

ISSN 1810-9810 (Print)

УДК 634.739.3:631.615:631.466.12

С. П. Зимич¹, А. П. Яковлев¹, О. Ю. Баранов², Г. И. Булавко¹¹Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси,

Минск, Беларусь,

e-mail: antohina_lana@mail.ru, yakovlev@cbg.org.by, bulavkog@mail.ru

²Национальная академия наук Беларуси, Минск, Беларусь

e-mail: betula-belarus@mail.ru

ДОМИНИРУЮЩИЙ СОСТАВ МИКРОМИЦЕТОВ В КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЯХ КЛЮКВЫ КРУПНОПЛОДНОЙ ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ НА ВЫРАБОТАННЫХ ТОРФЯНИКАХ

Аннотация. Проведен метагенетический (коды доступа в NCBI GenBank PRJNA887247, PRJNA8875562, PRJNA892121) анализ микобиомов корневых окончаний саженцев клюквы крупноплодной, культивируемых на выработанных торфяниках. Идентифицировано 255 генотипических вариантов грибов. Среди доминирующих групп микромицетов отмечены *Sebacina* spp., *Oidiodendron maius*, *Rhizoscyphus* spp. и некультивируемые грибы. По результатам микроскопического анализа корневых окончаний отмечена особенность, связанная с развитием внутриклеточной несептированной мицелиальной сети с многочисленными вздутиями, образованными предположительно эндофитными грибами.

Ключевые слова: клюква крупноплодная, выработанные торфяники, микориза, микобиом, видовое разнообразие

S. P. Zimich¹, A. P. Yakovlev¹, O. Yu. Baranov¹, G. I. Bulavko¹¹Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus,

e-mail: antohina_lana@mail.ru, yakovlev@cbg.org.by, bulavkog@mail.ru

²National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Belarus

e-mail: betula-belarus@mail.ru

DOMINANT COMPOSITION OF MICROMYCETES IN THE ROOT ENDINGS OF LARGE-FRUITED CRANBERRY DURING CULTIVATION ON DEVELOPED PEATLANDS

Abstract. A metagenetic (access codes in NCBI GenBank PRJNA887247, PRJNA8875562, PRJNA892121) analysis of mycobiomes of root endings of large-fruited cranberry seedlings cultivated on developed peatlands was carried out. 255 genotypic variants of fungi were identified. Among the dominant groups of micromycetes *Sebacina* spp., *Oidiodendron maius*, *Rhizoscyphus* spp. and non-cultivated mushrooms were noted among the dominant groups of micromycetes. According to the results of microscopic analysis of root endings, a feature associated with the development of an intracellular non-septate mycelial network with numerous swellings, formed presumably by endophytic fungi, was noted.

Keywords: cranberry, developed peatlands, mycorrhiza, micobiome, species diversity

С. П. Зіміч¹, А. П. Якаўлеў¹, А. Ю. Баранаў², Г. І. Булаўко¹¹Цэнтральны батанічны сад Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Мінск, Беларусь,

e-mail: antohina_lana@mail.ru, yakovlev@cbg.org.by, bulavkog@mail.ru

²Нацыянальная акадэмія навук Беларусі, Мінск, Беларусь

e-mail: betula-belarus@mail.ru

ДАМІНУЮЧЫ САСТАЎ МІКРАМІЦЭТАЎ У КАРАНЁВЫХ КАНЧАТКАХ ЖУРАВІН БУЙНАПЛОДНЫХ ПРЫ КУЛЬТЫВАВАННІ НА ВЫПРАЦАВАННЫХ ТАРФЯНІКАХ

Анотацыя. Прыведзены метагенетычны (коды доступу ў NCBI GenBank PRJNA887247, PRJNA8875562, PRJNA892121) аналіз мікабіёмаў каранёвых канчаткаў сажанцаў журавін буйнаплодных, якія культывіруюцца на выпрацаваных тарфяніках. Ідэнтыфікавана 255 генатыпічных варыянтаў грыбоў. Сярод дамінуючых груп мікраміцэтаў адзначаны *Sebacina* spp., *Oidiodendron maius*, *Rhizoscyphus* spp. і некультывіруемыя грыбы. Па выніках мікраскапічнага аналізу каранёвых канчаткаў адзначана асаблівасць, звязаная з развіццём унутрыклеткавай несептаванай міцэліяльнай сеткі са шматлікімі ўздуццямі, утворанымі меркавана эндафітнымі грыбамі.

