

РОЗПОВСЮДЖЕННЯ ЕНДОФІТНОЇ МІКОБІОТИ В РОСЛИНАХ СФАГНОВИХ БОЛІТ ПОЛІССЯ УКРАЇНИ

І. М. КУРЧЕНКО, доктор біологічних наук

Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України

E-mail: irinakurchenko@ukr.net

Встановлено, що ендofітні мікроміцети в рослинах є постійним компонентом сфагнових боліт Полісся України. У кожного виду рослин сфагнових боліт формується власний комплекс видів ендofітних мікроміцетів, 3–4 з яких трапляються постійно. За розповсюдженням в різних рослинах та їх органах ізольовані ендofіти віднесено до класів 2 і 3 NC-типу. Класифікацію ендofітів доповнено даними щодо значної біорізноманітності ендofітних мікроміцетів класу 2 NC-типу в болотних рослинах.

Ключові слова: *сфагнові болота, мікроміцети, NC-ендofіти*

Ендofіти з нейтральним або позитивним впливом на стан рослини-хазяїна називають «класичними» ендofітами, а ендofіти, які можуть впливати негативно – патогенами, оскільки існування ендofітів у рослинах може трансформуватись від мутуалізму до антагонізму практично при будь-якому типі рослинно-мікробних взаємодій. Ці два поняття розглядають як протилежні результати взаємодії «рослина–мікроорганізм» [12, 23, 25, 33, 35, 36, 47]. Трофічна група біотрофів об'єднує мутуалістичний симбіоз (ендofітизм) та фітопатогенний спосіб існування. Водночас у ґрунті присутня група сапротрофів, які трансформують мертві рослинні тканини. Серед мікроскопічних грибів є такі види, як, наприклад, види роду *Fusarium*, що добре пристосовуються до існування в різних умовах (ґрунт, рослинні субстрати, технічні матеріали). Тому дослідження видової різноманітності та еколого-фізіологічних властивостей ендofітних мікроміцетів є актуальним.

В умовах сфагнових боліт Українського Полісся для існування судинних рослин сформувався унікальний субстрат – мертвий сфагнум та

очіс. В цих екосистемах кількість видів рослин складає всього 5–10, проте частота трапляння видів порядку Ericales дуже висока [7]. У багатьох видів рослин коріння не досягає торфу, а перебуває здебільшого у верхніх шарах сфагнового покриву. Тому **метою роботи** було вивчити видовий склад ендоефітних мікроміцетів мохів, чагарничків порядку Ericales та інших видів трав'янистих і деревних рослин, а також розповсюдження ендоефітів в різних видах рослин та їх органах.

Матеріали і методика досліджень. Відбір зразків для дослідження видового складу ендоефітних мікроміцетів проводили з 1999 р. на 20 постійних пробних площах, закладених за загально прийнятою методикою [9] співробітниками Поліського філіалу НДІ лісового господарства і агролісомеліорації (м. Житомир) на лісових сфагнових болотах Центрального (Житомирська обл.) і Західного (Рівненська обл.) Полісся України.

Мікобіоту ендоефітів 36 видів болотних рослин вивчали у 220 комплексних зразках, які склалися із судинних рослин (ерикоїдних чагарничків, трав'янистих і деревних видів) та мохів сфагнових боліт Полісся.

Для виділення чистих культур ендоефітних мікроміцетів використовували стандартну методику [38], яка включала поверхневу стерилізацію рослин 70 % етанолом та витримування в 50 %-му хлорвмісному розчині (5 хв.). Фрагменти органів судинних рослин розміщували в чашках Петрі з голодним агаром та агаром з додаванням 0,2 % середовища Чапека і культивували протягом 1–2 місяців ($t = 26 \pm 2^\circ\text{C}$) [3, 6].

Морфологічні дослідження та вимірювання спороносних структур і конідій виділених ізолятів проводили за допомогою методів світлової мікроскопії з використанням мікроскопів МБІ–6 та Leica DM 500 [6].

Ідентифікацію ізольованих грибів до виду здійснювали за сукупністю культурально-морфологічних ознак та особливостей конідіогенезу з використанням відповідних визначників вітчизняних і зарубіжних авторів [1, 8, 11, 15, 20, 21, 32, 34, 40, 42]. Сучасні назви мікроміцетів наведено

відповідно до www.mycobank.org.

Визначали частоту трапляння (ЧТ) кожного з виділених видів ендоефітних мікроміцетів і ступінь подібності видового складу мікроміцетів з різних місцевіснвань [2, 4, 6]. Повноту досліджень ендоефітної мікобіоти оцінювали за коефіцієнтом Тюрінга [5].

