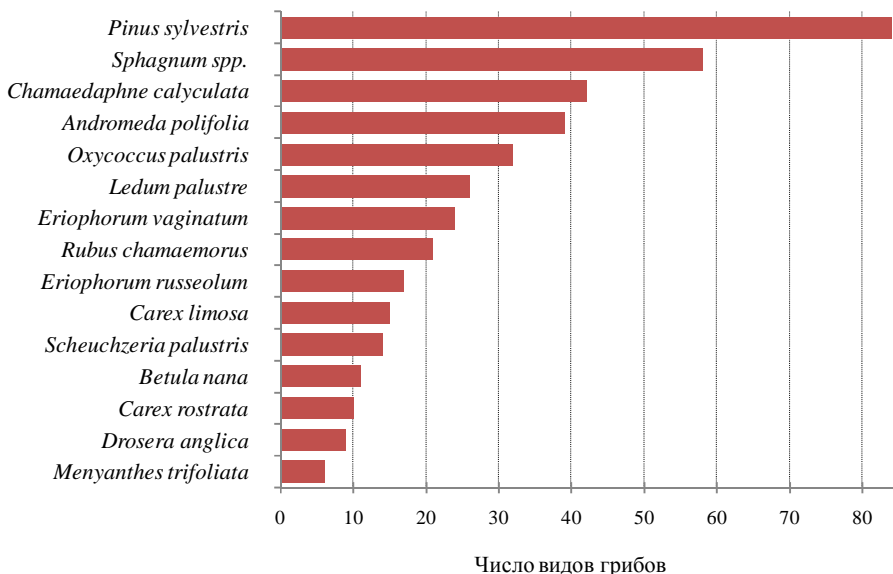


Рис. 3. Общее число видов грибов на высших сосудистых растениях.

**Сообщество грибов на *Andromeda polifolia*.** Всего в сообществе грибов на листовом опаде андромеды выявлено 37 видов. В таксономическом отношении преобладают анаморфные аскомицеты (15 видов) и виды порядка Helotiales (10 видов). Меньшим числом представлены локулоаскомицеты (8 видов) и пиреномицеты (4 вида). Большая часть видов является сапротрофами на опаде листьев, из них 5 видов могут характеризоваться в качестве факультативных паразитов, один вид (*Rhizisma andromeda*) паразитирует на живых растениях. Практически все виды грибов обнаружены на листовом опаде растения, один вид – *Sporomega degenerans* зарегистрирован на веточках.

Анализ встречаемости видов грибов на листьях андромеды показал высокую степень доминирования одного вида (*Coccomyces duplicarioides*) (Рис. 4), несколько видов грибов встречаются довольно регулярно (*Cladosporium* sp. 03, *Rhizisma andromedae*, *Microthyriaceae* Gen. sp. 02, *Gibbera andromedae*, *Physalospora vaccinii*, *Demateaceae* Gen. sp. 4, *Hyaloscyphaceae* Gen. sp. 02). Виды грибов с редкими и единичными находками составляют около половины (42%) всего выявленного списка. В рамках метода прямого наблюдения установлено, что около половины листьев андромеды были заселены хотя бы одним видом (остальные – пустые), на пятой части листьев обнаружено по два вида грибов, небольшая доля этого субстрата заселена тремя видами.

Около половины выявленного видового списка являются сапротрофами широкого профиля и заселяют опад не только андромеды, но также других болотных растений. Из двадцати видов, отмеченных только на этом кустарничке, виды с высоким постоянством могут считаться узко специализированными на данном растении, это *Coccomyces duplicarioides*, *Hyaloscyphaceae* sp. 1 и *Rhizisma andromedae*.

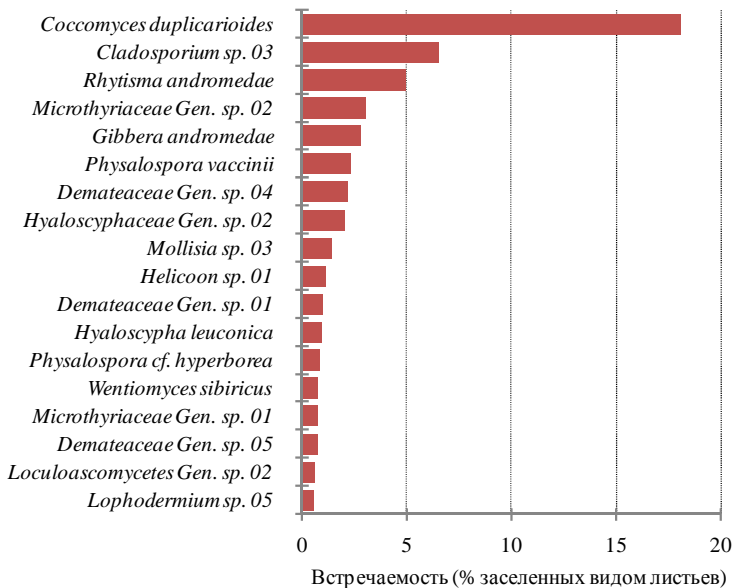


Рис. 4. Частота встречаемости видов грибов на опаде *Andromeda polifolia* (виды с <1% встреч не показаны).

