

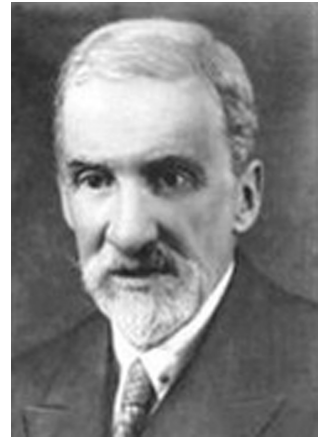
Д. Ю. Власов, А. В. Тобиас, Н. П. Черепанова

РАЗВИТИЕ МИКОЛОГИИ НА КАФЕДРЕ БОТАНИКИ: ТРАДИЦИИ И НОВЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ

Зарождение микологического направления на кафедре связано с именем Вольдемара Генриховича Траншеля (рис. 1) — одного из основоположников российской микологии, ученика М. С. Воронина. Он начинал работать в должности ассистента на кафедре споровых растений, которой руководил в тот период Х. Я. Гоби. Основные труды В. Г. Траншеля (опубликовано более 100 научных работ) посвящены вопросам биологии и систематики грибов. Предложенный им метод изучения разнохозяйственных ржавчинных грибов широко известен во всем мире как «метод Траншеля» и используется специалистами до сих пор. Наибольшую известность получили работы В. Г. Траншеля, посвященные систематике ржавчинных грибов, внесшие весомый вклад в развитие микологии.

Дальнейшее развитие микологического направления, формирование микологической школы на кафедре проходило под руководством одного из выдающихся отечественных микологов, чл.-кор. АН СССР — Николая Александровича Наумова (рис. 2). Выпускник Санкт-Петербургского университета, ученик Х. Я. Гоби, Н. А. Наумов внес огромный вклад в развитие микологии. Начиная с 1923 г. и до конца жизни он занимал должность профессора кафедры ботаники, читал спецкурсы по общей микологии, фитопатологии, вирусологии, медицинской микологии и руководил работами студентов и аспирантов.

Научные интересы Н. А. Наумова были очень разнообразными. В истории отечественной микологии он известен в первую очередь своими микофлористическими работами. Широко известны его исследования разнообразия грибов Урала, Дальнего Востока, Алтайского края, Крыма,



*Рис. 1. В. Г. Траншель
(1868–1942)*



*Рис. 2. Н. А. Наумов
(1888–1959)*

Власов Дмитрий Юрьевич — д-р биол. наук, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: dmitry.vlasov@mail.ru

Тобиас Анна Владимировна — канд. биол. наук, доцент, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: atobias@yandex.ru

Черепанова Нина Петровна — д-р биол. наук, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: dmitry.vlasov@mail.ru

© Д. Ю. Власов, А. В. Тобиас, Н. П. Черепанова, 2013

Закавказья, центрально-черноземной зоны, Архангельской, Тульской, Каменец-Подольской областей. Особенно целенаправленно и регулярно изучались грибы Ленинградской области. Обобщенный итог этих многолетних исследований представлен в двух томах «Флоры грибов Ленинградской области» (1954, 1964) [1, 2]. В процессе микологических исследований Н. А. Наумов описал около 200 новых для науки видов и разновидностей грибов. Его «Определитель мукооровых грибов» [3] был издан Французским микологическим обществом в серии «Микологическая энциклопедия» и принес автору мировую известность. В своих работах Н. А. Наумов решал и поднимал многие теоретические вопросы. Исключительный интерес и научную ценность представляют его работы, посвященные вопросам эволюции паразитизма у грибов и фитопатологии. Результаты этих исследований нашли отражение в монографии «Ржавчина хлебных злаков в СССР» [4], а также в ряде учебников, учебных и методических пособиях, значение которых для подготовки микологов и фитопатологов трудно переоценить. Среди них — «Общий курс фитопатологии» (1926) [5], «Методы микологических и фитопатологических исследований» (1937) [6], «Болезни сельскохозяйственных растений» (1952) [7].

Ближайшими коллегами Н. А. Наумова, развивавшими микологическое направление в Университете, были Софья Александровна Гуцевич, Иван Ефимович Брежнев, Тамара Дмитриевна Данилова (рис. 3). Научные интересы С. А. Гуцевич — изучение грибов на интродуцированных растениях Крыма. Собранный ею богатейший гербарий, многие виды которого были описаны как новые для науки, хранится на кафедре и является предметом изучения микологов России и других стран. Одна из наиболее значимых работ С. А. Гуцевич — «Ржавчинные грибы Крыма» (1952) [8]. Научные интересы И. Е. Брежнева связаны с микофлористическими и экологическими исследованиями. Наиболее детально он изучал микромицеты Белгородской области. И С. А. Гуцевич, и особенно И. Е. Брежнев, сочетали научную работу с подготовкой молодых специалистов-микологов. Под их руководством были выполнены и успешно защищены дипломные работы, внесшие заметный вклад в развитие микофлористических исследований на кафедре.



Рис. 3. С. А. Гуцевич, Т. Д. Данилова (сидят: слева направо), Н. А. Наумов, И. Е. Брежнев (стоят: слева направо). 1949 г.

