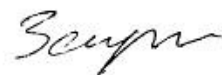


На правах рукописи



Загрядская Юлия Александровна

**ВЛИЯНИЕ БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ ЛЕСНЫХ БИОТОПОВ НА
ПОЧВЕННЫЕ БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА**

03.02.03 – микробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва 2014

Работа выполнена на кафедре биологии почв факультета почвоведения
Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения
высшего образования «Московский государственный университет имени
М.В.Ломоносова»

Научный руководитель:

доктор биологических наук, доцент Людмила Вячеславовна Лысак

Официальные оппоненты:

Архипченко Ирина Александровна, доктор биологических наук,
Всероссийский научно-исследовательский институт
сельскохозяйственной микробиологии Российской академии
сельскохозяйственных наук, доцент

Бабич Тамара Леонидовна, кандидат биологических наук, Институт
микробиологии им.С.Н. Виноградского Российской академии наук,
старший научный сотрудник

Ведущая организация:

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А.
Тимирязева

Защита диссертации состоится «10» февраля 2015 г. в 15 часов 30 минут в
аудитории М-2 на заседании Диссертационного совета Д 501.002.13 при
Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу:
119991, ГСП-1, г. Москва. Ленинские горы, д. 1, строение 12, МГУ имени
М.В.Ломоносова, факультет почвоведения.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке МГУ имени М.В.
Ломоносова (Фундаментальная библиотека, Ломоносовский проспект, 27, отдел
диссертаций)

Автореферат разослан «__» _____ 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук
профессор



Г.М. Зенова

Общая характеристика работы

Актуальность

Грибы являются важным компонентом всех наземных и большинства водных экосистем и выполняют в них самые разнообразные экологические функции. Биомасса грибов (макро- и микромицетов) в лесных экосистемах занимает второе место после биомассы растений и доминирует в почве и подстилке в течение значительной части вегетационного периода (Velikanov, 1989).

В лесном биогеоценозе макромицеты, представленные в основном базидиомицетами с заметными плодовыми телами, формируют разнообразные местообитания для бактерий. Пронизывая своими гифами подстилку и верхний почвенный горизонт, образуя на поверхности корней растений эктомикоризу, а на поверхности почвы плодовые тела, они оказывают существенное влияние на почвенное бактериальное сообщество и вступают в разнообразные взаимоотношения с почвенными микроорганизмами.

Еще в прошлом веке для характеристики почвенных локусов, формируемых базидиомицетами, были предложены термины «гифосфера» и «микоризосфера» (Thornton, 1953; Curl, Truelove, 1986; Великанов, Сидорова, 1997, 1998), активное изучение которых продолжается и в настоящее время (Rangel-Castro et al., 2002; De Boer et al., 2005; Frey-Klett, Garbaye, 2005; Воронина, 2009).

Под гифосферой большинство исследователей понимают почвенный локус, образованный свободным мицелием макромицетов (Thornton, 1953; Великанов, Сидорова, 1983; De Boer et al., 2005; Timonen, Marschner, 2005; Сидорова и др., 2009), а под микоризосферой – локус вокруг микоризованного окончания корня растения (Thornton, 1953; Fillion et al., 1999; Timonen and Marschner, 2005; Frey-Klett et al., 2007; Nazir et al., 2010).

Совместное существование бактерий, грибов и корней растений определяет их сложное взаимодействие друг с другом. Из сравнительно немногочисленных исследований известно, что в гифосфере и микоризосфере разных видов грибов происходит отбор определенных видов бактерий (Johansson et al., 2004; de Boer et al., 2005; Izumi et al., 2006; Boersma et al., 2008; Warmink, van Elsas, 2008; Warmink et al., 2009). Следует отметить, что подобные исследования проводились, главным образом, для объектов, имеющих биотехнологическое значение (микоризообразователи, патогенные грибы и сапротрофы, формирующие съедобные плодовые тела) в искусственно созданных системах, микрокосмах, с использованием штаммов бактерий с

заранее известными свойствами, что не позволяет экстраполировать полученные данные на природные условия (De Boer et al., 2005; Tsukamoto et al., 2002).

Еще одним важным локусом для развития бактерий, связанным с базидиомицетами в лесном биоценозе, являются плодовые тела, образуемые базидиомицетами на поверхности почвы. Исследования бактерий, развивающихся в плодовых телах базидиомицетов, также ограничиваются изучением объектов, имеющих биотехнологическое значение (De Boer et al., 2005), хотя важность изучения их в природных условиях несомненна.

Работы, в которых проводилось определение численности, видового состава, распределения различных групп бактерий в почвенных локусах, связанных с развитием макромицетов в природных условиях крайне малочисленны и фрагментарны (Katznelson et al., 1962; Garbaye, 1994; Timonen et al., 1998; Воронина, 2007). Специфика бактериальных сообществ, причины и механизмы отбора бактерий в этих локусах остаются все еще малоизученными (de Boer et al, 2005; Warmink, van Elsas, 2008; Sharma et al, 2008; Warmink et al, 2009; Nazir et al, 2010; Kluber et al, 2011).

Результаты изучения бактериальных сообществ в почвенных локусах, образованных базидиомицетами в природных биотопах, могут быть использованы для усовершенствования техники микоризации древесных растений, биологического контроля микоризной инфекции, для улучшения методов культивирования грибов, а также направленного поиска бактерий – объектов биотехнологии

Современное состояние изученности влияния базидиальных грибов (базидиомицетов) лесных биотопов на почвенные бактериальные сообщества и определяет актуальность данного исследования.

Целью настоящей работы было изучение влияния базидиальных макромицетов на почвенные бактериальные комплексы в лесных биоценозах.

Задачи исследования:

- Определение общей численности, потенциальной жизнеспособности бактерий в гифосфере, микоризосфере и плодовых телах базидиомицетов прямым микроскопическим методом;
- Определение численности и таксономической структуры бактериальных комплексов исследуемых местообитаний при помощи метода посева и метода FISH (fluorescence in situ hybridisation);

- Сравнительная характеристика бактериальных сообществ гифосферы, микоризосферы, плодовых тел базидиомицетов и контрольной почвы с помощью методов математической статистики (метод главных компонент, кластерный анализ);
- Изучение динамики бактериального комплекса в процессе разложения плодовых тел базидиомицетов;
- Исследование адгезии бактерий на гифах базидиомицетов в модельном опыте (*in vitro*).

Научная новизна

Впервые проведено исследование бактериальных комплексов гифосферы и микоризосферы 34 видов базидиомицетов, принадлежащих к 19 семействам, трем морфологическим и эколого-трофическим группам. Показано, что общая численность бактерий в гифосфере афиллофороидных и гастероидных базидиомицетов выше, чем в контрольной почве. В гифосфере агарикоидных базидиомицетов эти показатели ниже, чем в контроле. Выявлено значительное сходство сапротрофных бактериальных комплексов гифосферы афиллофороидных и гастероидных базидиомицетов (кластерный анализ и метод главных компонент). Показано значительное отличие бактериальных комплексов микоризосферы от гифосферы и контрольной почвы.

Установлено, что общая численность бактерий и численность сапротрофных бактерий в плодовых телах *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus*, разлагающихся с помощью личинок мицетофилид и в процессе автолиза соответственно, достигает примерно одинаковых значений и составляет около 10^9 клеток/г, что приводит к поступлению значительных количеств бактерий в почву. Показано, что структура сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов зависит от способа их разложения и характеризуется доминированием бактерий родов *Aeromonas* и *Vibrio* (плодовые тела *Armillaria mellea*) и бактерий рода *Pseudomonas* (плодовые тела *Coprinus comatus*).

Практическая значимость

Проведенное исследование бактериальных сообществ гифосферы, микоризосферы и плодовых тел базидиомицетов в природных условиях в лесном биоценозе имеет большое значение для понимания биоценотических связей между прокариотами и эукариотами в этих почвенных локусах.

Полученные в работе сведения о структуре бактериальных сообществ могут быть использованы для усовершенствования техники микоризации древесных растений, биологического контроля микоризной инфекции, для улучшения методов культивирования грибов и направленного поиска бактерий – важных объектов биотехнологии.

Коллекция бактерий рода *Pseudomonas*, сформированная в процессе работы, может быть использована в биотехнологии, а также в учебных целях.

Данные по определению показателей общей численности бактерий и структуры сапротрофного бактериального комплекса гифосферы и микоризосферы следует учитывать при балансовых расчетах бактериальной биомассы в лесных биогеоценозах и принимать во внимание при отборе почвенных образцов для микробиологических исследований.

Результаты проведенного исследования используются при чтении лекций по курсам «Биология почв», «Общая экология» и «Экология бактерий», читаемых на факультете почвоведения.

Публикации

По результатам исследования опубликовано 12 печатных работ, из них 3 статьи в рецензируемых журналах, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ для публикации результатов диссертационных работ.

Апробация работы

Результаты работы были представлены на международных конференциях: XVIII, XIX, XX Международная конференция студентов и аспирантов «Ломоносов» (Москва, 2011, 2012, 2013), XVI, XVII Международная экологическая студенческая конференция «Экология России и сопредельных территорий» (Новосибирск, 2011, 2012), 17-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых «БИОЛОГИЯ – НАУКА XXI ВЕКА» (Пущино, 2013), Международная конференция “Рецепторы и внутриклеточная сигнализация” (Пущино, 2013), а также на VI съезде общества почвоведов им. В.В. Докучаева «Почвы России: современное состояние, перспективы изучения и использования» (Петрозаводск, 2012), 3-ем Съезде микологов России (Москва, 2012).

Объем и структура работы

Диссертация включает введение, обзор литературы, описание объектов и методов исследования, изложение результатов экспериментов и их обсуждение, заключение, выводы, список литературных источников и приложение. Работа изложена на 148 страницах текста, иллюстрирована 34 рисунками, содержит 17 таблиц. Список литературы состоит из 165 наименований.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ 10-04-00955, 13-04-00468А.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю д.б.н. Л.В. Лысак. Автор благодарит к.б.н. Е.В. Лапыгину за помощь в освоении

метода люминесцентно-микроскопического исследования; д.б.н. Н.А. Манучаровой за помощь в освоении метода FISH; д.б.н. И.И. Сидорову и д.б.н. А.В. Александрову за практическую помощь, ценные советы и рекомендации на всех этапах выполнения работы.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Объекты и методы исследования

Объекты исследования

Объектами исследования служили образцы дерново-подзолистой почвы и подзола, отобранные на территории лесного массива заказника Звенигородской биостанции МГУ им. С.Н. Скадовского (Московская область, Одинцовский р-н) со стационарных площадок для многолетнего наблюдения площадью 100 м² каждая. Образцы почв отбирались в зоне обильного роста свободного мицелия базидиомицетов под колониями плодовых тел (гифосфера), а также из зоны микоризных окончаний растений (микоризосфера). Контролем служила почва с той же глубины за пределами колонии базидиомицетов. Отбор почвенных образцов проводился в течение вегетационного периода 2010-2013 годов. Всего проанализировано 87 образцов почвы. Анализировали также образцы плодовых тел 5 видов базидиомицетов. Все исследованные виды базидиомицетов (34 вида) являются типичными представителями лесного биогеоценоза, относятся к 20 семействам, трем морфологическим (агарикоидные (А), афиллофороидные (Ф), гастероидные (Г)) и эколого-трофическим группам (сапротрофы, эктомикоризообразователи (ЭМ), сапротрофы/эктомикоризообразователи) (таблица 1).