Результати і обговорення. Вивчено 220 комплексних зразків болотних рослин сфагнових боліт Полісся. Із 36 досліджених видів рослин лише 13 були спільними для боліт Житомирської та Рівненської областей. Із відібраних зразків виділено більше 3000 ізолятів ендоефітних мікроскопічних грибів, які віднесено до 118 видів 58 родів відділів Zygomycota і Ascomycota (таблиця).

За кількістю видів переважають анаморфні стадії мікроскопічних грибів. З них *Ceratocystis* sp. з частотою трапляння (ЧТ) 75,6% домінує у Рівненській обл., а *Penicillium funiculosum* з ЧТ 59,0% – у Житомирській обл.; часто виділяється *Mycelia sterilia* (dark green) (45,1%) і *Alternaria alternata* (40,2%); постійно трапляється в Центральному і Західному Поліссі *Mycelia sterilia* (dark red) (15,4 і 14,6%). Частка темнопігментованих видів серед загальної кількості вивчених складає 39%.

У половини виділених ізолятів виявлено спороношення, що пов'язано з їх існуванням усередині живих тканин рослини-хазяїна [26, 37, 45]. Однак, за нашими даними, деякі штами *Mycelia sterilia* з часом починали формувати спороношення. Повнота дослідження ендоефітної мікобіоти болотних рослин цілком достатня – коефіцієнт Тюрінга становить 71,2%.

Кількість видів та ізолятів ендоефітних грибів

Рід мікроміцета	Кількість видів	Кількість ізолятів	Рід мікроміцета	Кількість видів	Кількість ізолятів
<i>Absidia</i>	1	17	<i>Humicola</i>	2	34
<i>Acremonium</i>	2	125	<i>Leptographium</i>	1	4
<i>Alternaria</i>	1	164	<i>Mammaria</i>	1	6
<i>Aphanocladium</i>	1	6	<i>Mortierella</i>	1	25
<i>Arthrimum</i>	1	14	<i>Mucor</i>	4	78
<i>Aspergillus</i>	7	173	<i>Murogenella</i>	1	10
<i>Aureobasidium</i>	1	87	<i>Mycelia sterilia</i>	9	426
<i>Boeremia</i>	1	16	<i>Mycocladus</i>	1	6
<i>Botryotrichum</i>	1	11	<i>Oidiodendron</i>	3	27
<i>Botrytis</i>	1	13	<i>Paecilomyces</i>	2	65
<i>Ceratocystis</i>	1	178	<i>Periconia</i>	1	23
<i>Chaetomium</i>	2	61	<i>Phialophora</i>	1	12
<i>Chrysosporium</i>	1	28	<i>Phoma</i>	2	68
<i>Cladosporium</i>	3	73	<i>Penicillium</i>	18	375
<i>Clonostachys</i>	1	11	<i>Pestalotia</i>	1	14
<i>Colletotrichum</i>	1	17	<i>Pseudallesheria</i>	1	8
<i>Doratomyces</i>	2	29	<i>Rhizopus</i>	1	17
<i>Epicoccum</i>	1	14	<i>Sarocladium</i>	2	176
<i>Eupenicillium</i>	2	32	<i>Scolecobasidium</i>	1	14
<i>Eurotium</i>	1	18	<i>Scytalidium</i>	1	12
<i>Fusarium</i>	8	164	<i>Septoria</i>	1	7
<i>Gelasinospora</i>	1	49	<i>Sordaria</i>	1	28
<i>Geomyces</i>	1	22	<i>Symptodiella</i>	1	3
<i>Geotrichum</i>	1	15	<i>Syzygites</i>	1	9
<i>Gilmaniella</i>	1	57	<i>Trichoderma</i>	7	182
<i>Gliocladium</i>	1	48	<i>Tubercularia</i>	1	19
<i>Gliomastix</i>	1	23	<i>Ulocladium</i>	2	28
<i>Gloeosporium</i>	1	64	<i>Umbelopsis</i>	1	35
<i>Gymnascella</i>	1	32	<i>Undetermined zygomycet</i>	1	3

	Всього	58	118	3275
--	--------	----	-----	------

Виділені нами ендоефітні мікроміцети сфагнових мохів, ерикоїдних чагарничків, трав'янистих і деревних рослин трапляються в США як фітопатогени ерикоїдних рослин: *Alternaria alternata*, *A. tenuissima*, *Botrytis cinerea*, *Acremonium* sp., *Fusarium* sp., *Aureobasidium pullulans*, *Phoma* sp. [27]. Серед представників ендоефітної мікобіоти ерикоїдних вказують в основному їх родові назви [27], є лише поодинокі відомості щодо таких ерикоїдно-мікоризних ендоефітів як *Oidiiodendron maius*, *O. griseum*, *Scytalidium vaccinii*, *Phialocephala fortinii*, *Hymenoscyphus ericae* та світло- і темнопігментованих *Mycelia sterilia* [31, 43]. У наших дослідженнях вперше встановлено видовий склад ендоефітних мікроміцетів чагарничків порядку Ericales. Із журавлини болотної, сфагнуму сумнівного та сфагнуму Магеллана також виділено *O. griseum*, причому майже з усіх видів рослин – *Mycelia sterilia*.