Начиная с 1956 г. на кафедре работал выдающийся миколог Петр Николаевич Головин. Он читал спецкурсы по микологии, руководил научной работой студентов. Именно П. Н. Головин стал инициатором создания лаборатории экспериментальной микологии в Биологическом институте ЛГУ, которая с того момента и до настоящего времени является основной базой научных исследований в области микологии на кафедре ботаники. Первым руководителем лаборатории (в период с 1957 по 1967 г.) была Нина Петровна Черепанова (рис. 4), выпускница кафедры, ученица Н. А. Наумова. Особое внимание в микологических исследованиях того периода уделялось фитопатогенным микромицетам. На примере опасного паразитического гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary были изучены закономерности распространения инфекции в природе, рассмотрены вопросы патогенеза опасного заболевания картофеля и томатов — фитофтороза. В результате этих исследований выявлено распространение рас возбудителя в различных районах Ленинградской области, изучена динамика расового состава, дана оценка паразитических свойств основных рас гриба на различных субстратах и выявлена степень наследования этих свойств.

Исследования в данном направлении продолжали развиваться под руководством сменившей Н. П. Черепанову на посту руководителя лаборатории Людмилы Ивановны Пшедецкой. Научное признание получили исследования Л. И. Пшедецкой, Г. И. Серова, Е. Г. Веденяпиной, Е. В. Сафроновой, посвященные анализу внутривидовой структуры возбудителя фитофтороза. Результаты этой работы были использованы селекционерами для выведения фитофтороустойчивых сортов.



Рис. 4. Профессор Н. П. Черепанова в своем рабочем кабинете на кафедре ботаники

Заметной страницей в истории микологических исследований на кафедре стал период с 1960 по 1965 г., когда кафедру низших растений возглавлял В. Я. Частухин. Его научные интересы лежали в области изучения вопросов биоразложения органических веществ: древесины, хвои, листьев и т. п., что нашло отражение в тематике защищенных в это время дипломных работ.

В 1970-е гг. микологическое направление на кафедре фактически возглавила Н. П. Черепанова. Она успешно поддерживала традиции, заложенные Н. А. Наумовым, и развивала новые микологические направления. Н. П. Черепанова — автор более 150 научных трудов по проблемам систематики и экологии грибов. Обобщение результатов ее работы нашло отражение в вышедших монографиях: «Виды рода *Peronospora* Sda — паразиты высших растений» (1987) [9]; «Сумчатые грибы рода *Chaetomium*», (1989) [10]; «Род *Nectria* Fr. России и сопредельных государств» (2006) [11]. Н. П. Черепановой было описано 12 новых для науки видов грибов и один новый род. Итоги фло-

ристических исследований приведены в ряде крупных публикаций, среди которых «Обзор сумчатых грибов Северо-Запада Европейской части России» (2005) [12]. Нина Петровна Черепанова уделяла особое внимание подготовке молодых микологов. Ею были разработаны и читались основные микологические курсы на кафедре, осуществлялось руководство научными исследованиями студентов и аспирантов. Под ее руководством подготовлено и защищено более 20 диссертаций по разным направлениям микологии. Н. П. Черепанова — автор учебников «Морфология и размножение грибов» (1981, 2006) [13, 14] и «Систематика грибов» (2004, 2005) [15, 16].

Традиции микофлористических исследований, заложенные Н. А. Наумовым, были поддержаны и учениками Н. П. Черепановой. Благодаря их исследованиям одним из направлений, получивших развитие начиная с 90-х гг. XX века, стало изучение грибов-микромикетов урбанизированных территорий. В рамках этого направления проведено микологическое обследование парков, скверов и уличных посадок Санкт-Петербурга, в результате чего удалось обнаружить около 400 видов микромикетов и выявить основные закономерности формирования микобиоты города. Результаты исследования опубликованы в ряде статей, среди которых стоит назвать «Микромикеты растений в садах и парках Санкт-Петербурга» (И. Н. Тихомирова, А. В. Тобиас, 1999, 2001) [17, 18], «О распространении грибов рода *Cytospora* Fr. на территории Санкт-Петербурга» (А. В. Тобиас, И. Н. Тихомирова, 2006) [19], «Микромикеты деревьев и кустарников Павловского парка» (А. В. Тобиас, С. М. Федорова, 2011) [20].

В 1990-е гг. микологические исследования все больше приобретают экологический характер. Объектами изучения микологов стали грибы из различных экологических групп. Продолжались исследования паразитических грибов (А. В. Тобиас, И. Н. Тихомирова, П. М. Николаев, Е. В. Сафронова), началось изучение экологических особенностей макромицетов на древесных породах — ксилотрофных грибов (Ю. В. Рябушева), а также проводились исследования грибов, повреждающих памятники культурного наследия (Д. Ю. Власов, М. С. Зеленская). В эти годы были опубликованы многочисленные статьи в журналах и сборниках, ряд учебных пособий, а также получено авторское свидетельство на технологию культивирования съедобного базидиального гриба (П. М. Николаев, Д. Ю. Власов, Ю. В. Рябушева). Микологи кафедры были приглашены к участию в проекте по созданию Красной Книги природы Ленинградской области, раздела «Микромикеты» (А. В. Тобиас, И. Н. Тихомирова) [21]. На базе лаборатории микологии (рук. Д. Ю. Власов) началось формирование коллекции чистых культур грибов из различных таксономических и экологических групп. Такая коллекция предназначалась как для научных, так и для учебных целей. Следует отметить, что лаборатория микологии и кафедра ботаники (микологическое направление) всегда были единым целым. Сотрудники лаборатории принимали самое активное участие в учебном процессе на кафедре, где читали лекции, проводили практические занятия. Ежегодно они выезжали со студентами к местам проведения летних микологических практик. В этот период при участии микологов впервые была организована практика на Северном Кавказе, куда ежегодно отправлялись студенты-микологи старших курсов. Сложное время для всей российской науки, конечно, не прошло бесследно и для лаборатории микологии. Постепенно ее численность начала сокращаться. Однако микологическое направление продолжало развиваться. В период реорганизации биолого-почвенного факультета лаборатория микологии вошла в состав кафедры ботаники.