Анализ структуры сообщества грибов на листьях андромеды в зависимости от типов растительных сообществ проводили методом построения матрицы коэффициентов сходства между 15-ю площадками, заложенными в трех типах растительных сообществ. На кластерной дендрограмме пробы из одного растительного сообщества не объединились в общий кластер (Рис. 5). На основании чего сделан вывод, что структура сообщества грибов на опаде кустарничка не зависит от типа растительного сообщества. Проведенная ординация выявила наличие связи между обилием ряда видов грибов и уровнем болотных вод (Рис. 6). При этом видами, предпочитающими субстрат с низкой влажностью, являются: *Cladosporium sp. 05*, *Microthyriaceae Gen. sp. 02*. Виды, связанные с сильно увлажненным субстратом топей: *Cocomyces duplicarioides*, *Mollisia sp. 03*, *Demateaceae Gen. sp. 02* и *Rhytisma andromeda*.

Кривая накопления новых видов, построенная по итогам отбора всех проб (4400 листьев) показала достаточно полное выявление видового разнообразия грибов на опаде андромеды в изученных сообществах (Рис. 7).

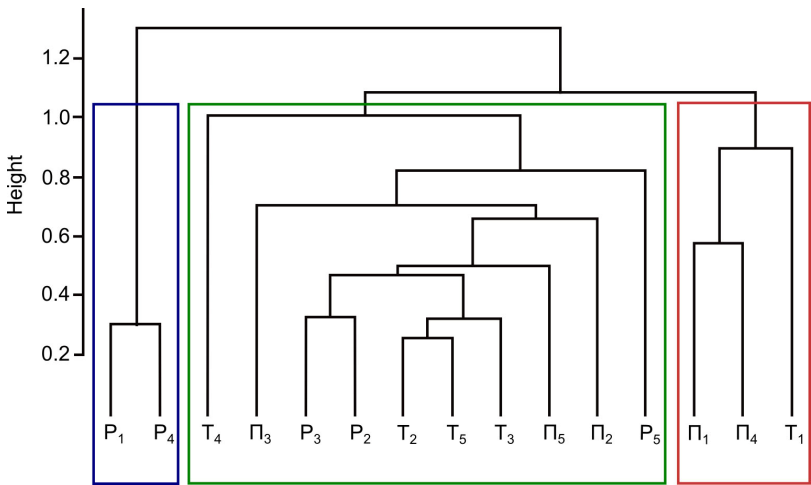


Рис. 5. Кластерная дендрограмма, построенная на основе матрицы коэффициентов сходства между 15-ю пробами опада листьев андромеды в трех типах растительных сообществ: P – рямы, П – пушицево-сфагновые мочажины, Т – осоково-шейхцериево-сфагновые топи.

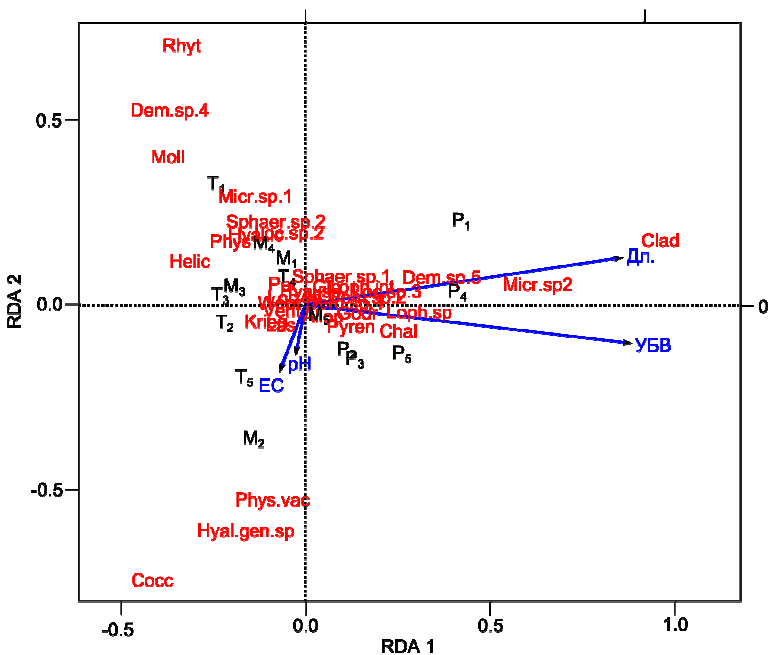


Рис. 6. Ординация (Redundancy analysis) между 15-ю пробами опада листьев андромеды и экологическими параметрами: УБВ – уровень болотных вод, Дл. – длина побегов андромеды, рН – кислотность, ЕС – электропроводность; обозначения растительных сообществ как на Рис. 5.