Ключавыя словы: журавіны буйнаплодныя, выпрацаваныя тарфянікі, мікарыза, мікабіём, відавая разнастайнасць

Введение. Одними из наиболее типичных эдафических условий произрастания представителей семейства Вересковые (*Ericaceae*) являются почвы с высоким уровнем кислотности и низкой обеспеченностью основными элементами питания, особенно азотом. К данным эдафическим условиям относят болотные биоценозы и площади выработанных торфяных месторождений верхового типа,

где процессы минерализации протекают медленно и количество накапливаемого неорганического азота, как правило, является невысоким. Снижению почвенной активности способствуют и сами растения, выделяющие в ризосферу фенольные соединения, многие из которых являются токсичными для почвенных грибов и бактерий [1]. Высокая кислотность почвы в ряде случаев может делать труднодоступным для усвоения растениями и фосфор, содержащийся в виде пента- и гексафосфатных солей алюминия, железа и фосфодиэфиров. Понижение pH почвы ниже 6,0 оказывает определенный бактериостатический эффект, однако является менее действенным по отношению к грибным организмам [2].

Микобиота ризосферы вересковых, и в особенности микоризообразующие грибы, способствуют в данных эдафических условиях мобилизации и лучшему усвоению минеральных элементов питания из почвы, что, в свою очередь, обуславливает повышение биологической продуктивности и устойчивости растений [3]. Например, выделяемые в почву ферменты эрикоидной микоризы (ERM-грибов) характеризуются высокой активностью в диапазоне значений pH от 3,0 до 5,5 и устойчивостью к ингибированию ионами алюминия и железа [4]. Перечень ферментов, продуцируемых микоризными грибами, является широким, наиболее важными из которых являются фосфатазы (обеспечивают перевод фосфора в растворимую форму из органических веществ и полифосфатов), протеазы и хитиназы (способствуют поступлению азота), пектиназы и целлюлазы (позволяют расщеплять полисахариды) и др. [5–7].

Еще одной из основных функций микоризных грибов является улучшение обеспеченности влагой растений благодаря увеличению объема всасывающей поверхности за счет гиф гриба. В литературе отмечается, что для строительства одинаковой всасывающей зоны растению требуется в 100 раз больше материала, чем грибу [8].

Согласно ранним микологическим исследованиям у растений семейства Вересковые был отмечен только специализированный для них эрикоидный тип микоризы. Однако в последнее время широким кругом исследователей были идентифицированы дополнительные типы микоризных ассоциаций, что обусловлено расширением спектра аскомицетных и базидиомицетных грибов, способных биотизировать корневые системы вересковых растений [9, 10]. Так, проведенные молекулярно-генетические исследования показали наличие в корневых окончаниях вересковых микромицетов *Glomeraceae*, формирующих арбускулярную микоризу [11]. У некоторых видов рода *Vaccinium* (гавайские эндемичные виды) установлено наличие двойного симбиоза, где эрикоидная микориза образовывалась на «волосовидных корнях», а арбускулярная – в оставшихся частях корневых растений [4]. Кроме того, в литературных источниках приведены данные о выявлении в корневых окончаниях биологического материала грибов порядков *Boletales*, *Russulales*, *Thelephorales*, для которых характерно образование эктомикориз [11].

Согласно традиционным микологическим представлениям грибы, которые участвуют в образовании экто- и эрикоидной микоризы, принадлежат к различным таксономическим группам [12]. Однако проведенные молекулярно-генетические исследования показали, что ДНК многих грибов, обычно классифицируемых как эктомикоризные, может быть обнаружена в корнях кустарников с эрикоидной микоризой, а ДНК предположительно ERM-грибов – у растений с эктомикоризой [13]. Некоторые авторы высказали предположение, что вересковые в условиях аксенической культуры позволяют проникать широкому спектру грибов в периферические клетки корней, где они образуют типичные спиральные инфицированные единицы [14].

