

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.28:613.693+620.193.82

© Т. А. Алехова, А. В. Александрова, Н. А. Загустина,
Т. Ю. Новожилова, С. Ю. Романов

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ ГРИБЫ НА РОССИЙСКОМ СЕГМЕНТЕ МЕЖДУНАРОДНОЙ КОСМИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

ALEKHOVA T. A., ALEXANDROVA A. V., ZAGUSTINA N. A.,
NOVOZHILOVA T. Yu., ROMANOV S. Yu. MICROFUNGI IN THE RUSSIAN SEGMENT
OF THE INTERNATIONAL SPACE STATION (ISS RS)

На орбитальных станциях при длительных полетах неизбежно формируются и развиваются сообщества самых различных микроорганизмов (Викторов и др., 1998; Klintworth et al., 1999; Скуратов и др., 2002), что может оказывать значительное влияние на безопасность полетов. В связи с этим необходим постоянный контроль не только физико-химических параметров внутренней среды, но и микробного сообщества станции. Особенно важны исследования состава микроскопических грибов, которые оказывают влияние на здоровье людей (Samson, 1985; Davies et al., 1995; De Lucca, 2007), а также способны повреждать различные материалы (Андреюк и др., 1980; Лугаускас и др., 1987; Gu et al., 1988; Руденко и др., 2003; Кураков и др., 2008), в том числе и металлы (Албитская, Шапошникова, 1960; Costello, 1969; Смирнов и др., 2008).

Цель настоящего исследования — изучение видового состава и динамики микроорганизмов, заселяющих российский сегмент Международной космической станции (РС МКС), а также оценка их биокоррозионной способности.

Материал и методы

Для постоянного контроля за составом микроорганизмов на различных поверхностях и материалах конструкций РС МКС был разработан эксперимент, названный «Начальные этапы биодegradации и биоповреждений в условиях космоса» (КЭ «Биодegradация»). Работа проводилась в рамках сформированной в 1999 г. в России «Долгосрочной программы научно-прикладных исследований и экспериментов, планируемых на российском сегменте МКС». Она рассчитана на весь период эксплуатации станции с отбором проб 2 раза в год.

Для проведения эксперимента на борту орбитального комплекса была создана специальная укладка «Биопробы», предназначенная для отбора проб с различных внутренних поверхностей станции, их хранения и доставки на Землю с целью проведения микробиологического анализа (Алехова и др., 2005б, 2007а, 2008). Места, из которых отбирали пробы (20 точек), находились в различных зонах возможного скопления и развития микроорганизмов и были согласованы с подразделениями ОАО РКК «Энергия» (материаловедами, проектантами, службой обеспечения жизнедеятельности).

Этапы мониторинга состава микроорганизмов на РС МКС

Время получения материала	Обозначение РС	Этап КЭ «Биодеградация»	Этап анализа пыли
Ноябрь 2002 г.	МКС-5	I	
Май 2003 г.	МКС-6	II	I
Октябрь 2003 г.	МКС-7	III	
Апрель 2004 г.	МКС-8	IV	II
Октябрь 2004 г.	МКС-9	V	III
Май 2005 г.	МКС-10	VI	IV
Октябрь 2005 г.	МКС-11	VII	V
Апрель 2006 г.	МКС-12	VIII	
Сентябрь 2006 г.	МКС-13	IX	
Апрель 2007 г.	МКС-14	X	
Октябрь 2007 г.	МКС-15	XI	
Апрель 2008 г.	МКС-16	XII	VI
Октябрь 2008 г.	МКС-17	XIII	

тельности). К настоящему времени с 2002 по 2008 г. в рамках КЭ «Биодеградация» проведено 13 циклов исследований (табл. 1).

Дополнительно на РС МКС проводился анализ микроорганизмов в пробах пыли, собираемой пылесосом, и на воздушных фильтрах. Этот субстрат является местом концентрации спор и клеток микроорганизмов и оптимально подходит для оценки всего разнообразия видов в жилых и рабочих помещениях. При регулярных исследованиях прослеживаются динамика общей численности и изменения видового состава (Samson, 1985; Davies et al., 1995; Петрова-Никитина и др., 2000; Мокеева и др., 2002). Пробы пыли отобрали 6 раз в период с мая 2003 по май 2008 г. с пылесборника от пылесоса, которым производили уборку в жилой части отсека РС МКС в течение одной недели, и воздушного матерчатого фильтра, используемого в течение 30 суток. Таким образом, нами проведен мониторинг микроорганизмов, влияющих как на конкретные материалы конструкций, так и на среду обитания космонавтов — воздух и пыль в помещениях.

Выделение микроорганизмов из пробоотборников проводили общепринятыми методами с рассевом на плотные питательные среды: Чапека—Докса с содержанием 0,3—3% сахарозы, сусло-агар, глюкозо-пептонно-дрожжевую среду (Метод..., 1991; Мокеева и др., 2002). Степень представленности видов в исследуемом материале определяли по показателю обилия и встречаемости — частоте выявления. Для определения видовой принадлежности грибов использовали общепринятые руководства (Hoog, Guarro, 1995; Klich, 2002; Samson, Frisvard, 2004; Domsch et al., 2007, и др.).

В результате создана коллекция микромитозов-биодеструкторов с РС МКС, насчитывающая более 300 штаммов. В связи с подготовкой патентной процедуры проведено депонирование во Всесоюзной коллекции микроорганизмов (ВКМ ИБФМ им. Г. К. Скрыбина РАН) 10 наиболее типичных видов грибов, способных вызывать биоповреждения.

В ходе мониторинга были выделены штаммы, хранящиеся в рабочей коллекции: 14 — с РС МКС, 13 — с орбитальной станции «Мир» и 3 — из почвы. Испытана их способность вызывать коррозию сплава АМг 6, используемого в изделиях космической техники. Повреждения поверхности материала исследовали на цилиндрических заготовках 16 мм диам. и 5 мм выс. Биокоррозионная нагрузка была смоделирована в соответствии с условиями и сроками, рекомендованными действующими ГОСТами 9.913–90, 9.048–89 и 9.049–91 и международными стандартами ИСО в области корро-

зии сплавов. Протестированы наиболее часто встречающиеся виды, обнаруженные на ОС «Мир» и РС МКС. Для исследования было отобрано 30 культур, относящихся к 23 видам.

Перед началом исследований образцы были промыты в этаноле, затем в стерильной дистиллированной воде и высушены на воздухе в боксе. На подготовленную поверхность наносили суспензию спор или клеток испытываемых видов микроорганизмов плотностью $1-2 \times 10^6$ /мл с помощью распылителя, рекомендованного в ГОСТах 9.048–89 и 9.049–91. После нанесения суспензии образцы высушивали на воздухе и по одному помещали в чашки Петри на поверхность агаризованой среды Чапека—Докса. Чашки помещали в эксикаторы с водой для создания влажности более 90 %, закрывали и инкубировали в термостате при 29 °С в течение 90 суток. Через каждые 7 суток эксикаторы на короткое время открывали для доступа воздуха. Контрольные образцы обрабатывали и инкубировали так же, как и опытные, но без нанесения суспензии. Испытание биокоррозионной активности каждого вида микроорганизмов было проведено в пяти повторностях. После окончания инкубации мицелий и продукты коррозии удаляли с поверхности материала в соответствии со стандартом ИСО 8407. Контрольный образец подвергали такой же обработке. Материалы просматривали через 30, 60 и 90 суток.

Повреждения поверхности образцов микроорганизмами изучали методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Этот способ является наиболее наглядным для контроля коррозионных процессов на ранних стадиях, поскольку позволяет непосредственно оценивать изменения, происходящие на поверхности материала.

Изучение образцов было проведено на сканирующем электронном микроскопе CAM SCAN фирмы CAMBRIG. Наиболее поврежденные материалы были исследованы с применением атомно-силового микроскопа (АСМ) Nanoscope IIIa Digital Instruments USA (Алехова и др., 2005а, 2007б), а также с использованием растровой микроскопии (Алехова и др., 2007б).

Результаты и обсуждение

В результате проделанной работы из отобранных образцов и проб пыли на РС МКС был выделен 41 вид мицелиальных и обнаружены 2 вида дрожжевых грибов (табл. 2). Наиболее обильными и часто выделяемыми были *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor* и *Rhodotorula glutinis*.

В целом видовой состав микроскопических грибов на станции не был богатым. Он включал широко распространенные космополитные виды, способные существовать в условиях минимальной влажности и доступности питания. Большинство из этих видов характерно для жилых и рабочих помещений и относится к группе биодеструкторов, например *Aspergillus niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor*, *Paecilomyces variotii*, *Penicillium chrysogenum*, *P. purpurogenum*, *Ulocladium botrytis*. Ряд видов относится к группе условнопатогенных (*Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor*, *Paecilomyces variotii*, *Scopulariopsis brevicaulis*, *Exophiala* sp.) и образует токсины (*Stachybotrys chartarum*) (Лугаускас и др., 1987; Петрова-Никитина и др., 2000; Samson et al., 2000; De Lucca, 2007; Domsch et al., 2007). На РС МКС преобладал *Penicillium chrysogenum*, постоянно выделяемый с поверхностей. Он доминировал в пыли из пылесборника и обильно был представлен на фильтре. Этот гриб также доминировал на ОК «Мир» (Викторов и др., 1998; Новикова, 2001; Алехова и др., 2002).

Одним из самых богатых по видовому разнообразию оказался род *Penicillium*, который включал 16 видов. Род *Aspergillus* был представлен 9 видами. Эти грибы оказались устойчивы к неблагоприятным факторам (сухость, соленость, повышенная температура и др.). Они способны усваивать широкий спектр соединений. Остальные 12 родов были представлены 1–2 видами.

В течение 13 этапов исследования на различных поверхностях конструкций с использованием укладки «Биопробы» было выявлено 35 видов грибов, принадлежащих

**Микроскопические организмы, выделенные на станции в разные сроки исследования
и воздушными**

Виды	Пробы с поверхности материалов														
	2002 г.			2003 г.		2004 г.		2005 г.		2006 г.		2007 г.		2008 г.	
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII		
	Мицелиальные														
<i>Aspergillus chevalieri</i> L. Mangin						+	+								
<i>A. flavus</i> Link		+					+	+	+						
<i>A. foetidus</i> Thom et Raper															
<i>A. nidulans</i> (Eidam) Winters															
<i>A. niger</i> Tiegh.		+				+		+	+	+	+				
<i>A. ochraceus</i> Wilhelm												+			
<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church	+	+				+	+	+			+				
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church						+									
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tiraboschi				+	+	+	+	+	+				+		
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) Arnaud													+		
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze: Fr.						+					+				
<i>Cladosporium herbarum</i> (Pers.: Fr.) Link		+													
<i>C. cladosporioides</i> (Fresen.) de Vries													+		
<i>Exophiala</i> sp.													+		
<i>Fusarium oxysporum</i> Schldt.: Fr.															
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler et Carmichael													+		
<i>Geotrichum candidum</i> Link: Fr.									+			+			
<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.															
<i>M. plumbeus</i> Bonorden											+				
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier									+	+					
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx	+	+				+	+	+					+		
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx													+		
<i>P. charlesii</i> G. Smith											+				
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
<i>P. corylophilum</i> Dierckx															
<i>P. crustosum</i> Thom		+					+	+							
<i>P. decumbens</i> Thom							+								
<i>P. expansum</i> Link											+				
<i>P. lanosum</i> Westling															
<i>P. olsonii</i> Bainier et Sartory									+						
<i>P. purpurogenum</i> Stoll				+				+	+				+		
<i>P. rubrum</i> Stoll															
<i>P. rugulosum</i> Thom										+		+	+		
<i>P. spinulosum</i> Thom				+					+	+		+			
<i>P. variabile</i> Sopp				+	+										
<i>P. verrucosum</i> Dierckx											+				
<i>Scopulariopsis brumptii</i> Salvanet-Duval		+													
<i>S. brevicaulis</i> (Sacc.) Bainier							+								

Таблица 2

с использованием укладки «Биопробы» и в пыли, собранной пылесосом (П)
фильтрами (Ф)

Частота выявления, %	Пробы пыли										Частота выявления, %	
	2003 г.		2004 г.				2005 г.			2008 г.		
	П	Ф	ПП	ФП	ППП	ФПП	ФIV	ПV	ФV	ПVI		ФVI
15.4				+	+	+			+			36.4
30.8	+	+	+	+		+	+	+	+			72.7
0				+								9.1
0					+							9.1
53.8	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	90.9
7.7									+		+	18.2
46.2	+				+	+	+	+	+	+	+	72.7
7.7		+	+	+	+	+						45.5
53.8		+			+	+	+	+	+	+	+	72.7
7.7												0
15.4		+		+		+	+	+	+			54.4
7.7								+	+			18.2
7.7												0
7.7												0
0						+						9.1
7.7												0
15.4												0
0								+	+			18.2
7.7												0
15.4				+		+	+			+	+	45.5
46.2								+	+			18.2
7.7							+	+	+			27.3
7.7												0
100	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100
0										+		9.1
23.1					+		+		+			27.3
7.7							+	+	+			27.3
7.7												0
0								+				9.1
7.7												0
30.8								+	+	+	+	36.4
0			+									9.1
23.1												0
30.8			+	+		+				+	+	45.5
15.4												0
7.7												0
7.7												0
7.7								+	+			18.2

Виды	Пробы с поверхности материалов													
	2002 г.		2003 г.			2004 г.		2005 г.		2006 г.		2007 г.		2008 г.
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	
<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes														
<i>Ulocladium botrytis</i> Preuss									+		+	+		
<i>U. chartarum</i> (Preuss) Simmons														
Всего	2	8	0	6	3	8	9	8	10	7	7	6	10	

Дрож

<i>Debaryomyces hansenii</i> (Zopf) Lodder et Kreger-van Rij											+		
<i>Rhodotorula glutinis</i> (Fresen.) F. C. Harrison	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. I—XII — этапы работы; «+» — вид обнаружен, отсутствие знака — вид не выявлен.

к 12 родам, из которых наиболее часто встречались *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor* и *Rhodotorula glutinis*.

Всего в пробах пыли за 6 этапов исследований обнаружено 30 видов грибов, принадлежащих к 10 родам, среди которых преобладали *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor*, *Chaetomium globosum*, *Penicillium chrysogenum*, *Ulocladium botrytis* и *Rhodotorula glutinis*.

Видовой состав микроорганизмов на поверхности материалов конструкций и техники лишь частично совпадает с обнаруженными в пробах пыли. Так, например, только с использованием укладки «Биопробы» были обнаружены следующие виды грибов: *Geotrichum candidum*, *Mucor plumbeus*, *Penicillium charlesii*, *P. expansum*, *P. olsonii*, *P. rugulosum*, *P. variable*, *P. verrucosum*, *Scopulariopsis brumptii*, *Geomyces pannorum*, *Exophiala* sp., *Cladosporium cladosporioides* и *Aureobasidium pullulans*. Только в пробах пыли найдены *Aspergillus foetidus*, *A. nidulans*, *Fusarium oxysporum*, *Mucor circinelloides*, *Penicillium corylophilum*, *P. lanosum*, *P. rubrum*, *Stachybotrys chartarum*, *Ulocladium chartarum*. Данные, полученные при анализе различных материалов, совпадают не полностью, что указывает на необходимость их совместного использования для детальной характеристики состава микобиоты на борту РС МКС.

Суммарное количество видов, выявленных на поверхности материалов конструкций с помощью укладки «Биопробы», несколько больше, чем обнаружено в пробах пыли. Это связано с тем, что эксперимент «Биодеградация» был начат раньше и отбор проб проходил регулярно, а исследование пыли проводилось реже (см. табл. 1). Тем не менее на каждом этапе количество видов в пыли, особенно собранной фильтром, больше, чем из укладки.

При анализе пыли получены более полные данные о видовом составе микроскопических грибов на станции. Однако эти исследования не позволяют установить места развития микроорганизмов и проследить за ситуацией в конкретных точках.

Для оценки биокоррозионной способности микробиологической составляющей станции был проведен модельный эксперимент на образцах сплава АМг 6, используемого в авиакосмической технике. В результате испытания 30 штаммов (14 выделены на РС МКС, 13 — ОС «Мир» и 3 — из почвы) показано, что они практически все оказывают влияние на структуру поверхности сплава АМг 6, однако степень и внешне проявление повреждений сильно отличались в зависимости от вида, вызывающего коррозию (табл. 3). Существенных изменений на поверхности контрольных образцов отмечено не было (см. рисунок, а).

Таблица 2 (продолжение)

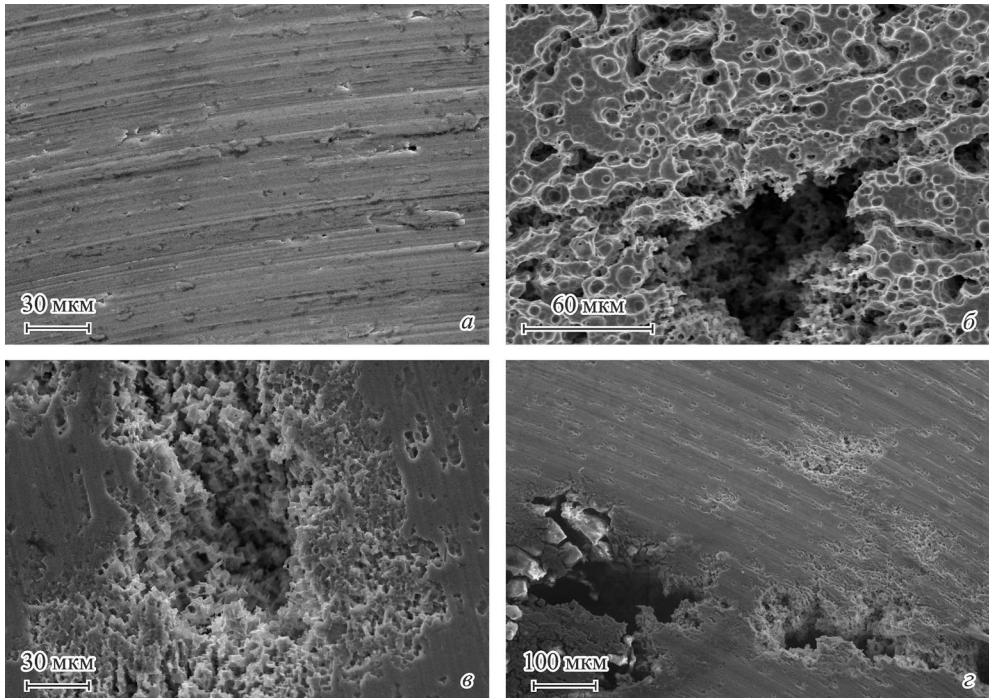
Частота выявления, %	Пробы пыли											Частота выявления, %
	2003 г.		2004 г.				2005 г.			2008 г.		
	ПІ	ФІ	ПІІІ	ФІІ	ПІІІ	ФІІІ	ФІІІІ	ПІІІІ	ФІІІІ	ПІІІІІ	ФІІІІІ	
0		+										9.1
23.1	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	90.9
0						+						9.1
33	5	7	6	10	10	13	11	15	18	9	9	28

жи

7.7										+		9.1
100	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	100

Наиболее агрессивными, вызывающими коррозию с глубокими повреждениями поверхности металла и образованием каверн являлись пять видов мицелиальных грибов: *Aspergillus flavus*, *A. niger* (см. рисунок, б), *Cladosporium herbarum*, *Paecilomyces variotii* (см. рисунок, в) и *Ulocladium botrytis* (см. рисунок, з).

Большая часть протестированных видов (*Aspergillus versicolor*, *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomium homophilatum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Penicillium aurantiog-*



Внешний вид поверхности металла через 90 суток испытания.

а — контрольный образец, б — образец, пораженный *Aspergillus niger*, в — *Paecilomyces variotii*, з — *Ulocladium botrytis*.

Штаммы грибов, использованных в эксперименте по изучению биокоррозии сплава АМг 6, и их коррозионная активность

Микромицеты	Происхождение культуры	Номер в коллекции	Коррозионная активность
Мицелиальные грибы			
<i>Aspergillus flavus</i>	ОС «Мир»	М-2	4
	МКС	М-120	4
	Почва	Ар39	4
<i>A. niger</i>	МКС	М-119	4
<i>A. sydowii</i>	ОС «Мир»	М-8	2
	МКС	М-123	2
	Почва	17.9	2
<i>A. ustus</i>	МКС	М-125	2
<i>A. versicolor</i>	То же	М-122	3
	ОС «Мир»	М-9	3
<i>Aureobasidium pullulans</i>	То же	М-46	3
<i>Chaetomium homopilatum</i>	МКС	М-134	3
<i>Cladosporium herbarum</i>	То же	М-69	4
<i>C. sphaerospermum</i>	ОС «Мир»	М-12	3
<i>Fusarium oxysporum</i>	МКС	М-131	2
<i>Paecilomyces variotii</i>	То же	М-129	4
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	ОС «Мир»	М-16	3
<i>P. brevicompactum</i>	То же	М-17	3
<i>P. chrysogenum</i>	» »	М-30	2
	МКС	М-117	3
	Почва	Фа35	3
<i>P. commune</i>	ОС «Мир»	М-40	2
<i>P. crustosum</i>	МКС	М-118	3
<i>P. glandicola</i>	ОС «Мир»	М-41	3
<i>P. purpurogenum</i>	МКС	М-109	3
<i>P. verrucosum</i>	ОС «Мир»	М-42	3
<i>P. viridicatum</i>	То же	М-44	3
<i>P. waksmanii</i>	» »	М-45	3
<i>Ulocladium botrytis</i>	МКС	М-54	4
Дрожжевые грибы			
<i>Rhodotorula glutinis</i>	МКС	М-121	1

Примечание. 1 — на поверхности не остается видимых нарушений, а только следы присутствия микроорганизма; 2 — виды слабые повреждения, образуются корочки окислов; 3 — наблюдается неглубокое изъязвление; 4 — поверхность металла с глубокими повреждениями (питтинговая коррозия).

riseum, *P. brevicompactum*, *P. chrysogenum*, *P. crustosum*, *P. glandicola*, *P. purpurogenum*, *P. verrucosum*, *P. viridicatum*, *P. waksmanii*) вызывала умеренные изменения поверхности — неглубокое изъязвление или появление пятен и корок. Слабые повреждения с образованием на поверхности окислов отмечены в результате воздействия *Aspergillus sydowii*, *A. ustus*, *Fusarium oxysporum*, *Penicillium commune*. Только дрожжевой гриб *Rhodotorula glutinis* практически не изменял поверхности металла.

Отмечено, что штаммы одного вида, выделенные на РС МКС, ОС «Мир» и из почвы, вызывали однотипные повреждения, которые незначительно отличались по степени проявления. В ходе работы было проведено сравнение коррозионной активности опытных штаммов с представителями тех же видов из коллекции. Отличий по культурально-морфологическим признакам и активности отмечено не было.