Систематическое положение видов базидиомицетов и характеристика почв приведены в тексте диссертации.

Процесс разложения плодовых тел базидиомицетов изучали на примере напочвенных *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus*. Образцы плодовых тел разной степени разложения были отобраны на территории Ботанического сада МГУ на Воробьевых горах в липняке (технодерново-подзолистая почва) и возле сосняка (серогумусовая почва) для *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus* соответственно. Описание стадий разложения плодовых тел базидиомицетов и точек отбора образцов приведено в тексте диссертации.

Таблица 1. Морфологические и экологические группы базидиомицетов.

Вид базидиомицета	Номер и сокращение на рисунках	Морфологическая группа	Экологическая группа
<i>Coprinus comatus</i>	-	A	Сапротроф
<i>Lycoperdon perlatum</i>	1 Lp	Г	Сапротроф
<i>Amanita citrina</i>	2 Ac	A	ЭМ
<i>Amanita crocea</i>	3 Acr	A	ЭМ
<i>Amanita muscaria</i>	4 Am	A	ЭМ
<i>Amanita pantherina</i>	5 Ap	A	ЭМ
<i>Amanita phalloides</i>	6 Aph	A	ЭМ
<i>Cortinarius betuletorum</i>	7 Cb	A	ЭМ
<i>Cortinarius flexipes</i>	8 Cf	A	ЭМ
<i>Laccaria laccata</i>	9 Ll	A	ЭМ
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	10 Hc	A	ЭМ
<i>Hebeloma sordidum</i>	11 Hs	A	Сапротроф
<i>Gymnopus confluens</i>	12 Gc	A	Сапротроф
<i>Rhodocollybia butyracea</i>	13 Rb	A	ЭМ
<i>Armillaria mellea</i>	-	A	Паразит факультативный
<i>Clitocybe nebularis</i>	14 Cn	A	Сапротроф
<i>Tricholoma fulvum</i>	15 Tf	A	ЭМ
<i>Gomphidius glutinosus</i>	16 Gg	A	ЭМ
<i>Scleroderma bovista</i>	17 Sb	Г	Сапротроф/ЭМ
<i>Scleroderma citrinum</i>	18 Sc	Г	ЭМ
<i>Cantharellus cibarius</i>	19 Cc	Ф	ЭМ
<i>Hydnum repandum</i>	20 Hr	Ф	ЭМ
<i>Geastrum fimbriatum</i>	21 Gf	Г	Сапротроф
<i>Geastrum fornicatum</i>	22 Gfr	Г	Сапротроф
<i>Coltricia perennis</i>	23 Cp	Ф	Сапротроф/ЭМ
<i>Onnia tomentosa</i>	24 Ot	Ф	Сапротроф
<i>Clavariadelphus ligula</i>	25 Cl	Ф	Сапротроф/ЭМ
<i>Phallus impudicus</i>	26 Pi	Г	Сапротроф/ЭМ
<i>Polyporus umbellatus</i>	27 Pu	Ф	Сапротроф
<i>Albatrellus ovinus</i>	28 Ao	Ф	Сапротроф
<i>Lactarius aurantiacus</i>	29 La	A	ЭМ
<i>Lactarius camphoratus</i>	30 Lc	A	ЭМ
<i>Lactarius flexuosus</i>	31 Lf	A	ЭМ
<i>Thelephora terrestris</i>	32 Tt	Ф	Сапротроф/ЭМ

Методы исследования

Определение численности и потенциальной жизнеспособности бактерий проводили прямым люминесцентно-микроскопическим методом с применением флюоресцентных красителей акридина оранжевого (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991) и L7012 (LIVE/DEAD) (Molecular Probes, 1994).

Численность отдельных филогенетических групп бактерий в образцах микоризосферы, гифосферы и плодовых тел оценивали с помощью метода FISH (fluorescence in situ hybridisation). Были использованы зонды для выявления следующих филумов: *Bacteria*, *Firmicutes*, *Planctomycetes*, *Verrucomicrobia*, *Proteobacteria* (классы *Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*) (Манучарова, 2008).

Численность и таксономическую структуру сапротрофного бактериального комплекса исследовали методом посева почвенной суспензии на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду (ГПД) с нистатином (Лысак и др., 2003).

Идентификация сапротрофных бактерий, выросших на ГПД среде, проводилась на основании изучения культуральных, микроморфологических и некоторых физиолого-биохимических признаков (тест Хью-Лейфсона, наличие оксидазы) при помощи ключа для определения родов почвенных бактерий (Лысак и др., 2003) и по общепринятым определителям (Определитель бактерий Берджи, 1997).

Детальное описание постановки модельного опыта по адгезии бактерий на поверхности гиф базидиомицетов представлено в тексте диссертации.

Сходство бактериальных комплексов гифосферы, микоризосферы и плодовых тел базидиомицетов и контрольной почвы оценивалось с помощью количественного модифицированного коэффициента Серенсена (Брея – Кертиса), а также с помощью кластерного анализа и метода главных компонент.

Для выявления статистически достоверных различий средних значений численности подсчитывали доверительный интервал с уровнем вероятности 0.95. Для статистической обработки полученных данных использовали программу Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Сравнительная характеристика бактериальных сообществ гифосферы исследованных видов базидиомицетов.

1.1. Определение общей численности бактерий прямым микроскопическим методом

Результаты определения общей численности бактерий с использованием красителя акридина оранжевого приведены на рисунке 1. Как видно из рисунка, агарикоидные базидиомицеты по характеру действия на бактерии отличаются от гастероидных и афиллофороидных базидиомицетов.

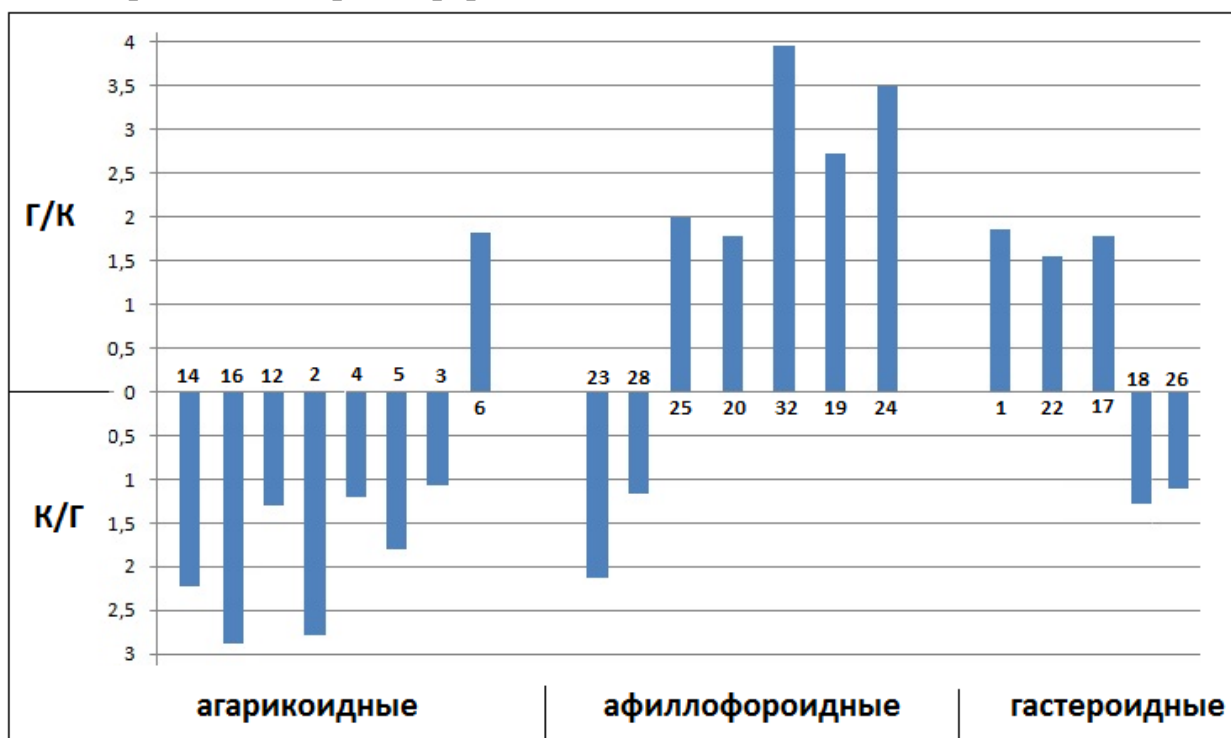


Рисунок 1. Отношение показателей общей численности бактерий в гифосфере (Г) и контрольной почве (К). Цифрами у столбцов обозначены виды базидиомицетов (смотри таблицу 1).

Так, в гифосфере большинства исследованных видов агарикоидных базидиомицетов (7 из 8) общая численность бактерий была ниже, чем в контроле в 2,8-1,3 раза, а в гифосфере большинства видов афиллофороидных (5 из 7) и гастероидных (3 из 5) базидиомицетов общая численность бактерий была выше, чем в контроле в 1,5-1,9 раз.

Более низкая общая численность бактерий в гифосфере базидиомицетов по сравнению с контролем может определяться воздействием антибиотических веществ грибов, так как известно, что многие из них способны к синтезу подобных соединений (Breheret et al., 1994). Увеличение общей численности

бактерий в гифосфере базидиомицетов по сравнению с контролем может быть связано с активной экзогидролазной активностью грибов, что приводит к появлению в гифосфере значительного количества легкодоступных для бактерий субстратов.

Таким образом, соотношение показателей общей численности бактерий в гифосфере агарикоидных базидиомицетов относительно контрольной почвы отличаются от такового в гифосфере гастероидных и афиллофороидных базидиомицетов.

1.2. Определение общей численности и потенциальной жизнеспособности бактерий прямым микроскопическим методом

Определение показателей общей численности, а также потенциальной жизнеспособности бактерий в образцах гифосферы базидиомицетов, проводили также при помощи красителя L7012, который позволяет определить не только общую численность, но и потенциальную жизнеспособность бактерий (Лысак, 2010). Выявлены те же закономерности, что и при окраске бактерий акридином оранжевым. У видов базидиомицетов, у которых наблюдались более низкие показатели общей численности бактерий в гифосфере, чем в контроле (*Clitocybe nebularis* и *Gymnopus confluens*), выявлено более низкое содержание жизнеспособных клеток бактерий, 35-34% - в гифосфере и 60% - в контроле. В гифосфере базидиомицетов, у которых наблюдались более высокие показатели численности бактерий по сравнению с контролем (*Clavariadelphus ligula*, *Hebeloma sordidum*, *Lycoperdon perlatum*), содержание жизнеспособных клеток в гифосфере в 1,3 раза выше по сравнению с контролем, 66-60% в гифосфере и 56-50% в контроле.

Таким образом, исследованные базидиомицеты по характеру действия на бактерии можно разделить на две группы. У базидиомицетов первой группы (*Clitocybe nebularis*, *Gymnopus confluens*), в гифосфере наблюдалось снижение показателей общей численности и уменьшение содержания жизнеспособных клеток бактерий по сравнению с контролем, что может быть связано с негативным влиянием грибных метаболитов на бактерии. У базидиомицетов второй группы (*Hebeloma sordidum*, *Clavariadelphus ligula*, *Lycoperdon perlatum*) в гифосфере наблюдалось увеличение показателей общей численности бактерий и доли жизнеспособных клеток.