Встановлено достовірну відмінність видового складу мікобіот сфагнумів Полісся України і південно-бореальних боліт Альберти (Канада) – коефіцієнт подібності Сьоренсена-Чекановського 0,26. При цьому 15 видів мікроміцетів спільні для обох мікобіот, в тому числі *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis isabellina*, *C. herbarum*, *A. niger*, *A. versicolor*, *B. cinerea*, *P. funiculosum*, *S. fimicola*, *Sarocladium strictum* і *Mycelia sterilia*. Ендоефітна мікобіота *Sphagnum fuscum* з південно-бореальних боліт Канади, які подібні за природними умовами до Українського Полісся, представлена 55 видами, 10 з яких належать до *Mycelia sterilia*. Цей факт також узгоджується з отриманими нами результатами. На території досліджених боліт Полісся переважають *S. fallax* і *S. magellanicum*, проте *S. fuscum* трапляється досить рідко. З п'яти досліджених нами видів сфагнумів ізолювано 59 видів ендоефітних мікроміцетів, 44 з них раніше не реєстрували [45]. Із сфагнових мохів виділені нами вперше: *M. racemosus f. racemosus*, *Periconia atra*, *Boeremia exigua*, *Chrysosporium* sp., *Gloeosporium* sp., *Gliocladium roseum*, *A. alternata*, *A. pullulans*, *Aspergillus fumigatus*, *Eupenicillium javanicum*,

T. hamatum, *Ceratocystis* sp., *Pseudallesheria* sp., *Arthrimum phaeospermum*, *Leptographium abietinum*, *Botryotrichum piluliferum*, *Chaetomium* sp., *Humicola fuscoatra*, *Gelasinospora retispora*, *Gilmaniella humicola*, *Gliomastix murorum*, *Sarocladium kiliense*, *Geotrichum candidum*, 9 видів р. *Penicillium*, по 2 види рр. *Cladosporium*, *Oidiiodendron*, *Phoma*, *Doratomyces*, *Acremonium* і *Fusarium*.

Загальна кількість спільних видів ендоефітних мікроміцетів для судинних рослин і сфагнумів сягає 31 з 118 виділених, при цьому 10 видів є спільними для Центрального і Західного Полісся України. Більшість спільних видів грибів-ендоефітів за частотою трапляння належить до рідкісних, 14 видів виділялися з високою частотою трапляння. *Ceratocystis* sp., *Mycelia sterilia* (orange), *Mycelia sterilia* (dark green), *Mycelia sterilia* (dark red), *Alternaria alternata*, *Penicillium funiculosum* та *Fusarium poae* за частотою трапляння є домінуючими, виділяються часто та постійно.

З кожної окремої рослини виділено до 16 видів ендоефітних мікроміцетів. Їх кількість варіює в різних органах рослин: однакова в коренях, стеблах і листі (журавлина болотна, андромеда багатоліста, багно болотне, осока чорна, фіалка болотна), зменшується від нижньої частини до листя (сфагнові мохи та зозулин льон), збільшується у верхній частині рослин (сосна звичайна, пухівка піхвова). Тобто кількість спільних для всіх органів рослин видів ендоефітних мікроміцетів відрізняється у різних видів рослин і становить 50–100%. Виявлені закономірності узгоджуються з даними інших авторів [16, 25, 30, 36, 39, 46].

Ендоефітні мікроміцети представлені в усіх досліджених органах 36 видів болотних рослин, причому в більшості випадків (83,3%) видовий склад ендоефітів однаковий в різних органах (рис. 1).