В настоящее время микологи проводят исследования по биоразнообразию грибов (микро- и макромицетов), особенностям морфогенеза, физиологии и биохимии грибов, а также их роли в природных и антропогенных экосистемах. За последние годы в лаборатории сформировалось геомикологическое направление исследований, которое является сравнительно новым для нашей страны. Эти исследования направлены на выявление разнообразия литобионтных грибов, их биологических особенностей и взаимодействий с каменными субстратами. Одна из основных задач этих исследований — выяснение путей и механизмов адаптации микромицетов к существованию в экстремальных или труднодоступных условиях. Исследования проводятся в различных регионах земного шара, в том числе в Арктике и Антарктике. Кроме фундаментального значения, эти работы позволяют решать ряд практических задач. К их числу, например, относится разработка путей защиты каменных памятников культурного наследия от микоповреждений.

Характеризуя современное состояние микологических исследований на кафедре ботаники, нельзя не отметить развитие научных контактов со специалистами ведущих научных центров России, а также ряда зарубежных университетов. Необходимость таких контактов продиктована возможностями расширения методической базы исследований, постановкой комплексных научных задач в рамках развивающегося геомикробиологического и экологического направлений. Так, за последние годы у сотрудников лаборатории сложились творческие научные связи со специалистами БИН РАН, ВИЗР, ВНИИСХМ, НИИ Медицинской микологии им. П. Н. Кашкина, НИИ Химии силикатов РАН, Арктического и Антарктического НИИ, Института геологии и геохронологии докембрия, РГПУ им. А. И. Герцена, Политехнического университета, Горного института, Института молекулярной генетики РАН, Института эпидемиологии им. Пастера, ВНИИГ им. Б. Е. Веденеева, Военно-медицинской академии и другими. Такое сотрудничество позволило развивать научно-исследовательские работы на стыке микологии и других научных дисциплин, изучать роль грибов в современных экосистемах, оценивать их значение в трансформации природных и антропогенных субстратов с применением широкого арсенала современных аналитических методов.

Особенно тесное сотрудничество сложилось у микологов кафедры с геологами Санкт-Петербургского университета. Оно привело к совместной разработке методологических основ мониторинга объектов культурного наследия в городской среде и их защиты от биоповреждений. Было показано, что микоповреждения памятников на открытом воздухе представляют реальную опасность для их сохранности, разработаны новые подходы к оценке состояния поврежденных объектов, технологии мониторинга и документирования, а также способы защиты от биоповреждений. Совместно с профессором геологического факультета Ольгой Викторовной Франк-Каменецкой создана база данных состояния объектов культурного наследия Санкт-Петербурга, в которой особое внимание уделено микодеструкции памятников. Результаты совместных работ были обобщены в коллективной монографии «Экспертиза камня в памятниках архитектуры» под редакцией профессора А. Г. Булаха, вышедшая в издательстве «Наука» в 2005 г. [22]. За последние 15 лет основной базой полевых исследований микоповреждений объектов культурного наследия стали Музейные некрополи Александро-Невской Лавры. На примере скульптурных памятников, созданных из карбонатных и силикатных пород, здесь были исследованы состав и структура комплексов микромицетов, поселяющихся на поверхности каменных субстратов и вызывающих их последовательное разру-

шение. Микологами кафедры были исследованы механизмы деструктивных процессов, протекающих при участии микромицетов, дана оценка динамики формирования и развития литобионтных сообществ, а также изучена их роль в процессах биоминерализации в поверхностном слое горных пород. Все эти исследования осуществлялись с учетом особенностей экологической обстановки, складывающейся в историческом центре Санкт-Петербурга. Параллельно сотрудники лаборатории микологии проводили микологические исследования в Херсонесе (М. С. Зеленская) и Египте (Д. Ю. Власов), где были обследованы многие археологические памятники всемирного культурного наследия. Эти работы позволили выявить общие закономерности колонизации грибами труднодоступных каменистых субстратов, а также оценить особенности влияния экологических факторов на развитие деструктивных процессов, вызванных микромицетами. Опыт работ микологов кафедры в данном направлении был обобщен в разделах трех коллективных монографий, выпущенных Музеем городской скульптуры в 2008, 2010 и 2012 гг. [23–25]. В этот период были опубликованы многочисленные статьи в российских и зарубежных изданиях, получены 2 патента и свидетельства о регистрации двух программных продуктов и базы данных. Микологи кафедры принимали участие в качестве исполнителей и руководителей целого ряда проектов РФФИ и других научных фондов. Продолжали развиваться международные контакты. В настоящее время накопленный опыт геомикологических исследований востребован не только в нашей стране, но и за ее пределами. Так, микологи кафедры были приглашены к участию в крупном Международном российско-финском проекте по исследованию процессов деструкции природного камня в современных городах (рук. профессор Е. Г. Панова). Параллельно ведется подготовка новых кадров для развития работ в данном направлении. Защищено 3 кандидатских и одна докторская диссертация, выполняются квалификационные работы студентов. Разработаны новые курсы лекций, которые читаются не только на биолого-почвенном, но и на геологическом факультете (геомикология, геомикробиология, биогеохимия биокосных систем), а также факультете искусств (биология в реставрации).