1.3. Численность сапротрофных бактерий в гифосфере базидиомицетов

Численность сапротрофных бактерий в образцах гифосферы базидиомицетов определяли методом посева бактерий на глюкозо-пептонно-дрожжевую (ГПД) среду, которая позволяет выделить более 40 родов аэробных и факультативно анаэробных почвенных бактерий.

Показатели численности бактерий в гифосфере базидиомицетов составляли от 0,2 до 25 млн.КОЕ/г и были выше у большинства исследованных видов, чем в контроле в 2-36 раз(рисунок 2), что связано с тем, что на этой среде развиваются бактерии, требующие достаточно высоких концентраций субстрата.

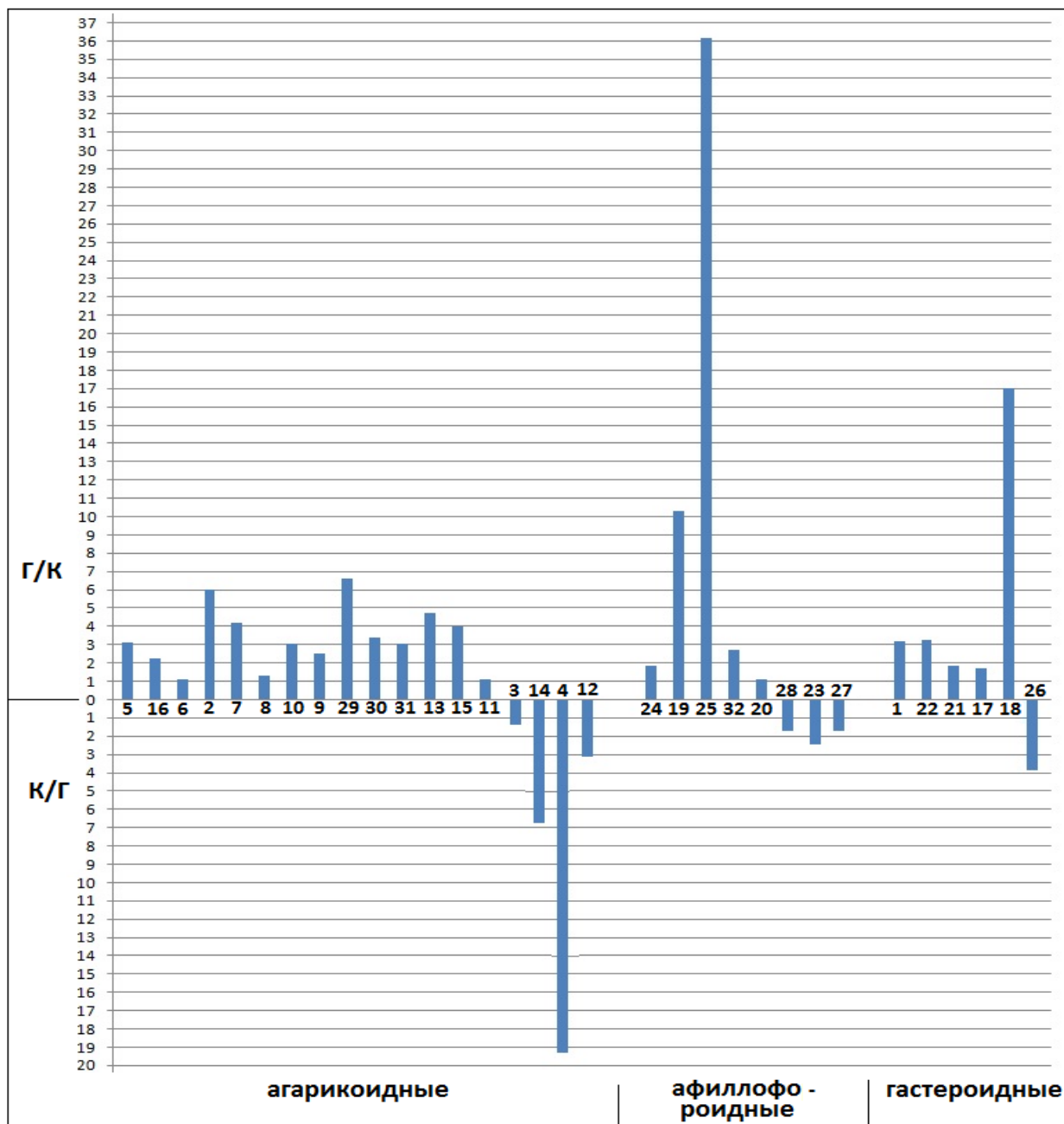


Рисунок 2. Отношение показателей численности сапротрофных бактерий в гифосфере (Г) и контрольной почве (К). Цифрами у столбцов обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

1.4. Характеристика таксономической структуры сапротрофных бактериальных комплексов в гифосфере базидиомицетов.

Структура сапротрофного бактериального комплекса была охарактеризована на основании относительного обилия отдельных родов бактерий в бактериальном комплексе: доминанты (выше 30%), субдоминантами (20-30%), группа среднего обилия (10-20%), минорные компоненты (менее 10%) (Добровольская, 2002).

Выявлено значительное сходство бактериальных комплексов гифосферы базидиомицетов и контрольной почвы. Бактериальные комплексы гифосферы базидиомицетов разных морфологических и эколого-трофических групп различались между собой (рис. 3, 4).

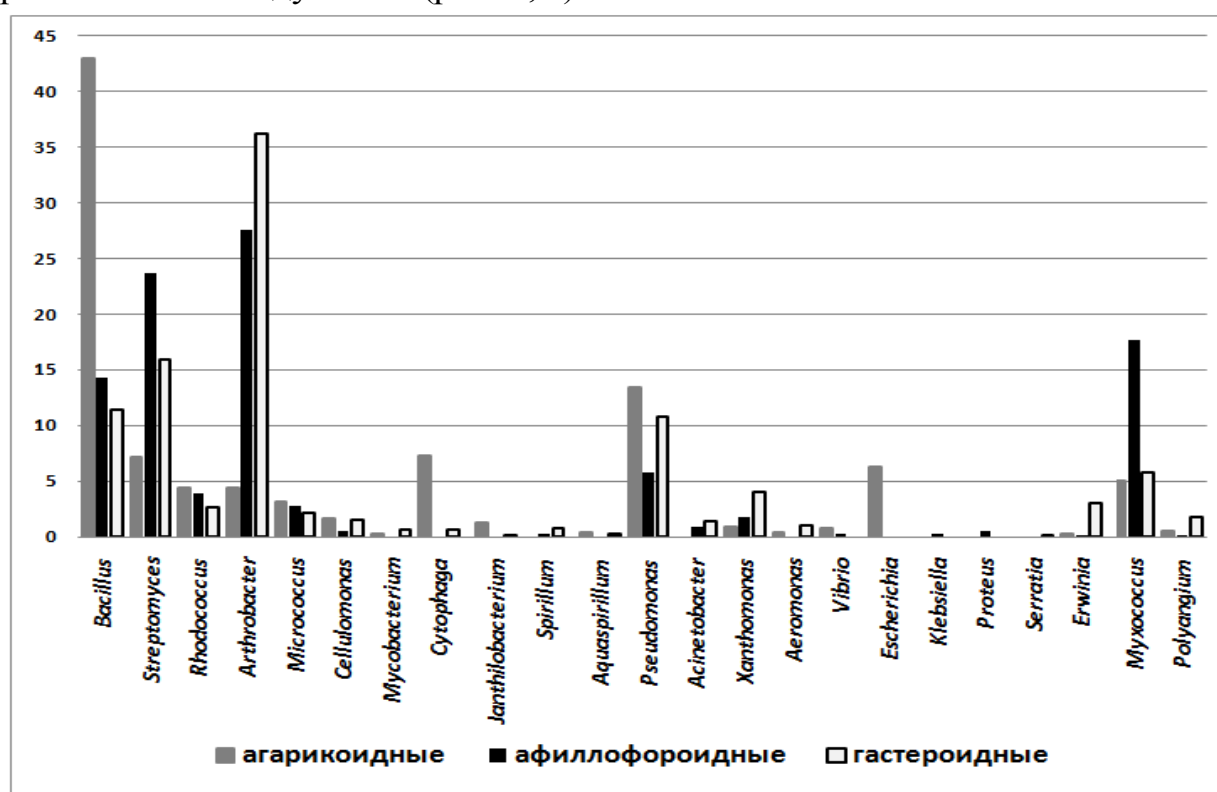


Рисунок 3. Относительное обилие родов сапротрофных бактерий в гифосфере базидиомицетов, % (усредненные данные).

Так, в гифосфере агарикоидных (усредненные данные для 18 видов) базидиомицетов, доминируют бактерии рода *Bacillus*, группа среднего обилия представлена родом *Pseudomonas*, а группу минорных компонент составляют 17 родов бактерий. В гифосфере афиллофороидных (усредненные данные для 8 видов) базидиомицетов субдоминанты представлены бактериями родов *Streptomyces* и *Arthrobacter*, группу среднего обилия составляют роды *Bacillus*, *Мухосoccus*, а в группу минорных компонент входят 12 родов бактерий. В гифосфере гастероидных (усредненные данные для 6 видов) базидиомицетов,

доминируют бактерии рода *Arthrobacter*, группу среднего обилия составляют бактерии рода *Bacillus*, *Streptomyces*, *Pseudomonas*, а в группу минорных компонент входят 15 родов бактерий (рис. 3).

Изучение бактериальных комплексов гифосферы базидиомицетов разных экологических групп показало (рис. 4), что в гифосфере сапротрофных видов базидиомицетов (усредненные данные для 9 видов) субдоминанты представлены родом *Arthrobacter*, группа среднего обилия – родами *Bacillus*, *Streptomyces*, *Мухосoccus*, а в группу минорных компонент входят 18 родов бактерий. В гифосфере базидиомицетов-микоризообразователей (усредненные данные для 18 видов)(ЭМ) доминируют бациллы, группа среднего обилия представлена родами *Streptomyces*, *Arthrobacter*, *Pseudomonas*, а группу минорных компонент составляют 12 родов бактерий. В гифосфере базидиомицетов сапротрофов/микоризообразователей (усредненные данные для 5 видов), субдоминанты представлены родами *Bacillus*, *Arthrobacter*, группу среднего обилия составляют роды *Streptomyces*, *Pseudomonas*, *Мухосoccus*, а в группу минорных компонент входят 8 родов бактерий.