Видовой состав грибов на РС МКС сходен с таковым в жилых и рабочих помещениях на Земле (Samson, 1985; Davies et al., 1995; Богомолова и др., 1999; Петрова-Никитина и др., 2000; Мокеева и др., 2002), а также довольно близок к составу грибов на ОС «Мир» (Викторов и др., 1998; Новикова, 2001; Алехова и др., 2002; Скуратов и др., 2002; Руденко и др., 2003). Микроорганизмы, регулярно выделяемые на станции, скорее всего, являются постоянными ее обитателями, нашедшими там подходящие для себя условия. Они заносятся с грузами или при смене экипажей. Видовое разнообразие грибов на станции постепенно возрастает. Преимущественно это биодеструкторы, способные заселять и разрушать различные материалы при невысокой влажности (Лугаускас и др., 1987; Samson et al., 2000).

Исследование пыли, собираемой пылесосом, а также воздушными фильтрами, являющимися местом концентрации спор грибов и клеток микроорганизмов, позволяет оценивать в целом микробное разнообразие на РС МКС. Однако этот метод не дает представления о месте развития микроорганизмов, поэтому он должен обязательно сочетаться с анализом микробиоты в конкретных точках и на определенных материалах. Таким образом, исследование пыли на РС МКС дополняет эксперимент «Начальные этапы биодеградации и биоповреждений в условиях космоса» с использованием укладки «Биопробы».

Исследование выполнено при финансовой поддержке программы Роскосмос «МКС — Эксперименты» и гранта НШ № 5189.2008.4.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Албитская О. Н., Шапошникова Н. А. Влияние плесеней на коррозию металлов // Микробиология. 1960. Т. 29. С. 725—730.

Алехова Т. А., Александрова А. В., Загустина Н. А., Лысак Л. В., Новожилова Т. Ю., Борисов В. А., Плотников А. Д. Космический эксперимент «Начальные этапы биодеградации в условиях космоса» с использованием укладки «Биопробы» на РС МКС // Космонавтика и ракетостроение. 2007а. Т. 49, № 4. С. 108—117.

Алехова Т. А., Александрова А. В., Новожилова Т. Ю., Голутвин И. А., Насикан Н. С., Загустина Н. А., Плотников А. Д., Борисов В. А. Применение атомно-силовой микроскопии для мониторинга микробиологической коррозии алюминий-магниевых сплавов // Поверхность. 2005а. № 1. С. 54—59.

Алехова Т. А., Александрова А. В., Новожилова Т. Ю., Лысак Л. В., Загустина Н. А., Безбородов А. М. Мониторинг микроорганизмов-деструкторов на пилотируемых орбитальных комплексах // Прикл. биохимия и микробиология. 2005б. Т. 41, № 4. С. 435—443.

Алехова Т. А., Александрова А. В., Новожилова Т. Ю., Лысак Л. В., Загустина Н. А. Эксперимент «Начальные этапы биодеградации и биоповреждений в условиях космоса» // Вест. МГУ. Сер. 16. Биология. 2008. № 4. С. 27—33.

Алехова Т. А., Загустина Н. А., Александрова А. В., Новожилова Т. Ю., Борисов В. А., Плотников А. Д. Мониторинг начальных этапов биоповреждений конструкционных материалов, применяемых в авиакосмической технике, методами электронной микроскопии // Поверхность. Рентгеновские, синхротронные и нейтронные исследования. 2007б. № 7. С. 53—59.

Алехова Т. А., Новожилова Т. Ю., Александрова А. В., Борисова В. А., Самосадная Т. Е., Ермак А. Л. Выделение микрофлоры с конструкционных поверхностей ОС «Мир», способность к биоповреждению материалов // Биотехнология, состояние и перспективы развития / Матер. Междунар. конгр. М., 2002. С. 315.

Андреюк Е. И., Билай В. И., Коваль Э. З., Козлова И. А. Микробная коррозия и ее возбудители. Киев: Наук. думка, 1980. 287 с.

Богомолова Т. С., Васильева Н. В., Горшкова Г. И. Микобиота некоторых жилых помещений в г. Санкт-Петербурге и Ленинградской области // Пробл. медицинской микологии. 1999. № 3. С. 41—43.

Викторов А. Н., Новикова Н. Д., Дешевая Е. А., Поликарпова Н. А., Поддубко С. В., Брагина М. П. Сравнительная оценка биологических свойств микроорганизмов, выделенных в орбитальном комплексе «Мир» в различные сроки эксплуатации // Авиакосмическая и экологическая медицина. 1998. Т. 32, № 2. С. 61—68.

Кураков А. В., Геворкян С. А., Гогинян В. Б., Озерская С. М. Разнообразие и особенности состава микроскопических грибов на синтетических полимерных материалах // Прикл. биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 2. С. 232—235.

Лугаускас А. Ю., Микульскене А. И., Шляужене Д. Ю. Каталог микромицетов-биодеструкторов полимерных материалов. М.: Наука, 1987. 340 с.

Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.

Мокеева В. Л., Чекунова Л. Н., Биланенко Е. Н. Акарологическое и микологическое обследование помещений как основа профилактики аллергических заболеваний (задачи и принципы). Метод. пособие. М.: Ойкос, 2002. 31 с.

Новикова Н. Д. Основные закономерности формирования микрофлоры среды обитания орбитального комплекса «Мир» // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2001. Т. 34, № 4. С. 32—40.

Петрова-Никитина А. Д., Мокеева Л. В., Желтикова Т. М., Чекунова Л. Н., Антропова А. Б., Мокроносова М. А., Биланенко Е. Н., Сизова Т. П. Микобиота домашней пыли г. Москвы // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 25—33.

Руденко А. В., Коваль Э. З., Савельев Ю. В., Алехова Т. А., Новожилова Т. Ю., Загустина Н. А., Безбородов А. М. Микодеструкция полимерных материалов в условиях земли и космоса // Космическая наука и технология. 2003. Т. 9. С. 20—23.

Скуратов В. М., Загибалова Л. Б., Пушкин В. П. Родовой состав и микробная контаминация конденсата атмосферной влаги и питьевой воды систем водообеспечения орбитального комплекса «Мир» в период ЭО-4-27 // Авиакосмическая и экологическая медицина. 2002. Т. 36, № 2. С. 28—32.

Смирнов В. Ф., Белов Д. В., Соколова Т. Н., Кузина О. В., Карташов В. Р. Микробиологическая коррозия материалов на основе алюминия // Прикл. биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 2. С. 213—218.

Costello J. A. The corrosion of metals by microorganisms // Int. Biodent. Bull. 1969. Vol. 5. P. 101.

Davies R., Summerbell R. C., Haldane D. Fungal contamination in public buildings: A guide to recognition and management. Ottawa: Environmental Health Directorate, 1995. 76 p.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T. Compendium of soil fungi. 2nd ed. IHW Verlag Ehing, 2007. 672 p.

Gu J. D., Roman M., Elsseman T., Mitchel R. The role of microbial biofilm in deterioration of space station candidate materials // Int. Biodeterior. Biodegradation. 1988. Vol. 41, N 1. P. 25—33.

Hoog G. S. de, Guarro J. Atlas of clinical fungi. Baarn: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 1995. 720 p.

Klich M. A. Identification of common Aspergillus species. Baarn: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2002. 116 p.

Klintworth R., Reher H. J., Viktorov A. N., Bohle D. Biological induced corrosion of materials II: new test method and experiences from MIR station // Acta Astronaut. 1999. Vol. 44. P. 569—578.

Lucca A. J. de. Harmful fungi in both agriculture and medicine // Rev. Iberoam. Micol. 2007. Vol. 24. P. 3—13.

Samson R. A. Occurrence of moulds in modern living and working environments // Eur. J. Epidemiol. 1985. Vol. 1, N 1. P. 54—61.

Samson R. A., Hoekstra E. S., Frisvad J. C., Filtenborg O. Introduction to Food- and Air Borne Fungi. 6th ed. Utrecht: Centraalbureau voor Schimmelcultures, 2000. 322 p.

Samson R. A., Frisvad J. C. *Penicillium* subgenus *Penicillium*: new taxonomic schemes, mycotoxins and other extrolites // Stud. Mycol. 2004. Vol. 49. 260 p.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

burale@yandex.ru

Институт биохимии им. А. Н. Баха РАН
Москва

Ракетно-космическая корпорация «Энергия»
им. С. П. Королева

Поступила 19 V 2009

Р Е З Ю М Е

В результате семилетнего мониторинга, проводимого на российском сегменте Международной космической станции, в определенных точках, в пыли и на воздушных фильтрах, выявлено 43 вида микроскопических грибов. Наиболее обильными и постоянно выделяемыми были мицелиальные грибы: *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor*, *Rhodotorula glutinis*. Большинство из них — виды-космополиты, представители типичной микобиоты жилых и рабочих помещений. В целом видовой состав сходен с таковым на орбитальной станции «Мир», отличия касаются в основном редких и случайных видов. Самое высокое разнообразие грибов отмечено при анализе фильтров, но для определения мест их развития и более полной характеристики микобиоты необходимо проводить комплексный анализ.

Наиболее агрессивными, вызывающими коррозию с глубоким повреждением поверхности сплава АМг 6 и образованием каверн являлись штаммы пяти видов грибов: *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Cladosporium herbarum*, *Paecilomyces variotii* и *Ulocladium botrytis*. Большинство из 30 испытанных штаммов, выделенных на РС МКС, ОС «Мир» и из почв, вызывали умеренные изменения поверхности.

Ключевые слова: микобиота помещений, биокоррозия, Международная космическая станция.

SUMMARY

In the course of the seven-years monitoring period fulfilled at the Russian segment of International space station 43 species of microscopic fungi were isolated. The most abundant were *Penicillium chrysogenum*, *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *A. versicolor*, yeast *Rhodotorula glutinis*. The majority of species found are cosmopolitan and belong to usual inhabitants of living and office buildings. The composition of dominant species is similar to that found at Space station «Mir». The samples for this analysis were collected in definite points of construction surfaces of the Russian segment of the Station with the help of kit «Bioprobey». Additionally samples of dust from vacuum cleaner and from air filters were analyzed. In general, the dust analysis provides more rich data in comparison with samples from surfaces. The highest abundance was fixed in analysis of air filter data. But the dust analysis does not permit to define the specific growth locations and trace the microbiological situation in definite points. Found species of fungi and bacteria were studied on the ability to cause the corrosion of Al-Mag alloy (AMg 6) in the model experiment. The most aggressive, creating corrosion with deep destruction of metal surface and cavern formation, were four species of mycelial fungi: *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Cladosporium herbarum*, *Paecilomyces variotii* and *Ulocladium botrytis*. Majority of studied species created moderate surface modifications.

Key words: indoor environment, biocorrosion, International space station.

УДК 582.28. + 582.272.74(268.42)

© Е. Н. Бубнова, Я. В. Киреев

СООБЩЕСТВА ГРИБОВ НА ТАЛЛОМАХ БУРЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *FUCUS* В КАНДАЛАКШСКОМ ЗАЛИВЕ БЕЛОГО МОЯ

BUBNOVA E. N., KIREEV J. V. FUNGAL COMMUNITIES ASSOCIATED WITH BROWN
SEAWEEDES *FUCUS* IN THE KANDALAKSHA BAY (WHITE SEA, NW RUSSIA)

В настоящее время известно более 400 видов морских грибов, из которых около 80 поселяются на водорослях (Kohlmeyer, Volkmann-Kohlmeyer, 2003). Это сапротрофы, которые развиваются в слизистых чехлах и межклеточном пространстве крупных талломов, патогены или симбионты, а также деструкторы отмерших тканей и талломов водорослей (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979). Особенности распространения грибов на водорослях изучены недостаточно. Большинство работ проводилось в морях средних и южных широт (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Kohlmeyer, Volkmann-Kohlmeyer, 2003; Zuccaro et al., 2003). Известно, что водоросли из рода *Fucus* L. (Phaeophyceae, Fucales) являются хозяевами 12 видов морских грибов, 5 из которых разлагают отмершие талломы, один — эндофит в живых талломах (Zuccaro et al., 2004), а остальные являются паразитами или пертофитами — обитают в мертвых тканях живого организма (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979). В последнее время более подробно исследован видовой состав грибов на талломах *F. serratus* в Северном море с использованием культуральных и молекулярных методов (Zuccaro et al., 2003, 2008).

В Белом море встречаются три вида из рода *Fucus*: *F. distichus* L. emend. Powell, *F. serratus* L. и *F. vesiculosus* L. Они являются эдификаторами сообществ приливно-отливной зоны (литорали) и верхней части сублиторали (Возжинская, 1967; Максимова, в печати). Целью нашей работы было изучение сообществ грибов на талломах водорослей из рода *Fucus* в береговой зоне Белого моря и факторов, влияющих на их состав и структуру.

Материал для исследования отбирали в начале августа 2005 г. в окрестностях Беломорской биостанции им. Н. А. Перцова биологического факультета МГУ (Кандалакшский залив Белого моря). Объектами для исследования служили образцы живых (*F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. distichus*) и отмерших (*F. vesiculosus*) талломов из штормовых выбросов.

На разных типах берега было заложено 6 катен (табл. 1). На всех катенах в зонах типичного произрастания отбирали живые талломы трех видов водорослей: *F. vesiculosus* — в средней литорали, *F. distichus* — в нижней, *F. serratus* — в сублиторали на глубине около 0.5 м. Все сборы проводили после отлива, при малой воде. Отбирали несколько фрагментов разных талломов одного вида: верхушечные и нижние части. Все фрагменты талломов одного вида с одной катены помещали в стерильный пакет из бумаги крафт и доводили до воздушно-сухого состояния (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979). Образцы отмерших талломов *F. vesiculosus* из штормовых выбросов отбирали на всех катенах, кроме № 1. Их также помещали в бумажные пакеты и высушивали. Всего было отобрано 23 образца живых и отмерших талломов. Непосредственно на

Характеристика катен на берегах Белого моря

Номер катены	Местоположение	Координаты	Тип берега	Грунт
1	П-ов Киндо, губа Ермолинская	66°33'18" с. ш., 33°01'56" в. д.	Закрытый	Песчаный, сильно заиленный, с отдельными валунами
2	П-ов Киндо, «Вонючая губка»	66°32'50" с. ш., 33°08'36" в. д.	»	Илисто-песчаный с небольшим количеством грубообломочного материала
3	Великая Салма, корга Каменуха	66°32'58" с. ш., 33°09'05" в. д.	Открытый в сторону материка	Песчаный, сильно валунный
4	П-ов Киндо, скалы у «Пробкиной губки»	66°32'31" с. ш., 33°11'18" в. д.	Открытый в сторону моря	Скальный
5	О. Костьян	66°29'53" с. ш., 33°23'48" в. д.	Полузакрытый (небольшая губа в юго-восточной части острова)	Песчано-валунистый, заиленный
6	То же	66°29'49" с. ш., 33°24'20" в. д.	Открытый в сторону моря («лоб»)	Скальный

местах сбора водорослей проводили посев морской воды в чашки Петри со средой Чапека (природная морская вода 24 ‰, 0,3 % сахарозы, 10^6 ед. бензилпенициллина на 0,5 л среды). Всего засеяли 24 чашки (по 4 на каждой катене).

Фрагменты талломов водорослей инкубировали на агаризованных питательных средах 1—4 недели при комнатной температуре. Предварительно талломы отмывали стерильной морской водой и обрабатывали в течение 2—4 мин. 1%-й $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ и 96%-м этиловым спиртом, затем опять промывали стерильной морской водой. Для посевов использовали среды на основе природной морской воды (24 ‰): Чапека (0,3 % сахарозы), сусло-агар и голодный агар. Для выделения грибов в среды добавляли 10^6 ед. бензилпенициллина на 0,5 л среды (Литвинов, Дудка, 1975).

Видовую идентификацию грибов проводили в чистой культуре с использованием соответствующих определителей и статей. Названия и положение таксонов унифицировали с помощью базы данных CSB и 9-го издания Словаря грибов Айнсворта и Бисби (www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp). Анаморфные грибы приведены отдельно в алфавитном порядке (Domsh et al., 1980).

Для количественной характеристики микобиоты использовали показатель обилия — Q , как отношение числа колоний данного вида к общему числу колоний в варианте, и показатель встречаемости на чашках Петри: $F = n / N$, где n — количество чашек, на которых отмечен данный таксон, N — общее количество засеянных чашек Петри в варианте. Для определения сходства видового состава различных вариантов рассчитывали индекс Сёренсена—Чекановского на основе показателей частоты встречаемости: $S = (2F_{\min}) / (F1 + F2)$, где F_{\min} — сумма частоты встречаемости общих для двух вариантов видов по минимальным значениям; $F1 + F2$ — суммарная частота встречаемости видов в обоих вариантах (Мирчинк, 1988). Для графического представления полученных данных о сходстве видового состава различных вариантов использовали элементы иерархического кластерного анализа на основе таблицы попарных расстояний между вариантами (1— S); расстояние между кластерами определяли как невзвешенное попарное среднее — UPGMA (Джонгман и др., 1999). Для исследования структуры микобиоты различных вариантов и ее связей с характеристиками среды применяли анализ главных компонент — PCA на основе матрицы F видов; сравнивали между собой отдельные образцы (Джонгман и др., 1999). Расчеты прово-

Виды грибов, выделенные с исследованных субстратов

Виды	F. vesiculosus	F. distichus	F. serratus	Выброс	Вода
<i>Zygomycota</i>					
<i>Mucor racemosus</i> f. <i>sphaerosporus</i> (Hagem) Schipper	—	—	+	+	+
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill. var. <i>stolonifer</i>	+	—	—	+	—
<i>Ascomycota</i>					
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze: Fr.	—	—	—	+	—
<i>C. difforme</i> W. Gams	—	—	—	+	—
<i>Eurotium herbariorum</i> (F. H. Wiggers) Link	+	+	+	—	—
Несовершенные грибы					
Гифомицеты					
<i>Acremonium chrysogenum</i> (Thirum. et Sukapure) W. Gams	+	+	+	+	—
<i>A. fuci</i> Summerbell, Zuccaro et W. Gams	—	—	—	+	—
<i>A. kiliense</i> Grütz	—	—	+	—	+
<i>A. strictum</i> W. Gams	—	—	+	+	+
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissler	+	+	—	+	+
<i>Aspergillus clavatus</i> Desm.	—	—	—	—	+
<i>A. glaucus</i> (L.) Link	—	—	—	+	—
<i>A. ficuum</i> (Reichardt) Thom et Schroers	—	+	—	—	—
<i>A. niger</i> Tiegh.	+	+	+	—	—
<i>A. pulvirulentus</i> (Mc Alpine) Thom	+	+	—	—	—
<i>Chrysosporium merdarium</i> (Ehrenb.) J. W. Carmich.	+	—	—	—	+
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	+	+	—	+	+
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	—	—	—	—	+
<i>C. sphaerospermum</i> Penz.	+	—	—	—	+
<i>Dendryphiella arenaria</i> Nicot	+	+	+	+	—
<i>D. salina</i> (G. K. Sutherl.) Pugh et Nicot	+	—	+	+	—
<i>Fusarium oxysporum</i> Schldtl.	—	—	—	+	—
<i>Gliocladium deliquescens</i> Sopp	+	—	+	+	—
<i>Harzia acremonioides</i> (Harz) Constantin	+	—	+	+	—
<i>Penicillium brevicompactum</i> Dierckx	+	+	+	+	—
<i>P. canescens</i> Sopp	+	+	+	+	+
<i>P. cyclopium</i> Westling	+	—	+	+	+
<i>P. chrysogenum</i> Thom	+	+	+	+	—
<i>P. frequentans</i> Westling	+	+	—	—	+
<i>P. jensenii</i> Zalesky	—	—	—	+	—
<i>P. multicolor</i> G.-M. et P.	+	—	—	—	—
<i>P. raistrickii</i> G. Smith	—	+	—	+	—
<i>P. sclerotiorum</i> van Beyma	+	+	+	+	—
<i>Scopulariopsis acremonium</i> (Delacr.) Vuill.	—	+	+	—	—
<i>Trichoderma viride</i> Pers.	—	—	—	+	—
<i>Verticillium dahliae</i> Kleb.	+	—	—	—	+
<i>Ulocladium alternariae</i> (Cooke) E. G. Simmons	—	+	—	+	—
<i>U. botrytis</i> Preuss	—	+	+	—	—
<i>U. consortiale</i> (Thüm.) Simmons	—	—	—	+	—
Число выделенных видов	21	17	17	25	13

Таблица 2 (продолжение)

Виды	F. vesiculosus	F. distichus	F. serratus	Выброс	Вода
Неидентифицированные изоляты					
<i>Epicoccum</i> sp.	—	+	—	+	—
<i>Wardomyces</i> sp.	—	—	—	—	+
<i>Phoma</i> sp. 1	+	—	—	—	—
<i>Phoma</i> sp. 2	—	—	—	+	—
Стерильный мицелий	+	+	+	+	—

Примечание. «+» — наличие, прочерк — отсутствие вида.

дили с помощью приложений Microsoft Office Excel 2003 (Microsoft Corp.) и STATISTICA 6.0 (StatSoft, Inc.).

Всего из собранных образцов были выделены представители 21 рода зигомицетов, аскомицетов и несовершенных грибов; 39 идентифицированы до уровня вида, часть выделенных изолятов — только до уровня рода (табл. 2). Большинство выделенных видов относится к гифомицетам, что обычно при использовании культуральных методов (Литвинов, Дудка, 1975; Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Зверева, 1998; Zuccaro et al., 2003). Больше всего видов было выделено из отмерших талломов — 25, меньше всего — из морской воды (13 видов). Из каждого образца выделяли от 2 до 16 видов грибов.

Из обнаруженных родов наибольшее разнообразие отмечено у *Penicillium* Link — 9 видов, менее представлены *Aspergillus* Link — 5, *Acremonium* Link — 4, *Ulocladium* Preuss и *Cladosporium* Link — по 3 вида; в остальных родах отмечено по 1—2 вида. Большинство выделенных видов распространено в различных наземных местообитаниях, в том числе в почвах данного района (Согинов, Марфенина, 1999; Бубнова, 2005). Только три из них являются облигатно морскими: *Acremonium fuci*, *Dendryphiella arenaria* и *D. salina* (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979; Zuccaro et al., 2004). Из общего числа выделенных нами видов 25 не упоминаются в последней сводке по биоразнообразию микобиоты европейских морей (Landy, Jones, 2006). Сравнить наши результаты с данными по микобиоте *F. serratus* в Северном море (Zuccaro et al., 2003) довольно сложно, поскольку в этой публикации акцент был сделан на исследовании биоразнообразия молекулярными методами (PCR—DGGE) и в приведенном авторами списке большинство выделенных культур идентифицировано только до рода. Разнообразие на уровне рода в нашем случае ниже (представители 10 родов на талломах *F. serratus*), чем полученное цитируемыми авторами — 29 родов. В основном у нас отмечены представители тех же родов, что и в Северном море. Небольшим дополнением служат находки родов *Gliocladium* (*G. deliquescens*), *Harzia* (*H. acremonioides*) и *Ulocladium* (*U. botrytis*). По нашим данным, разнообразие грибов в морской воде значительно выше, чем отмечено у цитируемых авторов. Видимо, эта разница связана в основном с количеством отобранных проб и зависит от способов посева.