Развитие микологических исследований на кафедре ботаники нельзя отрывать от общих тенденций в современной микологической науке. В настоящее время микология переживает период определенного подъема в связи с осознанием биосферной роли грибов, их значения в жизни человека (как положительной, так и отрицательной). Грибы представляют собой прекрасную модель для исследования закономерностей адаптивной эволюции живых организмов. Характер их приспособлений к различным природным субстратам во многих случаях является отражением экологических законов развития живых систем. Так, процесс колонизации минерального субстрата является подтверждением гипотезы, согласно которой организмы не только сами приспособляются к физической среде, но и своей деятельностью в экосистемах приспособляют геохимическую среду к своим биологическим потребностям. Особенно наглядно это прослеживается при взаимодействии микромицетов с твердыми труднодоступными субстратами, к числу которых можно отнести горные породы или искусственный камень. В результате биогенного разрушения поверхностного слоя камня изменяется его состав и структура, что создает условия для более благоприятного развития грибов, поселения новых видов, формирования сложноорганизованного литобионтного сообщества, развития сукцессионных процессов.

Проведенные микологами кафедры исследования позволили существенно расширить представления о разнообразии, формах существования и экологии микромицетов.

Получены новые данные, характеризующие эколого-ценотическую структуру комплексов микромицетов на различных типах камня, степень влияния антропогенного фактора на формирование литобионтных систем, а также роль грибов в проявлении различных форм разрушения камня. Результаты проведенных исследований приближают нас к пониманию тех особенностей биологии грибов, которые позволяют им развиваться в экстремальных условиях. На примере горных пород (природного камня) представляется дополнительная возможность оценить роль субстрата в адаптивной эволюции микроскопических грибов.

Методология изучения литобионтных систем, в которых грибы играют одну из ведущих ролей, предполагает комплексный научный подход, основанный на применении широкого арсенала диагностических и аналитических методов исследований. Объективное понимание процессов микробной колонизации природных и искусственных каменных субстратов, а также механизмов их деградации возможно лишь на основе взаимосвязанного исследования физико-химических и биологических процессов, происходящих в поверхностном слое камня. По этой причине в практике геомикологических исследований уже постоянно используются геологические и материаловедческие методы. К их числу можно отнести петрографический анализ (рис. 5), рентгено-спектральный микронзондовый анализ, рентгено-фазовый анализ и др. Они позволяют нам

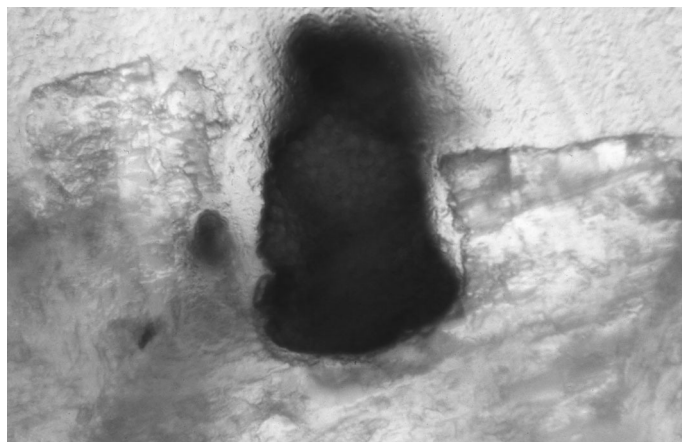


Рис. 5. Развитие микроколонии темноокрашенного гриба на поверхности мрамора

Под влиянием гриба образуется углубление на поверхности камня (биопиттинг). Петрографический шлиф.

оценивать трансформирующую роль литобионтных грибов, их участие в процессах вторичной минерализации, протекающих в коре выветривания.

Исследования, проведенные микологами кафедры ботаники, показали, что под влиянием совокупности экологических факторов литобионтные организмы образуют на поверхности камня сложную систему, которую можно охарактеризовать как «комплекс микросообществ». Одной из своеобразных форм существования литобионтов можно считать «биокластеры», представляющие собой скопления, образованные тесно связанными между собой структурами грибов (нескольких видов) и клетками других микроорганизмов (рис. 6).

Такие образования чаще встречаются на природном камне. Кластерная структура характерна и для организации колоний специфических литобионтных (микроколониальных) грибов. Эти грибы, встречающиеся на карбонатных и силикатных породах в различных экологических условиях, обладают рядом морфологических особенностей, обеспечивающих их продолжительное существование на каменистом субстрате. Общей тенденцией развития таких микромицетов является последовательное уплотнение колоний на ограниченном пространстве (в микроразделах каменистого субстрата) вследствие различных морфогенетических механизмов. Адаптивная эволюция литобионтов, вероятно, шла по пути «клетка — псевдомицелий — микроколония». Таким образом, микроколониальные грибы, встречающиеся в природных обнажениях горных пород и хорошо адаптированные к неблагоприятным внешним воздействиям, вероятно, имеют один из наиболее древних морфотипов среди грибов, наиболее адекватный условиям существования на камне (рис. 7).