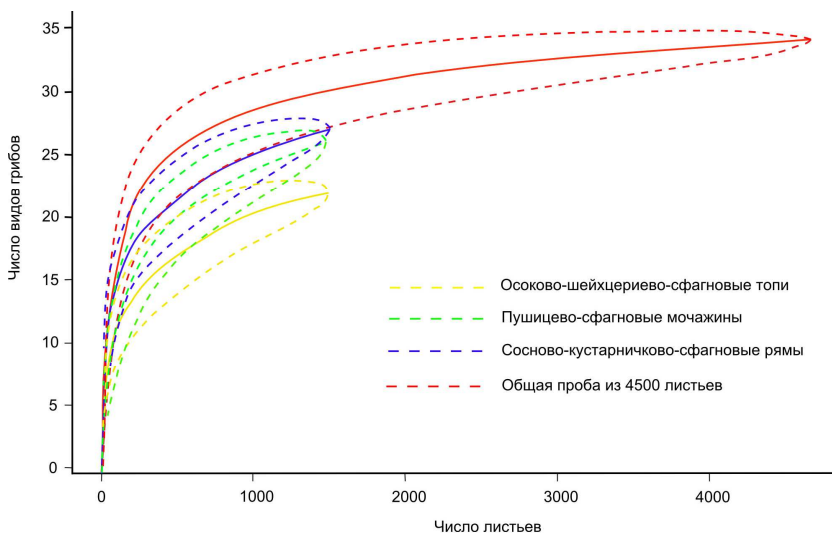


Рис. 7. Кривая накопления новых видов в сообществах грибов на листьях *Andromeda polifolia*, построенная по итогам отбора всех проб (4400 листьев); среднее с 95% отклонением.

**Сообщества макромицетов верховых болот.** Всего выявлено 59 видов макромицетов, из них 3 вида – аскомицеты и 56 – базидиомицеты. Последняя группа представлена двумя порядками (Agaricales, Boletales) и 15-ю семействами.

В экологической структуре макромицетов верховых болот примерно поровну представлены сапротрофы, отмеченные на сфагнуме (28 видов), и виды, формирующие микоризу с болотной сосной и карликовой березкой (*Betula nana*) (27 видов), несколько видов являются сапротрофами на других субстратах, один вид (*Tephroclybe palustris*) паразитирует на сфагнуме.

Анализ встречаемости макромицетов на площадках, заложенных в двух типах растительных сообществ методом кластерных дендрограмм (Рис. 8), и при помощи диагностической таблицы (Табл. 1) показал наличие двух хорошо различающихся сообществ макромицетов, соответствующих двум типам растительных сообществ (сосново-кустарничково-сфагновые яры и осоково-шейхцериево-сфагновые топи).

*Сообщество макромицетов осоково-шейхцериево-сфагновых топей.* Общее видовое богатство составляет 15 видов (5-8 видов на площадку), из них 6 видов зарегистрированы маршрутным методом. Десять видов встречаются только в этом типе фитоценоза и не обнаружены в рядах. Из них характерные регулярно встречающиеся виды: *Galerina sphagnicola*, *Hypholoma idum*, *Ascocoryne turficola*, *Arrhenia onisca*, *Psilocybe turficola*. Структура сообщества макромицетов топяных фитоценозов представлена четырьмя классами обилия. *Galerina sphagnicola* абсолютно доминирует в сообществе (VI класс обилия). Только два вида грибов в этом сообществе относятся к редким (I-II классы) и преобладают виды с четвертым (IV) классом обилия.