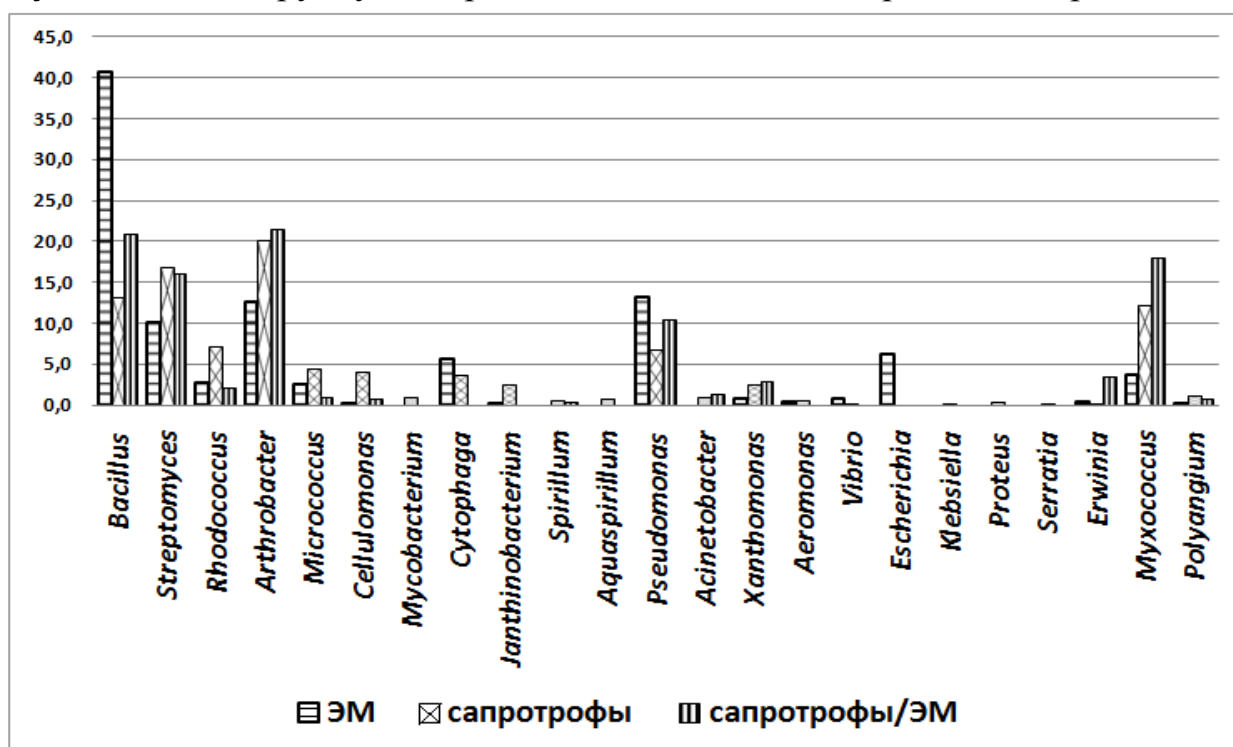


Рисунок 4. Относительное обилие родов сапротрофных бактерий в гифосфере базидиомицетов разных эколого-трофических групп, % (усредненные данные).

Математическая обработка данных методом главных компонент выявила (рисунок 5) значительное сходство бактериальных комплексов гифосферы базидиомицетов, принадлежащих к разным морфологическим и эколого-трофическим группам. Бактериальные комплексы гифосферы гастероидных и

афиллофороидных базидиомицетов образуют компактную область на рисунке, проявляя значительное сходство между собой и отличаясь от агарикоидных базидиомицетов. Бактериальные комплексы агарикоидных базидиомицетов образуют две области распределения на рисунке, одна из которых четко отделена от других и представлена практически всеми видами-эктомикоризообразователями (за исключением видов рода *Amanita* и *Gomphidius glutinosus*).

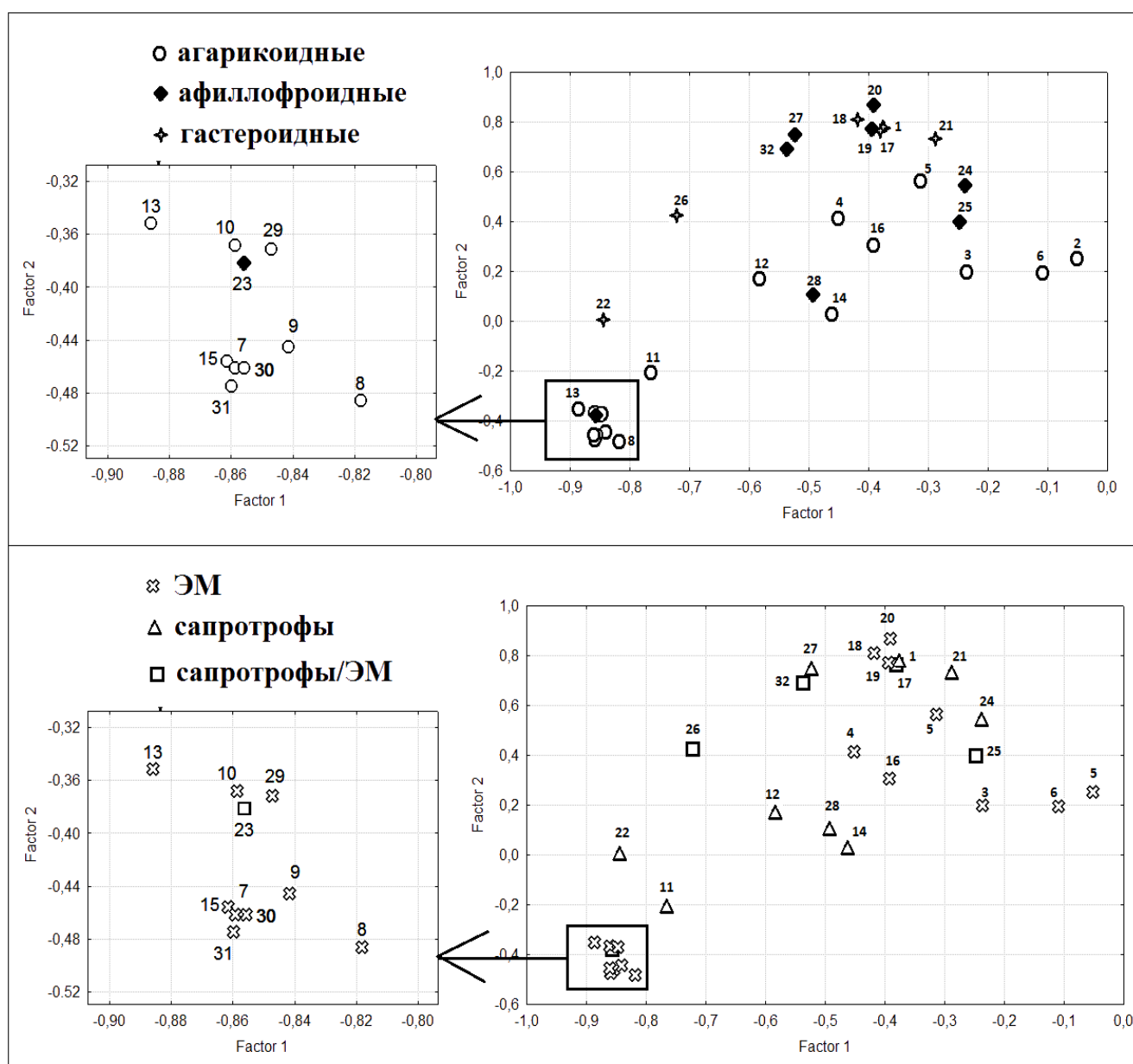


Рисунок 5. Сходство структуры сапротрофного бактериального комплекса гифосферы базидиомицетов (метод главных компонент). Цифрами обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

1.5. Изучение таксономического состава бактерий ги́фосферы методом *fluorescence in situ hybridisation (FISH)*

Численность отдельных филогенетических групп прокариот, которые трудно или невозможно учесть методом посева, оценивали с помощью метода FISH для трех видов сапротрофных базидиомицетов: *Clitocybe nebularis*, *Gymnoporus confluens* (первая группа) и *Lycoperdon perlatum* (вторая группа), где наблюдалось разное соотношение численности и жизнеспособности бактерий в ги́фосфере и контрольной почве (см. стр. 9).

В результате проведенного анализа (рисунок 6) среди бактерий, обитающих в ги́фосфере *Clitocybe nebularis*, *Lycoperdon perlatum* и контрольной почве были обнаружены представители следующих филогенетических групп: *Alpha*–, *Beta*– и *Gamma*proteobacteria, а также впервые обнаружены представители филумов *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes*, содержание которых различались у разных видов базидиомицетов.

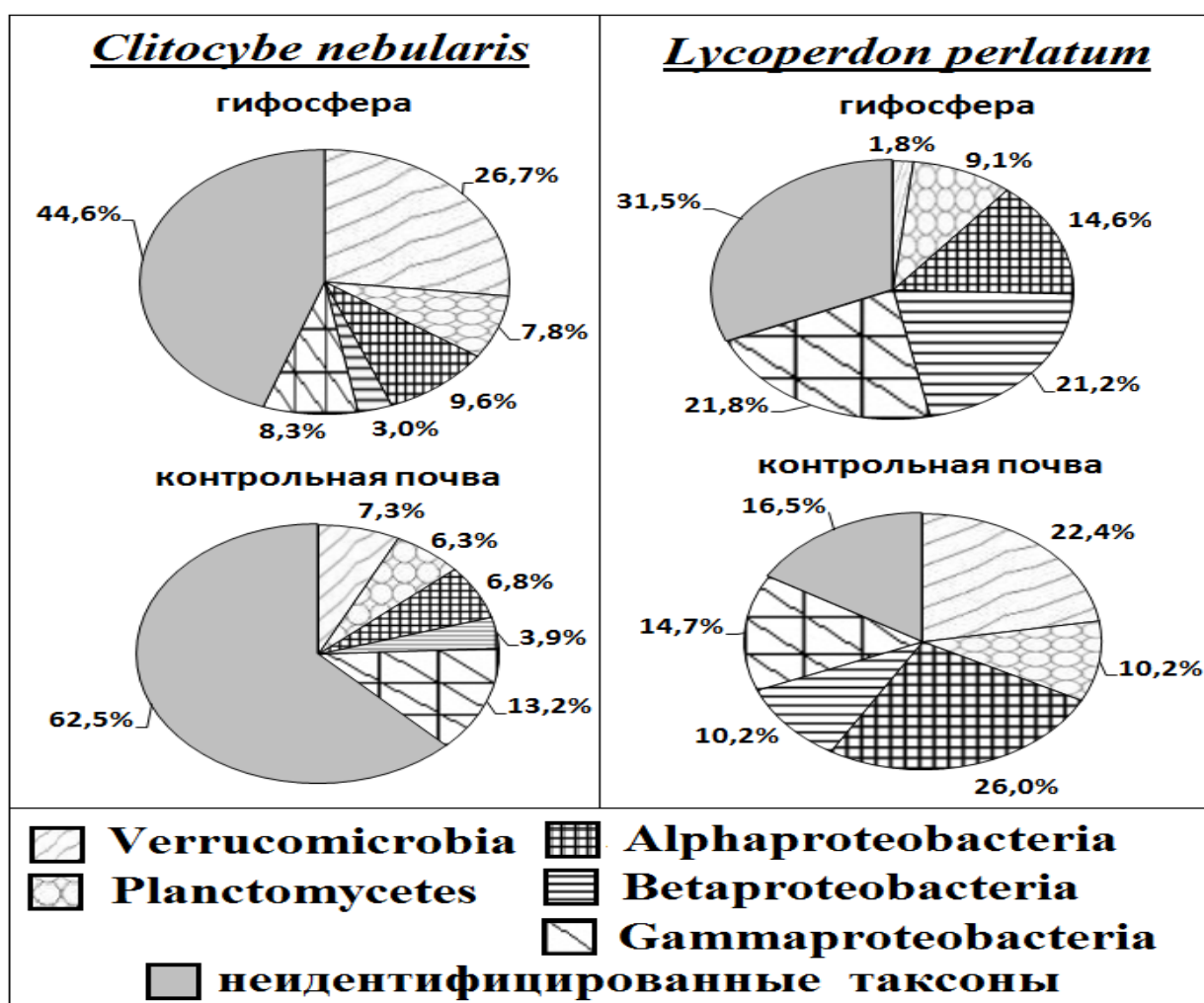


Рисунок 6. Доля отдельных филогенетических групп прокариот (% от числа всех выявленных клеток домена Bacteria)

Так, в ги́фосфере *Clitocybe nebularis* содержание филумов *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes* (олиготрофы) составляло 34,5% и превышало содержание остальных групп бактерий. В ги́фосфере *Lycoperdon perlatum* содержание филумов *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes* составляло 10,9% и было значительно ниже содержания остальных групп бактерий.