В антропогенной среде роль грибов в биогенном разрушении каменных материалов заметно возрастает. Это особенно хорошо заметно, например, в таком крупном мегаполисе, как Санкт-Петербург. Открытые поверхности каменных памятников, зданий и сооружений покрываются биопленками, в которых грибы играют ведущую роль (рис. 8). Проблема биоповреждений твердых материалов является одной из важнейших проблем современности. Проведенные микологами Университета исследования показали, что практически все встреченные типы повреждения природного и искусственного камня в городской среде связаны с присутствием микромицетов. При этом доминируют особо устойчивые к внешним воздействиям темноокрашенные формы

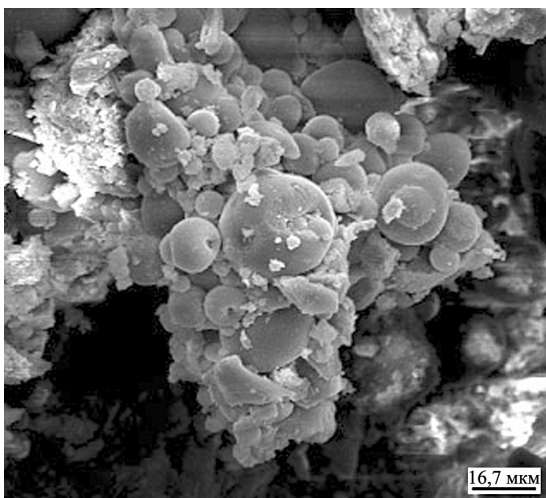


Рис. 6. Биокластер в поверхностном слое пудостского известняка

Сканирующая электронная микроскопия.

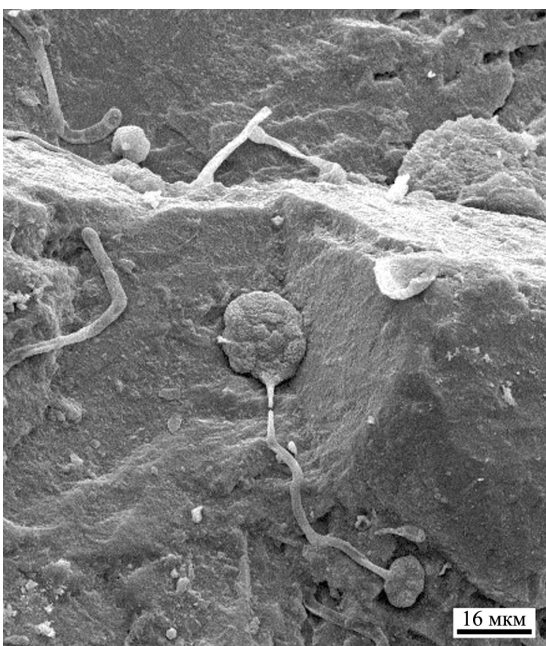


Рис. 7. Микроколонии литобионтных грибов, занимающие углубления на поверхности кварца

От колоний отходят проникающие гифы, обеспечивающие постепенное освоение каменистого субстрата.

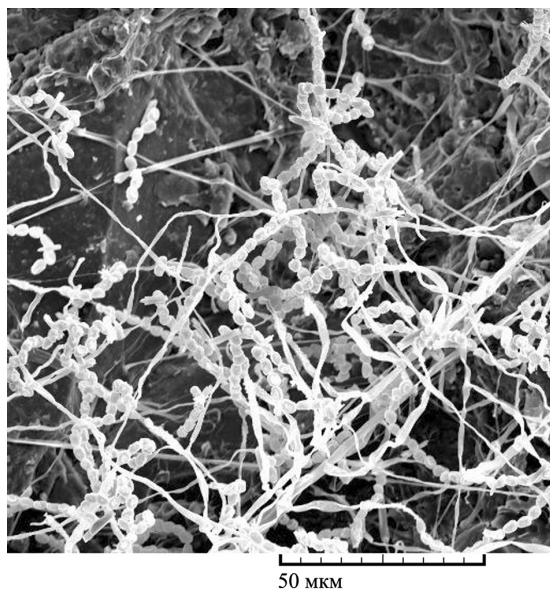


Рис. 8. Биопленка с доминированием микромицетов на поверхности каррарского мрамора в городской среде

Сканирующая электронная микроскопия.

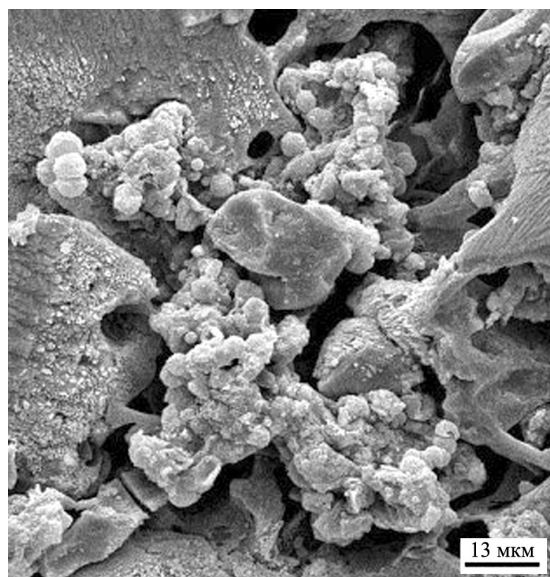


Рис. 9. Разрушение поверхностного слоя руссеальского мрамора под воздействием микромицетов

Сканирующая электронная микроскопия.