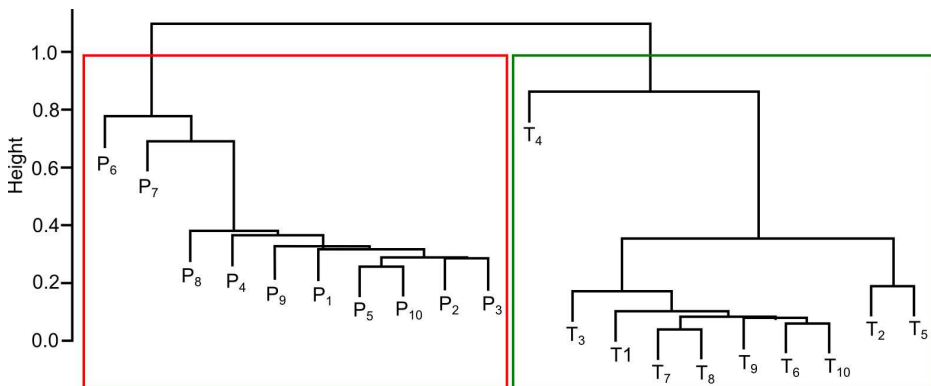


Рис. 8. Кластерная дендрограмма, построенная на основе матрицы коэффициентов сходства между 20-ю учетными площадками макромицетов в двух типах растительных сообществ: P – рьямы, T – топи.

Кривые накопления новых видов, построенные по данным всех учетных площадок, позволили провести сравнение числа видов на площадь и оценить видовое богатство между двумя типами сообществ макромицетов (Рис. 9). Получены значения о видовом богатстве на площадь: 35 видов на  $1000 \text{ м}^2$  в рьямах и 8 видов на  $1000 \text{ м}^2$  в топиях. Экстраполяция кривых (двукратное статистическое увеличение числа проб) показала, что видовое богатство сообщества макромицетов в топиях можно считать полностью выявленным (после экстраполяции только 0,4 новых вида могут быть найдены дополнительно). Для сообществ рьямов кривая продолжает расти: 4 новых вида после двукратного увеличения числа проб. Таким образом, сосново-кустарничково-сфагновые болота имеют более высокое разнообразие макромицетов и видовое богатство здесь еще может расти при увеличении площади наблюдения.

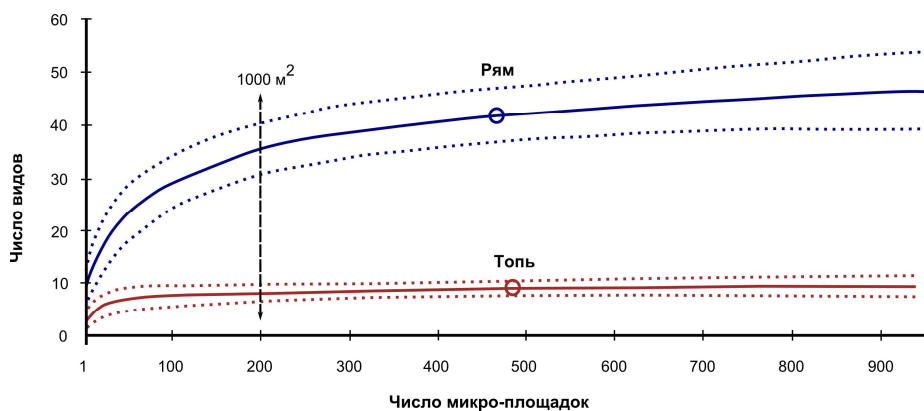


Рис. 9. Кривые накопления видов, построенные на основе учета всех микроплощадок рьямов и топей с экстраполяцией реального числа (точка на кривой) в два раза; показаны средние с 95% отклонением.

Динамика плодоношения макромицетов на верховом болоте. Из наблюдений, проведенных маршрутным методом, установлено, что начало появления карпофоров макромицетов в изученных сообществах отмечается в июле месяце. Максимум плодоношения наблюдался в 2013 г. в начале сентября. Конец плодоношения определяется первыми глубокими заморозками. В 2013 г. это время пришлось на начало октября, когда ночная температура воздуха опустилась до  $-10^{\circ}\text{C}$ . К концу периода наблюдения плотность карпофоров макромицетов увеличилась в 5 и 9 раз в топах и рямах соответственно (Рис. 10). При этом видовое богатство в течение этого периода менялось незначительно.