Исходя из всего вышесказанного видно, что видовое разнообразие микоризных грибов в значительной степени может зависеть от типа почвы, характера растительных ассоциаций, климатических условий и др. [15]. В этой связи целью нашей работы являлась оценка видового разнообразия микобиома корневых окончаний клюквы крупноплодной при культивировании на выработанных торфяниках в условиях умеренных широт.

Материалы и методы исследования. Объектами исследования являлись 5-летние саженцы клюквы крупноплодной *Oxycoccus macrocarpus* (Pers.), син. *Vaccinium macrocarpon* (Ait.), сортов *Stevens* и *Ben Lear*, культивируемых на опытно-производственных посадках на площадях вышедших из промышленной эксплуатации торфяных месторождений (т. м.) центральной (т. м. Зеленоборское, Смолевичский р-н Минской обл.) и северной (т. м. Рамжино, Докшицкий р-н Витебской обл.) агроклиматических зон Беларуси. Отбор образцов корневых окончаний осуществляли в конце вегетационного сезона (сентябрь).

Мацерацию корней проводили методом Boyer [16]. Микроскопическую оценку микориз определяли по методу Лабутова [17]. Просмотр препарата осуществлялся на микроскопе OLYMPUS BX53M с цифровой камерой при увеличении $\times 20$ и $\times 40$.

Определение видового разнообразия грибов корневых окончаний клюквы крупноплодной проводили на основе метагенетического анализа, выполняемого на основании высокопроизводительного

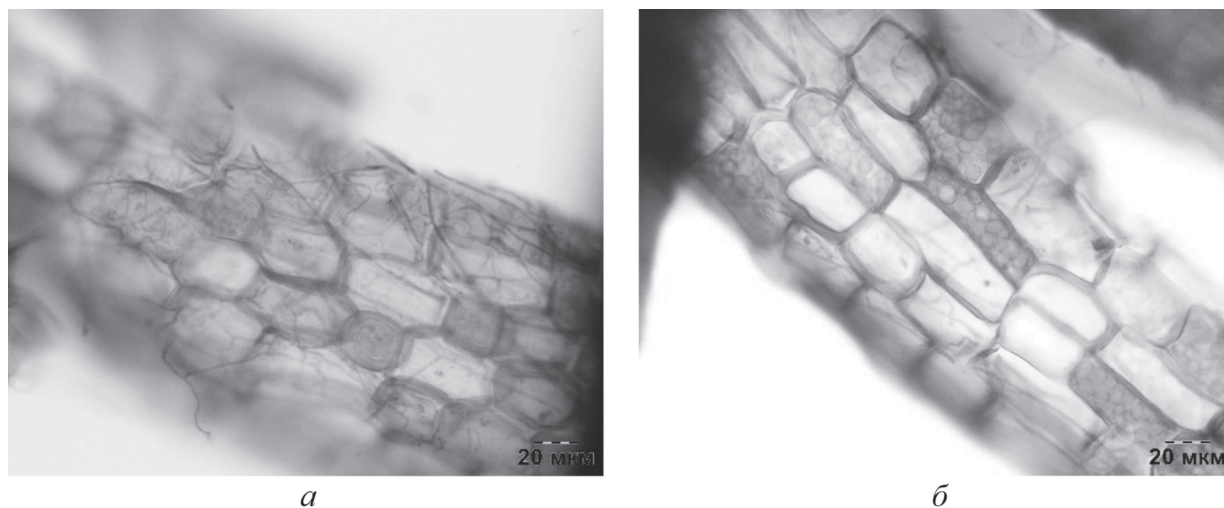
секвенирования продуктов амплификации внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1. Получение препаратов суммарной ДНК образцов корневых окончаний проводили с использованием модифицированного СТАВ-протокола [18]. Полимеразную цепную реакцию выполняли с применением коммерческого набора 2xDreamTaq™ Green PCR Master Mix (Thermo Scientific, США). В ходе исследования были использованы универсальные праймеры ITS1F и ITS2 [19].

Высокопроизводительное секвенирование выполнялось на анализаторе Ion PGM System (Thermo Scientific, США). Все этапы подготовки проводили в соответствии с инструкцией фирмы-производителя (технология AmpliSeq) с использованием наборов реагентов (Thermo Scientific, США), соответствующих техническим параметрам оборудования и протокола анализа для ДНК-библиотек размером 400 н. о.