Род *Penicillium* является не только самым разнообразным, но и наиболее массовым (рис. 1, 2), в среднем его обилие составляет 51 %. Вторым по обилию был род *Dendryphiella* (11 %), третьим — *Acremonium* (7 %); обилие представителей других родов в среднем менее 5 %. В разных образцах обилие отдельных видов варьировало, но в целом преобладание представителей рода *Penicillium* сохранялось. На живых и отмерших талломах преобладали виды родов *Penicillium*, *Dendryphiella* и *Acremonium*; на живых талломах, кроме того, отмечено высокое обилие *Aspergillus*, *Eurotium* и стерильного мицелия; в морской воде отсутствовали стерильный мицелий и виды рода *Dendryphiella*, но были обильны грибы родов *Phoma*, *Cladosporium* и *Mucor* (рис. 1). В разных точках отбора образцов обилие видов рода *Penicillium* варьировало, но в среднем на закрытых берегах оно было выше, чем на открытых (рис. 2).

Высокое разнообразие, частота и обилие представителей рода *Penicillium* в различных морских местообитаниях многократно отмечались ранее (Sparrow, 1937; Ар-

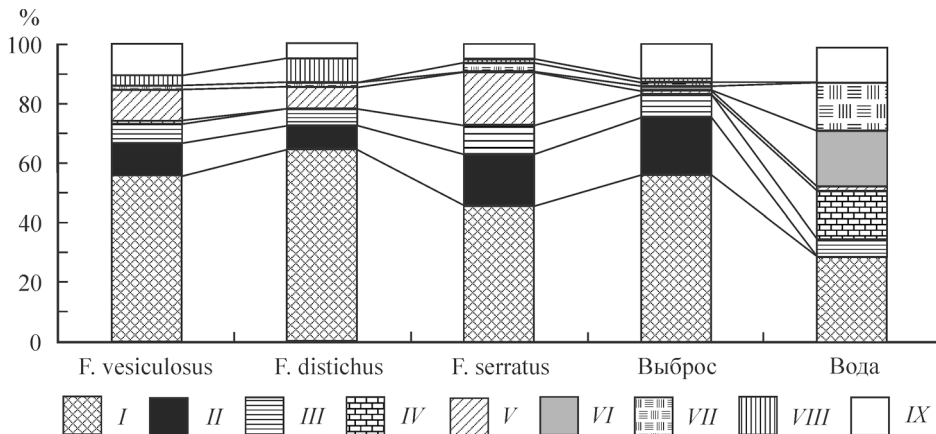


Рис. 1. Обилие ведущих родов грибов на живых талломах видов рода *Fucus*, отмерших талломах из выбросов и в морской воде.

I — *Penicillium*, *II* — *Dendryphiella*, *III* — *Acremonium*, *IV* — *Phoma*, *V* — *Eurotium* + *Aspergillus*, *VI* — *Cladosporium*, *VII* — *Mucor*, *VIII* — стерильный мицелий, *IX* — остальные. То же для рис. 2.

темчук, 1981; Зверева, 1998; Худякова и др., 2000; Höller et al., 2000). Виды рода *Dendryphiella* — обычные, очень широко распространенные в умеренных и холодных морях сапротрофы (Kohlmeyer, Kohlmeyer, 1979). Что касается видов рода *Acremonium*, то некоторые исследователи полагают, что они характерны для морских местообитаний (Tubaki, 1973; Согонов, Марфенина, 1999; Бубнова, 2005; Duncan et al., 2002). На основании молекулярных данных Зуккаро с соавторами (Zuccaro et al., 2003, 2004, 2008) отмечают присутствие в талломах *F. serratus* грибов из порядка *Hypocreales*, имеющих *Cephalosporium*-подобные анаморфы, а виды рода *Acremonium* считают обычными эндофитами этих водорослей. Стерильные изоляты также достаточно часто выделяли из различных морских экотопов (Согонов, Марфенина, 1999; Бубнова, 2005), в частности они преобладали среди культур (15 из 80), выделенных из талломов *F. serratus* (Zuccaro et al., 2003).

При определении степени сходства видового состава сообществ грибов на исследованных водорослях оказалось, что эти сообщества наиболее сходны между собой на талломах живых водорослей независимо от вида (рис. 3). Сообщества грибов, выделенные с отмерших талломов, значительно отличались от живых; еще большие от-

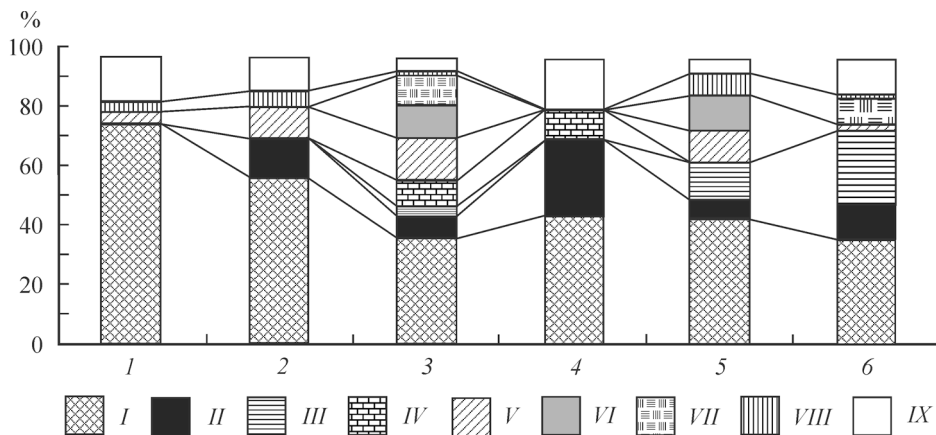


Рис. 2. Обилие ведущих родов грибов на отдельных катенах (1—6).

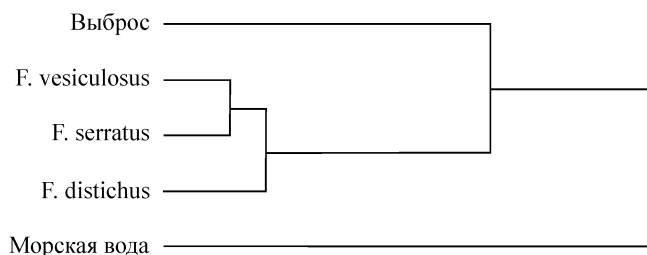


Рис. 3. Дендрограмма сходства видового состава сообществ грибов на живых талломах видов рода *Fucus*, отмерших талломах из выбросов и в морской воде.

личия отмечены у комплекса видов из морской воды. Для объяснения этих результатов можно привести два соображения. Во-первых, это влияние среды. Очевидно, что химическое, физическое и климатическое влияние моря на живые талломы водорослей существенно отличается от аналогичного влияния воздушной и почвенной среды на отмершие талломы в зоне выбросов. Во-вторых, это биохимические особенности самих живых талломов, делающие их чрезвычайно своеобразным местообитанием для грибов. Известно, что живые талломы водорослей выделяют большое количество слизи и различных веществ, таких как фукоиданы, ламинараны, альгинаты (D'Ayala et al., 2008; Kusaykin et al., 2008; Pomin et al., 2008). В слизи создается особая среда, полисахариды могут служить пищей для ее обитателей. В последнее время фукоиданы привлекают огромное внимание исследователей в связи с обнаружением у них разнообразных биологических свойств, таких, например, как противоопухолевые, иммуномодулирующие, антимикробные, противовирусные, противовоспалительные и т. д. (Kusaykin et al., 2008; Pomin et al., 2008). При этом абсолютное большинство работ посвящено медицинским и биотехнологическим исследованиям, а об экологической роли или видоспецифичности этих веществ пока ничего неизвестно. Ничего достоверно неизвестно и о способности грибов разлагать эти полисахариды; подобные работы проводились пока только на бактериях (Kusaykin et al., 2008). Нельзя не отметить также, что слизь на поверхности водорослей-макрофитов, очевидно, является замечательным субстратом для бактерий и дрожжей. Соответственно здесь могут формироваться весьма специфические многокомпонентные микробные сообщества, а особенности взаимоотношений членов этих сообществ могут отражаться на особенностях видового состава, в частности грибов.

При сравнении комплексов грибов из разных точек отбора оказывается, что наиболее близкими по видовому составу являются сообщества грибов, которые выделены с образцов, собранных на закрытых берегах (катены № 1, 2 и 5). Сообщества грибов, выделенные с открытых берегов, значительно от них отличаются, кроме того, они в большей степени различаются между собой (рис. 4).

Структуру грибных комплексов на живых талломах водорослей мы определяли с помощью анализа соответствия — РСА. Иллюстрирующий его граф представлен на рис. 5.

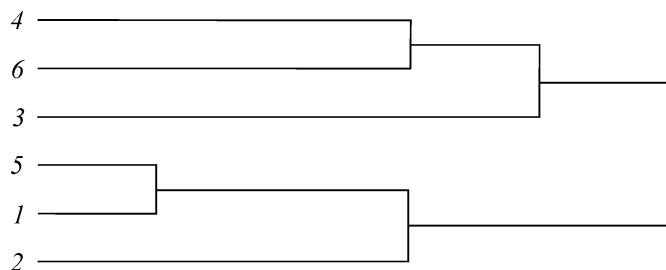


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава сообществ грибов на отдельных катенах (1—6).

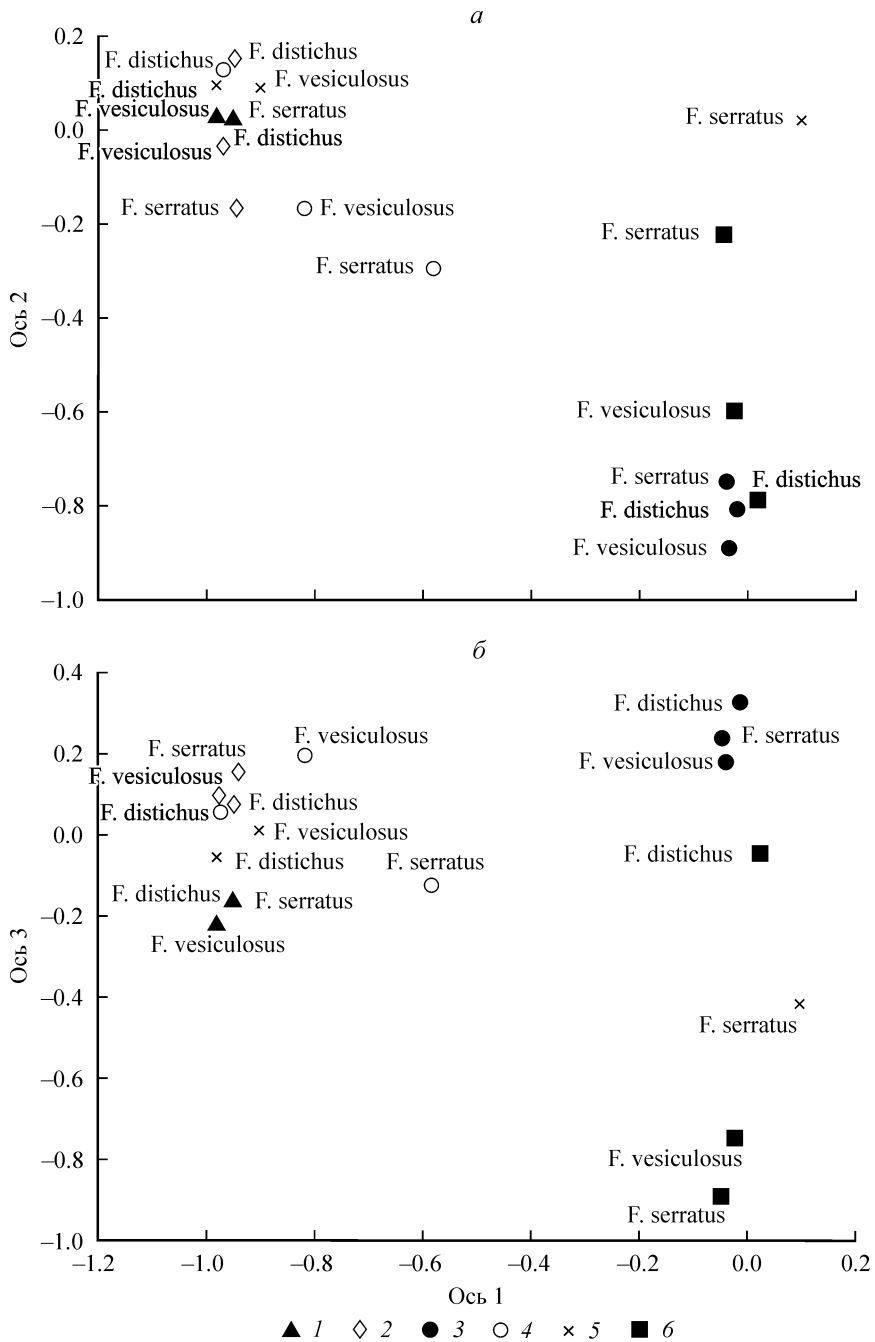


Рис. 5. Ординационные диаграммы PCA для образцов живых талломов *Fucus* spp.
Обозначение осей указано в тексте. 1—6 — номера катен.

Особенности группировки точек по осям приводят нас к заключению, что важнейшим фактором для формирования видовых комплексов грибов на талломах живых водорослей из рода *Fucus* является тип берега. При проекции точек на ось 1 (рис. 5, а) образуются две группы образцов, отобранных на открытых (катены № 3 и 6) и закрытых (катены № 1, 2 и 5) берегах. Подобный результат был получен и при использовании индекса Сёренсена—Чекановского для образцов, отобранных на разных катенах (см. рис. 4). Тип берега, очевидно, связан с гидродинамическим режимом — на открытых берегах воздействие волн на талломы значительно интенсивнее, чем на закрытых. Интенсивность воздействия волн может как увеличивать приток пропагул на талломы и улучшать аэрацию, так и смывать слизь вместе с грибами с талломов водорослей. На закрытых берегах приток грибных пропагул со стороны моря, по-видимому, меньше, но при более спокойных условиях они не смываются, а имеют возможность развиваться. Следует отметить, что в большинстве своем проекции точек образцов на ось 1 группируются по местам отбора. Соответственно важна также и конкретная точка отбора.

Еще одним фактором при формировании грибных комплексов на талломах изученных водорослей является вид водоросли. Во всех случаях (на всех катенах) проекции точек образцов на оси 2 не образуют четких групп, хотя образцы, отобранные на открытых берегах, расположены несколько обособленно от образцов, отобранных на закрытых берегах. На катенах, заложенных на открытых берегах, точки, соответствующие образцам талломов *F. serratus*, смещаются в сторону закрытых берегов, а на закрытых берегах эти точки смещаются в обратном направлении — в сторону открытых берегов. Влияние вида водоросли можно объяснить в первую очередь ее собственной физиологией и особенностями экскретов, о чем шла речь ранее. Кроме того, можно предположить, что экологические особенности, и в первую очередь режим затопления и осушения, при котором существует водоросль, могут влиять на грибы, обитающие на ее талломе. Морская среда представляется более равномерной, чем воздушная, поэтому близость образцов *F. serratus*, взятых в разных точках, вполне объяснима.

Ось 3 РСА в основном повторяет вторую (рис. 5, б).

Суммируя все изложенное, можно сделать вывод, что факторами, в значительной степени определяющими структуру микобитоты на талломах водорослей из рода *Fucus*, являются тип берега и соответственно гидродинамический режим, удаленность точек отбора (географическое положение), а также вид водорослей, существующий при определенном режиме затопления и осушения.

Авторы выражают благодарность сотрудникам биологического факультета МГУ к. б. н. А. В. Александровой за обсуждение и помощь в определении грибов и О. П. Коноваловой за помощь в сборе материала и обсуждении.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 07-04-00698а) и НШ (грант № 5189.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артемчук Н. Я. Микофлора морей СССР. М.: Наука, 1981. 192 с.
- Бубнова Е. Н. Изменения комплексов почвообитающих грибов при переходе от зональных почв к морским экотопам (на примере побережья Кандалакшского залива Белого моря): Автореф. дис. ... к. б. н. М.: МГУ, 2005. 24 с.
- Возжинская В. Б. Изучение экологии и распределения водорослей в Кандалакшском заливе Белого моря // Океанология. 1967. Вып. 6. С. 1108—1118.
- Джонгман Р. Г. Г., Тер-Браак С. Дж. Ф., ван Гонгерен О. Ф. Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
- Зверева Л. В. Микобиота культивируемой водоросли *Laminaria japonica* // Биология моря. 1998. Т. 24, № 1. С. 21—25.

Литвинов М. А., Дудка И. А. Методы исследования микроскопических грибов пресных и соленых (морских) водоемов. Л.: Наука, 1975. 226 с.

Максимова О. В. Фукусовые водоросли. Иллюстрированный атлас обитателей Белого моря. М.: КМК (в печати).

Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.

Согонов М. В., Марфенина О. Е. Особенности микобиоты приморских маршей Кандалакшского залива Белого моря // Вест. Моск. ун-та. 1999. Сер. 16 (Биология). № 3. С. 42—47.

Худякова Ю. В., Пивкин М. В., Кузнецова Т. А., Светашев В. И. Грибы грунтов Японского моря (российское побережье) и их биологически активные метаболиты // Микробиология. 2000. Т. 69, № 5. С. 722—726.

D' Ayala G. G., Malinconico M., Laurienzo P. Marine derived polysaccharides for biomedical applications: chemical modification approaches // *Molecules*. 2008. Vol. 13. P. 2069—2106.

Domsh K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of the soil fungi. Acad. Press, 1980. 1070 p.

Duncan R. A. jr., Sullivan R., Alderman S. C., Spatafora J. W., White J. F. jr. *Claviceps purpurea* var. *spartinae* var. nov.: an ergot adapted to the aquatic environment // *Mycotaxon*. 2002. Vol. 81. P. 11—25.

Höller U., Wright A. D., Mattheé G. F., König G. M., Draeger S., Aust J., Schulz B. Fungi from marine sponges: diversity, biological activity and secondary metabolites // *Mycol. Res*. 2000. Vol. 104. P. 1354—1365.

Kohlmeyer J., Kohlmeyer E. Marine mycology — the higher fungi. Acad. Press, 1979. 690 p.

Kohlmeyer J., Volkmann-Kohlmeyer B. Marine Ascomycetes from algae and animal hosts // *Botanica marina*. 2003. Vol. 46. P. 285—306.

Kusaykin M., Bakunina I., Sova V., Ermakova S., Kuznetsova T., Besednova N., Zaporozhets T., Zvyagintseva T. Structure, biological activity, and enzymatic transformation of fucoidans from the brown seaweeds // *Biotechnol. J*. 2008. Vol. 3. P. 904—915.

Landy E. T., Jones G. M. What is the fungal diversity of marine ecosystems in Europe? // *The Mycologist*. 2006. Vol. 20. P. 15—21.

Pomin V. H., Mourao P. A. S. Structure, biology, evolution, and medical importance of sulfated fucans and galactans // *Glycobiology*. 2008. Vol. 18, N 12. P. 1016—1027.

Sparrow F. K. jr. The occurrence of saprophytic fungi in marine muds // *Biol. Bulletin (Marine biological laboratory)*. 1937. Vol. 73. P. 242—248.

Zuccaro A., Schulz B., Mitchell J. I. Molecular detection of ascomycetes associated with *Fucus serratus* // *Mycol. Res*. 2003. Vol. 107, N. 12. P. 1451—1466.

Zuccaro A., Sammerbell R. C., Gams W., Shroers J. I., Mitchell J. I. A new *Acremonium* species associated with *Fucus* spp., and its affinity with a phylogenetically distinct marine *Emericellopsis* clade // *Studies in Mycology*. 2004. Vol. 50(2). P. 283—297.

Zuccaro A., Schoch C. L., Spatafora J. W., Kohlmeyer J., Draeger S., Mitchell J. I. Detection and identification of fungi intimately associated with the brown seaweed *Fucus serratus* // *Appl. Environm. Microbiol*. 2008. Vol. 74, N 4. P. 931—941.

Беломорская биологическая станция им. Н. А. Перцова
Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
katya.bubnova@gmail.com

Поступила 19 V 2009

РЕЗЮМЕ

Исследовали сообщества грибов на талломах *Fucus vesiculosus* L., *F. distichus* L. и *F. serratus* L., широко распространенных в береговой зоне Белого моря. При использовании сред на основе морской воды (24 %) были выделены представители 39 видов из 21 рода зигомицетов, аскомицетов и несовершенных грибов, стерильный мицелий и ряд неидентифицированных изолятов. Только три из выделенных видов (*Acremonium fuci*, *Dendryphiella salina* and *D. arenaria*) яв-

ляются морскими, остальные распространены в почвах и других наземных местообитаниях. Наиболее частыми были виды из родов *Penicillium*, *Dendryphiella* и *Acremonium*. Анализ главных компонент (PCA) показал, что структура сообществ грибов в большей степени зависит от типа берега, географического положения точек отбора и вида водоросли.

Ключевые слова: морские грибы, биоразнообразие, бурые водоросли, *Fucus*, Субарктика, Белое море.

SUMMARY

Fungal communities associated with algae *F. vesiculosus* L., *F. distichus* L. and *F. serratus* L. widespread in White Sea (NW Russia) intertidal zone were studied. Using cultivation on different seawater media (24 ‰), 39 species of fungi belonging to 21 genera of *Zygomycetes*, *Ascomycetes* and Anamorphic Fungi were isolated and identified. Also hyaline and dark non-sporing mycelia and some unidentified cultures were isolated. Only three of isolated species: *Acremonium fuci*, *Dendryphiella salina* and *D. arenaria* can be regarded as obligate marine fungi. All others are the fungi originally described from soils or other terrestrial habitats. The very frequent fungi in these habitats were *Penicillium* spp., *Dendryphiella* spp. and *Acremonium* spp. In a principal component analysis (PCA) most of the fungal community structure variation was attribute to type of shore, geographic factor and host species.

Key words: marine fungi, biodiversity, brown seaweeds, *Fucus*, Subarctic, White Sea.

**ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ**

УДК 582.28:538.6

© *Е. Ю. Быстрова, Е. В. Богомолова, Ю. М. Гаврилов, Л. К. Панина,
В. Е. Стефанов, С. В. Сурма, Б. Ф. Щеголев*

**ВЛИЯНИЕ ПОСТОЯННОГО МАГНИТНОГО И ЭКРАНИРОВАННОГО
ГЕОМАГНИТНОГО ПОЛЕЙ НА РАЗВИТИЕ КОЛОНИЙ МИКРОМИЦЕТОВ**

BYSTROVA E. Yu., BOGOMOLOVA E. V., GAVRILOV Yu. M., PANINA L. K.,
STEFANOV V. E., SURMA S. V., SHCHEGOLEV B. F. INFLUENCE OF MAGNETOSTATIC
FIELD AND SHIELDED GEOMAGNETIC FIELD ON MICROSCOPIC FUNGI COLONIES
DEVELOPMENT

В современных условиях функционирование различных технических средств сопровождается излучением электромагнитных полей, способных воздействовать на биологические объекты (Lacy-Hulbert et al., 1998; Blank, Goodman, 1999; Repacholi, Greenebaum, 1999). Результаты исследования биологической эффективности магнитных полей (МП), представленные в литературе, свидетельствуют об определенной чувствительности различных групп микроорганизмов к данному агенту. Например, воздействие того или иного параметра МП может вызывать стимуляцию или торможение роста у некоторых видов бактерий, актиномицетов и микроскопических грибов (Асланян и др., 1973; Moore, 1979; Axholt et al., 1981; Motta et al., 2001; Piatti et al., 2002), активацию или ингибирование спороношения (Садаускас и др., 1987; Коначев и др., 1993; Albertini et al., 2003; Nagy, Fischl, 2004), изменение режимов функционирования биологических ритмов культуры (Piskorz-Binćzycka et al., 2003) и т. д. В настоящее время активно исследуются механизмы действия статических и переменных МП на молекулярно-генетическом уровне; изучается их влияние на процессы метаболизма, экспрессию генов и т. д. (Pazur et al., 2007).