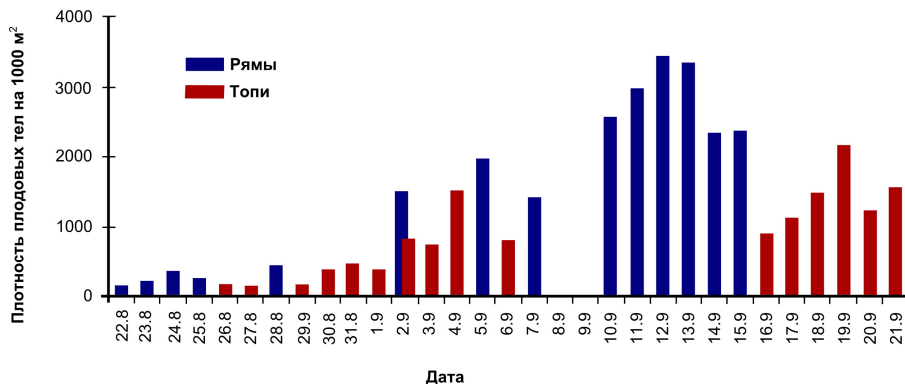


Рис. 10. Динамика плодоношения макромицетов на верховом болоте по данным мониторинга плодовых тел на площадках.

**Сообщество дереворазрушающих грибов.** На валежинах и пнях болотной формы сосны (*Pinus sylvestris* f. *litwinowii*) на двух болотных массивах нами собрано около 100 образцов грибов, из которых определено 49 видов из шести групп: кортициоидные (28 видов), гетеробазидиоидные (6), полипороидные (2), агарикиоидные (1), клавариоидные базидиомицеты (1) и дискомицеты (11 видов). С частыми находками на древесине отмечены два ксеротолерантных вида: *Antrodia xantha*, *Sistotremastrum suecicum*. В нескольких повторностях собраны *Coniophora arida*, *Peniophorella praetermissa*, *Phlebiella pseudotsugae*, *Piloderma byssinum*. Другие виды зарегистрированы единично. Интересной с позиции динамики разложения торфа на верховых болотах является группа видов грибов, обнаруженных на сфагнуме и торфе рядом с древесными субстратами, это *Coniophora arida*, *Hyphoderma setigerum*, *Hyphodontia breviseta*, *Hypochnicium punctulatum*, *Peniophorella praetermissa*, *Piloderma bicolor*, *P. byssinum*, *Pseudotomentella vepallidospora*. Известно, что виды этой группы имеют способность к разложению сложных полимеров (целлюлозы и лигнина) древесины, и могут играть заметную роль в деструкции органического вещества верховых болот.

## Глава 5. Редкие виды грибов и подходы к их изучению и охране

Торфяные болота являются уязвимыми типами экосистем. Торфодобыча и мелиорация торфяников привели к почти полному их исчезновению во многих странах Западной Европы и сокращению площади в ряде регионов России. В связи с уменьшением площадей местообитаний создается угроза исчезновения и тесно связанных с ними многих видов растений и животных. В настоящее время наиболее легитимным механизмом сохранения болот и обитающих в них видов являются региональные и общероссийские Красные книги (Сирин, Минаева, 2001).



Традиция внесения видов грибов в Красные книги моложе по сравнению с другими группами организмов (растений и животных). Критерии оценки редкости грибов имеют свою специфику в связи с особенностями их биологии. На международном уровне (IUCN), для внесения грибов в Красные списки разработаны формальные критерии (Dahlberg et al., 2010). В качестве объектов охраны рассматривают главным образом макромицеты, благодаря относительной легкости наблюдения их в природе и достаточной степени изученности.

В Ханты-Мансийском автономном округе грибы были включены как в первое (2003), так и второе (2013) издания Красной книги. Второе издание содержит 5 видов грибов, местообитание которых связано с болотными экосистемами, в том числе три вида – с олиготрофными болотами: *Ascocoryne turficola*, *Entoloma fuscomarginatum*, *Geoglossum glabrum*. Включение данных видов в Красную книгу было сделано на основе сообщений о единичных находках видов в регионе и их редкости в пределах всего ареала.

В нашем исследовании редкие виды макромицетов верховых болот были выделены на основе данных об их встречаемости на учетных площадках и экологии видов. Восемь видов с числом регистраций менее 10, приуроченные исключительно к верховым болотам, были отнесены нами к собственно редким: *Ascocoryne turficola*, *Cortinarius scaurus* var. *sphagnophilus*, *Entoloma fuscomarginatum*, *Geoglossum glabrum*, *Hygrocye cinerella*, *Omphaliaster borealis*, *Psilocybe turficola*, *Sphagnomphalia brevbasidiata*.

Была проведена оценка всех видов макромицетов верховых болот по критериям IUCN на региональном уровне. Исходя из оцененных размеров популяций видов в границах Ханты-Мансийского округа, ни один вид из списка не мог быть отнесен к категории редких на данной территории. Причиной является широкое распространение верховых болот и их незначительное использование. Тем не менее, выявленные редкие виды макромицетов экосистем верховых болот могут быть приняты во внимание при организации природоохранных мероприятий на уровне округа, России и в мире в целом. В связи с этим в диссертации приведены подробные сведения по характеру распространения и экологии редких видов и рассмотрена их природоохранная значимость.