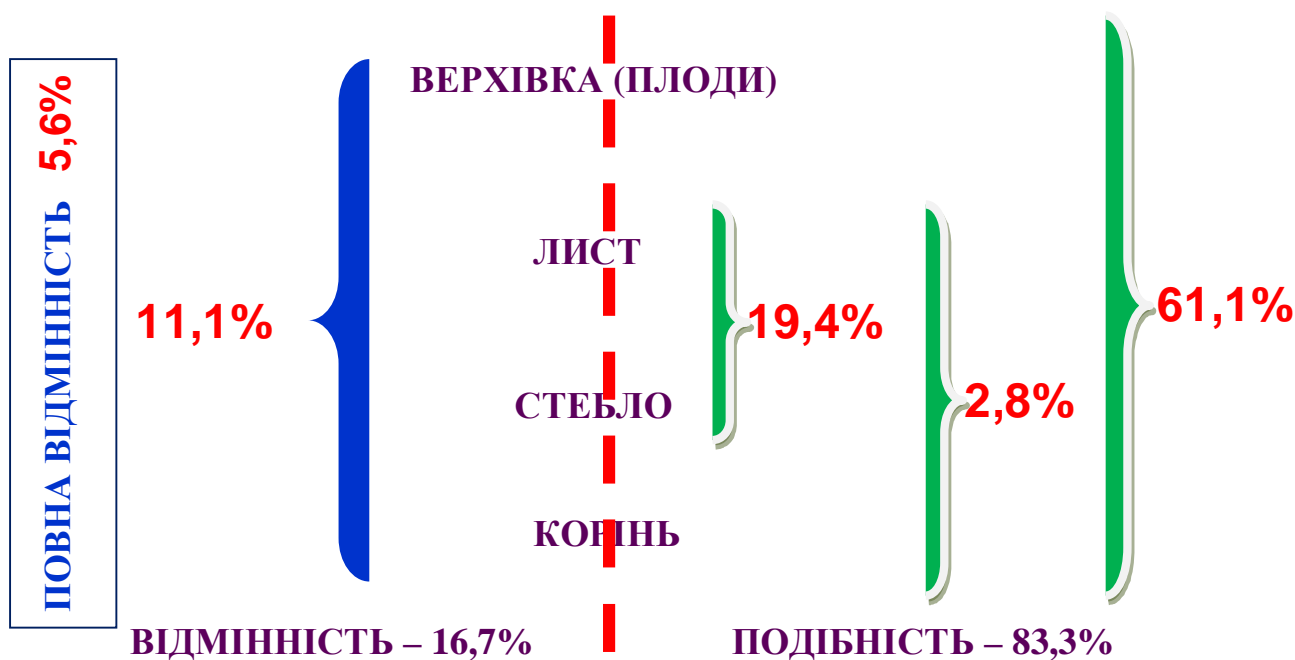


Рисунок 1 – Подібність та відмінність ендоефітної мікобіоти різних органів рослин сфагнових боліт (за значеннями коефіцієнта Сьоренсена-Чекановського)

Мікобіоти ендоефітів досліджених видів рослин сфагнових боліт в більшості випадків відрізняються між собою, тобто кожний вид рослин характеризується власним комплексом грибів-ендоефітів, причому 3 – 4 з них трапляються постійно, а 1 – 10 (і більше) є випадковими.

Ендоефітні мікобіоти вивчених видів болотних рослин в більшості випадків відрізняються, для 14 видів рослин не встановлено достовірної подібності їх ендоефітної мікобіоти з іншими рослинами. Тобто кожний вид рослин характеризується притаманним лише йому, комплексом грибів-ендоефітів. В той же час видовий склад ендоефітних мікроміцетів журавлини болотної не відрізняється від такого багна болотного, сфагнуму Магеллана, сфагнуму сумнівного і зозулиного льону – коефіцієнти подібності становлять 0,47, 0,46, 0,57 та 0,54 відповідно. Ендоефітна мікобіота брусниці не відрізняється від таких журавлини дрібноплодної та андромеди (0,45 і 0,46 відповідно), сфагнуму Магеллана – від журавлини болотної і сфагнуму

болотного (0,46 і 0,47), зозулиного льону – від журавлини болотної, андромеди, сфагнуму Магеллана, сфагнуму сумнівного і сосни звичайної (0,54, 0,50, 0,46, 0,56 і 0,49 відповідно), пухівки піхвової – від брусниці, чорниці, сфагнуму сумнівного, берези пухнастої, сосни звичайної і молінії голубої (0,53, 0,48, 0,46, 0,67, 0,57 і 0,56 відповідно).

Для ерикоїдних, трав'янистих, деревних рослин і сфагнумів встановлено наявність 31 спільного виду ендоефітних мікроміцетів із 118 виділених. Ендоефітні мікобіоти болотних рослин Центрального і Західного Полісся України достовірно подібні (коефіцієнт Сьоренсена-Чекановського 0,63). Наявність спільних видів ендоефітних грибів для мохів і судинних рослин та подібність видового складу ендоефітів ряду рослин опосередковано свідчать про існування трофічного зв'язку між рослинами сфагнових боліт, та, відповідно, можливість транспортування одновалентних катіонів із сфагнових мохів у судинні рослини за допомогою міцелію ендоефітних мікроміцетів, що узгоджується з даними літератури [13, 16, 17, 19, 30, 39, 46].