Несмотря на многочисленные описания магнитобиологических явлений, до сих пор отсутствуют теория и общие физические концепции магнитобиологии, практически нет теоретических моделей предсказательного типа, не предложено единых механизмов биологического действия МП (Бинги, Савин, 2003). Имеющиеся в литературе данные главным образом касаются воздействия на биологические объекты МП, превышающих МП Земли. В то же время остается практически неизученной экологическая роль экранированного в различной степени геомагнитного поля (например, для микроскопических грибов), в настоящее время отсутствуют исследования, касающиеся влияния нулевых МП (Pazur et al., 2007).

В данной работе исследуется влияние магнитоэлектрических полей на развитие колоний у некоторых представителей микромицетов с целью выяснения вариабельности их морфофизиологических свойств при экспонировании в постоянном МП или гипогеомагнитном поле для последующего поиска возможных механизмов рассматриваемых магнитобиологических эффектов.

Материал и методы

В качестве экспериментального материала использовали мицелиальные грибы *Ulocladium consortiale* (Thüm.) Simmons (*Deuteromycota, Hyphomycetes*) и *Neurospora crassa* Shear et B. O. Dodge штамм F-872 ВКМ (*Ascomycota, Sordariomycetes*). Культивирование проводили на стандартных и модифицированных питательных средах: агаризованной среде Чапека—Докса (минеральный состав по Чапеку—Доксу, глюкоза — 3 %, агар-агар — 2 %) и голодном агаре (глюкоза — 0—1 %, агар-агар — 2 %) в чашках Петри. Температура культивирования 20—22 °С. После инокуляции чашки Петри со средой экспонировали в постоянном МП, а также в условиях гипогомагнитного поля. Постоянное однородное МП с индукцией 8 мТл задавалось между полюсами наконечников постоянного магнита (диаметр наконечников — 110 мм, расстояние между ними — 35 мм). Для создания гипогомагнитного поля использовали камеры двух типов: экранирующую и компенсационную. Экранирующая камера представляет собой параллелепипед 21×21×15 см, изготовленный из немагнитного материала и покрытый сверху несколькими слоями АМАГ172 — сплава из аморфного магнитомягкого материала. Верхняя плоскость параллелепипеда изготовлена в виде съемной крышки высотой 6 см, конструкция которой при плотном закрытии позволяет избежать образования «магнитных дыр» в собранном состоянии камеры. Степень экранирования камеры позволяет уменьшить величину магнитной индукции со значения от 48 мкТл (фон геомагнитного поля на средних широтах) до 2 мкТл. Компенсационная камера представляет собой цилиндр из картона с внешним диаметром 10.7 см, во внутрь которого (D = 9.7 см) легко помещается несколько чашек Петри, и длиной 31 см. По наружной стороне цилиндра намотан (виток к витку) медный изолированный провод (D = 0.6 мм) с общим сопротивлением 9 Ом. Данная конструкция соленоида запитывается от стабилизированного источника постоянного напряжения, величина которого может плавно регулироваться. Соленоид ориентирован в пространстве таким образом, что формируемое им внутри цилиндра МП практически полностью (± 100 нТл) компенсирует МП Земли в данном месте. Измерения величины индукции МП внутри камер проводились с помощью трехкоординатного отечественного магнитометра производства «НПО ЭНТ» НВ0303 с диапазоном измерения 100—0.1 мкТл и однокоординатного магнитометра фирмы FLUXMASTER (Germany) с диапазоном измерений 200 мкТл—1 нТл.

Морфометрическое исследование клеток осуществляли на базе Лаборатории цитонализа Института эволюционной физиологии и биохимии РАН им. И. М. Сеченова. Для микрофотосъемки мицелия использовали цветную цифровую камеру LEICA DC 300F (Leica, Germany), смонтированную на тринокулярный микроскоп Н605Т (WPI, USA) (объектив 25×). Компьютерный анализ и обработку цифровых изображений проводили в ручном режиме с помощью программных средств ВидеоТест-Мастер-Морфология 4.0 (ООО «ВидеоТест», СПб., Россия) и Adobe Photoshop 6.0. Размер кадра — 1392×1040 пкс.

Статистическую обработку полученных данных осуществляли с помощью компьютерной программы Microsoft Excel 2002. Для оценки достоверности различий средних величин двух независимых выборок использовали t-критерий Стьюдента.

Результаты и обсуждение

Влияние магнитоэстатических полей на скорость роста колоний. Результаты исследования влияния постоянного МП с индукцией 8 мТл на процессы роста и спороношения у микромицета *U. consortiale*, полученные в данной работе, свидетельствуют о существовании определенной зависимости наблюдаемых эффектов от состава питательной среды, в частности от концентрации органического углерода — глюкозы (табл. 1). При культивировании данного вида на субстратах, обедненных по источнику углерода (голодный агар, глюкоза — 0—0.1 %), воздейст-

Радиальная скорость роста *U. consortiale* в магнитных полях при варьировании концентрации глюкозы в питательной среде

Субстрат	Радиальная скорость роста <i>V</i> , мм/сутки		
	контроль, H = 48 мкТл	магнитное поле, H = 8 мТл	гипогеомагнитное поле, H = 2 мкТл*
Голодный агар	5.69 ± 0.01	4.74 ± 0.26**	5.51 ± 0.13
Голодный агар, глюкоза 0.1 %	6.61 ± 0.01	5.63 ± 0.12**	6.36 ± 0.03
Голодный агар, глюкоза 0.5 %	6.38 ± 0.29	6.71 ± 0.87	6.32 ± 0.14
Голодный агар, глюкоза 1 %	6.48 ± 0.23	7.09 ± 0.91	6.25 ± 0.08

* Способ ослабления геомагнитного поля Земли (экранирование или компенсация) не влиял на полученные результаты.

** Статистически значимые различия по сравнению с контролем при $p < 0.001$.

вие постоянного МП приводило к снижению скорости роста колоний на 15—17 % по сравнению с контролем ($p < 0.001$). Торможение роста микромицетов в МП, превышающем МП Земли, отмечено также в работе (Nagy, Fischl, 2004): воздействие магнитного поля с индукцией 0.1, 0.5 и 1 мТл приводило к снижению скорости роста колоний на 10 % у видов *Fusarium oxysporum*, *Alternaria alternata* и *Curvularia inaequalis*. Значительное снижение скорости роста (на 43 %) наблюдалось у микромицета *Fusarium culmorum* при культивировании в постоянном МП величиной 300 ± 30 мТл (Albertini et al., 2003).

В то же время нами установлено, что при увеличении концентрации глюкозы в питательной среде до 0.5—1 % скорость роста колоний *Ulocladium consortiale* в МП практически не менялась ($p > 0.05$) по сравнению с контролем. Для аскомицета *Neurospora crassa* подобной зависимости не выявлено: радиальная скорость роста культуры на минимальном голодном агаре в постоянном МП с индукцией 8 мТл была сравнима с таковой в оптимальных условиях ($p > 0.05$).

При экспонировании колоний *Ulocladium consortiale* в гипогеомагнитном поле (2 мкТл) радиальная скорость роста была сопоставима с контролем или незначительно снижалась ($p > 0.05$). Аналогичные результаты получены и для вида *Neurospora crassa*: в условиях экранированного геомагнитного поля наблюдалось незначительное (не более 5 %) снижение радиальной скорости роста культуры ($p > 0.05$).

Влияние магнитостатических полей на спороношение. В норме фаза спороношения у исследуемых видов грибов наступает с небольшим временным запаздыванием относительно продвижения периферической зоны колонии. Нами не обнаружено значимого влияния постоянного МП величиной 8 мТл на процессы спороношения у видов *Ulocladium consortiale* и *Neurospora crassa*. Однако другими авторами отмечено ингибирование процессов формирования конидий на 79—83 % у культуры *Fusarium oxysporum*, и наоборот, активация спороношения у видов *Alternaria alternata* и *Curvularia inaequalis* в постоянном МП с индукцией 0.1, 0.5 и 1 мТл (Nagy, Fischl, 2004). Морфологические изменения в строении конидиеносцев и нарушение нормального образования конидий у микроскопических грибов *Aspergillus puniceus*, *A. niger* и *A. alternata* под действием относительно высокого постоянного МП (20 мТл) также наблюдалось в работе К. К. Садаускаса с соавторами (1987).

При экспонировании культуры *Neurospora crassa* в слабом МП (экранированное геомагнитное поле) с индукцией 2 мкТл наблюдалась небольшая задержка спороношения (в среднем на 4—6 суток) в сравнении с контрольными образцами. Колонии

Время от начала культивирования до наступления фазы спороношения у колоний *U. consortiale* при экспонировании в гипомангнитном поле

Субстрат	Номер поколения	Время появления спороношения в колониях, сутки
Голодный агар, глюкоза 0.5 %	1	6—7
	2	6—7
	3	8—9
	4	21—27
Среда Чапека—Докса	1	6—8
	2	20—23
	3	21—23
	4	21—25
	5	20—25

Ulocladium consortiale, первоначально формирующиеся в таких же условиях, характеризуются менее интенсивным спороношением, чем контрольные, что в свою очередь может свидетельствовать о частичном ингибировании и/или нарушении процессов образования конидий. Фаза спороношения у экспериментальных колоний из последовательно полученных поколений *U. consortiale*, экспонированных в экранирующей или компенсационной камере, наступала со все более значительным временным запаздыванием относительно исходного контроля, не подвергавшегося воздействию гипомангнитного поля (табл. 2). При микроскопическом исследовании выявлялись единичные участки или скопления спор (рис. 1). Ранее влияние скомпенсированного в различной степени геомагнитного поля на процессы формирования спор у видов *Aspergillus niger* и *Chaetomium globosum* исследовано в работе М. Б. Конашева и соавторов (1993). Авторами определены режимы, при которых споры *Aspergillus niger* полностью теряли жизнеспособность; кроме того, у обоих видов отмечены морфологические изменения, не несущие наследственного характера.

Морфометрический анализ клеток. Для сравнительного морфометрического исследования клеток использовали экспериментальные колонии из пятого поколения *Ulocladium consortiale*, полученные при культивировании микромицетов на среде Чапека—Докса в гипомангнитном поле. Исходный контроль и опытные образцы сравнивались по следующим параметрам (табл. 3): средней длине клетки и среднему размеру поперечного сечения в центральной части клетки.

На рис. 2 представлены гистограммы значений сравниваемых параметров. Результаты исследования свидетельствуют о том, что средняя длина клетки у экспериментальных образцов пятого поколения на 10 % больше, чем у исходного контроля, не подвергавшегося воздействию гипомангнитного поля ($p < 0.05$). В то же время средний размер поперечного сечения в центральной части клетки у опытных образцов уменьшался на 35 % по сравнению с контролем ($p < 0.001$). Таким образом, в условиях экранированного геомагнитного поля клетки грибов претерпевают определенные морфологические изменения — за счет увеличения средней длины клеток и уменьшения размера поперечного сечения происходит их истончение и вытягивание. Не исключено, что подобные изменения морфологии клеток могут быть обусловлены влиянием гипомангнитного поля на функционирование ряда внутриклеточных структур, участвующих в процессах апикального роста мицелия. В пользу данного предположения также свидетельствует появление видоизмененных клеток с нарушенными осями роста, что в свою очередь может объясняться нарушением функционирования элементов цитоскелета.

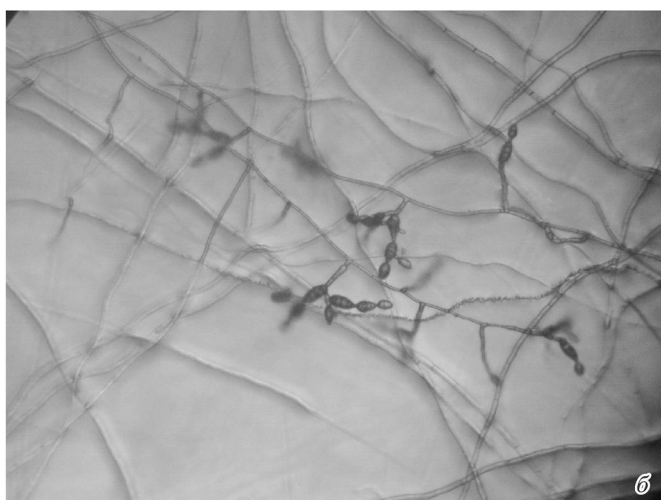
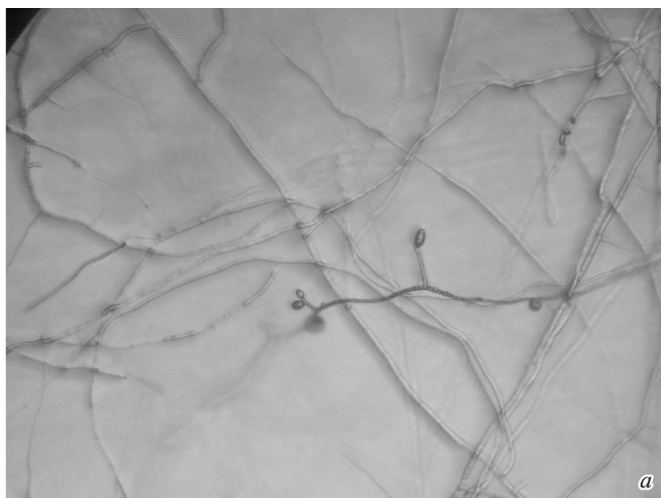


Рис. 1. Единичные участки спороношения у представителей второго поколения *U. consortiale* (голодный агар, глюкоза 0.5 %). (300×).

a — экспериментальная колония, подвергнутая воздействию гипомангнитного поля; *б* — контроль.

Таблица 3

Морфометрические характеристики клеток микромицета *U. consortiale* при экспонировании в гипогеомагнитном поле

Анализируемые образцы	Сравниваемые параметры	
	средняя длина клетки, мкм	средний размер поперечного сечения, мкм
Контроль	27.57 ± 0.94	5.02 ± 0.09
Пятое поколение	30.28 ± 1.14*	3.26 ± 0.08**

* Статистически значимые различия по сравнению с контролем при $p < 0.05$.

** Статистически значимые различия по сравнению с контролем при $p < 0.001$.

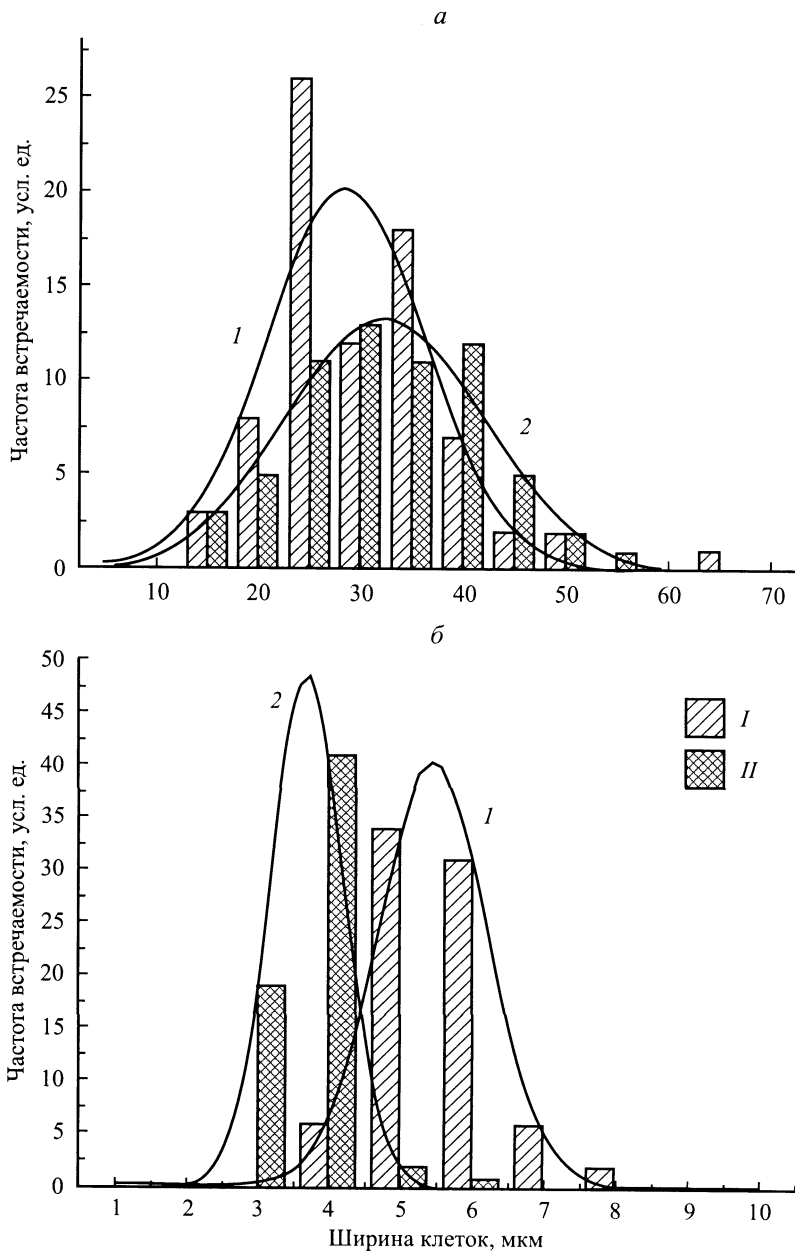


Рис. 2. Гистограммы значений длины клетки (*a*) и размера поперечного сечения в центральной части клетки (*б*), полученные в ходе морфометрического исследования экспериментальных образцов из пятого поколения *U. consortiale*, выращенного в условиях экранированного геомагнитного поля.

Цифрами 1 и 2 отмечены обгибающие кривые для контроля (I) и экспериментальных образцов (II) соответственно.

Таким образом, в настоящей работе получены экспериментальные данные, свидетельствующие об определенной чувствительности исследуемых видов грибов к воздействию магнитостатических полей. Способ ослабления МП Земли (экранирование или компенсация) не влиял на полученные результаты. Установлено, что постоянное МП с индукцией 8 мТл главным образом оказывает влияние на скорость роста культуры, в то время как экранированное геомагнитное поле величиной 2 мкТл — на процессы спороношения колоний и морфологию клеток у исследуемых видов грибов. Данный факт позволяет выдвинуть предположение о существовании разных механизмов, лежащих в основе рассматриваемых магнитобиологических эффектов, а также может являться подтверждением идеи о том, что в различных диапазонах МП действуют свои принципы магнитной рецепции биообъектами (Бинги, Савин, 2003).

Наиболее значимые магнитобиологические реакции отмечены нами при экспонировании колоний в условиях гипогеомагнитного поля (значительное временное запаздывание фазы спороношения и/или ингибирование процессов образования спор, морфологические изменения клеток грибов), что хорошо согласуется с гипотезой о большей эффективности биологического действия слабых, а не сильных магнитных полей (Бинги, Савин, 2003). Физические и биологические механизмы действия слабых МП обсуждаются в ряде работ (Aarholt et al., 1982; Binhi, 1997; Бинги, Савин, 2003; Albertini et al., 2003; Lekhtlaan-Tynisson et al., 2004; Pazur et al., 2007, и т. д.). Однако эти механизмы все еще далеки от понимания. Высказываются предположения о существенной роли цитоскелета, а также ионов Ca^{2+} в развитии наблюдаемых магнитобиологических эффектов (Liboff et al., 2003). В свете вышесказанного продолжение исследований в данном направлении представляется весьма актуальным.

В заключение отметим, что полученные результаты обладают возможностью практического применения в связи с проблемами биоповреждений и биостойчивости материалов. В свете постоянного возрастающего интереса к нехимическим способам защиты от биоповреждений, как наиболее безопасным и экологически чистым, встает чрезвычайно актуальная задача поиска возможностей управления ростом грибов-биодеструкторов с использованием МП. Применение магнитных методов может увеличивать эффективность действия других неблагоприятных для развития микроорганизмов факторов.

Работа выполнена при поддержке программы АВЦП «Развитие научного потенциала высшей школы» (грант № 2.1.1.485), РФФИ (грант № 08-02-01134-а) и Правительства Санкт-Петербурга (грант МУ-79).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Асланян Р. Г., Тульский С. В., Пожарская Л. М., Лаптева Е. Л. Торможение прорастания актиномицетов в постоянном магнитном поле // *Микробиология*. 1973. Т. 63. С. 997.

Бинги В. Н., Савин А. В. Физические проблемы действия слабых магнитных полей на биологические системы // *УФН*. 2003. Т. 173, № 3. С. 265—300.

Конашев М. Б., Азизова Г. Н., Горшков Э. С. Влияние магнитного поля на микромицеты // *Микология и фитопатология*. 1993. Т. 27, вып. 1. С. 42—45.

Садаускас К. К., Лугаускас А. Ю., Микульскене А. И. Влияние постоянного и импульсного низкочастотного магнитного поля на микроскопические грибы // *Микология и фитопатология*. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 160—163.

Aarholt E., Flinn E. A., Smith C. Magnetic fields affect the lac operon system // *Phys. Med. Biol.* 1982. Vol. 27. P. 606—610.

Albertini M. C., Accorsi A., Citterio B., Burattini S., Piacentini M. P., Uguccioni F., Piatti E. Morphological and biochemical modifications induced by a static magnetic field on *Fusarium culmorum* // *Biochimie*. 2003. Vol. 85, N 10. P. 963—970.

- Axholt E., Flinn E. A., Smith G. W. Effect of low-frequency magnetic fields on bacterial growth rate // *Phys. Med. Biol.* 1981. Vol. 26, N 4. P. 613—621.
- Binhi V. N. Interference of ion quantum states within a protein explains weak magnetic field's effect on biosystems // *Electro-Magnetobiology.* 1997. Vol. 16. P. 203—214.
- Blank M., Goodman R. Electromagnetic fields may act directly on DNA // *J. Cell Biochem.* 1999. Vol. 75. P. 369—374.
- Lacy-Hulbert A., Metcalfe J. C., Hesketh T. R. Biological response to electromagnetic fields // *FASEB J.* 1998. Vol. 12. P. 395—420.
- Lekhtlaan-Tynisson N. P., Shaposhnikova E. B., Kholmogorov V. E. The effect of the extremely weak field on the cultures of bacteria *Escherichia coli* and *Staphylococcus aureus* // *Biofizika.* 2004. Vol. 49. P. 519—523.
- Liboff A. R., Cherng S., Jenrow K. A., Bull A. Calmodulin-dependent cyclic nucleotide phosphodiesterase activity is altered by 20 μ T magnetostatic fields // *Bioelectromagnetics.* 2003. Vol. 24. P. 2—38.
- Moore R. L. Biological effects of magnetic fields: studies with microorganisms // *Can. J. Microbiol.* 1979. Vol. 25, N 10. P. 1145—1151.
- Motta M. A., Montenegro E. J., Stamford T. L., Silva A. R., Silva F. R. Changes in *Saccharomyces cerevisiae* development induced by magnetic fields // *Biotechnol. Prog.* 2001. Vol. 17, N 5. P. 970—973.
- Nagy P., Fischl G. Effect of static magnetic field on growth and sporulation of some plant pathogenic fungi // *Bioelectromagnetics.* 2004. Vol. 25, N 4. P. 316—318.
- Pazur A., Schimek C., Galland P. Magnetoreception in microorganism and fungi // *Cent. Eur. J. Biol.* 2007. Vol. 2(4). P. 597—659.
- Piatti E., Albertini M. C., Baffone W., Fraternali D., Citterio B., Piacentini M. P., Dacha M., Vetrano F., Accorsi A. Antibacterial effect of a magnetic field on *Serratia marcescens* and related virulence to *Hordeum vulgare* and *Rubus fruticosus* callus cells // *Comp. Bioch. Physiol.* 2002. Vol. 132, N 2. P. 359—365.
- Piskorz-Binóczycka B., Fiema J., Nowak M. Effect of the magnetic field on the biological clock in *Penicillium claviforme* // *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* 2003. Vol. 45, N 2. P. 111—116.
- Repacholi M. H., Greenebaum B. Interaction of static and extremely low frequency electric and magnetic fields with living systems: health effects and research needs // *Bioelectromagnetics.* 1999. Vol. 20. P. 133—160.