## ВЫВОДЫ

1. Микобиота верховых болот таежной зоны Западной Сибири, выявляемая методом прямого наблюдения, насчитывает 350 видов.
2. Из числа видов с законченным определением 118 являются новыми для микобиоты торфяных болот мира, что расширяет ее богатство на 20%. Около 100 видов с законченным определением впервые указываются для таежной зоны Западной Сибири.
3. Таксономическая структура сообществ грибов верховых болот, выявляемая методом прямого наблюдения, представлена 30 порядками, 87 семействами и 147 родами. Из числа традиционных морфологических групп в изученной микобиоте преобладают агарикоидные базидиомицеты (23%) и дискомицеты (36%), меньшим числом представлены анаморфные (17%) и перитециоидные аскомицеты (14%).
4. Анализ видового состава микобиоты по основным трофическим группам показал абсолютное преобладание сапротрофов (80%). Число микоризных видов составляет 10%. Оставшаяся часть видов являются паразитами или факультативными паразитами на болотных растениях. Среди сапротрофов большая часть видов отмечена на опаде болотных травянистых растений и листьев кустарничков (около 200 видов). На древесине болотной формы сосны и других лигнифицированных субстратах отмечено более 50 видов, около 60 видов грибов связано с живыми сфагновыми мхами и их очесом.

5. В составе консорциев разных видов болотных растений выявлено от 6 до 84 видов грибов. С разными видами болотных кустарничков связано в среднем 34 вида. На разных видах травянистых растений обитает от 6 до 30 видов. С сосной (*Pinus sylvestris*) связано максимальное число грибов – 84 вида, которые представлены сапротрофами древесины, хвойного опада и микоризообразователями.

6. В составе сообщества грибов на *Andromeda polifolia* выявлено 39 видов, среди которых наиболее обильны два вида дискомицетов (*Coccomyces duplicarioides* и *Rhytisma andromeda*) и анаморфный аскомицет (*Cladospodium* sp.). Виды с редкими и единичными находками составляют до 40% выявленного списка. Состав и структура сообщества грибов на листьях андромеды не зависят от типа растительного сообщества. Выявлены группы видов грибов, различающиеся по отношению к уровню влажности субстрата.

7. На верховых болотах выявлено 59 видов макромицетов, которые представлены двумя сообществами, резко различающимися по составу и количественным характеристикам. Видовое богатство макромицетов топей представлено 15-ю видами. Сосново-кустарничково-сфагновые сообщества характеризуются более высоким видовым богатством (50 видов).

8. Установлено, что для достаточно полного выявления видового богатства макромицетов в экосистемах верховых сфагновых болот, необходимая учетная площадь составляет для сосново-кустарничково-сфагновых сообществ не менее 300 м<sup>2</sup>, для осоково-шейхцериево-сфагновых топей – 200 м<sup>2</sup>. Для выявления видового богатства грибов на листовом опаде кустарничка (*Andromeda polifolia*), необходимая величина пробы составляет 300 листьев.

9. Показано, что применение критериев IUCN не дает возможность присвоить охранный статус ни одному из видов макромицетов в пределах ХМАО. Однако, исходя из экологических особенностей видов, данных Красных книг других регионов России и зарубежных стран и итогов собственных исследований, выделено 8 видов редких макромицетов, приуроченных к местообитаниям верховых болот, рекомендуемых для включения в природоохранные мероприятия.

**Таблица 1.** Диагностическая таблица для двух типов сообществ макромицетов; плотность карпофоров макромицетов на 1000 м<sup>2</sup>