На сьогодні накопичено значний експериментальний матеріал, який став підґрунтям для першої спроби класифікації ендоефітів, запропонованої R.J. Rodriguez із співавт. [25] та доповненої L.P. Partida-Martínez та M. Neil [39]. Ця класифікація є функціональною та створена на основі способів колонізації рослин ендоефітами, механізмів їх передачі між поколіннями рослин-хазяїнів, видової різноманітності в рослині та екологічних функцій. Гриби-ендоефіти поділяють на два типи: тип I або клавіцепітальні ендоефітні гриби (С-ендоефіти) та тип II або неклавіцепітальні ендоефіти (НС-ендоефіти). На відміну від С-ендоефітів, ендоефіти типу II досліджені мало. Зазвичай їх присутність в рослині є безсимптомною, їх виділяють з мохів, папоротей, хвойних і покритонасінних. НС-ендоефіти поділяють на три класи. Ендоефіти класу 2 можуть рости в поверхневих та внутрішніх тканинах, в той час як ендоефіти класів 3 і 4 обмежені поверхневими тканинами листя і корінням відповідно. Ендоефіти класу 3 колонізують тканини хазяїна локально, на противагу цьому ендоефіти класу 2 і 4 здатні до широкої колонізації рослини.

Ендоефіти класів 2 і 3 передаються горизонтально, проте ендоефіти класу 2 також можуть передаватися вертикально через насіння або кореневища [10, 41, 44].

Ендоефітні мікроміцети виділено нами з різних органів 36 видів болотних рослин, причому це особливо характерно для ендоефітів з високою частотою трапляння. Видовий склад ендоефітних мікроміцетів в 61,1% випадків однаковий у всіх органах рослин, що дає підстави віднести їх до ендоефітів класу 2 NC-типу. Водночас R.J. Rodriguez із співавт. [25] вважають, що цей клас характеризується низькою біорізноманітністю в рослинах. Нами отримані дані щодо існування в кожній окремій рослині до 16 видів ендоефітних грибів, а в рослинах одного виду – до 60. З огляду на це вважаємо, що вказану класифікацію необхідно доповнити наступним чином: у відомостях щодо кількості видів в рослинах неклавіцепітальних ендоефітних мікроміцетів класу 2 замість «низька» вказати «значна».

Ендоефіти класу 3 колонізують надземні органи рослин локально [10, 25, 44]. Базуючись на тому, що в 19,4% випадків видовий склад ендоефітних мікроміцетів листя і стебел подібний, ми можемо віднести вивчені ендоефіти також і до класу 3 NC-типу.

Значна частина виділених культур представлена різними *Mycelia sterilia*, які протягом тривалого часу не утворюють спороношення. До класу 4 ендоефітів NC-типу відносять темнопігментовані септовані стерильні міцелії, які пов'язані лише з коренями рослин [25]. Ми також досить часто виділяли *Mycelia sterilia* (orange) в Рівненській обл. (ЧТ 17,1%), *M. sterilia* (dark green) в Житомирській і Рівненській обл. із ЧТ 30,0 і 45,1% відповідно та *M. sterilia* (dark red) в Житомирській і Рівненській обл. (ЧТ 21,0 і 14,6%). Проте, беручи до уваги той факт, що різні *M. sterilia* були ізольовані не лише з коренів, але також із стебел, гілок, листя та плодів болотних рослин, ми не можемо віднести виділені нами культури до ендоефітів класу 4.

Таким чином, виявлені нами ендоефітні мікроскопічні гриби за кількістю видів та розповсюдженням в різних органах болотних рослин

віднесені до ендоефітів класів 2 і 3 неклавіцепітального типу (NC-типу). Класифікацію R.J. Rodriguez із співавт. [25] доповнено відомостями щодо значної видової різноманітності неклавіцепітальних ендоефітних мікроміцетів класу 2. Встановлено, що в екосистемі сфагнових боліт Полісся України ендоефітні мікроміцети є постійним компонентом, який пов'язує в єдиний біогеохімічний цикл моховий і трав'яно-чагарничковий яруси рослинності.