Первоначальную обработку и сортировку данных, поступающих от геномного анализатора, осуществляли в автоматическом режиме при помощи программного обеспечения Ion Torrent Suite v. 4.1 (Thermo Scientific, США). Окончательную обработку информации и аннотацию последовательностей выполняли с помощью онлайн-сервиса BLAST (NCBI, США), находящегося в открытом доступе [20].

Результаты и их обсуждение. Корневые окончания исследуемых растений характеризовались светло-коричневым цветом, слабым ветвлением и малым количеством корневых волосков. Микориза была представлена внеклеточным и межклеточным мицелием и внутриклеточными структурами, которые характеризовались разветвлением мицелия (рисунок, а). При микроскопировании корневых окончаний клюквы крупноплодной также была отмечена внутриклеточная несептированная мицелиальная сеть с многочисленными вздутиями, которые напоминали везикулу, но были намного меньше по размеру, находились в большом количестве в одной клетке корня (рисунок, б). Некоторые авторы сходные структуры описывают как микоризный морфотип, встречающийся у тропических растений *Alzatea verticillata* [21, 22], а также у *Tilia* spp. [23].

Однако выявленные структуры были намного мельче и разделены. В литературе описываются молекулярные исследования, которые показывают, что подобные структуры характерны для разных родов гломусовых грибов (*Glomus*, *Acaulospora* и *Gigaspora*) [21]. На наш взгляд, выявленные структуры относятся к темным септированным эндофитам (dark septate endophytic (DSE)), колонизирующим корневые окончания растений и положительно влияющим на их рост и развитие [24, 25].



Микроскопирование корневых окончаний *O. macrocarpus* сорта *Stewens*, культивируемой на выработанных торфяниках верхового типа: а – эрикоидная микориза (арбускулы, гифы), б – темные септированные эндофиты (микросклероции)

Многие авторы отмечают, что инфицирование растений DSE происходит при сильных стрессовых условиях (засуха, засоление, загрязнение тяжелыми металлами, пустынные земли) и необходимо для преодоления воздействия негативных факторов [26–29]. Особое внимание следует обратить на то, что описания подобных структур у представителей *Ericaceae*, культивируемых в сложных экологических условиях умеренных широт, в литературе мы не встречали.

Данные молекулярно-генетического анализа микобиома корневых окончаний клюквы крупноплодной показали, что выявленные виды грибов встречаются не только в почвах верховых болот,

торфяников, на корнях вересковых, но и в лесных насаждениях, парках, а также свойственны древесным растениям (сосна, осина, ольха). Полный перечень выявленных генотипов грибов задепонирован в базе данных NCBI GenBank (коды доступа – PRJNA887247, PRJNA887562, PRJNA892121) [20]. Информация о доминирующих видах грибов корневых окончаний клюквы представлена в таблице. Следует особо подчеркнуть, что почти в каждом исследуемом образце были идентифицированы *Sebacina* spp., *Oidiodendron maius*, *Helotiales* spp. и др. Выявленные генотипы грибов были сходными с изолятами, идентифицированными в Швеции, Польше и Ирландии.

Представители *Sebacina* способны к образованию экто-, арбутоидной, эрикоидной и орхидной микориз с разнообразными видами растений [30], в том числе и в симбиозе с видом *Comarostaphylis arbutoides*, произрастающим в тропиках Центральной Америки и относящимся к семейству *Ericaceae* [9].

Oidiodendron maius – вид гифомицета, выделенный из торфа и почвы с разлагающимися остатками. Встречается на вересковых пустошах, торфяниках с высоким уровнем кислотности, где наблюдается его оптимальный рост, что подтверждается и лабораторными исследованиями [31]. В чистом виде имеет колонии белого цвета из-за наличия обильных артроконидиев. Является компонентом микоризы, а также сапротрофом на органическом субстрате [14, 32, 33].