За годы исследований микобиоты пространства метрополитена выявлено 123 вида микромицетов из 49 родов. При этом лишь небольшая группа микромицетов (не более 10 видов), вероятно, является преобладающей для всего метрополитена. Существуют

грибов. Грибы оказывают на камень химическое (за счет выделения органических кислот и других метаболитов) [26] и физическое воздействия (способны проникать в микротрещины поверхностного слоя и вызывать расклинивание и осыпание камня) (рис. 9).

Всего за годы геомикологических исследований удалось выявить на различных каменных субстратах более 300 видов грибов (более 100 родов). По числу видов явно преобладают анаморфные грибы (89%). Многие из них были впервые отмечены для каменного субстрата. Микобиота разрушенных каменных материалов по своим характеристикам приближается к микобиоте городских почв. Несмотря на столь значительное разнообразие, было показано, что существует определенное ядро микобиоты (десятки видов), которое представлено наиболее агрессивными в отношении субстрата микромицетами.

Особый акцент в работе микологов кафедры последних лет был сделан на исследовании микоповреждений искусственных каменных субстратов, где выявлено более 200 видов грибов. Показано, что микромицеты активно осваивают новые экологические ниши антропогенного происхождения. Так, микологи кафедры участвовали в обследованиях ряда объектов городской инфраструктуры, в частности метрополитена, где были выявлены разнообразные по составу и агрессивные в отношении различных строительных материалов группировки грибов. Эти исследования были начаты в 2003 г., когда произошла известная авария в зоне «Размыв» Петербургского метрополитена.

отчетливые различия в видовом составе и численности микромицетов для обследованных участков метрополитена, которые обусловлены спецификой путей формирования локальных сообществ. Большинство выявленных микромицетов обладают способностью колонизировать и последовательно разрушать различные субстраты, причем часть из них характеризуется высокой агрессивностью в отношении строительных материалов. Следует обратить особое внимание на то, что большинство выявленных видов считаются условными (потенциальными) патогенами человека. Штаммы микромицетов, выделенные с различных разрушающихся материалов, ежегодно пополняют коллекцию чистых культур, поддерживаемую в лаборатории (рис. 10). При этом постоянно ведется работа по идентификации микромицетов с использованием различных диагностических методов (рис. 11).

Результаты работы микологов кафедры ботаники позволили конкретизировать фундаментальные и прикладные направления геомикологии, как сравнительно новой области микологической науки, и определить ее место среди смежных научных дисциплин. Важнейшим направлением геомикологии, несомненно, является изучение взаимодействия микромицетов и каменистого субстрата. Под влиянием грибов и других микроорганизмов протекают процессы растворения и выщелачивания карбонатных пород, осуществляется биогенный транспорт ионов металлов, происходит накопление различных минералов, протекают реакции окисления железа, марганца, серы, фосфора и других элементов. Биогеохимическая деятельность грибов способна привести к изменению поверхностного слоя горных пород и ускорить процесс выветривания. Микромицеты и лишайники на горных породах могут выступать центрами кристаллизационных процессов и участвовать в образовании различных минералов (рис. 12).



Рис. 10. Научный сотрудник лаборатории микологии Ю. В. Рябушева за работой по выделению изолятов микромицетов и введению их в коллекцию чистых культур



Рис. 11. Научные сотрудники лаборатории микологии Е. В. Сафронова, М. С. Зеленская за работой по идентификации микромицетов

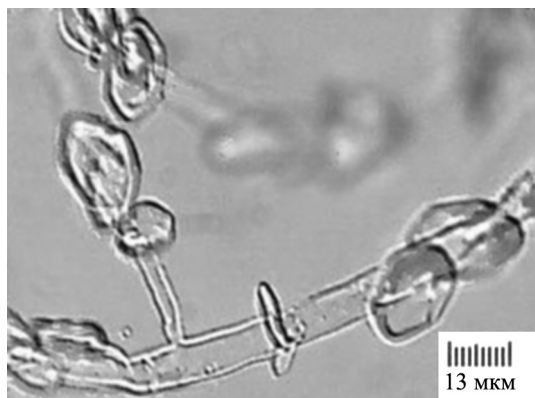


Рис. 12. Инкрустация гиф гриба *Penicillium oxalicum* уплощенными кристаллами оксалата кальция в условиях эксперимента

Так, в экспериментальных исследованиях микологов кафедры, проведенных совместно с коллегами с геологического факультета СПбГУ (профессор О. В. Франк-Каменецкая), было показано, что грибы играют заметную роль в процессах биоминерализации, в образовании оксалатной и обогащенной гипсом патины, которая часто формируется на поверхности карбонатных пород в городской среде. Эти исследования нашли свое отражение в разделах двух монографий, выпущенных в 2011 и 2012 гг. в издательстве Шпрингер [27, 28]. Грибы постоянно присутствуют в коре выветривания камня,

а такие формы разрушения, как биопиттинг и выкрашивание, напрямую связаны с деятельностью литобионтных грибов и лишайников. Вместе с тем до последнего оставался открытым вопрос о взаимосвязи конкретных форм разрушения камня с присутствием определенных видов или группировок микромицетов. Очевидно, что оценка роли грибов в деструктивных процессах с эколого-ценотических позиций становится одной из важных задач геомикологии.