Санкт-Петербургский государственный университет
 Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
 Институт физиологии им. И. П. Павлова РАН
 Санкт-Петербург
 helenbys@yandex.ru

Поступила 12 V 2009

РЕЗЮМЕ

В работе исследуется влияние постоянного магнитного и экранированного геомагнитного полей на развитие колоний микромицетов. Установлено, что магнитное поле, превышающее МП Земли, с индукцией 8 мТл главным образом оказывает влияние на скорость роста культуры, в то время как экранированное МПЗ величиной 2 мкТл воздействует на процессы спороношения и морфологию клеток. Способ ослабления МПЗ (экранирование или компенсация) не влиял на полученные результаты. С помощью цифровой микрофотосъемки нами установлено, что в условиях экранированного МПЗ клетки грибов претерпевают определенные морфологические изменения за счет увеличения средней длины (на 10 %) и уменьшения размера поперечного сечения в центральной части клетки (на 35 %). Подобные изменения морфологии клеток могут быть обусловлены влиянием гипوماгнитного поля на функционирование ряда внутриклеточных структур. Таким образом, наиболее значимые магнитобиологические реакции наблюдаются при культивировании микромицетов в условиях экранированного МПЗ.

Ключевые слова: постоянное магнитное поле, экранированное геомагнитное поле, микромицеты.

SUMMARY

The influence of magnetostatic field and shielded geomagnetic field on microscopic fungi colonies development have been investigated. The results indicate that a magnetostatic field of 8 mT mostly has an effect on fungal growth rate while a weak magnetic field of 2 μ T causes the inhibition of sporulation and modification of cell morphology. The way of geomagnetic field compensation had no influence on the data obtained. With the help of digital microfilming we found out that shielded geomagnetic field can affect such parameters of fungal cell as its average length (increase on 10 %) and average cell diameter (decrease up to 35 %). Such morphological changes could be explained as a result of a weak field effect on some intracellular structures functioning. Thus, the most significant reactions may be observed in shielded geomagnetic field, which is in a good accordance with a theory of biological efficacy of weak magnetic fields.

Key words: magnetostatic field, shielded geomagnetic field, microscopic fungi morphology.

ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 582.288:582.683.2 (471)

© Ф. Б. Ганнибал, Е. Л. Гасич

ВОЗБУДИТЕЛИ АЛЬТЕРНАРИОЗА РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА КРЕСТОЦВЕТНЫЕ В РОССИИ: ВИДОВОЙ СОСТАВ, ГЕОГРАФИЯ И ЭКОЛОГИЯ

GANNIBAL Ph. B., GASICH E. L. CAUSAL AGENTS OF THE ALTERNARIOSIS OF CRUCIFEROUS PLANTS IN RUSSIA: SPECIES COMPOSITION, GEOGRAPHY AND ECOLOGY

Виды рода *Alternaria* вызывают заболевания растений из семейства Brassicaceae практически повсеместно, где возделывают крестоцветные культуры. Альтернариоз поражает листья и другие надземные органы растений. Происходит снижение урожая, ухудшение посевных качеств семян, загрязнение продукции (например, горчицы и рапсового масла) микотоксинами и т. д.

Всего на крестоцветных описано более 20 видов и форм феодиктиоспоровых гифомицетов, которые имеют отношение к *Alternaria*. После исключения из этого списка синонимов, названий видов, атрибутированных как *insertae sedis*, неидентифицируемых таксонов и видов, требующих дополнительного изучения, остается 11 видов рода *Alternaria*, которые имеют диагнозы и названия, удовлетворяющие требованиям Международного кодекса ботанической номенклатуры (Simmons, 2007).

Чаще других в фитопатологической литературе фигурируют три возбудителя альтернариоза крестоцветных: *A. brassicae* (Berk.) Sacc., *A. brassicicola* (Schwein) Wiltshire и *A. japonica* Yoshii. Упоминания остальных видов в литературе встречаются значительно реже. Три упоминавшихся редко вида предположительно имеют более тесную связь с капустными культурами, чем другие представители рода *Alternaria*: *A. cheiranthi* (Lib. : Fr.) P. C. Bolle, *A. mycophila* (Bubák et Dearness) Joly (известен только один образец с *Arabis glabra* [L.] Bernh 1964) и *A. nepalensis* E. G. Simmons (один образец с *Brassica* sp., Непал, 1997) (Simmons, 2007).

Пять видов рода *Alternaria*, описанных на крестоцветных, относятся к мелкоспоровым: *A. armoraciae* E. G. Simmons et C. F. Hill, *A. brassicinae* E. G. Simmons, *A. broccoli-italicae* E. G. Simmons, *A. ethzedia* E. G. Simmons, *A. seleniiphila* Wangeline et E. G. Simmons. По нашему мнению, эти таксоны, вероятнее всего, являются неспециализированными сапротрофами или слабыми патогенами, как и другие мелкоспоровые таксоны, такие как *A. tenuissima*, *A. alternata* и виды комплекса '*A. infectoria*', которые могут встречаться на различных растениях, в том числе и на крестоцветных.

Идентификация видов рода *Alternaria* сопряжена с трудностями. В первую очередь это касается мелкоспоровых видов, которых известно более 100. Однако большинство из них в фитопатологической литературе обычно обозначается одним названием — *A. alternata*. Вид *A. brassicicola*, будучи мелкоспоровым, может быть перепутан с такими более распространенными видами, как *A. tenuissima* и *A. alternata sensu stricto*. Судя по всему, ошибочные определения нередко относятся и к другим видам. Вследствие этого информация о распространении и экологии отдельных видов *Alternaria* грешит неточностями.

О видах *Alternaria*, поражающих культурные крестоцветные, известно больше, чем о патогенах дикорастущих видов. В ходе обширных исследований видового состава микромицетов сорных растений в России видов *Alternaria* — специализированных патогенов крестоцветных — выявлено не было (Гасич и др., 1999; Каталог культур..., 2007; Каталог микологического гербария..., 2007).

Целью нашего исследования являлось уточнение состава видов рода *Alternaria* и других феодиктиспоровых гифомицетов, встречающихся на растениях семейства крестоцветные на территории России; определение ареалов выявленных видов в пределах России; составление списка растений-хозяев для каждого из видов.

Материал и методы

Источниками информации для обобщений послужили данные из литературы, собственные результаты анализа двух гербарных коллекций — Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и ВНИИ защиты растений (LEP) и гербарный материал, собранный авторами или полученный от коллег. Собственные сборы образцов растений, пораженных альтернариозом, были осуществлены во время изучения микобиоты рапса (1997—2008 гг.), при проведении ежегодных фитопатологических обследований на Северо-Западе России и микологических экспедиций на юге Дальнего Востока России в 2006 г., а также в Южном Прибайкалье, Республике Адыгея и Белоруссии в 2008 г.

Начиная с 1997 г. было проанализировано около 150 образцов надземных органов растений семейства крестоцветные, преимущественно листья и семена рапса и листья капусты. Для определения микобиоты семенного материала использовали по 50—100 семян каждого образца. Выделено и идентифицировано около 400 изолятов грибов, относящихся к феодиктиспоровым гифомицетам. Также было проанализировано пять образцов из гербариев LE и LEP, документирующих обнаружение видов рода *Alternaria* на новых хозяевах.

Для изоляции грибов в чистую культуру семена или отрезки листьев промывали в проточной воде в течение часа. Затем их помещали в 0.1%-й водный раствор нитрата серебра на 1 мин для стерилизации поверхности, трижды ополаскивали стерильной водой и переносили в чашки Петри с картофельно-морковным агаром (Simmons, 1992). Изоляты культивировали под флуоресцентными лампами ЛБ-20—4 с длиной волны 400—500 нм при 24 ± 2 °C. На 5—10-е сутки общий вид спороношения (наличие или отсутствие цепочек спор, их тип и длину) анализировали под микроскопом (100×) непосредственно в чашках Петри. Идентификацию изолятов рода *Alternaria* проводили, используя монографию Симмонса (Simmons, 2007).

Результаты и обсуждение

Сведения о распространении *Alternaria* spp. на крестоцветных на территории России и соседних государств, полученные в результате анализа литературы и гербариев LE и LEP, представлены в табл. 1. Только в одном из пяти изученных гербарных образцов нам удалось обнаружить виды *Alternaria*, обозначенные на этикетках. Вероятными причинами отсутствия спороношения являются не только ошибки первоначальных определений, но и ветхость образцов, четыре из которых были собраны в период с 1880 по 1943 г.

В собранном нами материале было обнаружено 7 видов *Alternaria* (табл. 2). Еще одна группа изолятов была идентифицирована как комплекс видов '*A. infectoria*'. Чаще других повсеместно встречался вид *A. tenuissima*, который был изолирован почти из всех проанализированных образцов. Зараженность семян рапса этим видом составляла от 0 до 20 %. Несколько реже в европейской части России встречались представители комплекса '*A. infectoria*'. Образцы семян рапса из Калининградской обл. были инфицированы этими грибами на уровне 4—28 %.

**Виды *Alternaria* на крестоцветных с территории России и сопредельных государств
(данные из литературы и гербариев)**

Происхождение	Субстрат	Ссылка
<i>A. brassicae</i>		
Почти вся европейская часть России, Украина и Казахстан	<i>Brassica oleracea</i>	Гербарий ВИЗР (22 образца)
Ленинградская обл.	<i>B. napus</i> <i>B. rapa</i>	Гасич, 2003 Гербарий ВИЗР
Псковская обл.	<i>Thlaspi arvense</i> <i>Brassica napus</i>	Черепанова и др., 1989 Гербарий ВИЗР
Курская обл.	<i>Bunias orientalis</i>	Рябова, Томилин, 1978
Краснодарский край	<i>Sinapis alba</i> <i>Brassica juncea</i>	Гербарий ВИЗР* Сердюк, 2005
Приморский край	<i>B. oleracea</i>	Нелен, 1959
Дальний Восток России	<i>Arabis</i> sp., <i>Armoracia</i> sp., <i>Brassica</i> spp., <i>Neslia</i> sp., <i>Raphanus</i> sp., <i>Thlaspi</i> sp.	Егорова, 1999
Украина	<i>Raphanus raphanistrum</i>	Гербарий ВИЗР*
Латвия	<i>Lepidium latifolium</i>	Гербарий ВИЗР**
Литва	<i>Brassica oleracea</i>	Балтрушайтене, Доброволскене, 1976
<i>A. brassicicola</i>		
Приморский край	<i>Brassica oleracea</i> , <i>Raphanus sativus</i>	Нелен, 1959, 1961
<i>A. cheiranthi</i>		
Приморский край	<i>Cheiranthus cheiri</i>	Егорова, Павлюк, 2006
Красноярский край	<i>Draba nemorosa</i>	Гербарий БИН*
<i>A. japonica</i>		
Ленинградская обл.	<i>Bunias orientalis</i>	Гербарий БИН*
Приморский край	<i>Brassica oleracea</i> , <i>Raphanus sativus</i> , <i>Matthiola incana</i>	Нелен, 1959, 1961; Егорова, 1999; Егорова, Павлюк, 2006

* Спороношение указанного вида *Alternaria* в гербарном образце нами не обнаружено.

** Идентификация вида *Alternaria* в гербарном образце подтверждена в ходе нашего исследования.

Среди других неспециализированных видов рода *Alternaria* был обнаружен *A. avenicola*, представленный девятью изолятами из европейской части России и Белоруссии. Два изолята (с *Egusa sativa* из Ленинградской обл. и *Brassica napus* из Калининградской обл.), которые хранили в течение года на косяках со средой Чапека при 4 °С, образовали псевдотеции (*Lewia avenicola*), что в условиях чистой культуры характерно для этого вида.

Во многих образцах из европейской части России и в некоторых — из Восточной Сибири отсутствовал *A. brassicae* — вид, который считается наиболее частым возбудителем альтернариоза капусты, рапса и других крестоцветных во многих странах, в том числе в зонах с умеренным климатом. В России этот вид обычен в европейской части и, по всей видимости, редок на Дальнем Востоке. Однако широкое распростра-

Виды феодиктиспоровых гифомицетов на крестоцветных с территории России и Белоруссии

Место сбора	Растение-хозяин	Год	Примечание
<i>Alternaria alternata</i>			
Ленинградская обл.	Рапс яровой, л.	2003	Один изолят
	Хрен, л.	2003	» »
Бурятия	Клоповник широколистный, л.	2008	» »
<i>A. arborescens</i>			
Белгородская обл.	Рапс яровой, сем.	2008	1 %
Иркутская обл.	Дайкон, л.	2008	Один изолят
Краснодарский край	Рапс яровой, сем.	2008	2 %
Свердловская обл.	То же	2008	5 %
<i>A. avenicola</i>			
Калининградская обл.	Рапс озимый, сем.	2007, 2008	Два изолята
Краснодарский край	Рапс яровой, сем.	2007, 2008	» »
Ленинградская обл.	То же, л., сем.	2007, 2008	» »
	Индау, л.	2007	Один изолят
Минская обл.	Редька масличная, ст.	2008	» »
Новгородская обл.	Рапс яровой, л.	2008	» »
<i>A. brassicae</i>			
Иркутская обл.	Дайкон, л.	2008	Один образец
Калининградская обл.	Рапс озимый, сем.	2006, 2007	Зараженность до 19 %
Ленинградская обл.	Рапс яровой, л., пл.	1998—2008	25 изолятов
	Капуста цветная, л.	2001, 2002	Три образца
Минская обл.	Редька масличная, л.	2008	Один образец
	Рапс, л.	2008	» »
	Капуста, л.	2008	Три образца
Московская обл.	Капуста, л., ст., пл.	2008	» »
Адыгея	Озимый рапс, л.	2004	Один изолят
	Хрен, л.	2008	Один образец
Алтай	Гулявник, л.	2004	» »
Бурятия	Клоповник широколистный, л.	2008	» »
Северная Осетия	Капуста, л.	2008	Два образца
<i>A. brassicicola</i>			
Калужская обл.	Рапс яровой, сем.	2008	Один изолят
Московская обл.	Капуста, ст., пл.	2008	» »
Приморский край	Капуста, л.	2006	Один образец
Адыгея	Рапс озимый, л.	2007	Два изолята
	Капуста, л.	2008	Два образца
Хабаровский край	То же	2006	Три образца
Комплекс ' <i>A. infectoria</i> '			
Все исследованные регионы европейской части России, Бурятия	Капуста, рапс, индау, редька масличная, редис, дайкон, сем., л., ст., пл.	Все годы	Несколько десятков изолятов

Таблица 2 (продолжение)

Место сбора	Растение-хозяин	Год	Примечание
<i>A. japonica</i>			
Минская обл.	Редька масличная, ст.	2008	Один образец, два изолята
Московская обл.	Редис, пл.	2008	То же
<i>A. tenuissima</i>			
Все регионы	Все исследованные виды	Все годы	Много изолятов
<i>Stemphylium botryosum</i>			
Астраханская обл.	Рапс яровой, сем.	2008	Один изолят
Ленинградская обл.	То же	2008	» »
Минская обл.	Редька масличная, л.	2008	» »
Адыгея	Капуста, л.	2008	» »
<i>Ulocladium atrum</i>			
Бурятия	Капуста, л.	2008	Четыре изолята

Примечание. л. — листья, сем. — семена, ст. — стебли, пл. — плоды.

нение и регулярное появление этого патогена в посевах не всегда сопряжено с его высоким обилием и высокой вредоносностью. Например, в Ленинградской обл. альтернариоз листьев рапса характеризуется высокой частотой встречаемости (80—100 %), но низкой интенсивностью развития (не более 20—25 %) (Гасич, 2003).

Неоднократно в различных регионах России и ближнего зарубежья был обнаружен вид *A. brassicicola*. Нам известно по крайней мере полдюжины публикаций, в которых этот вид называется основным возбудителем альтернариоза капусты и других крестоцветных культур в той или иной местности. Характерным для этих работ является отсутствие среди обнаруженных видов специализированных сапротрофных видов рода *Alternaria*, а также отсутствие описания обнаруженных патогенов, а иногда и ссылок на определительные ключи, которыми пользовались авторы, что не позволяет судить о надежности проведенной идентификации. Мы сочли целесообразным воздержаться от цитирования таких статей.

Вид *A. brassicicola* был обнаружен нами в Центральной России, на Северном Кавказе и на юге Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края). Наиболее значительное поражение капусты этим грибом наблюдалось на Дальнем Востоке. В Хабаровском крае патоген присутствовал на всех трех обследованных полях капусты, на которых было инфицировано до 100 % растений. Площадь поражения нижних листьев составляла 5—30 %, что часто приводило к полному их отмиранию. Напротив, появление большинства пятен на стручках капусты из Московской обл. было вызвано *A. brassicae*, лишь на единичных пятнах обнаружено спороношение *A. brassicicola*. Из 100 семян рапса из Калужской обл. удалось выделить только один изолят этого вида.

Патоген растений рода *Raphanus* — *A. japonica* обнаружен нами только в центре европейской части РФ и в Белоруссии. В южных районах России этот гриб выявлен не был.

Основным климатическим фактором, влияющим на распространение видов *A. brassicae*, *A. japonica* и *A. brassicicola*, является температура (Deegenhardt et al., 1982; Humpherson-Jones, Phelps, 1989). При этом наиболее важна температура в период высокой влажности (роса́ной период), когда происходит прорастание конидий и инфицирование растений. Наиболее холодоустойчивым является *A. brassicae*, для ко-

того температура 18—24 °С оптимальна для прорастания конидий, заражения тканей растения, а также для спороношения. Данный патоген распространен во многих странах Европы и в Канаде, хотя встречаются его упоминания в Индии и Бангладеш (Brazauskienė, Petraitiene, 2006). Вид *A. japonica* по температурным требованиям занимает промежуточное положение. Этот гриб преимущественно приурочен к территориям с умеренным и холодным климатом (Vannacci, Pесchia, 1988). Наиболее теплолюбивым является *A. brassicicola*, для развития которого необходима температура 20—30 °С, поэтому он в большей степени характерен для территорий с теплым климатом. Этот патоген редко встречается и не обладает высокой вредоносностью в областях с умеренным климатом: в Канаде, на севере США и Европы (Rimmer, Buchwaldt, 1995). География сделанных нами находок *A. brassicae*, *A. japonica* и *A. brassicicola* согласуется с приведенными выше данными по экологическим требованиям этих видов.

Все три упомянутых специфических для крестоцветных патогена, как и неспециализированные виды *Alternaria*, поражают любые надземные органы растений и в течение зимнего периода сохраняются на растительных остатках, а также в семенах.

Далее перечислены все виды феодиктиоспоровых гифомицетов, обнаруженные в России и в странах ближнего зарубежья на растениях семейства крестоцветных. Приведенная сводка суммирует сведения о растениях-хозяевах и распространении видов на основании данных, полученных из литературы и в результате наблюдений, сделанных авторами.

A. brassicae (Berk.) Sacc. часто встречается на всей территории европейской части, на юге Западной и Восточной Сибири и юге Дальнего Востока России, в Белоруссии, Прибалтике, Украине и Казахстане на многих растениях семейства крестоцветные: на арабисе (*Arabis* sp.), хрене (*Armoracia rusticana*), горчице сарептской (*Brassica juncea*), рапсе (*B. napus*), капусте (*B. oleracea*), турнепсе (*B. rapa*), свербиге (*Bunias orientalis*), клоповнике (*Lepidium latifolium*), неслии (*Neslia* sp.), редьке дикой (*Raphanus raphanistrum*), редьке масличной и дайконе (*R. sativus*), горчице (*Sinapis alba*), гулявнике (*Sisymbrium* sp.) и ярутке (*Thlaspi arvense*).

Считается космополитом. Кроме перечисленных растений, вид обнаружен на *Alliaria*, *Brassica campestris*, *Crambe* и *Lunaria* (Ellis, 1971; Farr et al., 1989; Shrestha et al., 2000; Simmons, 2007), *Armoracia lapathifolia* (Lee et al., 1991), *Lepidium apetalum*, *Rorippa cantoniensis* и *R. islandica* (Oh, Shin, 1999). Неоднократно появлялись сообщения о регистрации указанного вида на растениях других семейств, однако достоверность этих сведений остается под вопросом.

A. brassicicola (Schwein) Wiltshire в России обнаружен на листьях, реже стеблях и стручках капусты цветной и белокочанной, рапса и редиса (*Raphanus sativus*) в Республике Адыгея, Приморском и Хабаровском краях. Единичные находки сделаны в центре европейской части страны (Московская и Калужская области).

Космополит (Ellis, 1971). В мире обнаружен преимущественно на видах рода *Brassica*, реже на *Armoracia*, *Crambe*, *Lunaria*, *Raphanus* (Farr et al., 1989; Yu, 2001), *Thlaspi* (Cobb, Dillard, 1998) и *Digitalis purpurea*, семейство норичниковые (Simmons, 2007).

A. japonica Yoshii (син. *A. raphani* Groves et Skolko) обнаружен на стеблях и стручках масличной редьки, редиса, капусты и левкоя (*Matthiola incana*) в Московской обл., Приморском крае и Белоруссии.

В мире этот вид обнаружен на *Brassica*, *Matthiola* и *Raphanus* в странах северного полушария — Канаде, США, Дании, Нидерландах, Греции, Египте, Индии и Японии (Ellis, 1971; Farr et al., 1989).

A. cheiranthi (Lib.: Fr.) P. C. Bolle обнаружен на желтофиоли (*Cheiranthus cheiri*) в Приморском крае (Егорова, Павлюк, 2006). Отмечается на *Cheiranthus* в Западной Европе (Ellis, 1971).

Мелкоспоровые виды *A. tenuissima* (Nees et T. Nees : Fr.) Wiltshire, *A. alternata* (Fr.) Keissl. и *A. arborescens* E. G. Simmons являются филогенетически очень близкими, обладают значительным морфологическим сходством и отличаются лишь типом цепочек спор. Все они способны к синтезу ряда микотоксинов. Чаще всего из них

встречается вид *A. tenuissima*, который обнаружен повсеместно в семенах и на листьях растений из различных семейств (Ганнибал, 2007, 2008; Ганнибал, Берестецкий, 2008; Ганнибал и др., 2008). На крестоцветных культурах эти виды встречаются почти на всех видах растений, которые были изучены.