Канадскими исследователями было отмечено, что доминирующими грибами эрикоидной микоризы в посадках голубики были представители рода *Oidiodendron* [34, 35]. Кроме того, имеются сведения, что у представителя черники обыкновенной, выращенной *in vitro*, гриб *Oidiodendron* spp. встречался и в надземной части растения [36]. Инокуляция (биотизация) в лабораторном эксперименте и на опытно-производственных посадках *V. corymbosum* тремя корневыми симбиотическими грибами (*Oidiodendron maius*, *Hymenoscyphus* spp., *P. fortinii*) в комплексе с эндофитным грибом *Xylaria* spp. способствовала повышению жизнеспособности, увеличению высоты и развитию габитуса растений голубики [37].

Эрикоидная микориза у вересковых образуется также за счет участия грибов порядка *Helotiales* представителями родов *Pezizula*, *Hymenoscyphus*, *Phialophora*, относящихся к аскомицетам [38–40]. При этом показаны признаки видоспецифичности вышеуказанных грибов, наиболее многочисленное представительство которых идентифицировано в корневой системе *V. angustifolium* [41].

К грибам порядка *Helotiales* относится вид *Rhizoscyphus ericae*, формирующий эрикоидную микоризу, который, по данным японских ученых, чаще других микоризных грибов этого типа встречался в корневых окончаниях *Vaccinium oldhamii* [35]. Установлено также, что по сравнению с немикоризованными растениями инокуляция клюквы грибом *Rhizoscyphus ericae* увеличивала способность утилизации нитратов в восемь раз, не оказывая негативного влияния на накопление их в плодах [42].

Talaromyces amestolkiae относится к арбускулярно-микоризным грибам, встречающимся у тростника обыкновенного [43]. А *Cladophialophora minutissima* – гифомицет, сапрофитный или эндофитный гриб растений с широкой географией обитания в бореальных и горных болотных экосистемах [44] и даже в Антарктиде [45, 46].

Доминирующая группа грибных видов, идентифицированных в корневых окончаниях клюквы крупноплодной

Вид	Семейство	Порядок	Номер GenBank	Результат анализа BLAST		
				Идентичность (п. н.)	Сходство (%)	Референтный образец в NCBI GenBank или UNITE
Некультивируемый гриб	<i>Hyaloscyphaceae</i>	<i>Helotiales</i>	OP720873.1	292/294	99	JX857212.1
Некультивируемый гриб	<i>Dermateaceae</i>	<i>Helotiales</i>	OP714518.1	286/285	99	JQ272337.1
Некультивируемый гриб	<i>Magnaporthaceae</i>	<i>Magnaporthales</i>	OP720874.1	305/303	98	KT965061.1
<i>Sebacina</i> spp.	<i>Unclassified Sebaciniales</i>	<i>Sebacinales</i>	OP720875.1	322/325	99	FJ475810.1
Некультивируемый гриб	<i>Dermateaceae</i>	<i>Helotiales</i>	OP720877.1	285/285	100	JQ272337.1
<i>Rhizoscyphus</i> spp.	<i>Helotiaceae</i>	<i>Helotiales</i>	OP720880.1	279/279	100	HF947835.1
<i>Talaromyces amestolkiae</i>	<i>Trichocomaceae</i>	<i>Eurotiales</i>	OP720878.1	292/292	100	MN086355.1
<i>Cladophialophora minutissima</i>	<i>Herpotrichiellaceae</i>	<i>Chaetothyriales</i>	OP712186.1	294/294	100	EF016383.1
Некультивируемый гриб	<i>Dermateaceae</i>	<i>Helotiales</i>	OP720879.1	285/285	100	HM030571.1
<i>Oidiodendron maius</i>	<i>Myxotrichaceae</i>	<i>Leotiomyces</i>	OP712189.1	286/286	100	OM729680.1

Заключение. Микроскопирование корневых окончаний клюквы крупноплодной позволило определить наличие темных септированных эндофитов, ранее не отмеченных в литературе для представителей семейства Вересковые, произрастающих в умеренных широтах. Данные грибы представляют собой внутриклеточные несептированные мицелиальные сети с многочисленными вздутиями,

которые расположены в большом количестве в одной клетке корня. Это свидетельствует о том, что в корневых окончаниях клюквы крупноплодной могут встречаться не только грибы-микоризообразователи.