В рослинах сфагнових боліт Українського Полісся виявлено види ендоефітних мікроміцетів, які потенційно можуть бути збудниками захворювань рослин – види родів *Fusarium*, *Alternaria*, *Botrytis*, *Colletotrichum*, *Ceratocystis*, *Acremonium*, *Sarocladium* і *Leptographium*. Значна частина ендоефітів, які безсимптомно існують в рослинах, належать до родів і видів, що є потенційними фітопатогенами [14, 18, 22, 24, 29]. Відомо, що процес виникнення захворювання рослин залежить від їх загального імунітету, агресивності фітопатогенів та впливу факторів довкілля. Водночас більшість біотрофних патогенів індукує системну резистентність рослини-хазяїна щодо збудників інфекції [28, 39]. Тобто не виключена можливість того, що ізолювані нами ендоефітні мікроміцети, які є потенційними фітопатогенами, сприяють формуванню резистентності болотних рослин щодо високовірулентних або агресивних фітопатогенів.

Висновки

Встановлено, що ендоефітні мікроміцети в рослинах є постійним компонентом сфагнових боліт Полісся України. Існування ендоефітних мікроміцетів у рослинах цієї екосистеми є загальним феноменом, який об'єднує в складний трофічний ланцюг моховий і трав'яно-чагарничковий яруси рослинності. У кожного виду рослин сфагнових боліт формується власний комплекс видів ендоефітних мікроміцетів, 3–4 з яких трапляються постійно. За способом розповсюдження в різних рослинах та їх органах ізолювані ендоефітні мікроміцети віднесені до ендоефітів класів 2 і 3 NC-типу [25, 39], тобто таких, які поширені в усіх органах болотних рослин та характеризуються значною біорізноманітністю. З огляду на кількість

виявлених видів ендоефітів в різних органах окремих рослин та в рослинах певних видів, класифікацію ендоефітів доповнено даними щодо значної біорізноманітності ендоефітних мікроміцетів класу 2 NC-типу в болотних рослинах.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Билай В. И. Фузарии / В. И. Билай. – [2-е изд.]. – К.: Наук. думка, 1977. – 442 с.
2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений / П. Грейг-Смит. – М.: Мир, 1967. – 359 с.
3. Елланська І. О. Мікобіота *Panax ginseng* С.А. Меу при введенні його в культуру / І. О. Елланська, О. В. Соколова, І. М. Курченко // Український ботанічний журнал. – 1995. – Т. 52, № 5. – С. 671–678.
4. Жданова Н. М. Моніторинг мікроміцетів при визначенні екологічного стану ґрунтів / Н. М. Жданова // Агроекологічний моніторинг та паспортизація сільськогосподарських земель. – К.: Фітосоціоцентр, 2002. – С. 146–152.
5. Леонтьев Д. В. Флористичний аналіз у мікології: підручник / Д. В. Леонтьев. – Х.: Вид. група «Основа», 2007. – 160 с.
6. Методы экспериментальной микологии: Справочник / под ред. В.И. Билай. – К.: Наук. думка, 1982. – 550 с.
7. Орлов О. О. Біогеохімія цезію-137 у лісоболотних екосистемах Українського Полісся / О. О. Орлов, В. В. Долін ; за ред. акад. НАН України Е. В. Собоновича. – К.: Наук. думка, 2010. – 198 с.
8. Пидопличко Н. М. Атлас мукогельних грибів / Н. М. Пидопличко, А. А. Милько. – К.: Наук. думка, 1971. – 115 с.
9. Юннатов А. А. Заложение экологических профилей и пробных площадей / А. А. Юннатов // Полевая геоботаника ; под общ. ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. – Т. III. – М.;Л.: Наука, Ленингр. отд-ние, 1964. – С. 9–35.
10. Arnold A. E. Canopy cover and leaf age affect colonization by tropical

fungal endophytes: ecological pattern and process in *Theobroma cacao* (Malvaceae) / A. E. Arnold, E. A. Herre // *Mycologia*. – 2003. – Vol. 95, N 3. – P. 388–398.

11. Atlas of clinical fungi. Centraalbureau voor Schimmelcultures / G. S. de Hoog, J. Guarro, J. Gene [et al.]. – Universitet Rovira i Virgili, 2000. – 1126 p.

12. Bacon C. W. Physiological adaptations in the evolution of endophytism in the Clavicipitaceae / C. W. Bacon, J. F. J. White // *Microbial endophytes*. – New York, USA: Marcel Dekker Inc., 2000. – P. 237–263.

13. Berreck M. Effect of the arbuscular mycorrhizal symbiosis upon uptake of cesium and other cations by plants / M. Berreck, K. Haselwandter // *Mycorrhiza*. – 2001. – Vol. 10, N 6. – P. 275–280.

14. Biodiversity of fungal endophyte communities inhabiting switchgrass (*Panicum virgatum* L.) growing in the native tallgrass prairie of northern Oklahoma / S. R. Ghimire, N. D. Charlton, J. D. Bell [et al.] // *Fungal Diversity*. – 2011. – Vol. 47, N 1. – P. 19–27.