Виды этой группы трудно идентифицировать, зачастую их объединяют под названием *A. alternata sensu lato*, который в таком широком понимании распространен повсеместно на огромном количестве субстратов преимущественно растительного происхождения. Достоверно известно, что все эти три вида были обнаружены в США на листьях фисташки (Pryor, Michailides, 2002), в ЮАР в яблоках (Serdani et al., 2002) и в Северной Европе на злаках (Kosiak et al., 2004), причем чаще других, так же как и в России, встречался *A. tenuissima*.

Комплекс видов '*A. infectoria*'. В семенах и на листьях растений различных семейств виды комплекса '*A. infectoria*' часто встречаются в европейской части России, редко — в Сибири и отсутствуют на Дальнем Востоке страны (Ганнибал, 2008). Эти виды обнаружены почти на всех крестоцветных культурах, которые были изучены. Обильнее всего представители комплекса '*A. infectoria*' были представлены в некоторых образцах семян рапса из Калининградской и Белгородской областей (максимальная зараженность — 12 %).

Виды комплекса '*A. infectoria*' обнаружены на различных растительных субстратах на всех континентах во многих странах. Они распространены в Северной Европе (Andersen, Thrane, 1996; Andersen et al., 1996; Kosiak et al., 2004), встречаются в США (Simmons, 1994; Dugan, Lupien, 2002; Pryor, Michailides, 2002), Австралии (Webley, Jackson, 1998) и Южной Африке (Serdani et al., 2002).

A. avenicola E. G. Simmons, Kosiak et Kwaśna был обнаружен на листьях, плодах и в семенах рапса, редьки (*Raphanus sativus*) и индау (*Eruca sativa*) в Калининградской, Ленинградской, Новгородской областях и Белоруссии. Ранее *A. avenicola* был обнаружен нами в семенах пшеницы, овса, ячменя и на листьях картофеля в Ленинградской, Орловской, Тамбовской и Свердловской областях (Ганнибал, 2007, 2008). Вероятно, этот вид распространен на всей территории европейской части России на большом спектре видов растений. Находки единичные, встречается с низкой частотой.

Типовой штамм *A. avenicola* выделен из семян овса из Норвегии (Kwaśna, Kosiak, 2003).

Stemphylium botryosum Wallr. обнаружен нами на листьях редьки масличной и капусты, а также в семенах рапса в разных районах европейской части России и в Белоруссии.

Космополит, сапротроф или слабый патоген с широкой субстратной специализацией (Farr et al., 1989).

Ulocladium atrum Preuss в России обнаружен на листьях капусты в Бурятии.

Космополит, сапротроф с широкой субстратной специализацией (Farr et al., 1989).

Авторы выражают свою признательность всем коллегам из разных регионов России и Белоруссии, предоставившим необходимые гербарные образцы и способствовавшим проведению экспедиций.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 07-04-00096 и 09-04-13753).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Балтрушайтене Э., Доброволскене А. Некоторые данные о главнейших болезнях семенников капусты в Литве / Тез. докл. науч.-практ. конф. «Пути внедрения прогрессивных методов защиты растений в с.-х. производство». Рига, 1976. С. 110—112.

Ганнибал Ф. Б. Видовой состав, таксономия и номенклатура возбудителей альтернариоза листьев картофеля // Лаборатория микологии и фитопатологии им. А. А. Ячевского ВИЗР. История и современность / Под ред. А. П. Дмитриева. СПб.: ВИЗР, 2007. С. 142—148.

Ганнибал Ф. Б. *Alternaria* spp. в семенах зерновых культур в России // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 4. С. 359—368.

Ганнибал Ф. Б., Берестецкий А. О. Виды рода *Alternaria* в микобиоте бодяка полевого (*Cirsium arvense*), их токсигенность и патогенность // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 2. С. 110—118.

Ганнибал Ф. Б., Бильдер И. В., Ули-Маттила Т. Виды рода *Alternaria* на яблоне // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 1. С. 18—25.

Гасич Е. Л. Фитотоксичность *Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc. и *A. alternata* (Fr.) Keissl., паразитирующих на рапсе в Ленинградской области // «Микотоксины в экосистемах Санкт-Петербурга и Ленинградской области»: Сб. тез. докл. межвуз. конф. СПб.: Менделеев, 2003. С. 47—53.

Гасич Е. Л., Титова Ю. А., Берестецкий А. О., Жаров В. Р. Микромицеты сорных растений европейской части России. Итоги исследований 1993—1998 гг. СПб.: ВИЗР, 1999. 87 с.

Егорова Л. Н. Род *Alternaria* и близкие к нему гифомицеты с Дальнего Востока России // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33, вып. 1. С. 13—18.

Егорова Л. Н., Павлюк Н. А. Анаморфные грибы на цветочных растениях в Ботаническом саду-институте ДВО РАН // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 2. С. 93—100.

Каталог культур грибов, изолированных из сорных растений / Под ред. М. М. Левитина. СПб.: ВИЗР, 2007. 74 с.

Каталог микологического гербария патогенов сорных растений / Под ред. М. М. Левитина. СПб.: ВИЗР, 2007. 156 с.

Нелен Е. С. Альтернариоз, или черная пятнистость семенников крестоцветных, в Приморском крае // Сообщения Дальневосточного филиала им. В. Л. Комарова СО АН СССР. Владивосток, 1959. Вып. 2. С. 77—83.

Нелен Е. С. Грибы из родов *Alternaria*, *Macrosporium* и *Stemphylium*, включающих возбудителей болезней картофеля и овощных культур в Приморском крае: Автореф. дис. ... к. б. н. Л., 1961. 18 с.

Рябова В. П., Томилин Б. А. Микофлора Центральночерноземного госзаповедника им. проф. В. В. Алехина // Новости сист. низш. раст. 1978. Т. 15. С. 91—109.

Сердюк О. А. Видовой состав возбудителей болезней горчицы сарептской в условиях Западного Предкавказья // «Актуальные вопросы селекции, технологии и переработки масличных культур»: Сб. докл. III Междунар. конф. молодых ученых и специалистов. Краснодар, 2005. С. 175—176.

Черепанова Н. П., Кочетков В. В., Черепанов П. С. Материалы к микофлоре Псковской области // Вест. ЛГУ. Сер. 3. Биология. 1989. Вып. 4. С. 33—40.

Andersen B., Thrane U. Differentiation of *Alternaria infectoria* and *Alternaria alternata* based on morphology, metabolite profiles, and cultural characteristics // Can. J. Microbiol. 1996. Vol. 42. P. 685—689.

Andersen B., Thrane U., Svendsen A., Rasmussen I. A. Associated field mycobiota on malt barley // Can J. Bot. 1996. Vol. 74, N 6. P. 854—858.

Brazauskienė I., Petraitiene E. The occurrence of *Alternaria* blight (*Alternaria* spp.) and *Phoma* stem canker (*Phoma lingam*) on oilseed rape in central Lithuania and pathogenic fungi on harvested seed // J. Plant Prot. Res. 2006. Vol. 46, N 3. P. 295—311.

Cobb A. C., Dillard H. R. *Thlaspi arvense*, a new host for *Alternaria brassicicola* // Plant Disease. 1998. Vol. 82, N 8. P. 960.

Degenhardt K. J., Petrie G. A., Morrall R. A. A. Effect of temperature on spore germination and infection of rapeseed by *Alternaria brassicae*, *A. brassicicola* and *A. raphani* // Can. J. Plant Pathol. 1982. Vol. 4, N 2. P. 115—118.

Dugan F. M., Lupien S. L. Filamentous fungi quiescent in seeds and culm nodes of weedy and forage grass species endemic to the Palouse Region of Washington and Idaho // Mycopathologia. 2002. Vol. 156. P. 31—40.

Ellis M. B. Dematiaceae Hyphomycetes // CAB Internat. Mycol. Institute. Kew: Surrey, 1971. 608 p.

- Farr D. F., Bills G. F., Chamuris G. P., Rossman A. Y. Fungi on plants and plant products in the United States. St. Paul: APS Press, 1989. 1252 p.
- Humpherson-Jones F. M., Phelps K. Climatic factors influencing spore production in *Alternaria brassicae* and *Alternaria brassicicola* // Ann. Appl. Biol. 1989. Vol. 114, N 3. P. 449—458.
- Kosiak B., Torp M., Skjerve E., Andersen B. *Alternaria* and *Fusarium* in Norwegian grains of reduced quality — a matched pair sample study // Int. J. Food Microbiol. 2004. Vol. 93. P. 51—62.
- Kwaśna H., Kosiak B. *Lewia avenicola* sp. nov. and its *Alternaria* anamorph from oat grain, with key to the species of *Lewia* // Mycol. Res. 2003. Vol. 107, N 3. P. 371—376.
- Lee E. J., Lee Y. H., Cho W. D., Kim W. G., Jin K. S. Compendium of medicinal plant diseases with colour plates. Suwon: Nat. Inst. Agr. Sci. Tech., 1991. 210 p.
- Oh J. T., Shin H. D. Taxonomic studies on the genus *Alternaria* in Korea (abstract) // KSM News Letter. 1999. Vol. 11, N 1. P. 39.
- Pryor B. M., Michailides T. J. Morphological, pathogenic, and molecular characterization of *Alternaria* isolates associated with *Alternaria* late blight of pistachio // Phytopathology. 2002. Vol. 92, N 4. P. 406—416.
- Rimmer S. R., Buchwaldt L. Diseases // Brassica Oilseeds. Production and Utilization / Eds D. Kimber, D. I. McGregor. Wallingford: CAB International, 1995. P. 111—140.
- Serdani M., Kang J.-C., Andersen B., Crous P. W. Characterisation of *Alternaria* species groups associated with carrot of apples in South Africa // Mycol. Res. 2002. Vol. 106, N 5. P. 561—569.
- Shrestha S. K., Mathur S. B., Munk L. *Alternaria brassicae* in seeds of rapeseed and mustard, its location in seeds, transmission from seeds to seedlings and control // Seed Sci. Technol. 2000. Vol. 28, N 1. P. 75—84.
- Simmons E. G. *Alternaria* taxonomy: current status, viewpoint, challenge // *Alternaria*. Biology, plant diseases and metabolites / Eds J. Chelkowski, A. Visconti. Amsterdam: Elsevier, 1992. P. 1—36.
- Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (106—111) // Mycotaxon. 1994. Vol. 50. P. 409—427.
- Simmons E. G. *Alternaria*. An Identification Manual. Utrecht: CBS, 2007. 775 p.
- Vannacci G., Pecchia S. Location and transmission of seed-borne *Alternaria raphani* Groves et Skolko in *Raphanus sativus* L.: A case study // Arch. Phytopathol. Pflanzenschutz. 1988. Vol. 24, N 4. P. 305—315.
- Webley D. J., Jackson K. L. Mycotoxins in cereals — a comparison between North America, Europe and Australia // Austral. Postharvest Technical Conf. 1998. P. 63—66.
- Yu S. H. Korean species of *Alternaria* and *Stemphylium*. Suwon: Nat. Inst. Agr. Sci. Tech., 2001. 212 p.

ВНИИ защиты растений
Санкт-Петербург
phbgannibal@yandex.ru

Поступила 19 V 2009

РЕЗЮМЕ

Виды рода *Alternaria* чрезвычайно часто вызывают заболевания растений семейства крестоцветные. Известно 11 видов рода, описанных на крестоцветных культурах, без учета полупаразитических видов с широкой субстратной специализацией. Об ассоциированных с крестоцветными видами *Alternaria* и об их распространении на территории России имеется немного достоверной информации. Результаты анализа литературы и сборы, проведенные в различных регионах России и ближнего зарубежья, позволяют утверждать наличие на территории страны следующих видов: *A. brassicicola*, *A. japonica*, *A. cheiranthi*, *A. tenuissima*, *A. alternata*, *A. arborescens*, *A. avenicola* и представителей комплекса видов '*A. infectoria*'. Составлены списки растений-хозяев для каждого вида и уточнены границы ареалов данных грибов в пределах России.

Ключевые слова: *Alternaria brassicae*, *A. brassicicola*, *A. japonica*, *A. raphani*, распространение, экология, альтернариоз, болезни крестоцветных культур, капуста, рапс, редька.

SUMMARY

Species of the genus *Alternaria* extremely often emerge as causal agents of diseases of plants of the family Brassicaceae. There are 11 *Alternaria* species described on cruciferous crops without taking into account some non-specialized weak parasites. Trustworthy information about composition of *Alternaria* species associated with crucifers and about their distribution within Russia is very poor. Results of literature analysis as well as observations carried out in different regions of the Russia and some neighboring countries maintain the incidence of *A. brassicicola*, *A. japonica*, *A. cheiranthi*, *A. tenuissima*, *A. alternata*, *A. arborescens*, *A. avenicola* and *A. infectoria* species-group on the studied territory. Borders of the distribution areas of those fungal species were specified. Host plants for each pathogen are exhaustively listed.

Key words: *Alternaria brassicae*, *A. brassicicola*, *A. japonica*, *A. raphani*, distribution, ecology, alternariosis, diseases of cruciferous crops, cabbage, oilseed rape, radish.

УДК 582.284.5:581.52(234.91)

© С. В. Копыльцов, Ю. В. Пономарева, Г. И. Иванов

**ХАРАКТЕРИСТИКА ШТАММОВ *PLEUROTUS PULMONARIUS*
ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО КАВКАЗА**KOPYLTSOV S. V., PONOMAREVA Yu. V., IVANOV G. I. THE CHARACTERISTICS
OF *PLEUROTUS PULMONARIUS* STRAINS IN FOREST BIOGEOCENOSSES OF NORTHWEST
CAUCASUS

Среди промышленно культивируемых грибов *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quél. (вешенка) занимает одно из ведущих мест по объему производства грибной продукции в России. Мощная система внеклеточных ферментов гриба, включающая, в частности, комплекс целлюлаз и лакказ, позволяет использовать эту культуру для эффективной биоконверсии лигноцеллюлозного сырья с получением товарной продукции в виде плодовых тел гриба.

Динамичное развитие грибоводства в России выявило потребность производства штаммов вешенки, удовлетворяющих современным требованиям интенсивных технологий: сокращению сроков обрастания субстрата и выгонки плодовых тел, устойчивости к конкурентной микрофлоре, бесшоковости, высокой продуктивности и товарным качествам плодовых тел. Несмотря на возрастающие объемы культивирования вешенки, промышленное производство в значительной степени сдерживается из-за отсутствия продуктивных отечественных сортов и штаммов (Гарибова и др., 2002). Природные штаммы расширяют генетическую базу и являются исходным материалом для селекции (Urbanelli et al., 2007). Особую ценность представляют «летние штаммы», способные формировать плодовые тела при температуре 25—28 °С без прохождения «холодового шока». Кроме того, при подборе селекционного материала и использовании генетического ресурса природных штаммов важно иметь широкую вариацию макроморфологических признаков, по которым ведется отбор. В этой связи изучение природных мест обитания вешенки в конкретных климатических условиях имеет большое прикладное значение.

Целью данной работы было выявление мест обитания «летних штаммов» рода *Pleurotus* (Fr.) P. Kumm. на территории Северо-Западного Кавказа и установление степени генетического внутривидового разнообразия. Для реализации поставленной цели обследовали лесные биогеоценозы с последующим отбором плодовых тел вешенки и выделением из них чистой культуры; провели видовую идентификацию собранных штаммов и анализ генетического полиморфизма популяций на основании RAPD-профилей.

Материал и методы

Полевые исследования проводили в августе—сентябре 2008 г. на северном макросклоне Главного Кавказского хребта в Апшеронском районе Краснодарского края. По климатическим характеристикам обследованная территория относится к зоне умерен-

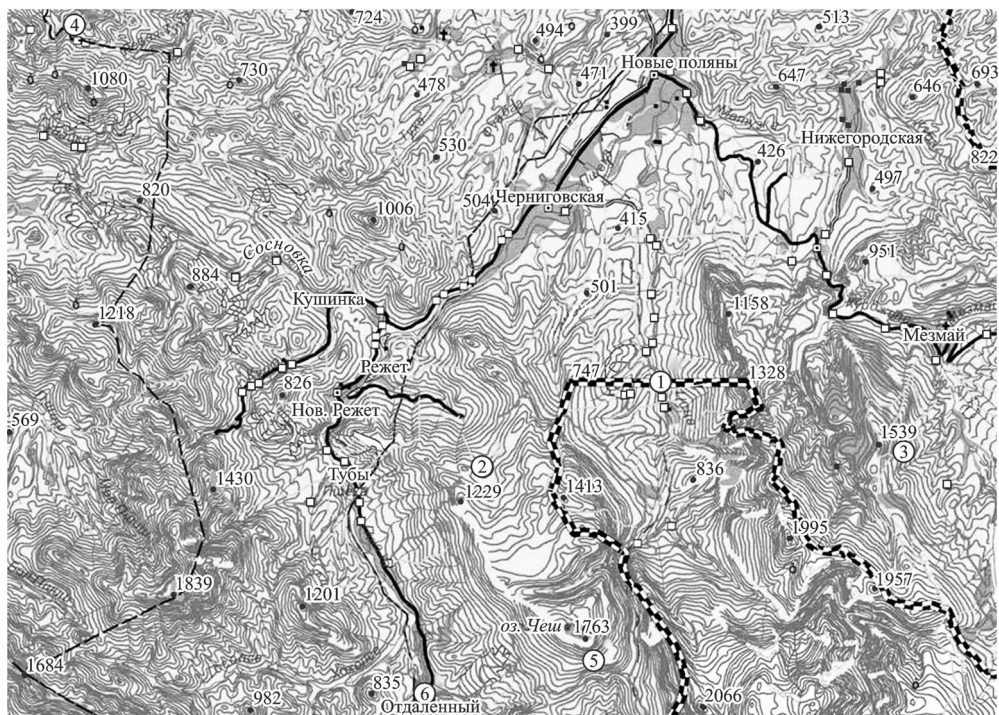


Рис. 1. План-схема мест сбора природных шампов вешенки (обозначены цифрами в кружках).

но континентального климата с повышенной увлажненностью. Согласно геоботаническому районированию, Апшеронский район относится к Средиземноморской области, Западно-Кавказской провинции, Черкесскому округу, Туапсинско-Пишискому (основная часть) и Сочи-Майкопскому (только крайний юго-восток) районам. В пределах обследованной территории современная растительность представлена широколиственными лесами с преобладанием бука восточного, а также пихтовыми и пихтово-еловыми лесами (Зернов, 2006). Период исследований характеризовался засушливой погодой без существенных осадков. Дневная температура воздуха составляла 25—30 °С, относительная влажность воздуха в местах сбора базидиом — 47—66 %. Рекогносцировочное обследование местности проводили по случайным площадкам. Разница высот, на которых располагались исследованные площадки, составляла от 300 до 1380 м над ур. моря.

Материалом для исследований послужили плодовые тела вешенки из 6 локалитетов (рис. 1). Координаты локализации природных шампов, использованных при анализе генетического полиморфизма, отражены в таблице. В пределах обследованной территории было отобрано 23 образца базидиом вешенки, из которых 18, наиболее различающихся по макроморфологическим признакам, были использованы для оценки генетического полиморфизма; из 15 образцов были получены чистые культуры для дальнейшего изучения. Типовой мицелий, выделенный из собранных плодовых тел, хранится в коллекции кафедры биотехнологии, биохимии и биофизики Кубанского государственного аграрного университета в стандартных условиях.

Выделение чистых мицелиальных дикариотических культур проводили из трамы базидиом на глюкозо-дрожжевой среде (г/л: глюкоза — 5,0, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ — 4,0, KH_2PO_4 — 0,5, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0,3, дрожжевой экстракт — 4,5) в чашках Петри при 25 °С. Геномная ДНК для осуществления RFLP- и RAPD-анализов была изолирована из плодовых тел стандартным методом (Kumeda, Asao, 1996). Хранение выделенной ДНК осуществляли при -20° .

Координаты локализации природных штаммов, использованных при анализе генетического полиморфизма

Номер популяции	Координаты	Шифр штаммов
1	44°10'50'' с. ш., 39°49'29'' в. д.	IX, X, XI
2	44°09'12'' с. ш., 39°43'55'' в. д.	XII
3	44°09'26'' с. ш., 39°56'36'' в. д.	XIII-1, XIII-2, XIII-3, XIII-4
4	44°18'51'' с. ш., 39°31'39'' в. д.	XIV, XV, XVI
5	44°04'58'' с. ш., 39°47'11'' в. д.	XVII, XVIII-1, XVIII-2, XVIII-3, XVIII-4
6	44°04'11'' с. ш., 39°42'05'' в. д.	XX-2, XX-3

Примечание. Географические координаты даны в формате WGS-84.

Для иллюстрации масштаба внутривидовой генетической дистанции между исследованными штаммами в качестве внешней группы был использован штамм *Pleurotus cornucopiae* ВКМ F-1979.

RFLP-анализ фрагментов рибосомального оперона ITS. Для определения видовой принадлежности штаммов использовали молекулярные методы видовой идентификации, основанные на применении RFLP-анализа (restriction fragment length polymorphism) фрагментов рибосомального оперона ITS (internal transcribed spacer). ПЦР амплификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси, содержащей 2.5 мкл 10×Taq-буфера (700 mM Трис-HCl, pH 8.6/25°, 166 mM (NH₄)₂SO₄); 2.5 mM MgCl₂; 150 мкМ каждого дезоксинуклеозидтрифосфата; 50 пмоль каждого праймера; 2.5 ед. Taq-ДНК-полимеразы («Силекс М», Москва) и 20 нг ДНК. Условия амплификации: начальная денатурация при 95° — 2 мин; 30 циклов денатурации при 95° — 30 с, отжига при 50° — 30 с, синтеза при 72° — 45 с; финальный цикл при 72° в течение 7 мин. ITS-участки рибосомальной ДНК были амплифицированы с использованием праймеров ITS4 и ITS5 (White et al., 1990). Рестрикцию продукта ПЦР проводили согласно Янгу (Yang et al., 2007) с использованием рестриктазы Hae III и поставляемого с ней буфера (ООО «СибЭнзим», Москва). Реакционная смесь общим объемом 20 мкл содержала 2 мкл десятикратного буфера, 0.5 мкл рестриктирующего фермента (10 ед./мкл) и 17.5 ПЦР-продукта. Смесь инкубировали при 37° в течение 1.5 ч. Продукты рестрикции разделяли горизонтальным электрофорезом в 1.5%-м агарозном геле с ТАЕ-буфером при U = 5 В/см. Визуализацию проводили в УФ-свете после окрашивания геля в водном растворе бромистого этидия (0.1 мг/мл) и фотографировали с использованием системы видеодокументирования гелей «Gel Imager 2». Размер ITS-фрагментов и продуктов рестрикции определяли путем сравнения со стандартным маркером молекулярной массы ДНК MassRuler™ DNA Ladder Mix («MBI Fermentas»).