В ги́фосфере *Gymnopus confluens* были обнаружены представители следующих филогенетических групп бактерий: *Firmicutes*, *Alpha*–, *Beta*– и *Gamma**proteobacteria*, при этом доли их были примерно равны.

2. Сравнительная характеристика бактериальных комплексов микоризосферы исследованных видов базидиомицетов.

Микоризосфера является специфической почвенной микробиотой, формирующейся вокруг микоризированных корней растений. Были изучены бактериальные комплексы базидиомицетов, которые в зависимости от условий роста способны к образованию ги́фосферы и микоризосферы.

Результаты определения численности сапротрофных бактерий, выращенных на ГПД среде, представлены на рисунке 7.

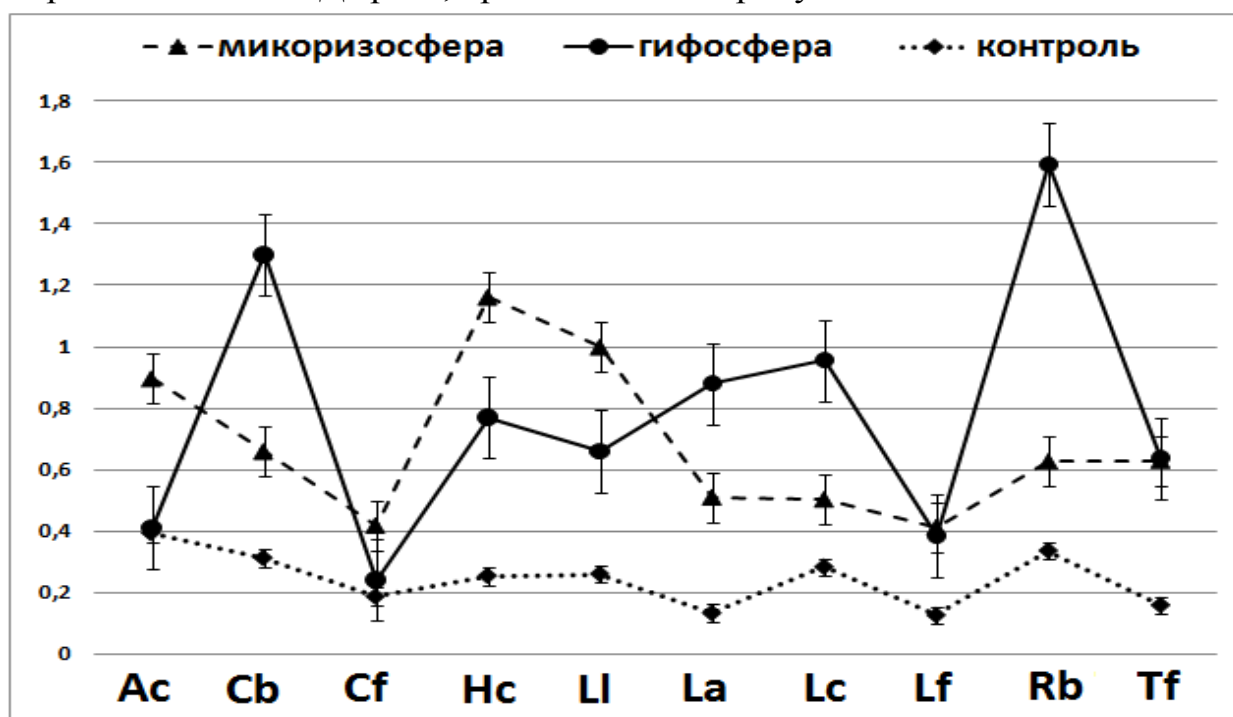


Рисунок 7. Численность сапротрофных бактерий в микоризосфере, ги́фосфере базидиомицетов и контрольной почве, млн. КОЕ/г. Латинскими буквами обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

Показатели численности бактерий в микоризосфере варьировали от 0,4 до 1,2 млн. КОЕ/г и были выше, чем в контроле, у всех видов базидиомицетов в 1,8-4,6 раз. При этом численность бактерий в микоризосфере у 5 видов (*Amanita*

citrina, *Cortinarius flexipes*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Laccaria laccata*, *Lactarius flexuosus*), была выше, чем в гифосфере. У 4-х видов базидиомицетов (*Cortinarius betuletorum*, *Lactarius aurantiacus*, *Lactarius camphorates*, *Rhodocollybia butyracea*) численность бактерий в микоризосфере была ниже, чем в гифосфере в 1,7-2,6 раз, а в микоризосфере и гифосфере *Tricholoma fulvum* численность сапротрофных бактерий была практически одинаковой.

Таким образом, численность бактерий в микоризосфере и гифосфере базидиомицетов-эктомикоризообразователей была, как правило, выше, чем в контрольной почве. При этом, численность бактерий в микоризосфере у 40% изученных видов базидиомицетов была выше, чем в гифосфере, и у 40% – ниже, чем в гифосфере. Следует отметить, что соотношение численности бактерий в микоризосфере и гифосфере у представителей разных видов базидиомицетов было различно. Сапротрофные бактериальные комплексы микоризосферы отличались от гифосферы и контрольной почвы, которые проявляли сходство друг с другом. Так, в микоризосфере доминантами являлись псевдомонады, субдоминанты представлены бактериями рода *Micrococcus*, группу среднего обилия составляют бациллы, а в группу минорных компонентов входили роды *Cytophaga*, *Azotobacter*, *Serratia*, *Mucosoccus*. В гифосфере и контрольной почве доминировали бациллы.

В результате проведенного кластерного анализа (рисунок 8) выявлено значительное сходство бактериальных комплексов микоризосферы базидиомицетов, которые составляли отдельный кластер, отличающийся от гифосферы и контрольной почвы. Бактериальные комплексы гифосферы и контрольной почвы исследованных базидиомицетов не составляли отдельных кластеров и проявляли большее сходство друг с другом, чем каждый из них с микоризосферой.

Таким образом, полученные результаты служат свидетельством существенного действия микоризированных корней растений на сапротрофные почвенные бактерии, что проявлялось как в различиях показателей численности сапротрофных бактерий, так и изменении структуры бактериальных комплексов на уровне доминантов и субдоминантов. Это позволяет предположить, что в микоризосфере наблюдается особый тип взаимоотношений между бактериями, мицелием грибов и корнями древесных растений сходный с ризосферным эффектом, многократно наблюдавшимся многими исследователями в ризосфере травянистых растений (Curl, Truelove, 1986; Timonen et al., 1998; Cairney, Meharg, 2002).

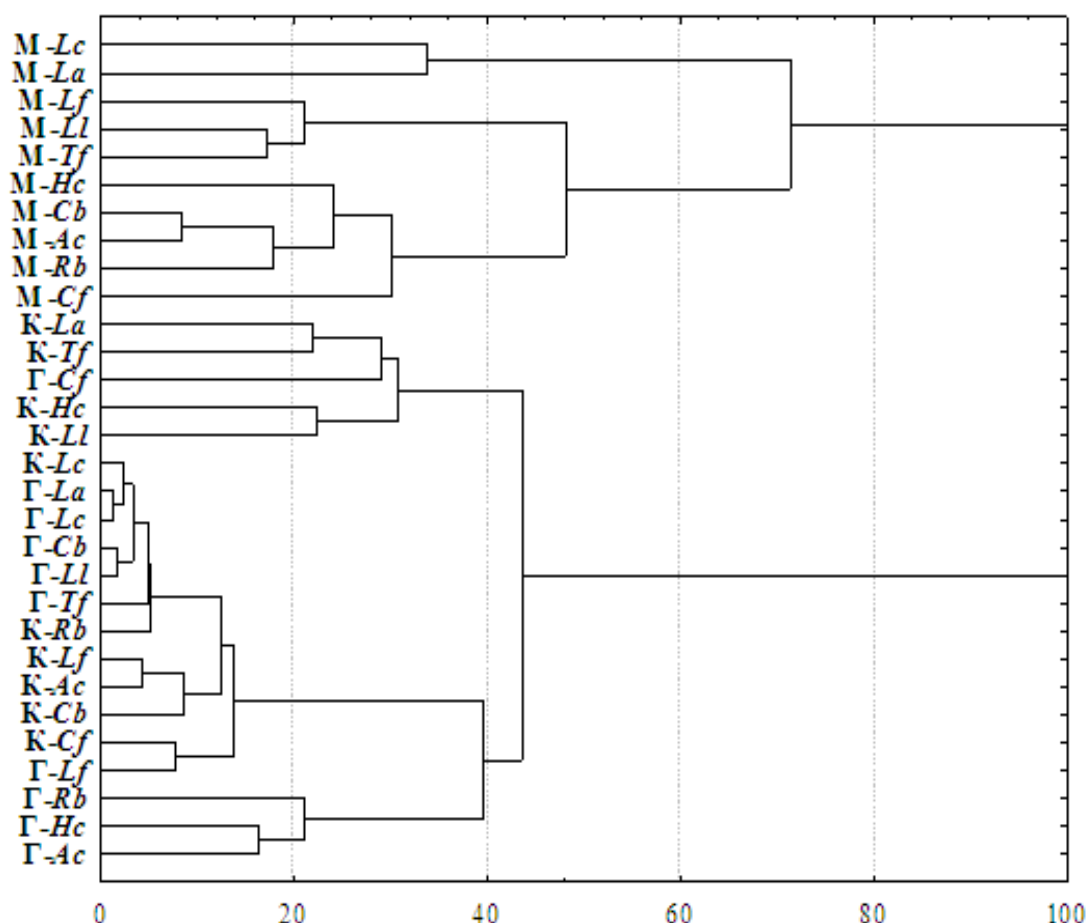


Рисунок 8. Дендрограмма сходства бактериальных комплексов микоризосферы (М), гифосферы (Г) и контрольной почвы (К) изученных базидиомицетов. Латинскими буквами обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

3. Сравнительная характеристика бактериальных комплексов плодовых тел базидиомицетов

3.1. Общая численность бактерий в плодовых телах базидиомицетов

Были изучены бактериальные комплексы плодовых тел и гифосферы 5 видов агарикоидных эктомикоризообразующих базидиомицетов, наиболее часто встречающихся в лесных биоценозах зоны Южной Тайги (*Amanita citrina*, *Amanita crocea*, *Amanita muscaria*, *Amanita phalloides*, *Amanita panterina*). Результаты определения показателей общей численности бактерий в плодовых телах базидиомицетов с использованием красителя акридина оранжевого представлены на рисунке 9(а). Как видно из рисунка, показатели общей численности бактерий в тканях плодовых тел базидиомицетов изменялись от 4,2 до 20 млрд. клеток/г, и только у *Amanita muscaria* составляли 196,7 млрд. клеток/г, что связано с тем, что плодовое тело находилось на поздней стадии разложения.