№ п/п	Типы сообществ Номер учетной площадки	Осоково-шейхерново-сфагновые топи										Сосново-кустарничково-сфагновые рямы									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Характерные виды топей:</b>																					
1	<i>Galerina sphagnicola</i>	790	720	855	50	865	1225	2105	620	1360	690										
2	<i>Hypholoma udum</i>		267	145	3	145	5	15	7	3	7					4					5
3	<i>Ascocoryne turficola</i>	90	120	35	27	165			13	17	17										
4	<i>Arrhenia onisca</i>	27	95	30	90	40	63	17		23	33										
5	<i>Psilocybe turficola</i>							25	10												
<b>Характерные виды рямов:</b>																					
6	<i>Cortinarius obtusus</i>											656	668	1096	235	1264	3	20	400	515	435
7	<i>Galerina sphagnorum</i>							17				484	912	952	175	576		90	565	390	250
8	<i>Cortinarius huronensis</i>											464	580	588	240	644	83	107	375	340	280
9	<i>C. albovariegatus</i>											28	68	72	15	64		3	40	85	45
10	<i>C. flos-paludis</i>											132	104	80	75	140	37	3	85	225	80
11	<i>Hebeloma incarnatum</i>											88	120	120	35	124	3	10	30	15	55
12	<i>Mycena concolor</i>											28	16	124	10	205			185	30	
13	<i>Cortinarius stillatitius</i>											28	8	3	45	16	3	7	10	30	80
14	<i>C. flexipes</i>											36	16		85	10			35	15	15
15	<i>Arrhenia sphagnicola</i>											4	8	4			7	17			
16	<i>Galerina allospora</i>											4	4	8	60	15			5		
17	<i>Omphaliaster borealis</i>											20				20				5	
18	<i>Sphagn. brevisbasidiata</i>											4	12	4	5	5				5	5
<b>Виды с высоким постоянством в рямах, обитающие также в лесах:</b>																					
15	<i>C. semisanguineus</i>											160	124	252	115	280	27	3	40	80	45
17	<i>Lactarius rufus</i>													20	85				45	210	
18	<i>Gymnopus androsaceus</i>								3				43	8			7	7	255	5	
20	<i>G. dryophilus</i>											20	4	3		5	10	70	65	20	25
22	<i>Cortinarius sp. 3</i>											12	4	4	50	8			20	30	40
<b>Виды с высоким постоянством в обоих типах растительных сообществ:</b>																					
23	<i>Galerina cerina</i>	15	353	70	147	375		3	7	87	13	348	224	60	255	175	40	23	85	345	55
24	<i>G. tibiicystis</i>	23		57	43		27	103	40	17	50	7		67			17	37			
25	<i>Tephroclype palustris</i>	7					7	170	37	10				8		10		13			

**Виды с низким обилием:** *Collybia cirrhata*, *Suillus variegatus*, *Cortinarius vibratilis*, *Mycena epipterygia*, *Lactarius helvus*, *Cortinarius sp. 2*, *Suillus sibiricus*, *Gymnopilus penetrans*, *Cortinarius sp. 1*, *Thelephora terrestris*, *Cortinarius scaurus*, *Amanita porphyria*, *Lich. umbellifera*, *Entoloma fuscomarginatum*, *Galerina paludosa*, *Hygrocybe cinerella*, *Cortinarius caperatus*, *Cortinarius pholideus*, *Geoglossum glabrum*, *Leccinum holopus*, *Mycena megaspora*, *Mycena galopus*.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в журналах, рекомендованных ВАК

1. **Filippova, N.V.** Larger fungi of ombrotrophic bogs in West Siberia / N. Filippova, M.N. Thormann // *Mires and Peat*. – 2014. – V. 14. – Article 08. – P. 1-22.
2. **Filippova, N.V.** The fungal consortium of *Andromeda polifolia* in bog habitats / N.V. Filippova, M.N. Thormann // *Mires and Peat*. – 2015. – V. 16. – Article 07. – P. 1-29.
3. **Филиппова, Н.В.** К изучению сообществ грибов верховых болот таежной зоны Западной Сибири: 1. Макромицеты / Н.В. Филиппова // *Микология и Фитопатология*. – 2014. – Т. 48. – Вып. 6. – С. 46-52.
4. **Филиппова, Н.В.** К изучению сообществ грибов верховых болот таежной зоны Западной Сибири: 2. Микромицеты на опаде болотных растений / Н.В. Филиппова // *Микология и Фитопатология*. – 2015. – Т. 49. – Вып. 3. – С. 164-172.