Результаты полного метагенетического анализа микобиома корней клюквы крупноплодной, культивируемой на выработанных торфяниках Беларуси, показали, что почти для каждого исследуемого образца идентифицированы грибы, относящиеся к *Rhizoscyphus* spp., *Sebacina* spp., *Oidiodendron maius* и др.

Согласно литературным данным идентифицированные микоризные грибы на корневых окончаниях *O. macrocarpus*, культивируемой на выработанных торфяниках Беларуси, характерны также для корней не только родственных видов семейства Вересковые, встречающихся в Японии, Канаде, Италии, США, Польше, Ирландии, Китае, России в сходных экологических условиях (вересковые пустоши, бореальные и горные болотные комплексы), но и у растений других систематических таксонов и жизненных форм, обитающих в лесных насаждениях, парках, скверах.

Список использованных источников

1. Cairney, J. W. G. Ericoid mycorrhiza: a partnership that exploits harsh edaphic conditions / J. W. G. Cairney, A. A. Meharg // Eur. J. Soil Sci. – 2003. – Vol. 54. – P. 735–740.
2. Nitrogen for growing cranberries in Europe [Electronic resource] / J. R. Davenport [et al.]. – Corvallis, Oregon, USA: Oregon State University, 2000. – 21 p. – Mode of access: <https://catalog.extension.oregonstate.edu/em8741>. – Date of access: 27.12.2022.
3. Read, D. J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. J. Read, J. R. Leake, J. Perez-Moreno // Can. J. Bot. – 2004. – Vol. 82. – P. 1243–1263.
4. Straker, C. J. Ericoid mycorrhiza: ecological and host specificity / C. J. Straker // Mycorrhiza. – 1996. – Vol. 6. – P. 215–225.
5. Convergent loss of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists / A. Kohler [et al.] // Nat. Genet. – 2015. – Vol. 47. – P. 410–415.
6. Perotto, S. Ericoid mycorrhizal fungi and their genomes: another side to the mycorrhizal symbiosis? / S. Perotto, S. Daghighino, E. Martino // Special Issue: Cross-scale integration of mycorrhizal function. – 2018. – Vol. 220, iss. 4. – P. 141–1147.
7. Isolation and Characterization of Endomycorrhizal Fungi Associated with Growth Promotion of Blueberry Plants / B. Cai [et al.] // J. Fungi. – 2021. – Vol. 7. – Art. № jof7080584.
8. Smith, S. E. Mycorrhizal symbiosis / S. E. Smith, D. J. Read. – London: Academic Press, 1997. – 605 p.
9. *Sebacina* sp. is a mycorrhizal partner of *Comarostaphylis arbutoides* (Ericaceae) / K. Kühdorf [et al.] // Mycol. Prog. – 2014. – Vol. 13. – P. 733–744.
10. The fungal diversity in heather hair roots varies with the vegetation gradient / S. Bugur Damian [et al.] // Mol. Ecol. – 2007. – Vol. 16, iss. 21. – P. 4624–4636.
11. Diversity of root-associated fungi of *Vaccinium mandarinorum* along a human disturbance gradient in subtropical forests, China / Yanhua Zhang [et al.] // J. Plant Ecol. – 2017. – Vol. 10, iss. 1. – P. 56–66.
12. Smith, S. E. Mycorrhizal Symbiosis / S. E. Smith, D. J. Read. – 3rd. ed. – New York, NY, USA: Academic Press, 2008. – 787 p.
13. Villarreal-Ruiz, L. Interaction of an isolate from an aggregate of *Hymenoscyphus ericae* with Pinus and Vaccinium roots / L. Villarreal-Ruiz, I. S. Anderson, I. J. Alexander // New Phytol. – 2004. – Vol. 164. – P. 183–192.
14. Rice, A. V. *Oidiodendron maius*: Saprobe in Sphagnum Peat, Mutualist in Ericaceous Roots? / A. V. Rice, R. S. Currah // Microbial Root Endophytes. – 2006. – Vol. 9. – P. 227–246.
15. First record of *Rhizoscyphus ericae* in Southern Hemisphere's Ericaceae / M. C. Bruzone [et al.] // Mycorrhiza. – 2016. – Vol. 27, iss. 2. – P. 147–163.
16. Boyer, E. P. Endomycorrhizae of *Vaccinium corymbosum* L. in North Carolina / E. P. Boyer, G. R. Ballington, C. M. Hainland // J. Am. Soc. Hort. Sci. – 1982. – Vol. 107, iss. 5. – P. 751–754.
17. Лабутова, Н. М. Методы исследования арбускулярных микоризных грибов / Н. М. Лабутова. – СПб., 2000. – 23 с.
18. Падутов, В. Е. Методы молекулярно-генетического анализа / В. Е. Падутов, О. Ю. Баранов, Е. В. Воропаев. – Минск: Юнипол, 2007. – 176 с.
19. White, T. J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics / T. J. White [et al.] // in PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications (Innis, M. A., D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, and T. J. White eds.). – New York: Academic Press Inc., 1990. – P. 315–322.
20. BLAST (National Library of Medicine, США) [Electronic resource]. – Mode of access: <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>. – Date of access: 10.09.2022.
21. Beck, A. Structural characterization and molecular identification of arbuscular mycorrhiza morphotypes of *Alzatea verticillata* (Alzateaceae), a prominent tree in the tropical mountain rain forest of South Ecuador / A. Beck [et al.] // Mycorrhiza. – 2007. – Vol. 17. – P. 607–625.
22. Beck, A. Two members of the Glomeromycota form distinct ectendomycorrhizas with *Alzatea verticillata*, a prominent tree in the mountain rain forest of southern Ecuador / A. Beck, I. Kottke, I. Haug // Mycol. Progress. – 2005. – Vol. 4, iss. 1. – P. 11–22.
23. Микориза липы (*Tilia* spp.) в искусственных насаждениях Санкт-Петербурга / В. А. Дудка [и др.] // Микология и фитопатология. – 2021. – Т. 55, № 1. – С. 11–35.
24. Endophytes from blueberry roots and their antifungal activity and plant growth enhancement effects / Xiaohu Song [et al.] // Rhizosphere. – 2021. – Vol. 20. – Art. № 100454.