3.2. Численность сапротрофных бактерий в плодовых телах базидиомицетов

Результаты определения численности сапротрофных бактерий (метод посева на ГПД среду) в образцах плодовых тел базидиомицетов представлены на рисунке 9(б). Численность бактерий в тканях плодовых тел *Amanita citrina*, *Amanita crocea*, *Amanita phalloides*, *Amanita panterina* варьировала в пределах 19,3 до 271 млн. КОЕ/г. Только в образце плодового тела *Amanita muscaria* численность бактерий была выше на несколько порядков и достигала величины 185 млрд. КОЕ/г, что связано с активно идущим процессом разложения плодового тела. Следует отметить, что показатели общей численности и численности сапротрофных бактерий в тканях плодового тела *Amanita muscaria* практически одинаковы, что свидетельствует о преимущественном развитии сапротрофных бактерий на поздних стадиях разложения плодового тела базидиомицета, характеризующихся значительными количествами доступных для бактерий субстратов.

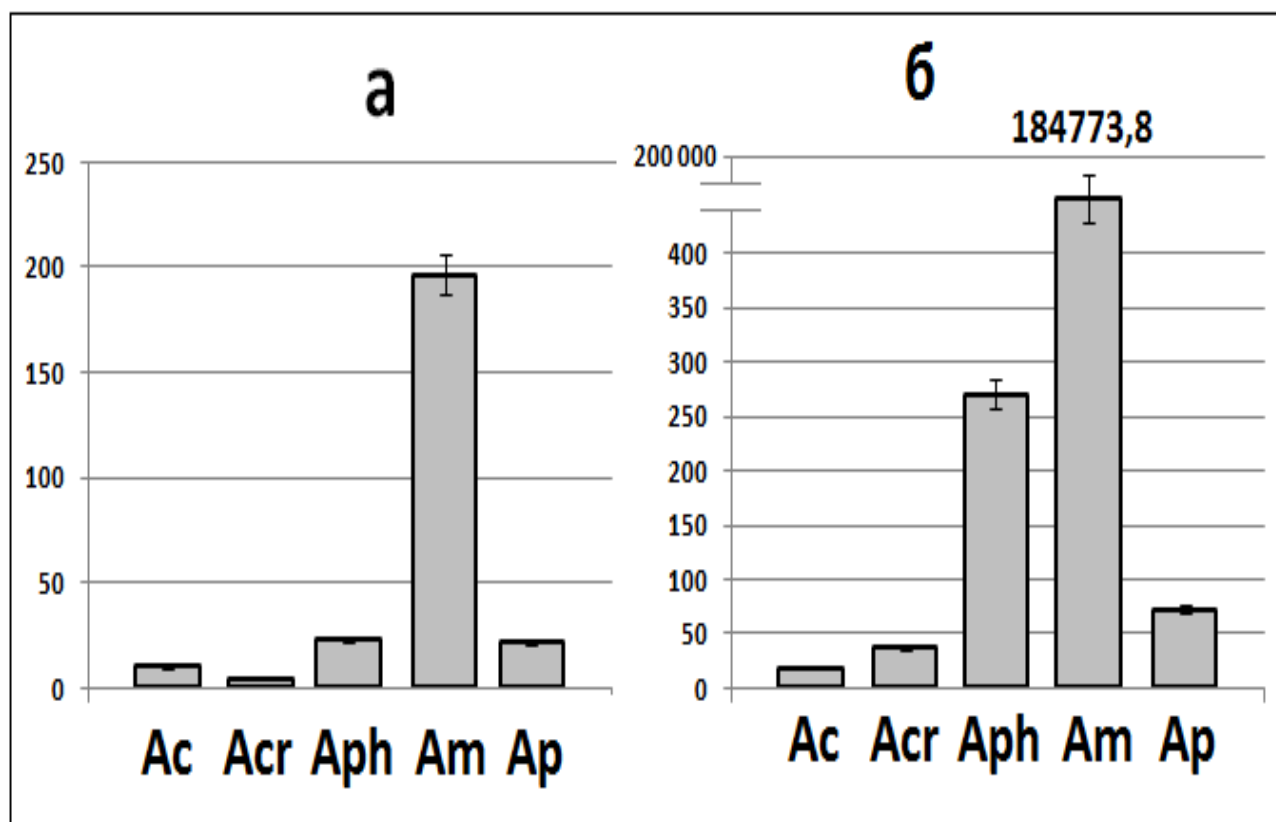


Рисунок 9. (а) Общая численность (млрд. клеток/г) и (б) численность сапротрофных бактерий в плодовых телах базидиомицетов (млн. КОЕ/г). Латинскими буквами обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

Таким образом, показатели общей численности (десятки млрд.кл./г) и численности сапротрофных бактерий (десятки млн.КОЕ/г) в тканях плодовых

тел базидиомицетов близки к показателям содержания бактерий в лесной подстилке (Добровольская, 2002). В образцах плодовых тел *Amanita muscaria*, отобранных на поздней стадии разложения, показатели общей численности и численности сапротрофных бактерий были значительно выше (196,7 млрд. клеток/г и 185 млрд. КОЕ/г соответственно).

3.3. Структура сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов

Изучение структуры бактериальных комплексов плодовых тел *Amanita citrina*, *Amanita crocea*, *Amanita muscaria*, *Amanita phalloides*, *Amanita panterina* показало, что в плодовых телах базидиомицетов доминировали псевдомонады, группа среднего обилия была представлена бактериями семейства Enterobacteriaceae – *Enterobacter*, *Erwinia*, *Plesiomonas*, а в группу минорных компонент входили 7 родов бактерий (*Streptomyces*, *Cytophaga*, *Chromobacterium*, *Acinetobacter*, *Aeromonas*, *Escherichia*, *Mycobacterium*).

Полученные данные о доминировании в плодовых телах базидиомицетов грамотрицательных бактерий сходны с полученными ранее результатами по изучению структуры сапротрофного бактериального комплекса филопланы и подстилки лесного биогеоценоза, где доминантами также были бактерии родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Mycobacterium* (Добровольская, 2002; Лысак, 2010).

Сравнительное изучение сапротрофных бактериальных комплексов плодовых тел, гифосферы 5 видов базидиомицетов (*Amanita citrina*, *Amanita crocea*, *Amanita muscaria*, *Amanita phalloides*, *Amanita panterina*) и контрольной почвы с помощью кластерного анализа (рисунок 10) показало значительное сходство бактериальных комплексов плодовых тел между собой и их отличие от бактериальных комплексов гифосферы и контрольной почвы. При этом, бактериальные комплексы гифосферы и контрольной почвы были сходны друг с другом.

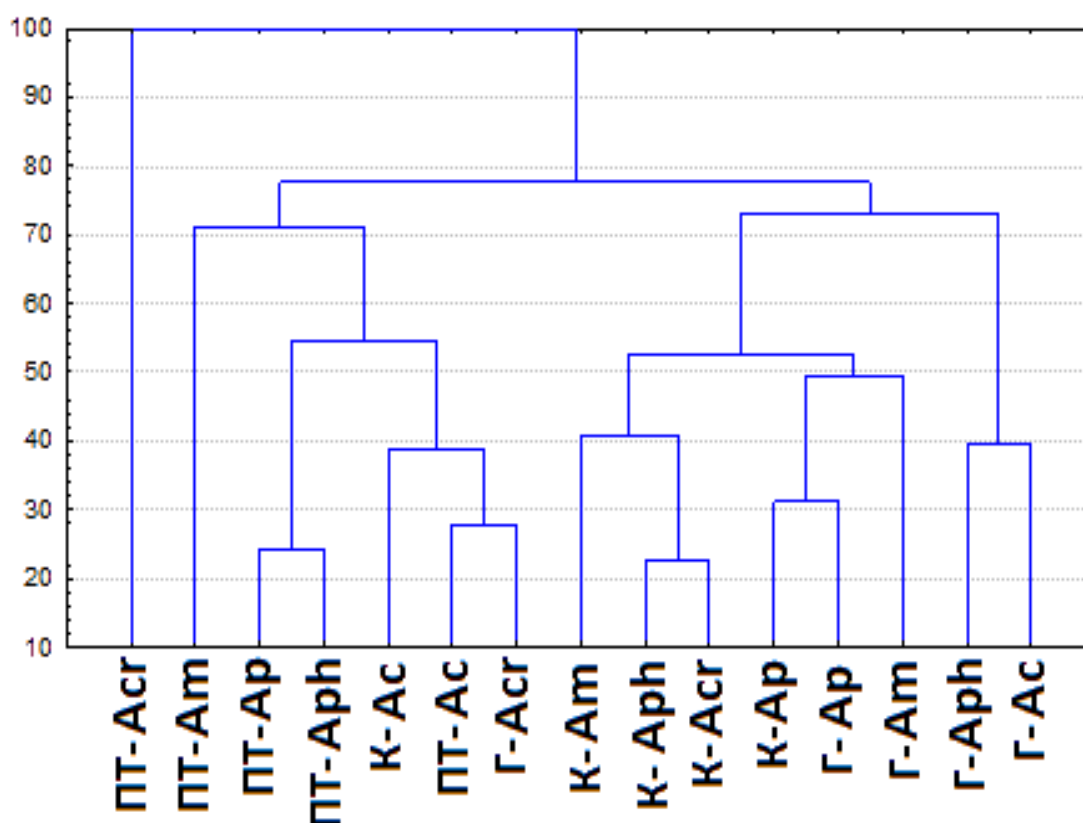


Рисунок 10. Дендрограмма сходства сапротрофных бактериальных комплексов плодовых тел (ПТ), гифосферы (Г) и контрольной почвы (К) изученных базидиомицетов. Латинскими буквами обозначены виды базидиомицетов (см. таблицу 1).

4. Характеристика бактериальных комплексов плодовых тел базидиомицетов на разных стадиях развития и разложения

Ранее было показано (стр. 18), что общая численность и численность сапротрофных бактерий, населявших разлагающиеся плодовые тела *Amanita muscaria*, была довольно велика и составляла около 200 млрд. клеток/г. Для того, чтобы изучить изменения численности и структуры сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов в процессе развития и разложения плодового тела, были проанализированы плодовые тела агарикоидных базидиомицетов с разным механизмом разложения – автолиз у *Coprinus comatus* и разложение личинками двукрылых насекомых – мицетофилид («грибные комарики» *Mycetophila sp.*) у *Armillaria mellea*.

Результаты определения показателей общей численности бактерий (окраска акридином оранжевым) и численности сапротрофных бактерий (посев на ГПД среду) на разных стадиях развития и разложения плодовых тел представлены на рисунке 11.