15. Booth C. The genus *Fusarium* / C. Booth. – Kew, Surrey, UK: Commonwealth Mycological Institute, 1971. – 237 p.

16. Cairney J. W. G. Extracellular enzyme activities of the ericoid mycorrhizal endophyte *Hymenoscyphus ericae* (Read) Korf et Kernan: their likely roles in decomposition of dead plant tissue in soil / J. W. G. Cairney, R. M. Burke // *Plant and Soil*. – 1998. – Vol. 205, N 1. – P. 181–192.

17. Clint G. M. Uptake and accumulation of radiocaesium by mycorrhizal and non-mycorrhizal heather plants / G. M. Clint, J. Dighton // *New Phytologist*. – 1992. – Vol. 121, N 4. – P. 555–561.

18. Culturing and direct PCR suggest prevalent host generalism among diverse fungal endophytes of tropical forest grasses / K. L. Higgins, P. D. Coley, T. A. Kursar [et al.] // *Mycologia*. – 2011. – Vol. 103, N 2. – P. 247–260.

19. Dainty J. Ion behavior in *Sphagnum* cell walls / J. Dainty, C. Richter // *Advances in Bryology*. – Vol. 5: *Biology of Sphagnum*. – Berlin: Stuttgart:

J. Cramer, 1993. – P. 107–127.

20.Domsch K.H. Compendium of soil fungi / K. H. Domsch, W. Gams, T.-H. Anderson. – [Second edition]. – Eching: IHW-Verlag, 2007. – 672 p.

21.Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes / M. B. Ellis. – Commonwealth Mycol. Inst.: Kew, England, 1993. – 608 p.

22.Endophytic fungi in European aspen (*Populus tremula*) leaves-diversity, detection, and a suggested correlation with herbivory resistance / B. R. Albrechtsen, L. Bjorcken, A. Varad [et al.] // Fungal Diversity. – 2010. – Vol. 41, N 1. – P. 17–28.

23.Endophytic life strategies decoded by genome and transcriptome analyses of the mutualistic root symbiont *Piriformospora indica* / A. Zuccaro, U. Lahrman, U. Güldener [et al.] // PLoS Pathogens. – 2011. – Vol. 7, N 10. – e1002290.

24.Fröhlich J. Endophytic fungi associated with palms / J. Fröhlich, K. D. Hyde, O. Petrini // Mycological Research. – 2000. – Vol. 104, N 10. – P. 1202–1212.

25.Fungal endophytes: Diversity and functional roles / R. J. Rodriguez, J. F. White, Jr, A. E. Arnold [et al.] // New Phytologist. – 2009. – Vol. 182, N 2. – P. 314–330.

26.Fungal endophytes of *Dryas octopetala* from a high arctic polar semidesert and from the Swiss Alps / P. J. Fisher, F. Graf, L. E. Petrini [et al.] // Mycologia. – 1995. – Vol. 87, N 3. – P. 319–323.

27.Fungi on plants and plants products in the United States / D. F. Farr, G. F. Bills, G. P. Chamuris [et al.] // The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota USA: APS Press, 1989. – 1252 p.

28.Gao F. K. Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens / F. K. Gao, C. C. Dai, X. Z. Liu // African Journal of Microbiology Research. – 2010. – Vol. 4, N 13. – P. 1346–1351.

29.Gazis R. Diversity of fungal endophytes in leaves and stems of wild rubber trees (*Hevea brasiliensis*) in Peru / R. Gazis, P. Chaverri // Fungal Ecology. – 2010. – Vol. 3, N 3. – P. 240–254.

30. Grelet G.-A. Carbon availability affects nitrogen source utilization by *Hymenoscyphus ericae* / G.-A. Grelet, A. A. Meharg, I. J. Alexander // *Mycological Research*. – 2005. – Vol. 109, N 4. – P. 469–477.

31. Hambleton S. Fungal endophytes from the roots of alpine and boreal Ericaceae / S. Hambleton, R. Currah // *Canadian Journal of Botany*. – 1997. – Vol. 75, N 9. – P. 1570–1581.

32. de Hoog G. S. Molecular taxonomy of the *Alternaria* and *Ulocladium* species from humans and their identification in the routine laboratory / G. S. de Hoog, R. Horre // *Mycoses*. – 2002. – Vol. 45, N 7-8. – P. 259–276.

33. Innate immune responses activated in *Arabidopsis* roots by microbe-associated molecular patterns / Y. A. Millet, C. H. Danna, N. K. Clay [et al.] // *Plant Cell*. – 2010. – Vol. 22, N 3. – P. 973–990.