RAPD-анализ генотипов. Полимеразную цепную реакцию проводили в термочиклере «ДТ-322» (ЗАО ДНК-технология, Москва) с RAPD-праймером S-13 — 5'-gtcgttcctg-3' (ЗАО «Синтол», Москва), рекомендованным А. В. Шныревой и соавторами (2003). Реакционная смесь для ПЦР (30 мкл) содержала следующие компоненты: 1.5 mM MgCl₂; 3 мкл 10×Taq-буфера (700 mM Трис-HCl, pH 8.6/25°, 166 mM (NH₄)₂SO₄); дезоксинуклеозидтрифосфаты (по 50 мкМ каждого; «Силекс М», Москва); 15 пмоль RAPD-праймера; 2 ед. Taq-ДНК-полимеразы («Силекс М», Москва); 20 нг тотальной геномной ДНК. Амплификацию проводили при следующих условиях: начальная денатурация — 5 мин при 95°; 35 циклов при 94° — 60 с; 39° — 60 с; 72° — 120 с; финальный цикл в 10 мин при 72° (Шнырева и др., 2003).

Смешанные с бромфеноловым красителем продукты ПЦР (5 мкл) разделяли горизонтальным электрофорезом в 1.5%-м агарозном геле с ТАЕ-буфером при U = 5 В/см. Визуализацию проводили в УФ-свете после окрашивания геля в водном растворе бро-

мистого этидия. Учитывали только четко различимые ПЦР-фрагменты. Полиморфными считали фрагменты ДНК, присутствующие в спектре не всех изолятов. На основе этих фрагментов составляли матрицу бинарных состояний спектров и рассчитывали генетические дистанции по Неи (Nei, 1978) с использованием программы STATISTICA 5.5®.

Результаты и обсуждение

Обнаруженные природные штаммы вешенки представляли собой группу, гетерогенную по комплексу таксономических признаков, характеризующих габитус плодового тела. Среди типично «летних штаммов», формирующих мелкие плодовые тела молочно-белого, коричневого и серого цвета, встречались формы с крупными базидиомами до 18 см в диам., кутикула которых имела кремовую окраску. Значительно варьировала форма шляпок, среди которых были уховидные, воронковидные и округлые. При этом на одной изучаемой площадке, содержащей несколько валежных деревьев, встречались базидиомы, резко различающиеся по макроморфологическим признакам. Субстрат, на котором происходило развитие плодовых тел, был представлен лишь буком и вязом, что указывает на узкую специализацию в деструкции древесных остатков, хотя известно, что вешенка обладает широкой трофической специализацией по отношению к древесным субстратам, которые могут быть представлены березой, осинкой, ольхой, липой, кленом, рябиной, пихтой.

По данным ряда исследователей (Барсукова, Иванов, 1987; Барсукова и др., 1989; Гарибова, 1989), на Кавказе широкое распространение имеют виды *Pleurotus ostreatus* (Jacq.) P. Kumm., *P. cornucopiae* (Paulet) Rolland и *P. pulmonarius* (Fr.) Quéf. Учитывая, что таксономические признаки, основанные на морфологии базидиом, зависят от типа субстрата, сроков плодоношения и сопряжены с абиотическими факторами среды обитания, проводить идентификацию аборигенных штаммов весьма затруднительно. Кроме того, эта работа осложняется еще и тем, что некоторые виды обладают широким внутривидовым полиморфизмом. В связи с этим в работе был использован молекулярно-генетический метод видовой идентификации. С использованием праймеров ITS4 и ITS5 были амплифицированы ITS-участки рибосомальной ДНК размером около 720 пн, которые подвергали рестрикции ферментом Hae III. После проведения электрофореза на фореграммах были отмечены фрагменты с выраженной видоспецифичностью (рис. 2).

Проведенный ПЦР-RFLP-анализ показал, что все 23 образца базидиом принадлежат к одному биологическому виду *P. pulmonarius*. Учитывая высокую температуру в сравнении с биологическим оптимумом гриба и низкую относительную влажность воздуха в период плодоношения, *P. pulmonarius* можно отнести к термофильным видам, что согласуется с мнением Т. Н. Барсуковой и соавторов (1989). Направленная селекция этого вида позволяет отбирать штаммы, не уступающие по величине плодовых тел и продуктивности штаммам *P. ostreatus* (Vogel, Salmonco, 2000), и использовать этот вид для промышленного культивирования.

Для изучения генетического полиморфизма использовали RAPD-анализ с применением маркерной системы. На рис. 3 представлен спектр амплификации последовательностей ДНК *P. pulmonarius* из разных популяций, полученный при использовании праймера S-13.

Выбранный RAPD-праймер S-13 позволил получить достаточно четкие и воспроизводимые полиморфные фрагменты. Все образцы базидиом имели специфические RAPD-спектры, различающиеся числом амплификонов, их размером и степенью выраженности на электрофореграмме. Число амплификонов составляло от 4 до 12, их размеры варьировали в пределах 300—2150 пн. Наряду с наличием общих амплификонов большую часть спектров составляли фрагменты, которые присутствовали в одних и отсутствовали в других геномах. Эти фрагменты являются полиморфными маркерами исследуемой ДНК. Соотношение между общим числом выявленных и полиморфных амплификонов для праймера S-13 составляет 14/13. Генетический полимор-

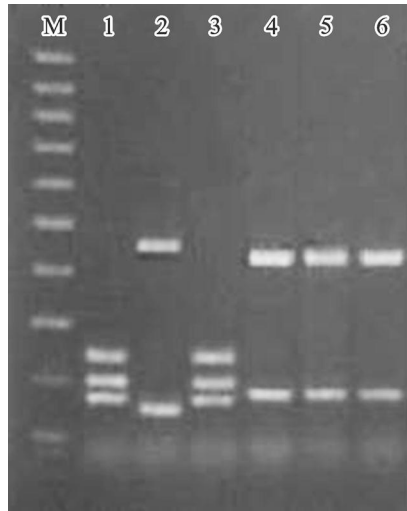


Рис. 2. ПЦР-RFLP-фрагменты, полученные рестрикцией ITS участка рибосомальной ДНК с использованием рестриктазы *Hae* III.

Линии: 1, 3 — *P. ostreatus* BKM F-3889D; 2 — *P. cornucopiae* BKM F-1979; 4 — *P. pulmonarius* BKM F-2006; 5, 6 — природные изоляты; М — маркер молекулярной массы ДНК MassRuler™ DNA Ladder Mix.

физм оценивали как суммарную долю RAPD-признаков, по которым наблюдается изменчивость, от их общего числа. Применительно к объединенной выборке доля полиморфных локусов в общей совокупности составила 92.8 %, что создает широкую генетическую базу для отбора штаммов и использования их в селекционном процессе. Был выявлен фрагмент размером около 280 пн, стабильно присутствующий в RAPD-спектрах всех образцов базидиом *P. pulmonarius*, но отсутствовавший у *P. cornucopiae*. По данным ранее проведенных исследований (Шньерева др., 2003), фрагмент того же размера был характерен и для штаммов *P. ostreatus*. По-видимому, это обусловлено близостью *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*, что долго создавало трудности для их разделения и отнесения к разным видам.

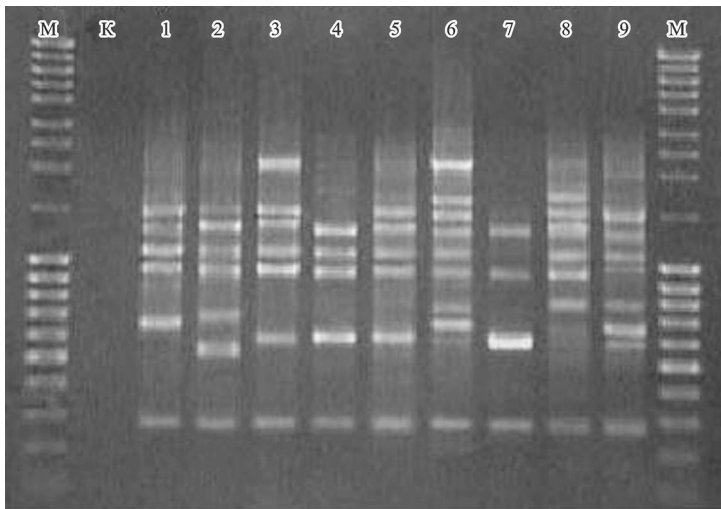


Рис. 3. ПЦР-профили природных изолятов вешенки с использованием RAPD-праймера S-13: 1 — IX, 2 — X, 3 — XI, 4 — XII, 5 — XIII-1, 6 — XIII-2, 7 — XIII-3, 8 — XIV, 9 — XV.

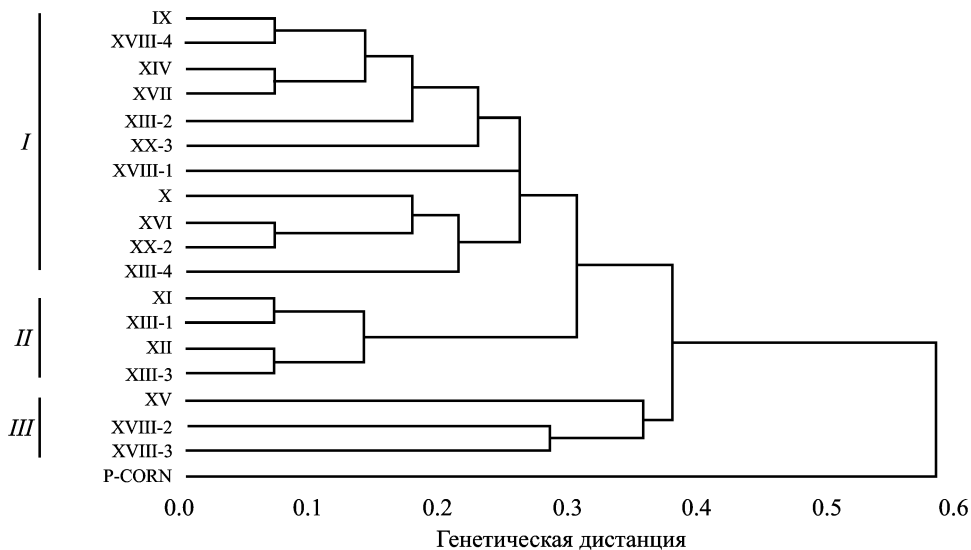


Рис. 4. Дендрограмма генетического сходства по результатам RAPD-анализа между природными штаммами *P. pulmonarius*.

I—III — кластеры.

Для исключения вклада индивидуальной изменчивости в полиморфизм RAPD-спектров был проведен анализ семи монокариотических изолятов, полученных из базидиоспор одного природного штамма *P. pulmonarius*. Результаты анализа свидетельствуют об отсутствии у близкородственных штаммов полиморфизма в RAPD-спектре с использованием праймера S-13. Следовательно, используемый праймер позволяет выявлять более значительные генетические различия.

Для построения дендрограммы, отражающей филогенетические отношения между исследуемыми штаммами по результатам RAPD-анализа, применяли метод невзвешенного парно-группового кластерного анализа с арифметическим усреднением (UPGMA). На рис. 4 приведена дендрограмма, полученная для набора данных 19 изученных объектов по праймеру S-13 и включающая 14 бинарных признаков.

Территориальная отдаленность мест отбора штаммов позволила выделить 6 локальных популяций. Дендрограмма генетического сходства по результатам RAPD-анализа выявляет 3 основных кластера, однако группировка штаммов внутри кластера не имеет какой-либо связи с местами их отбора, т. е. изоляты сочетались независимо от их географического положения (см. таблицу), что указывает на пространственную внутривидовую гетерогенность генетической структуры *P. pulmonarius* (рис. 4) и свидетельствует о большом генетическом разнообразии этого вида в лесных биогеоценозах Апшеронского района.

Известно, что определяющим фактором стабильности популяции является внутривидовой полиморфизм, который формируется в процессе стабилизирующего отбора. Селекция, основанная на одном хозяйственно важном признаке, чаще всего по продуктивности, приводит к узкому отбору. Однако любой отбор ведет к снижению уровня полиморфизма. Хотя особи, сформированные в естественных условиях, не обязательно имеют высокую продуктивность, они обладают высоким биоэкологическим гомеостазом (Шмальгаузен, 1969). Это обстоятельство определяет необходимость постоянного использования новых генотипов при селекции штаммов.

Полученные результаты свидетельствуют о существенном внутривидовом генетическом полиморфизме представителей вида *P. pulmonarius* на территории Северо-Западного Кавказа. Тем не менее генетическая обособленность данных популяционных групп не является строгой; фиксированные различия между ними по RAPD-спектрам

не обнаружены. Полученные данные указывают на достаточно равномерное распределение особей с разными генотипами в пределах исследованной территории, причино чему могут являться активные лесоразработки, способствующие распространению изолятов по всей территории.

Таким образом, полученные данные указывают на то, что выявленные природные локалитеты *P. pulmonarius* представляют собой генетически и фенотипически гетерогенную популяцию с высоким уровнем полиморфизма особей. Выборка из природных штаммов может быть использована в качестве источника нового генетического материала для селекции, а также внедрения в производство штаммов, способных формировать плодовые тела в условиях летних температур.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барсукова Т. Н., Иванов А. И. *Pleurotus cornucopiae* (Poulet) Rolland — перспективный вид для искусственного культивирования // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 113—117.

Барсукова Т. Н., Гарибова Л. В., Иванов А. И. Эколого-биологическая характеристика *Pleurotus pulmonarius* (Fr.) Quéf. // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, вып. 1. С. 14—19.

Гарибова Л. В., Завьялова Л. А., Инсарова И. Д., Комаров В. Б., Лекомцева С. Н., Чайка М. Н. Таксономический анализ коллекции видов и штаммов грибов рода вешенки *Pleurotus* (Fr.) Kumm. (Mycota, Basidiomycetes, Agaricales s. l.) кафедры микологии и альгологии Московского университета. 1. Морфологические особенности видов *Pleurotus in vitro* и *in vivo* // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 2002. № 2. С. 46—51.

Гарибова Л. В., Барсукова Т. Н., Иванов А. И. Эколого-биологическая характеристика *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. // Биол. науки. 1989. № 7. С. 73—77.

Зернов А. С. Флора Северо-Западного Кавказа. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 664 с.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.

Шнырева А. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М. Использование молекулярных маркеров для дифференциации культивируемых штаммов вешенки и шампиньона // Общ. генетика. 2003. Т. 39, № 11. С. 1461—1469.

Kumeda Yuko, Asao Tsutomu. Single-strand conformation polymorphism analysis of PCR-amplified ribosomal DNA internal spacers to differentiate species of *Aspergillus* section *Flavi* // Appl. Environ. Microbiol. 1996. Vol. 62, N 8. P. 2947—2952.

Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. Vol. 89. P. 583—590.

Urbanelli S., Della Rossa V., Punelli F., Porretta D., Reverberi M., Fabbri A. A., Fanelli C. DNA-fingerprinting (AFLP and RFLP) for genotypic identification in species of the *Pleurotus eryngii* complex // Appl. Environ. Microbiol. 2007. Vol. 74. P. 592—600.

Vogel F., Salmeo D. Comparative study on the productivity of strains of *Pleurotus* spp. in commercial cultivation // Rev. Iberoamer. Micol. 2000. Vol. 17. P. 138—141.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. W. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA gene for phylogenetics // PCR protocols: a guide to methods and application. London: Acad. press, 1990. P. 315—322.

Yang Zhi-hui, Huang Ji-xiang, Yao Yi-jian. Autoscreening of restriction endonucleases for PCR-restriction fragment length polymorphism identification of fungal species, with *Pleurotus* spp. as an example // Appl. Environ. Microbiol. 2007. Vol. 73, N 24. P. 7947—7958.

Кубанский государственный аграрный университет
Краснодар
serge 1983y@rambler.ru

Поступила 2 XII 2008

РЕЗЮМЕ

Представлена информация по результатам молекулярного анализа геномов природных изолятов рода *Pleurotus*. С использованием рестрикционного анализа установлена принадлежность «летних штаммов» вешенки к виду *Pleurotus pulmonarius*; на основании RAPD-анализа установлен генетический полиморфизм природных штаммов. Методом иерархического кластерного анализа вычислена генетическая дистанция между штаммами вешенки из разных природных локалитетов. Проведенные исследования позволили выявить места обитания «летних штаммов» и продемонстрировать целесообразность использования обозначенной территории при формировании нового исходного материала для селекции вешенки.

Ключевые слова: *Pleurotus pulmonarius*, генетический полиморфизм, холодовый шок, селекция вешенки.

SUMMARY

The data on the molecular analysis of genomes of wild isolates of the genus *Pleurotus* are given. With use of RFLP-analysis the belonging of «summer strains» to the species *Pleurotus pulmonarius* is determined; by the results of RAPD-analysis the genetic polymorphism of isolates is established. On the basis of the obtained spectra with use of the method of hierarchical cluster analysis the genetic distances between strains from different natural locality of oyster mushrooms are determined. The carried investigations have allowed to reveal places of growth of «summer strains» and to prove expediency of use of the surveyed territory for formation of new initial material for selection of oyster mushrooms.

Key words: *Pleurotus pulmonarius*, genetic polymorphism, cold shock, selection of oyster mushrooms.

УДК 582.284.99(571.6)

© В. М. Коткова

**НОВЫЕ ДЛЯ МИКОБИОТЫ РОССИИ ВИДЫ
КОРТИЦИОИДНЫХ ГРИБОВ С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА**КОТКОВА В. М. A NEW FOR MYCOBIOTA OF RUSSIA SPECIES OF COTRICIOID FUNGI
FROM FAR EAST

При изучении коллекции афиллофоровых грибов, собранных автором осенью 2002 г. в Лазовском заповеднике (Приморский край), были выявлены два редких и новых для микобиоты России вида кортициоидных грибов из родов *Conohypha* Jülich и *Coronicium* Jülich. Представители этих родов ранее практически не были известны на территории нашей страны.

Conohypha terricola (Burt) Jülich, Persoonia 8 (4): 442 (1976). — *Peniophora terricola* Burt, Ann. Mo. bot. Gdn 12: 337 (1926) [1925]. — *Hyphoderma terricola* (Burt) K. J. Martin et Gilb., Mycotaxon 6 (1): 63 (1977).

Плодовое тело распростертое, пленчатое, плотно приросшее к субстрату, не более 0.1 мм в толщ., с утончающимся нечетким краем, вначале в виде отдельных мелких (1—5 мм в диам.) участков, позднее сливающихся, до 2—5 см в диам., с неровными краями. Гимений гладкий до мелкобугорчатого, под лупой мучнистый, кремовый, с более светлым краем. Подстилка очень тонкая, беловатая. Гифальная система мономитическая; генеративные гифы гиалиновые, тонкостенные с пряжками, с многочисленными кристаллами, в подстилке около 5—6 мкм в диам., в субгимении около 10—12 (до 18) мкм в диам., с относительно короткими, иногда почти шаровидными, клетками. Цистиды немногочисленные, сужающиеся кверху, тонкостенные, без инкрустации, 5—6 мкм в диам. (около 3 мкм в верхней части) и 35—55 мкм дл. Базидии цилиндрические, с небольшой перетяжкой посередине, 25—35 мкм дл. и 5—7 мкм в диам., с 4 стеригмами и базальной пряжкой. Споры широкоэллипсоидальные до каплевидных, тонкостенные, 5.5—6(—6.5)×4.5—5 мкм, гиалиновые, неамилоидные (рис. 1).

На валеже тополя в тополе: Приморский край, Лазовский заповедник, долина р. Перекатной (окрестности кордона Америка — 43°13'32" — 15°56" с. ш., 134°01'41" — 02'41" в. д.), 28 09 2002, В. М. Коткова, LE 259141.

Главное отличие представителей рода *Conohypha* (семейство *Hyphodermataceae*) от видов рода *Hyphoderma*, в который их включают некоторые авторы (Eriksson, Ryvarden, 1975; Martin, Gilbertson, 1977), — характерные широкие короткочлещные субкулярные гифы (Jülich, 1975). В настоящее время данный род включает 2 вида: *C. albocrema* (Höhn. et Litsch.) Jülich (Jülich, 1975) и *C. terricola* (Jülich, 1976), который отличается наличием тонкостенных цистид. Представители этого рода ранее не были выявлены на территории России. Кроме того, необходимо отметить, что данная находка *C. terricola* — также и первая в Азии. Ранее вид был найден в США на почве (Burt, 1925), валеже *Picea glauca* (Martin, Gilbertson, 1977) и *Acer saccharum* (Lindner et al., 2006) и в Германии на валеже *Picea* sp. (<http://www.gbif-mycology.de/>).

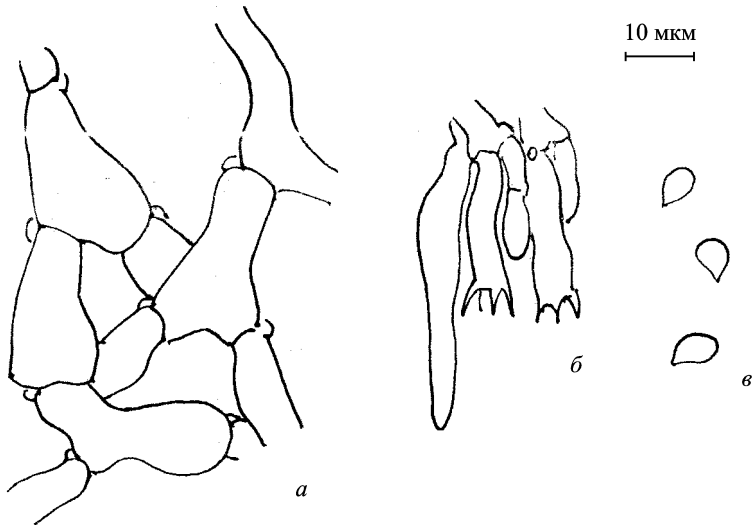


Рис. 1. *Conohypha terricola*: а — субгимениальные гифы, б — базидии и цистиды, в — споры (LE 259141).

Coronicium proximum (H. S. Jacks.) Jülich, Persoonia 8 (3): 300 (1975). — *Corticium proximum* H. S. Jacks., Can. J. Res., Sect. C 28: 722 (1950).

Плодовое тело распростертое, пленчатое, плотно приросшее к субстрату, не более 0.05 мм в толщ., с утончающимся ровным краем, имеющее довольно правильную продолговатую форму, до 1.5—2 см в диам. Гимений гладкий, с редкими мелкими бугорками, заметными под лупой, кремовый, при высушивании растрескивающийся. Подстилка очень тонкая, белая. Гифальная система мономитическая; генеративные гифы гиалиновые, тонкостенные с пряжками, около 2 мкм в диам., трудно различимые, цианофильные. Цистиды широкобулавовидные, тонкостенные, 5—7.5 мкм в диам. и 15—25 мкм дл., с 1—2 шаровидными образованиями на вершине, 2—4 мкм в диам., цианофильные. Базидии узкобулавовидные, с несколько вытянутым основанием, 15—20 мкм дл. и 4—5 мкм в диам., с 4 относительно длинными (до 4 мкм дл.) стеригмами и базальной пряжкой. Споры узкоэллипсоидальные, тонкостенные, 4.5—5.5×2.5—3.5 мкм, гиалиновые, неамилоидные (рис. 2).

На валеже лиственного дерева в пойменном ольшанике: Приморский край, Лазовский заповедник, побережье Японского моря (окрестности кордона «О-в Петрова» — 42°51'47"—55'' с. ш., 133°47'12"—20'' в. д.), 30 09 2002, В. М. Коткова, LE 259150.

Coronicium proximum ранее был найден на валеже лиственных деревьев в Канаде (Jackson, 1950) и Китае (Hjortstam, Ryvardeen, 1988).