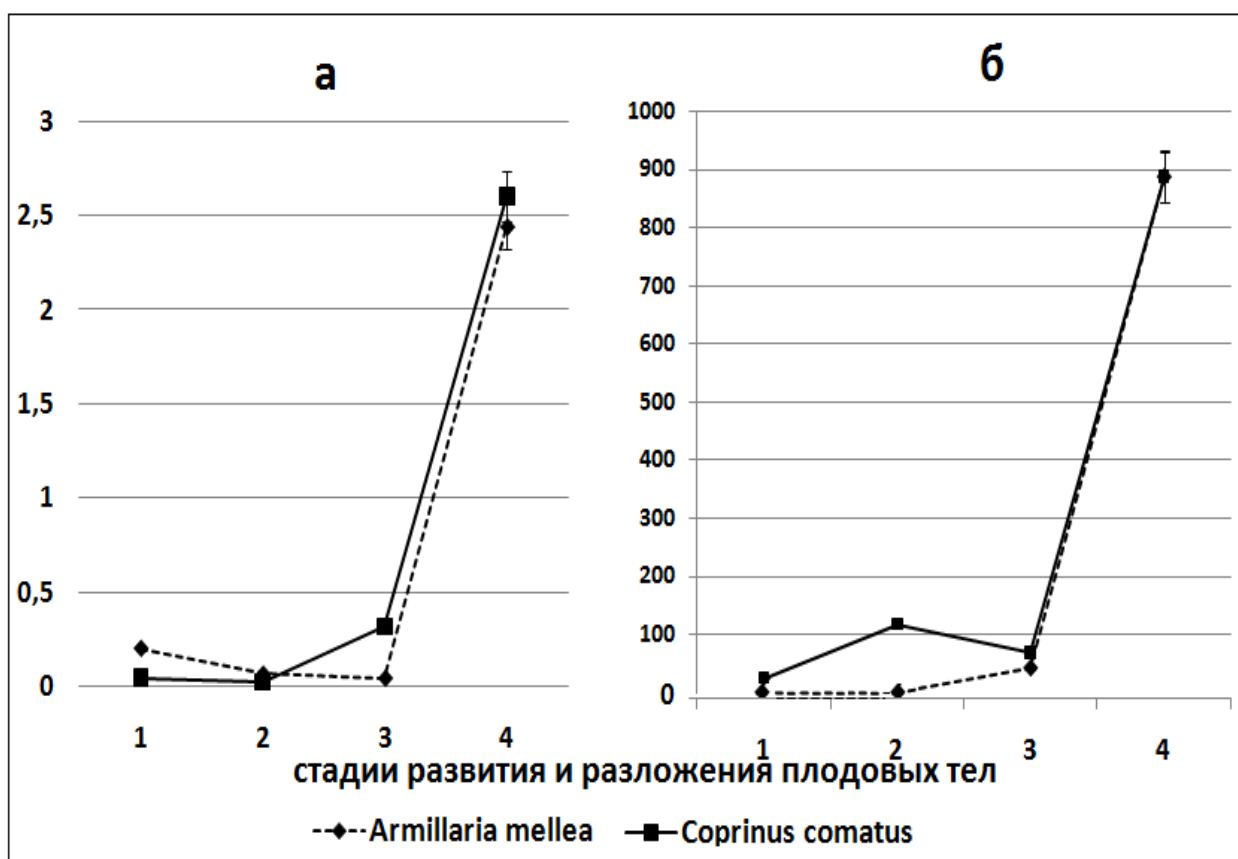


Рисунок 11. (а) Общая численность бактерий (млрд. клеток/г) и (б) численность сапротрофных бактерий (млн. КОЕ/г) в образцах плодовых тел базидиомицетов на разных стадиях развития и разложения.

Как видно из рисунка 11, показатели общей численности и численности сапротрофных бактерий у *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus* были ниже на начальных стадиях развития плодовых тел (1-3) и значительно выше – на стадии разложения (4), независимо от механизма разложения. Это свидетельствует об активном участии бактерий в процессах разложения плодовых тел у исследованных базидиомицетов. Следует отметить, что на заключительной стадии разложения (4) показатели численности бактерий максимальны и практически одинаковы у исследованных видов грибов. Показатели общей численности бактерий составляют 2,44 и 2,64 млрд. клеток соответственно у *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus*), численности сапротрофных бактерий – около 900 млн. КОЕ/г, что связано с увеличением концентрации легкодоступного для бактерий субстрата при разложении тканей плодовых тел.

Анализ структуры сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов разного возраста (рисунок 12) показал, что бактериальный комплекс *Armillaria mellea* характеризуется большим родовым разнообразием (12 родов), чем таковой у *Coprinus comatus* (3 рода), что может быть связано с

жизнедеятельностью личинок мицетофилид во время разложения плодовых тел базидиомицетов.

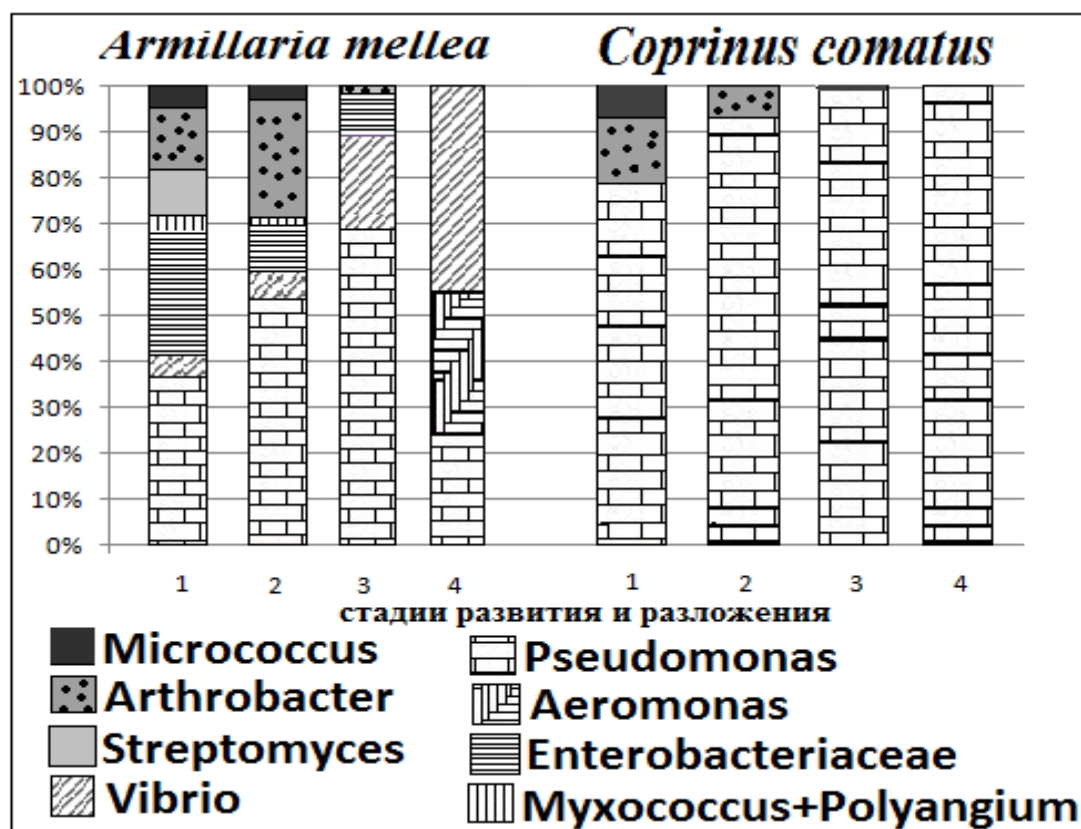


Рисунок 12. Относительное обилие родов сапротрофных бактерий в плодовых телах *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus* на разных стадиях развития и разложения.

На разных стадиях развития плодовых тел *Armillaria mellea* наблюдались различия в структуре бактериального комплекса, что выражалось в смене потенциальных доминантов, а также ином распределении родов бактерий среди субдоминантов, группы среднего обилия и минорных компонентов. Так, начальная стадия развития плодового тела (1) характеризовалась доминированием бактерий рода *Pseudomonas*, в группе среднего обилия были бактерии родов *Plesiomonas*, *Acinetobacter*, *Streptomyces* и *Arthrobacter*, группу минорных компонентов составляли роды *Micrococcus*, *Aeromonas*, *Polyangium*, *Мухосoccus*. На заключительной стадии разложения доминировали бактерии родов *Aeromonas* и *Vibrio*, а псевдомонады были субдоминантами.

Структура сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел *Coprinus comatus* существенно отличалась от такового *Armillaria mellea*. Так, на всех стадиях доминантами были псевдомонады. На ранней стадии развития плодовых тел группа среднего обилия была представлена бактериями рода *Arthrobacter*, а группа минорных компонентов – родом *Micrococcus*, которые на

следующих стадиях развития плодовых тел переходили в группу минорных компонентов.

Таким образом, разложение плодовых тел базидиомицетов характеризуется значительным увеличением показателей общей численности и численности сапротрофных бактерий, большая часть которых представлена грамотрицательными бактериями. В зависимости от механизма разложения плодовых тел в бактериальных комплексах доминируют бактерии рода *Pseudomonas* (*Coprinus comatus*) и родов *Aeromonas*, *Vibrio* (*Armillaria mellea*).

5. Изучение адгезии бактерий на гифах базидиомицетов.

Накопление различных родов бактерий в гифосфере и микоризосфере базидиомицетов, помимо других причин, может быть связано с разной способностью к адгезии на гифах базидиомицетов. Для проверки этой гипотезы были проведены модельные опыты по адгезии бактерий на поверхности гиф некоторых базидиомицетов (рисунок 13).

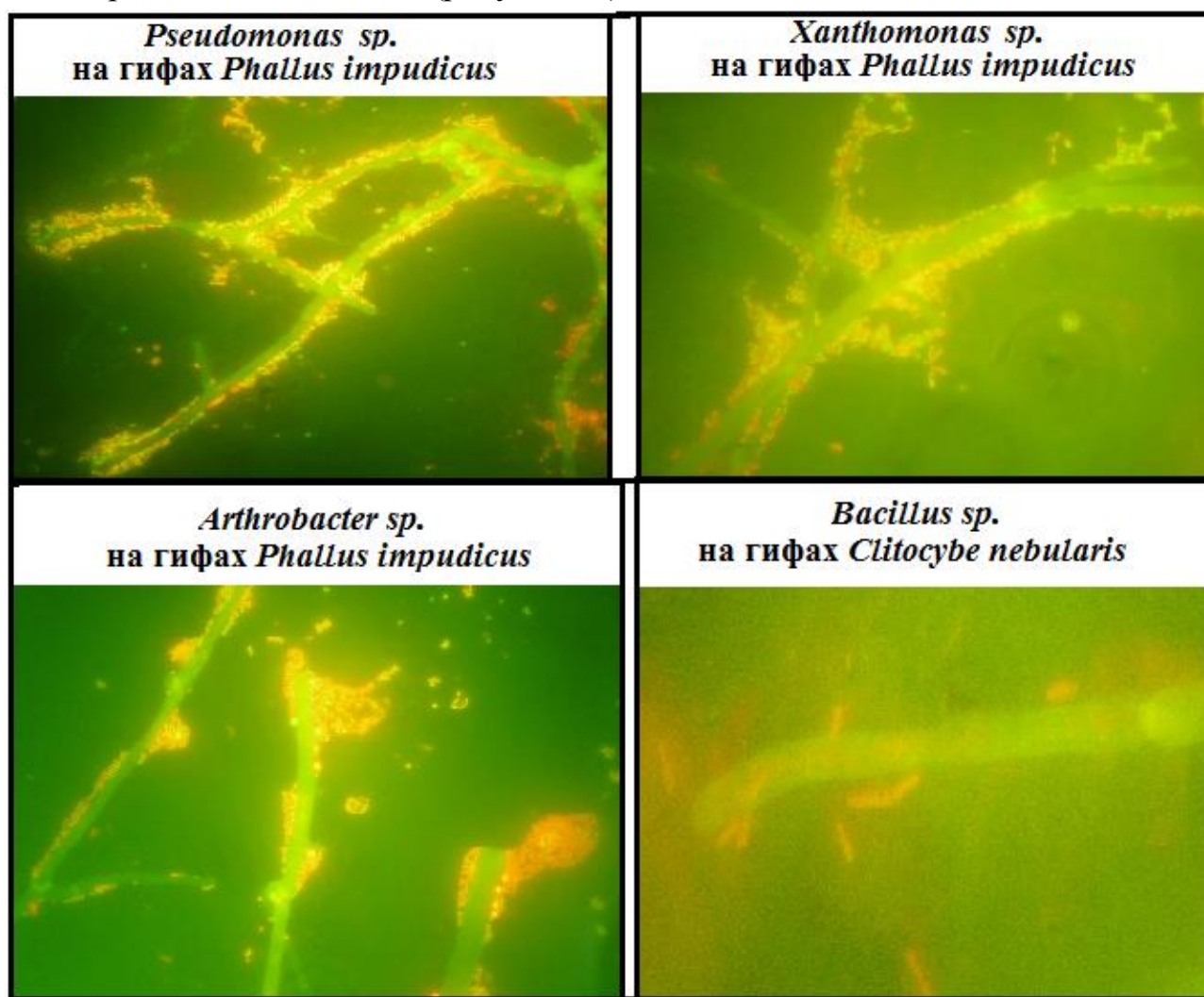


Рисунок 13. Прикрепление бактерий к гифам базидиомицетов.