Одним из наиболее интересных аспектов взаимоотношений в системе «микромицет — каменный субстрат» является способ освоения (колонизации) грибами различных типов камня. Многое в этом вопросе прояснилось с широким применением сканирующей электронной микроскопии. В частности, удалось понять характер распределения грибов в поверхностном слое камня, выявить зоны локализации микроколоний. Эти исследования позволили оценить характер колонизации каменного субстрата в зависимости от структуры его поверхностного слоя. Вместе с тем несомненный интерес представляет вопрос о взаимодействии микромицетов между собой и с другими участниками литобионтного сообщества в процессе колонизации минерального субстрата. В настоящее время на кафедре проводятся исследования взаимного влияния литобионтных грибов, а также взаимодействия микромицетов с бактериями, водорослями и лишайниками. Очевидно, что от характера таких взаимоотношений зависит интенсивность и динамика колонизации каменного субстрата, формирование структуры поверхностных биопленок, проявление определенных форм деструкции камня. На природном камне могут формироваться сложноорганизованные консорции, детерминантами которых могут выступать крупные талломы лишайников, мхи или семенные растения. Установление трофических и топических взаимодействий грибов в литобионтном сообществе необходимо для понимания механизмов структурирования поверхностных биопленок на различных твердых субстратах. Эти исследования строятся на основе микоценотического подхода к анализу литобионтных систем.

Специальное внимание в геомикологических исследованиях уделяется специфическим (истинным) литобионтным микромицетам, т.е. реально существующим на природном камне и наиболее приспособленным к жизни на нем. Эти исследования расширяют наши представления об адаптивных возможностях грибов. Способ-

ность к длительному существованию на минеральном субстрате сопряжена с крайне консервативной жизненной стратегией литобионтов, которая обеспечивается совокупностью морфологических и физиологических особенностей этих организмов. Микроколониальная форма существования на камне отражает результат адаптации микромицетов к экстремальным условиям обитания. Особенно значимой она становится в высокоширотных регионах, где микромицеты встречаются на горных породах, в первичных почвах и даже во льдах. Исследования последних лет позволили существенно расширить представления о жизни литобионтных грибов в условиях Антарктики. Участие в работе четырех Российских антарктических экспедиций (Д. Ю. Власов) дало возможность собрать обширный и по ряду показателей уникальный научный материал, иллюстрирующий роль и место грибов в антарктических экосистемах. Оказалось, что состав и структура сообществ микромицетов может служить своеобразным индикатором антропогенного влияния на полярные экосистемы. При этом многие виды, привнесенные человеком в Антарктиду, способны адаптироваться к новым условиям. Они составляют основу комплексов грибов, описанных в районах расположения антарктических полярных станций. В то же время на природных каменистых субстратах преобладают микроколониальные грибы, обладающие крайне консервативной жизненной стратегией и высокой устойчивостью к стрессовым факторам (Д. Ю. Власов, 2011, 2012) [29, 30]. Они могут рассматриваться как настоящие экстремофилы. Их экобиоморфы отражают спектр приспособлений, накопленных в процессе адаптации к жестким условиям среды и труднодоступному каменистому субстрату. Следует отметить, что именно данные формы грибов составляют основу криптоэндолитных сообществ в Антарктике. Особенно наглядно это было показано на примере обнажений горных пород в Западной Антарктике. Исследования в районе Российской антарктической станции «Беллинзгаузен» (рис. 13) позволили охарактеризовать распределение грибов по различным природным и антропогенным субстратам. Значительная часть исследований в Восточной Антарктике была выполнена в ходе сезонных



Рис. 13. Российская антарктическая станция «Беллинзгаузен» — наиболее изученный в микологическом отношении район Западной Антарктики

работ научно-экспедиционного судна «Академик Федоров» (рис. 14).

В целом эволюционно-морфологические исследования литобионтных грибов, не-



Рис. 14. Профессор кафедры ботаники Д. Ю. Власов за работой в судовой лаборатории научно-экспедиционного судна «Академик Федоров»

сомненно, призваны расширить представление о разнообразии форм существования микромицетов, проявлении полиморфизма в некоторых группах грибов. Эти задачи могут решаться не только на организменном, но и на клеточно-молекулярном уровне. В настоящее время сравнительные микологические исследования осуществляются в Антарктике и Арктике. Они проводятся совместно с почвоведом (Е. В. Абакумов) и микологами БИН РАН (И. Ю. Кирицели). Цель этих исследований — выявление общих принципов формирования комплексов микромицетов в высокоширотных регионах, оценка их влияния на экосистемы полярных регионов, а также возможности использования микологических объектов в качестве индикаторов антропогенного влияния в Арктике и Антарктике. В связи с этим следует отметить, что микологические исследования охватывают самые разнообразные местообитания и субстраты. Впервые проведены исследования состава аэромикоты, микромицетов антропогенных и зоогенных субстратов, почвенных грибов и терригенных видов, встречающихся в арктических морях. Полученные результаты позволяют понять пути расселения грибов в полярных регионах и оценить их индикаторную функцию.