25. Yan, Liu. Dark septate endophyte improves the drought-stress resistance of *Ormosia hosiei* seedlings by altering leaf morphology and photosynthetic characteristics / Yan Liu, Xiaoli Wei // *Plant Ecol.* – 2021. – Vol. 222. – P. 761–771.
26. Plant growth promotion, metabolite production and metal tolerance of dark septate endophytes isolated from metal-polluted poplar phytomanagement sites / Ch. Berthelot [et al.] // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2016. – Vol. 92, iss. 10. – Art. № fiw144.
27. Growth and metabolism of dark septate endophytes and their stimulatory effects on plant growth / Shuhui Wang [et al.] // *Fungal Biol.* – 2022. – Vol. 126, iss. 10. – P. 674–686.
28. Dark septate endophytes: mutualism from by-products? / A. L. Ruotsalainen [et al.] // *Trends in Plant Science.* – 2021. – Vol. 27 – P. 247–254.
29. Inoculation with a ligninolytic basidiomycete, but not root symbiotic ascomycetes, positively affects growth of highbush blueberry (*Ericaceae*) grown in a pine litter substrate / M. Vohnik [et al.] // *Plant Soil.* – 2012. – Vol. 355. – P. 341–352.
30. Identification and expression of DoCCaMK during *Sebacina* sp. symbiosis of *Dendrobium officinale* / Yong-Mei Xing [et al.] // *Sci. Rep.* – 2020. – Vol. 10. – Art. № 9733.
31. *Sebacina* sp. is a mycorrhizal partner of *Comarostaphylis arbutoides* (*Ericaceae*) / K. Kuhdorf // *Mycol. prog.* – 2014. – Vol. 13. – P. 733–744.
32. Rice, A. V. New perspectives on the niche and holomorph of themyxostrichoid hyphomycete, *Oidiodendron maius* / A. V. Rice, R. S. Currah // *Mycol. Res.* – 2002. – Vol. 106. – P. 1463–1467.
33. Baba, T. Inoculation with two *Oidiodendron maius* strains differentially alters the morphological characteristics of fibrous and pioneer roots of *Vaccinium virgatum* 'Tifblue' cuttings / T. Baba, D. Hirose, S. Noma, T. Ban // *Sci. Hortic.* – 2021. – Vol. 281. – Art. № 109948.
34. Bizabani, C. Ericoid fungal inoculation of blueberry under commercial production in South Africa / C. Bizabani, S. Fontenla, J. F. Dames // *Sci. Hortic.* – 2016. – Vol. 209. – P. 173–177.
35. Diversity of fungal assemblages in rhizosphere and endosphere of blueberry (*Vaccinium* spp.) under field conditions revealed by culturing and culture-independent molecular methods / Mei Dong [et al.] // *Can. J. Microbiol.* – 2022. – Vol. 68, № 10. – Art. № 0093.
36. Mycorrhizal Formation and Diversity of Endophytic Fungi in Hair Roots of *Vaccinium oldhamii* Miq. in Japan / T. Baba [et al.] // The final version of this article is now available. – 2016. – Vol. 31, № 2. – P. 186–189.