Изучение адгезии бактерий на гифах 3 видов базидиальных грибов (*Clitocybe nebularis*, *Coprinus comatus*, *Phallus impudicus*), которые успешно культивируются на плотной питательной среде, позволило выявить определенную специфику этого процесса у представителей различных родов типичных почвенных бактерий (*Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Arthrobacter*, *Bacillus*). Так, на поверхности гиф всех исследованных видов базидиомицетов, бактерии родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* образовывали многослойные биопленки, бактерии рода *Arthrobacter* формировали конгломераты клеток в точках роста и ветвления гиф, а бациллы практически не прикреплялись к гифам. Следует отметить, что характер адгезии бактерий на гифах базидиомицетов не изменялся на 1, 5 и 9 сутки эксперимента.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что способность образовывать многослойную биопленку на поверхности гиф базидиомицетов может являться одной из причин доминирования бактерий рода *Pseudomonas* в микоризосфере.

Заключение

Проведенное комплексное исследование бактериальных сообществ микоризосферы, гифосферы и плодовых тел 34 видов базидиомицетов, принадлежащих к 20 семействам, трем морфологическим и эколого-трофическим группам в природных условиях, позволяет заключить, что исследованные почвенные локусы являются специфическими местообитаниями для бактерий, различающимися по показателям общей численности, численности сапротрофных бактерий и структуре сапротрофного бактериального комплекса.

Бактериальный комплекс гифосферы представляет собой своеобразное экотонное сообщество, отражающие в своем составе черты сообществ, обитающих в резко отличающихся друг от друга условиях: богатый корневыми выделениями растений и продуктами разложения полимеров, а также грибными метаболитами локус – микоризосфера, и более бедный – вне колоний базидиомицетов (контрольная почва).

Бактериальный комплекс микоризосферы, формируемый эктомикоризообразующими видами базидиомицетов, оказывается существенно отличающимся от гифосферы и контрольной почвы. Доминирование рода *Pseudomonas* в бактериальном комплексе микоризосферы указывает на важную роль этого таксона во взаимоотношениях с микоризированной корневой системой растений.

Еще один важный локус, образуемый базидиомицетами на поверхности почвы во влажные, теплые периоды года, – плодовые тела базидиомицетов. Бактериальные комплексы плодовых тел базидиомицетов проявляют определенное сходство между собой и отличаются от бактериальных комплексов гифосферы и контрольной почвы. Структуры бактериальных комплексов плодовых тел базидиомицетов в значительной степени зависят от возраста и способа разложения плодового тела, при этом доминируют бактерии родов *Pseudomonas*, *Aeromonas*, *Vibrio*. О частом обнаружении бактерий рода *Pseudomonas* на поверхности плодовых тел уже сообщалось ранее, для них был предложен термин “фунгифилы” (Warmink et al., 2009). Очевидно, что представители рода *Pseudomonas*, тесно связанные с базидиомицетами, играют важную роль в лесном биоценозе.

Очевидно, что в разные периоды года воздействие базидиомицетов на бактериальное сообщество почвы будет различно, в меньшей степени оно будет проявляться в сухой и холодный период, в большей степени во влажный и теплый период (конец лета – осень). Разлагающиеся плодовые тела, обогащенные граммотрицательными бактериями, в особенности представителями рода *Pseudomonas*, при попадании на поверхность подстилки и далее в почву вносят важный вклад в формировании структуры бактериальных комплексов в пределах колоний базидиомицетов.

Воздействие базидиомицетов на бактериальное сообщество почвы разнообразно и многогранно, и связано как с поступлением легкометаболизируемых субстратов вследствие экзогидролазной активности грибов, так и непосредственным воздействием биологически активных веществ, конкуренцией за азот в условиях его дефицита в почве и непосредственным поступлением граммотрицательных бактерий из тканей разлагающихся плодовых тел на поверхность почвы.

В целом полученные нами результаты подтверждают концепцию об активном влиянии базидиомицетов на почвенные бактериальные комплексы почвы лесных экосистем, высказанную Л.Л. Великановым (1997). Базидиомицеты, являясь эдификаторами по отношению к бактериям в почве лесного биоценоза, могут рассматриваться подобно почвенным животным как «экосистемные инженеры» (Тиунов, 2007).

Выводы:

1. Показатели общей численности бактерий в гифосфере большинства видов афиллофороидных и гастероидных базидиомицетов выше, чем в контрольной почве в 2 раза, а в гифосфере большинства видов агарикоидных базидиомицетов – ниже, чем в контроле 2,8-1,3 раза. Численность сапротрофных бактерий в гифосфере большинства видов базидиомицетов выше, чем в контроле в 2-36 раз.
2. Бактериальные комплексы гифосферы гастероидных и афиллофороидных базидиомицетов проявляли значительное сходство между собой и отличались от такового агарикоидных базидиомицетов. Сапротрофный бактериальный комплекс гифосферы базидиомицетов и контрольной почвы проявляет значительное сходство у большинства изученных видов.
3. Впервые в гифосфере базидиомицетов (*Clitocybe nebularis*, *Lycoperdon perlatum*) обнаружены представители филумов *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes*, содержание которых составляло более 10%, выявляемых методом FISH.
4. Сапротрофный бактериальный комплекс микоризосферы базидиомицетов значительно отличался от такового гифосферы и контрольной почвы. Бактериальные комплексы гифосферы и контрольной почвы исследованных базидиомицетов не составляли отдельных кластеров и проявляли большее сходство друг с другом, чем каждый из них с микоризосферой.
5. Численность бактерий в плодовых телах базидиомицетов составляла десятки млрд. клеток/г, и значительно увеличивалась по мере старения плодового тела базидиомицета, независимо от механизма его деструкции: автолиз у *Coprinus comatus*, разложение личинками мицетофилод у *Armillaria mellea*.
6. Показано, что структура сапротрофного бактериального комплекса плодовых тел базидиомицетов зависит от способа их разложения и характеризуется доминированием бактерий родов *Aeromonas* и *Vibrio* (плодовые тела *Armillaria mellea*) и бактерий рода *Pseudomonas* (плодовые тела *Coprinus comatus*).
7. Изучение адгезии бактерий на гифах грибов (*Clitocybe nebularis*, *Phallus impudicus*, *Coprinus comatus*) в модельном опыте свидетельствует о специфике процесса у представителей родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Arthrobacter* и *Bacillus*: псевдомонады и ксантомонады образовывали многослойную биопленку, артробактер – скопления клеток на концах и точках ветвления гиф, а бациллы – практически не адгезировались.

РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Воронина Е.Ю., Лысак Л.В., Загрядская Ю.А. Численность и структура сапротрофного бактериального комплекса микоризосферы и гифосферы базидиомицетов-симбиотрофов // Известия РАН. Серия биологическая, 2011, № 6, с. 725–732.
2. Загрядская Ю.А., Лысак Л.В., Лапыгина Е.В., Воронина Е.Ю., Александрова А.В., Сидорова И.И. Характеристика бактериальных сообществ гифосферы некоторых базидиальных грибов // Вестник Московского университета. Сер. 17. Почвоведение. - 2011. - № 3. - С. 49-53.
3. Загрядская Ю.А., Лысак Л.В., Сидорова И.И., Александрова А.В., Воронина Е.Ю. Бактериальные комплексы плодовых тел и гифосферы некоторых базидиомицетов // Известия РАН. Серия биологическая, 2013, № 4, с. 405–411.
4. Загрядская Ю.А. «Бактериальные комплексы микоризосферы и гифосферы базидиомицетов-симбиотрофов» / Материалы XVIII международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Почвоведение», МГУ имени М.В. Ломоносова. – М.:МАКС Пресс, 2011, с.34-35.
5. Загрядская Ю.А., Воронина Е.Ю. «Мониторинг бактериальных сообществ гифосферы базидиомицетов в лесном биогеоценозе» / Материалы XVI международной экологической студенческой конференции Экология России и сопредельных территорий, Новосибирск, 2011, с.59-60.
6. Лапыгина Е.В., Загрядская Ю.А., Воронина Е.Ю. «Бактериальные сообщества гифосферы некоторых базидиомицетов в природных условиях» / Материалы докладов VI съезда общества почвоведов им. В.В. Докучаева «Почвы России: современное состояние, перспективы изучения и использования», Петрозаводск, 2012, книга 2, 371-372.
7. Загрядская Ю.А. Сравнительное изучение бактериальных сообществ плодовых тел и гифосферы базидиомицетов ломоносов / Материалы XIX международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Почвоведение», МГУ имени М.В. Ломоносова. – М.:МАКС Пресс, 2012, с.13-14.
8. Загрядская Ю. А. Бактериальные комплексы плодовых тел и гифосферы базидиомицетов в лесном биогеноценозе / Материалы XVII международной экологической студенческой конференции «Экология России и сопредельных территорий»: В 2-х томах. Том 2. / Новосибирский гос. ун-т. Новосибирск, 2012, с. 103-104.
9. Загрядская Ю.А. Характеристика бактериальных комплексов плодовых тел и гифосферы некоторых базидиомицетов / БИОЛОГИЯ – НАУКА XXI ВЕКА: 17-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых (Пущино, 22 - 26 апреля 2013 года). Сборник тезисов.
10. Загрядская Ю.А., Лысак Л.В., Воронина Е.Ю., Александрова А.В., Сидорова И.И. Характеристика бактериальных сообществ плодовых тел и гифосферы

базидиомицетов. Современная микология России. Материалы 3-го Съезда микологов России, Том 3, с.180–180. М.: Национальная академия микологии, 2012.

11. Загрядская Ю.А. Бактериальные комплексы плодовых тел базидиомицетов на разных стадиях разложения – Ломоносов-2013: XX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых: Секция «Биология»; 8-13 апреля 2013 г., Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет: Тезисы докладов – М.: МАКС Пресс, 2013. – с.194.
12. Олескин А.В., Загрядская Ю.А., Лысак Л.В. Влияние биогенных аминов на взаимодействие грибных гиф и бактерий / МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ "РЕЦЕПТОРЫ И ВНУТРИКЛЕТОЧНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ" 27-30 МАЯ 2013г., г. ПУЩИНО