В целом исследования микологов СПбГУ способствовали формированию и развитию геомикологического направления в России как одного из актуальных и перспективных в современной микологии. Становление этого направления было бы невозможно без сохранения традиций и преемственности в микологических исследованиях на кафедре ботаники. Преемственность находит свое отражение не только в научной, но и учебной работе микологов. Читаемые на кафедре спецкурсы позволяют подготовить грамотных специалистов, способных работать в разных областях современной микологии. Важно отметить, что научная работа микологов кафедры является неотъемлемой частью образовательного процесса. Молодые начинающие микологи активно включаются в научные исследования, принимают участие в выполнении грантов и на-

учных программ, реализуемых на кафедре. Все это позволяет говорить о ясных перспективах развития микологии на кафедре ботаники Санкт-Петербургского университета.

Литература

1. Наумов Н. А. Флора грибов Ленинградской области. Вып. 1. М.; Л., 1954. 182 с.
2. Наумов Н. А. Флора грибов Ленинградской области. Вып. 2. М.; Л., 1964. 257 с.
3. Наумов Н. А. Определитель мукооровых (Mucorales). 2-е изд. М.; Л., 1935. 138 с.
4. Наумов Н. А. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М.; Л., 1939. 52 с.
5. Наумов Н. А. Общий курс фитопатологии. 2-е изд. М.; Л., 1926. 504 с.
6. Наумов Н. А. Методы микологических и фитопатологических исследований. М.; Л., 1937. 272 с.
7. Наумов Н. А. Болезни сельскохозяйственных растений. 2-е изд. М.; Л., 1952. 664 с.
8. Гуцевич С. А. Обзор ржавчинных грибов Крыма. Л.: Изд-во ЛГУ, 1952. 171 с.
9. Черепанова Н. П. Виды *Peronospora Cda* — паразиты высших растений Ленинградской области. Л.: Изд-во ЛГУ, 1987. 121 с.
10. Черепанова Н. П. Сумчатые грибы рода *Chaetomium*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 164 с.
11. Черепанова Н. П. Род *Nectria* Fr. России и сопредельных государств. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2006. 50 с.
12. Черепанова Н. П. Обзор сумчатых грибов Северо-Запада Европейской части России. СПб., 2005.
13. Черепанова Н. П. Морфология и размножение грибов: уч. пос. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 118 с.
14. Черепанова Н. П., Тобиас А. В. Морфология и размножение грибов: уч. пос. М.: Издательский центр «Академия», 2006. 160 с.
15. Черепанова Н. П. Систематика грибов: уч. пос. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. 348 с.
16. Черепанова Н. П. Систематика грибов: уч. пос. 2-е изд. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2005. 344 с.
17. Тихомирова И. Н., Тобиас А. В. Микромитеты растений в садах и парках Санкт-Петербурга I // Микол. и фитопатол. 1999. Т. 33, вып. 2. С. 87–94.
18. Тихомирова И. Н., Тобиас А. В. Микромитеты растений в садах и парках Санкт-Петербурга II // Микол. и фитопатол. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 62–70.
19. Тобиас А. В., Тихомирова И. Н. О распространении грибов рода *Cytospora* Fr. на территории Санкт-Петербурга // Микол. и фитопатол. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 117–121.
20. Тобиас А. В., Федорова С. М. Микромитеты деревьев и кустарников Павловского парка / Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2011. Вып. 4. С. 46–51.
21. Микромитеты // Красная книга Ленинградской области. СПб., 2000. Т. 2. С. 630–632.
22. Экспертиза камня в памятниках архитектуры / науч. ред. профессор А. Г. Булах. СПб.: Наука, 2005. 175 с.
23. Памятники. Вектор наблюдения: сб. ст. по реставрации скульптуры и мониторингу состояния памятников в городской среде. СПб.: Союз-Дизайн, 2008. 128 с.
24. Скульптура XVIII–XIX веков на открытом воздухе. Проблемы сохранения и экспонирования. СПб.: Союз-Дизайн, 2010. 129 с.
25. Музей под открытым небом. Проблемы сохранения памятников из камня и бронзы. СПб.: Союз-Дизайн, 2012. 180 с.
26. Барина К. В., Власов Д. Ю., Щупарев С. М. Органические кислоты микромицетов-биодеструкторов. Saarbrücken: LAMBERT Academic Publishing, 2010. 72 с.
27. The formation of oxalate patina on the surface of carbonate rocks under influence of microorganisms / Frank-Kamenetskaya O., Rusakov A., Barinova K., Zelenskaya M., Vlasov D. // Applied Mineralogy. Trondheim: Springer-Verlag, 2011. P. 213–220.
28. Frank-Kamenetskaya O. V., Vlasov D. Yu., Shilova O. A. Biogenic crystals genesis on a carbonate rock monument surface: the main factors and mechanisms, the development of nanotechnological ways of inhibition // Minerals as advanced materials / ed. by S. Krivovichev. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2012. P. 401–413.
29. Власов Д. Ю. Грибные организмы в экстремальных экологических системах: биологическое разнообразие и сущность взаимодействий // Биосфера. 2011. Т. 3, № 4. С. 479–492.
30. Грибы на природных и антропогенных субстратах в западной Антарктиде / Власов Д. Ю., Зеленская М. С., Кирицели И. Ю., Абакумов Е. В., Крыленков В. А., Лукин В. В. // Микол. и фитопатол. 2012. Т. 46, вып. 1. С. 20–26.

Статья поступила в редакцию 1 апреля 2013 г.