37. Metabarcoding Reveals Diverse Endophytic Fungal Communities in *Vaccinium Myrtillus* Plant Organs and Suggests Systemic Distribution of Some Ericoid Mycorrhizal and DSE Fungi [Electronic resource] / S. Perotto [et al.]. – 2022. DOI:https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1257800/v1.
38. Biotization of highbush blueberry with ericoid mycorrhizal and endophytic fungi improves plant growth and vitality / R. Ważny [et al.] // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2022. – Vol. 106. – P. 4775–4786.
39. Huan-Di Zheng / Additions to the Knowledge of the Genus *Pezicula* (*Dermateaceae*, *Helotiales*, *Ascomycota*) in China / Huan-Di Zheng, Wen-Ying Zhuang // *Biology.* – 2022 – Vol. 11, iss.10. – P. 1386.
40. Vohnik, M. *Hyaloscypha gabretae* and *Hyaloscypha gryndleri* spp. nov. (*Hyaloscyphaceae*, *Helotiales*), two new mycobionts colonizing conifer, ericaceous and orchid roots / M. Vohnik, T. Figura, M. Réblová // *Mycorrhiza.* – 2022. – Vol. 32. – P. 105–122.
41. Vralstad, T. Molecular diversity and phylogenetic affinities of symbiotic root-associated ascomycetes of the *Helotiales* in burnt and metal polluted habitats / T. Vralstad, E. Myhre, T. Schumacher // *New Phytol.* – 2002. – Vol. 155, iss. 1. – P. 131–148.
42. Into the wild blueberry (*Vaccinium angustifolium*) rhizosphere microbiota / S. Morvan [et al.] // *Environ. Microbiol.* – 2020. – Vol. 22, iss. 9. – P. 3803–3822.
43. Kosola, Kevin R. Inoculation of cranberry (*Vaccinium macrocarpon*) with the ericoid mycorrhizal fungus *Rhizoscyphus ericae* increases nitrate influx / Kevin R. Kosola, Beth Ann A. Workmaster, Piero A. Spada // *New Phytol.* – Vol. 176, iss. 1. – 2007. – P. 184–196.
44. Biochar and AMF Combination Promotes the Phosphorus Utilization to Increase Phragmites Growth: Insights from the Microbial Co-occurrence Networks to Rhizosphere Lipid Metabolites [Electronic resource] / Shuangqiang Lia [et al.]. – 2022. – Mode of access: <https://ssrn.com/abstract=4122964>. – Date of access: 27.12.2022.
45. Davey, M. L. A new species of *Cladophialophora* (hyphomycetes) from boreal and montane bryophytes / M. L. Davey, R. S. Currah // *Mycol. Res.* – 2007. – Vol. 111, iss. 1. – P. 106–116.
46. Gesheva, V. Psychrotrophic microorganism communities in soils of Haswell Island, Antarctica, and their biosynthetic potential / V. Gesheva, T. Negoita // *Polar Biol.* – 2011. – Vol. 35, iss. 2. – P. 291–297.
47. Bridge, P. D. Soil fungal community composition at Mars Oasis, a southern maritime Antarctic site, assessed by PCR amplification and cloning / P. D. Bridge, K. K. Newsham // *Fungal Ecol.* – 2009. – Vol. 2, iss. 2. – P. 66–74.

Поступила 27.06.2023