### Статьи в прочих изданиях

5. **Filippova, N.V.** *Ascocoryne turficola* (Boud.) Korf records from West Siberia / N.V. Filippova, E.A. Zvyagina, T.M. Bulyonkova // *Fungi*. – 2013. – V. 6. – № 3. – P. 26-30.
6. **Filippova, N.V.** Discomycetes from plant, leave and sphagnum litter in ombrotrophic bog (West Siberia) / N.V. Filippova // *Environmental Dynamics and global Climate Change*. – 2012. – V. 3. – № 1. – EDCCr0003.
7. **Filippova, N.V.** Fleshy fungi forays in the vicinities of the YSU Mukhrino field station (Western Siberia) / N.V. Filippova, T.M. Bulyonkova, E.D. Lapshina // *Environmental dynamics and global climate change*. – 2015. – V. 6. – № 1 (11). – P. 3-31.
8. **Filippova, N.V.** Notes on the ecology of *Ascocoryne turficola* (Ascomycota: Helotiales) in West Siberia / N.V. Filippova, T.M. Bulyonkova // *Environmental Dynamics and global Climate Change*. – 2013. – V. 4. – № 2 (8). – EDCCr0006.
9. **Filippova, N.V.** Notes on the phenology of fungi in ombrotrophic bog / N.V. Filippova, A. Mourgues, F. Philippe // *Environmental Dynamics and global Climate Change*. – 2014. – V. 9. – № 1. – EDCCr0008.
10. **Filippova, N.V.** On the phenology of larger fungi in raised bogs: first year permanent plots monitoring results / N.V. Filippova, M.N. Thormann // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы всерос. конф. с международ. участием. Екатеринбург, 20-24 апреля 2015 г. – Екатеринбург: изд-во Урал. ун-та, 2015. – С. 302-306.
11. **Filippova, N.V.** The fungal community in bogs as determined using direct observation method / N.V. Filippova // *Болота Северной Европы: разнообразие, динамика и рациональное использование. Международный симпозиум (Петрозаводск, 2-5 сентября 2015 г.): тез. докл.* – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2015. – С. 86-87.
12. **Filippova, N.V.** Wood decay community of raised bogs in West Siberia / N.V. Filippova, I.V. Zmitrovich // *Environmental Dynamics and global Climate Change*. – 2013. – V. 4. – № 1 (7). – EDCCr0007.
13. Lindemann, U. *Micropeziza curvatispora* sp. nov., *Micropeziza fenniae* sp. nov. and *Micropeziza zottoi* sp. nov. (Helotiales) – three new species of the genus *Micropeziza* from Western Siberia, Finland and Germany/Belgium / U. Lindemann, S. Helleman, **N. Filippova**, L. Krielsteiner, M. Pennanen. // *Ascomycete.org*. – 2014. – Vol. 6 (5) – P. 109-120.

14. **Филиппова, Н.В.** К изучению макромицетов болот лесной зоны Западной Сибири / Н.В. Филиппова // Современная микология в России. Том 2. Материалы 2-го съезда микологов России. – М.: Национальная академия микологии, 2008. – С. 93-94.
15. **Филиппова, Н.В.** К изучению микоценоза болот: некоторые данные о болотных микро- и макромицетах / Н.В. Филиппова // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Сборник научных трудов кафедры ЮНЕСКО ЮГУ. – Новосибирск: Изд-во НГУ, 2008. – С. 141-156.
16. **Филиппова, Н.В.** Макромицеты олиготрофных болот на территории природного парка «Кондинские озера» / Н.В. Филиппова // Историко-культурное и природное наследие как фактор развития территории: материалы Всероссийской научно-практической конференции. – ДКиИ ХМАО, ДООСИЭБ ХМАО-Югры, Адм. Советского р-на. Советский: "Советская типография", 2009. – С. 138-142.
17. **Филиппова, Н.В.** Микоценоз олиготрофных болот Югры (блок видов, изучаемый методом сбора плодовых тел) / Н.В. Филиппова // Экология и природопользование в Югре: материалы научно-практической конференции, посвященной 10-летию кафедры экологии СорГУ (Сургут, 16-17 октября 2009 г.). – Сургут: Издательский центр СурГУ, 2009. – С. 34-35.
18. **Филиппова, Н.В.** Предварительный список грибов и миксомицетов Ханты-Мансийского Автономного Округа (подготовлен к XI рабочему совещанию Комиссии по изучению макромицетов Русского Ботанического Общества, 17-23 августа 2010 года) / Н.В. Филиппова. – Ханты-Мансийск: Югорский Государственный Университет, 2010. – 28 с.
19. **Филиппова, Н.В.** Про грибы в Югре. Научно-популярные рассказы о микологических экскурсиях и иллюстрированная энциклопедия грибов [Электронный ресурс] / Н.В. Филиппова, Ю.И. Гордеев, Е.А. Звягина, А.С. Байкалова. – Ханты-Мансийск: Югорский государственный университет, 2010. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM)
20. **Филиппова, Н.В.** Роль микологического гербария в изучении микофлоры болот Западной Сибири / Н.В. Филиппова, Е.Д. Лапшина // Западно-Сибирские торфяники и цикл углерода: прошлое и настоящее. – Новосибирск: изд-во НГУ, 2011. – С. 81-83.

Подписано в печать 1.01.2016.  
Формат 60x84 1/16. Гарнитура Times New Roman.  
Усл. печ. л. 1,31. Тираж 100 экз. Заказ № 5

Отпечатано в  
ООО "Югорский формат"  
г. Ханты-Мансийск, ул. Лопарева, 15, подъезд № 8  
+ 7 (3467) 912-019, + 7 952 690 99 39  
Uformat@mail.ru