34. Klich M. A. A laboratory guide to the common *Aspergillus* species and their teleomorph / M. A. Klich, J. I. Pitt. – Australia: Published by Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, 1994. – 116 p.

35. Kusari S. Untapped mutualistic paradigms linking host plant and endophytic fungal production of similar bioactive secondary metabolites / S. Kusari, S. P. Pandey, M. Spiteller // *Phytochemistry*. – 2013. – Vol. 91. – P. 81–87.

36. Kusari S. Metabolomics of endophytic fungi producing associated plant secondary metabolites: progress, challenges and opportunities / S. Kusari, M. Spiteller // *Metabolomics*; ed. Roessner U. – Rijeka, Croatia: InTech, 2012. – P. 241–266.

37. Lodge D.J. Endophytic fungi of *Manilkara bidentata* leaves in Puerto Rico / D. J. Lodge, P. J. Fischer, B. C. Sutton // *Mycologia*. – 1996. – Vol. 88, N 5. – P. 733–738.

38. McCutcheon T. L. Genotypic diversity in populations of a fungal endophyte from Douglas fir / T. L. McCutcheon, G. C. Carroll // *Mycologia*. – 1993. – Vol. 85, N 2. – P. 180–186.

39. Partida-Martínez L. P. The microbe-free plant: fact or artifact? / L. P. Partida-Martínez, M. Heil // *Frontiers in Plant Science*. – 2011. – Vol. 100, N 2. –

P. 1–16.

40. *Phoma* Identification Manual / [Boerema G.H., de Gruiter J., Noordeloos M.E. et al.]. – Cambridge: CABI Publishing, 2004. – 470 c.

41. Phylogenetic relationships, host affinity, and geographic structure of boreal and arctic endophytes from three major plant lineages / K. L. Higgins, A. E. Arnold, J. Miadlikowska [et al.] // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2007. – Vol. 42, N 2. – P. 543–555.

42. Pitt J. I. A laboratory guide to common *Penicillium* species / J. I. Pitt. – Australia: Published by Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, 1991. – 187 p.

43. Stoyke G. Endophytic fungi from the mycorrhizae of alpine ericoid plants / G. Stoyke, R. S. Currah // *Canadian Journal of Botany*. – 1991. – Vol. 69, N 2. – P. 347–352.

44. Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis / R. J. Rodriguez, J. Henson, E. Van Volkenburgh [et al.] // *Journal of International Society for Microbial Ecology*. – 2008. – Vol. 2, N 4. – P. 404–416.

45. Thormann M. N. Microfungi isolated from *Sphagnum fuscum* from a Southern Boreal bog in Alberta, Canada / M. N. Thormann, R. S. Currah, S. E. Bayley // *The Bryologist*. – 2001. – Vol. 104, N 4. – P. 548–559.

46. Whittaker S. P. Influence of amino acids on biomass production by ericoid mycorrhizal endophytes from *Woollsia pungens* (Epacridaceae) / S. P. Whittaker, J. W. G. Cairney // *Mycological Research*. – 2001. – Vol. 105, N 1. – P. 105–111.

47. Wilson D. Endophyte – the evolution of a term, and clarification of its use and definition / D. Wilson // *Oikos*. – 1995. – Vol. 73, N 2. – P. 274–276.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЭНДОФИТНОЙ МИКОБИОТЫ В РАСТЕНИЯХ СФАГНОВЫХ БОЛОТ ПОЛЕСЬЯ УКРАИНЫ

И. Н. Курченко

Установлено, что эндофитные микромицеты в растениях являются постоянным компонентом сфагновых болот Полесья Украины. У каждого

вида растений сфагновых болот формируется собственный комплекс видов эндофитных микромицетов, 3–4 из которых встречаются постоянно. По распространению в разных растениях и их органах изолированные эндофиты отнесены к классам 2 и 3 NC-типа. Классификация эндофитов дополнена данными о значительном биоразнообразии эндофитных микромицетов класса 2 NC-типа в болотных растениях.

Ключевые слова: сфагновые болота, микромицеты, NC-эндофиты

DISTRIBUTION OF ENDOPHYTIC MYCOBIOTA IN SPHAGNUM BOG PLANTS OF UKRAINIAN POLISSYA

I. M. Kurchenko

It was shown that endophytic micromycetes in plants are permanent component of sphagnum bogs of Ukrainian Polissya. In every species of sphagnum bog plants the own complex of endophytic micromycetes is formed, 3–4 of them are found constantly. By distribution in different plants and their organs isolated endophytes belong to 2nd and 3rd classes of NC-type. Endophyte classification was added by data on significant biodiversity in bog plants of NC-type endophytic micromycetes of 2nd class.

Key words: sphagnum bogs, micromycetes, NC-endophytes