Отличительной чертой представителей рода *Coronicium* является наличие цистид с 1—2 шаровидными образованиями на вершине (Eriksson, Ryvardeen, 1975). От других

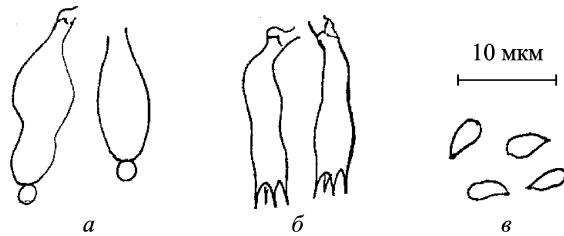


Рис. 2. *Coronicium proximum*: а — цистиды, б — базидии, в — споры (LE 259150).

видов этого рода *C. proximum* отличается более мелкими спорами (Jülich, 1975; Jülich, Stalpers, 1980). До настоящего времени на территории бывшего СССР был отмечен только один представитель данного рода — *Coronicium alboglaucum* (Bourdot et Galzin) Jülich, который приводился под названием *Athelopsis albo-glauca* (Bourdot et Galzin) Parmasto (Пармасто, 1968), но его конкретное местонахождение неизвестно.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-01064а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Пармасто Э. Конспект системы кортициевых грибов. Тарту: Инст. зоол. и бот., 1968. 261 с.

Burt E. A. The Thelephoraceae of North America. XIV // Ann. Missouri Bot. Gard. 1925. Vol. 12, N 3. P. 213—357.

Eriksson J., Ryvar den L. The Corticiaceae of North Europe. Vol. 3: *Coronicium*—*Hypoderma*. Oslo: Fungiflora, 1975. P. 287—546.

Hjortstam K., Ryvar den L. Notes on the Corticiaceae of northern China // Acta Mycol. Sinica. 1988. Vol. 7, N 2. P. 77—88.

Jackson H. S. Studies of Canadian Thelephoraceae VIII. Some new species of *Corticium*, section *Athele* // Can. J. Res. 1950. Sect. C. Vol. 28, N 6. P. 716—725.

Jülich W. Studies in resupinate Basidiomycetes-III // Persoonia. 1975. Vol. 8, pt 3. P. 291—305.

Jülich W. Studies in resupinate Basidiomycetes-IV // Persoonia. 1976. Vol. 8, pt 4. P. 431—442.

Lindner D. L., Burdsall H. H., Stanosz G. R. Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories // Mycologia. 2006. Vol. 98, N 2. P. 195—217.

Martin K. J., Gilbertson R. L. Synopsis of wood-rotting fungi on spruce in North America: I // Mycotaxon. 1977. Vol. 6, N 1. P. 43—77.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Санкт-Петербург

Vera.Kotkova@mail.ru

Поступила 15 V 2009

РЕЗЮМЕ

Conohypha terricola (Burt) Jülich и *Coronicium proximum* (H. S. Jacks.) Jülich выявлены впервые на территории России в Лазовском заповеднике (Приморский край). Приводится описание новых для России видов и данные по их распространению.

Ключевые слова: новые для России, кортициевые грибы, *Conohypha terricola*, *Coronicium proximum*.

SUMMARY

Conohypha terricola (Burt) Jülich and *Coronicium proximum* (H. S. Jacks.) Jülich are recorded for the first time from the territory of Russia. The species were found in the Lazovsky Reserve (Primorsky Territory, Russian Far East). Data on their morphology and distribution are provided.

Key words: new for Russia, corticioid fungi, *Conohypha terricola*, *Coronicium proximum*.

УДК 582.288:633.15(571.63)

© Т. Д. Мартынюк, Л. Н. Егорова

**MYROTHECIUM VERRUCARIA — НОВЫЙ ПАТОГЕН КУКУРУЗЫ
В ПРИМОРСКОМ КРАЕ**MARTYNYUK T. D., EGOROVA L. N. *MYROTHECIUM VERRUCARIA* — A NEW PATHOGEN
OF MAIZE IN PRIMORSKY REGION

Грибы рода *Myrothecium* Tode (анаморфные грибы, *Hyphomycetes: Tuberculariales*) — широко распространенные обитатели почвы и растительных остатков, активные целлюлозоразрушители. Они являются продуцентами целого ряда антибиотиков, характеризуются в той или иной степени выраженной патогенностью по отношению к растениям и животным, способны легко адаптироваться к различным материалам (Domsch, Gams, 1970; Ellis, 1971; Tulloch, 1972; Domsch et al., 1980). В почвах Приморского края были отмечены следующие виды рода *Myrothecium*: *M. verrucaria* (Alb. et Schwein.) Ditmar, *M. roridum* Tode, *M. indicum* P. Rama Rao (сейчас это синоним целмицета *Xepicola leucotricha* (Peck) Nag Raj), *M. striatisporum* N. C. Preston (сейчас это синоним *M. cinctum* (Corda) Sacc.), *M. inundatum* Tode (Егорова, 1986). Патогенные свойства обнаружены у двух наиболее часто встречающихся видов — *M. roridum* и *M. verrucaria*. Так, возбудителем черной плесени бобов и семян сои в Приморском крае является *M. roridum* (Возбудители..., 1980). Пятнистость листьев риса вызывает *M. verrucaria*, который обнаружен и на корнях риса (Егорова, Оксенюк, 1987). Этот же гриб отмечен на Дальнем Востоке России на хвое, стволиках и корешках погибших сеянцев ели аянской (Егорова, 2003).

В 2004 г. в коллекционном питомнике Лаборатории селекции кукурузы Приморского НИИ сельского хозяйства (г. Уссурийск) на пораженных пятнистостью листьях кукурузы местного образца № 68 был обнаружен гриб, идентифицированный как *Myrothecium verrucaria* (syn. *Gliocladium fimbriatum* J. C. Gilman et E. V. Abbott, *Metarhizium glutinosum* S. A. Pope, *Starkeyomyces koorchalomoides* Agnihotr.).

Пятна на листьях (в фазе восковой спелости початков) удлиненно-эллипсоидные, желтовато-бурые с белесым центром и тонкой бурой каймой по краю, 0.5—2.5 см дл. и около 0.5 см шир., расположены вдоль жилок листа. Во влажной камере при температуре 26—28 °С на поверхности пятен образуются характерные для *Myrothecium verrucaria* спородохии — дисковидные, сидячие, до 1—5 мм в диам., сначала зеленые, затем чернеющие, с белой мицелиальной каймой, без щетинок. Конидиеносцы плотно скученные, бесцветные, гладкие, в верхней части слабоветвистые, несущие на верхушках коротких веточек тесно сжатые пучки очень узких, удлиненно-цилиндрических или слегка булавовидных фиалид. Конидии эллипсоидные, лимонovidные, яйцевидные, с усеченным основанием, оливково-зеленые, 6—10×2—4.5 мкм, с 1—2 крупными каплями масла.

Определение патогенности для кукурузы изолята, выделенного с пораженных листьев этого растения, проводилось по триаде Коха: растения трех генотипов (гибридные популяции Славянка, Ставропольская 1 и гибрид Ньютон МВ) в горшечной куль-

туре в фазе 4—6 листьев инокулировали суспензией конидий, полученных от смыва водой 10-суточной культуры гриба, выращенной на мальтозо-пептонном агаре при температуре 26°. Титр суспензии — 2.5×10 конидий на мл. Для обеспечения прилипаемости конидий добавляли препарат Твин-80 — 1 капля на 100 мл воды. Десять растений каждого генотипа инокулировали в трехкратной повторности. В контроле растения обрабатывали дистиллированной водой с добавлением Твин-80. Инокулированные растения в течение 48 ч выдерживали во влажной камере при температуре 24—26° и в дальнейшем инкубировали на стеллаже в природных условиях при колебаниях ночных и дневных температур 17—26° в течение 10 суток. Реизоляцию гриба проводили во влажной камере и на среде Чапека. Результаты проведенного исследования показали, что изученные изоляты *M. verrucaria* оказались патогенными для использованных в опыте генотипов кукурузы.

Как уже указывалось выше, симптомы болезни в природных условиях были обнаружены в фазе восковой спелости початков. При искусственном заражении установлено, что *M. verrucaria* может заражать кукурузу на более ранних этапах онтогенеза — уже в фазе 4—6 листьев, при этом пятна на листьях гибрида Ньютон МВ были более крупными, чем на листьях гибридных популяций Славянка и Ставропольская 1.

Патогенные грибы филлопланы кукурузы в Приморском крае насчитывают 20 видов из 12 родов, однако представителей рода *Myrothecium* среди них не было (Мартынюк, 2003а). Нет сведений об обнаружении их на кукурузе и в других регионах России, где возделывают эту культуру (Иващенко, 1991).

За годы фитомониторинга посевов кукурузы, который ведется с 1991 г. (Мартынюк, 2002, 2003б), это первая находка *M. verrucaria* на кукурузе в Приморском крае. Сейчас *M. verrucaria* как возбудитель болезни кукурузы не имеет хозяйственного значения, однако его патогенность для этой культуры не вызывает сомнений. Широкое распространение и частая встречаемость *M. verrucaria* в почвах региона, наряду с другими патогенными грибами из родов *Fusarium*, *Gliocladium*, *Cylindrocarpon*, способными длительное время выживать в почве в качестве сапротрофов, делает эти грибы потенциальным источником инфекции, особенно опасным для ослабленных влиянием внешней среды растений, в частности сеянцев (Егорова, 2002). Развитию этих грибов способствуют любые факторы, понижающие устойчивость семян, особенно высокая влажность воздуха и перепады температур в вегетационный период, что так характерно для муссонного климата Приморского края.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока / Под ред. З. М. Азбукиной. М.: Наука, 1980. 371 с.

Егорова Л. Н. Почвенные грибы Дальнего Востока. Гифомицеты. Л.: Наука, 1986. 192 с.

Егорова Л. Н. Гифомицеты сем. Tuberculariaceae на Дальнем Востоке // Современная микология в России: Матер. I съезда микологов России. Т. 1. М.: Национальная академия микологии, 2002. С. 49.

Егорова Л. Н. Почвенные микромицеты — возбудители болезней сеянцев хвойных на Дальнем Востоке // Ботанические исследования в азиатской России: Матер. XI съезда Русского ботанического общества. Т. 1. Барнаул: АзБука, 2003. С. 24—25.

Егорова Л. Н., Оксенюк Г. И. Возбудители грибных болезней риса в Приморском крае. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 38 с.

Иващенко В. Г. Грибные болезни стеблей и листьев кукурузы в различных эколого-географических зонах // Микология и фитопатология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 432—437.

Мартынюк Т. Д. Возбудители грибных болезней кукурузы в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2002. 23 с.

Мартынюк Т. Д. Возбудители грибных болезней листьев кукурузы (*Zea mays*) в Приморском крае // Микология и фитопатология. 2003а. Т. 37, вып. 3. С. 80—85.

Мартынюк Т. Д. Этиология и вредоносность стеблевых гнилей кукурузы в Приморском крае // Пути повышения эффективности научных исследований на Дальнем Востоке: Сб. науч. тр. / Дальневост. науч.-метод. центр РАСХН. Т. 1: Селекция и растениеводство. Новосибирск, 2003б. С. 262—267.

Domsch K. H., Gams W. Pilze aus Agrarböden. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1970. 222 S.

Domsch K. H., Gams W., Anderson T.-H. Compendium of soil fungi. London: Acad. Press, 1980. Vol. 1. 859 p.; Vol. 2. 405 p.

Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew: CMI, 1971. 608 p.

Tulloch M. The genus *Myrothecium* Tode ex Fr. // Mycological Papers. Kew: CMI, 1972. N 130. 42 p.

Приморский НИИ сельского хозяйства
Уссурийск
Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток
egorova@ibss.dvo.ru

Поступила 14 I 2009

РЕЗЮМЕ

Микобиота филлопланы кукурузы в Приморском крае пополнилась анаморфным грибом *Myrothecium verrucaria*, вызывающим пятнистость листьев. Этот гриб не был ранее известен как патоген кукурузы не только в Приморском крае, но и в России.

Ключевые слова: микобиота кукурузы, пятнистость листьев, патогенный гриб.

SUMMARY

Maize leaves mycobiota in Primorsky region is completed by anamorphic fungal pathogen *Myrothecium verrucaria*, which causes the leaf spot disease. This pathogenic fungus is reported on maize for Primorye and Russia for the first time.

Key words: maize mycobiota, leaf spot disease, pathogenic fungus.

УДК 582.28.288 (471)

© В. А. Мельник, Е. С. Попов

ВИДЫ РОДА *BACTRIDIMUM* (HYPHOMYCETES) В РОССИИMEL'NIK V. A., POPOV E. S. SPECIES OF THE GENUS *BACTRIDIMUM* (HYPHOMYCETES)
IN RUSSIA

Грибы рода *Bactridium* Kunze : Fr. (*Hyphomycetes*, *Monilialeae*) известны как сапротрофы в основном на коре и древесине деревьев. В протологе типа этого рода *B. flavum* Kunze : Fr. указывается, что гриб известен на гниющей древесине ильма, ольхи и других пород в Аргентине, Бразилии, Великобритании, Германии, Италии, Франции и Сев. Америке (Saccardo, 1886). А. А. Ячевский (1917) приводит сведения о встречаемости *B. flavum* на гниющей древесине ивы, ольхи, сосны, вяза, липы, правда, без уточнения данных о местонахождениях, откуда зарегистрированы эти находки. Хьюз (Hughes, 1966) в статье, посвященной роду *Bactridium* в Новой Зеландии, приводит сведения о его видах также на Цейлоне, в Австралии, Аргентине, Кубе, Коста-Рике, Венесуэле. Тубаки (Tubaki, 1965, 1970) добавил к этим данным сведения о встречаемости видов *Bactridium* в Панаме, Яве и Японии. В солидной сводке по грибам, обитающим на растениях и растительных продуктах США (Farr et al., 1989), упоминается *B. flavum* на *Aleurites*. В 1982 г. был описан *B. xathertum* S. M. Berch из Британской Вест-Индии (Berch, 1982), а в 1989 г. — *B. australe* B. Sutton (Sutton, 1989) из Австралии.

Таковы основные, но не исчерпывающие сведения о распространении видов *Bactridium*.

На территории России и республик бывшего СССР грибы этого рода, судя по имеющимся данным, имеют ограниченное распространение. Чаще всего в литературе отмечаются находки типа рода — *B. flavum*. Эти сведения немногочисленны.

На территории России гриб найден на сухих ветвях и стволах *Tilia mandshurica* в Приморском крае в заповеднике «Кедровая падь» (Коваль, 1972). Это единственная публикация в отечественной литературе, где упоминается род *Bactridium*. Гербарные коллекции России также содержат образцы этого вида. В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН, LE) хранятся несколько образцов этого гриба. В 1907 г. *B. flavum* был найден на древесине моста Шебалы в Михайловском Московской губ. (LE 164035), в 1924 г. — на гнилой коре неидентифицированной породы в Главном ботаническом саду (ныне БИН РАН) (LE 164039), в 1926 г. — на стволе бука в окрестностях Железноводска у горы Бештау, Терская обл. (ныне Ставропольский край) (LE 164036), в 1937 г. — на коре *Populus tremula* в Артыбаше, Алтайский край (LE 164037). В гербарии Всероссийского института защиты растений (ВИЗР, LEP) хранится образец *B. flavum*, найденный в 1927 г. на гнилом дереве в Ингушетии.

На территории других республик бывшего СССР известны всего две находки *B. flavum*.

Гриб обнаружен в 1912 г. на древесине граба в Цебельде, сведения об этой находке включены в книгу «Флора споровых растений Грузии» (1986). В 2002 г. *B. flavum*

был собран на разлагающейся древесине (валеж) в окрестностях г. Бирштонас в Литве (Пренский район, заказник Дробунгяй) (BILAS 29206).

Как видим, сведения о распространении грибов рода *Bactridium* скудны, в том числе и в России. Если сравнивать данные о распространении грибов этого рода и видов других родов гиомицетов, также известных как лигнофильные сапротрофы, то следует признать, что виды рода *Bactridium* — сравнительно редкие грибы. Поэтому обнаружение этих грибов в новой точке России представляет несомненный интерес.

К перечню упомянутых находок *B. flavum* в России следует добавить сведения об образце, найденном Е. С. Поповым в Республике Алтай. Отметим, что морфологические признаки отмеченных в литературе находок и изученных нами образцов *B. flavum* из гербариев БИН РАН (LE) и ВИЗР (LEP) несколько различаются. Преимущественно это относится к размерам конидий. Указанная находка, несомненно, также относится к этому виду. Далее приводится описание этого образца.

Bactridium flavum Kunze in Kunze et Schmidt, Mykol. H. 1: 5, 1817: Fr., Syst. Mycol. 3: 433, 1829.

Спородохии рассеянные или скученные, подушковидные, до 1 мм в диам. и 0.8 мм выс., преимущественно сидячие, от бледно-бурых до темно-оранжевых. Строма в основании спородохии из клеток перепутанной текстуры (*textura intricata*). Конидиеносцы более или менее четко дифференцированные от клеток верхней части строма, простые или разветвленные, септированные, бесцветные, 100—180 мкм дл., 5—7 мкм шир. Конидиогенные клетки голобластические, интегрированные, детерминированные, бесцветные. Конидии удлиненно-эллипсоидальные, булавовидные, реже удлиненно-ромбовидные, закругленные на верхнем и слегка усеченные на нижнем конце, имеют до 4 перегородок, с разъединительной клеткой или без нее, бледно-желтые, гладкие, (130)165—214×36.5—44 мкм, стенка конидий 2.5—3 мкм толщ. (рис. 1).

Изученный образец: Россия, Республика Алтай, Турачакский район, долины р. Ыдып (на противоположном от пос. Яйлю берегу Телецкого озера), на гнилой древесине неизвестной лиственной породы, 15 08 2008, собр. Е. С. Попов (LE 247244).

Найденный образец — вторая находка этого гриба в алтайском регионе. Прочитываем этикетку ранее собранного здесь образца: «*Bactridium flavum* K. et Schm. Ad corticem Populi tremulae. Артыбаш, Ойротск. А. О., Алтайск. кр., 31 08 1937. Leg. Singer et Vasilieva. Det. W. Tranzschel». Этикетка написана рукой В. А. Траншеля, гербарный образец имеет номер LE 164037. Заметим, что в настоящее время этот населенный пункт на берегу Телецкого озера носит название Артыбаш.

Второй образец из новых находок рода *Bactridium* в России относится к впервые обнаруженному в России виду *B. subglандis*. Приводим его описание.

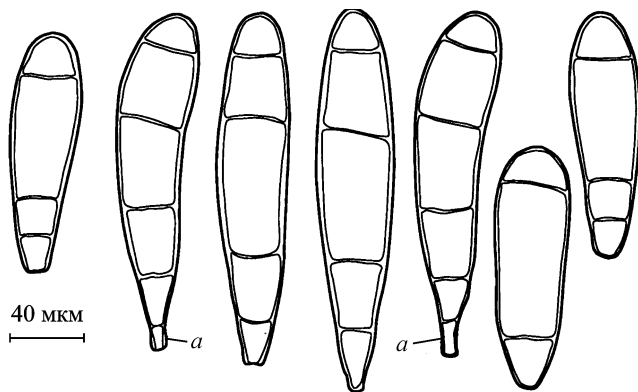


Рис. 1. *Bactridium flavum* (LE 247244): конидии и конидиогенные клетки (а).

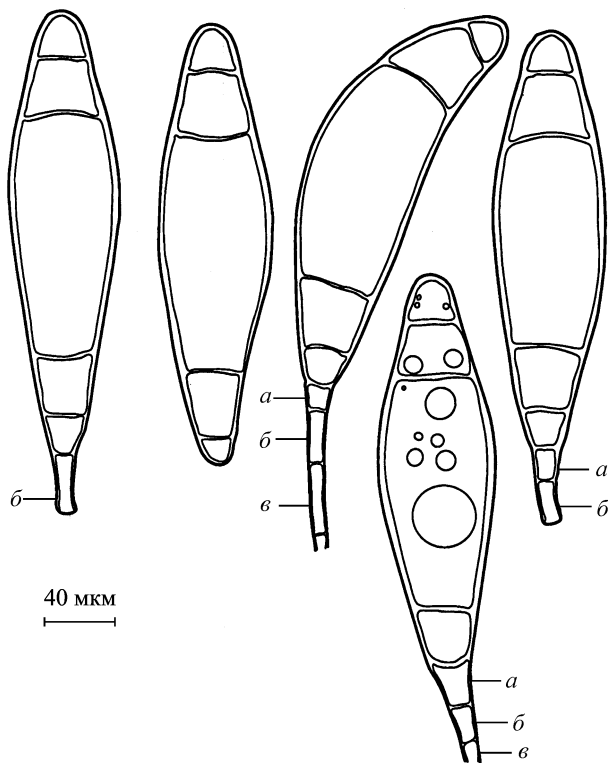


Рис. 2. *Bactridium subglandis* (LE 236606): конидии, разъединительные клетки (а), конидиогенные клетки (б) и конидиеносцы (в).

Bactridium subglandis Tubaki in Tubaki et Okuda, Trans. Mycol. Soc. Japan 22 (1): 57, 1981.

Спородохии рассеянные или скупенные, полушаровидные или почти шаровидные, до 1 мм в диам. и до 0.5 мм выс., от бледно- до оранжево-бурых. Строма в основании спородохия из клеток шариковидной текстуры (*textura globularis*) или близкой к клеткам угловатой текстуры (*textura angularis*). Конидиеносцы компактные, дифференцированные от верхних клеток стромы, простые или разветвленные в основании, бесцветные, до 180—200 мкм дл. и 8—10 мкм шир. Конидиогенные клетки голобластические, интегрированные, детерминированные, бесцветные. Конидии широковеретеновидные или удлинненно-эллипсоидальные, закругленные на верхнем конце, более или менее усеченные на нижнем конце, с 4 перегородками (при этом центральная клетка заметно крупнее, чем две верхние и две нижние), с разъединительной клеткой или без нее, от бесцветных до бледно-оранжево-желтых, гладкие, $(190)220—265 \times (47)62—65(70)$ мкм, стенка конидий 3—4 мкм толщ. (рис. 2).

Изученный образец: Россия, Приморский край, Хасанский район, заповедник «Кедровая падь», правый берег р. Кедровая в пределах 1-го км выше по течению от базы заповедника, на гниющей коре широколиственного дерева, 17 08 2005, собр. Е. С. Попов (LE 236606).

В оригинальном диагнозе этого вида написано, что конидии эллипсоидальные или булавовидные (Tubaki, Okuda, 1981), хотя, судя по приведенной в статье фотографии, они скорее удлинненно-ромбовидные, широкоэллипсоидальные. Отличительной чертой этого вида, относящегося к группе видов, конидии которых имеют 3—5 перегородок (сюда, кроме *B. flavum*, входит еще *B. ellisii* Berk. с конидиями, имеющими 3 перегородки, и *B. novae-zelandiae* S. Hughes с конидиями, имеющими до 5 перегородок),

являются очень крупные конидии. По первоописанию, у *B. subglandis* конидии имеют размер (180)210—270(290)×42—60(66) мкм, в нашем образце они (190)220—265×47(62)—65(70) мкм. Некоторая разница в размерах конидий может быть объяснена вариабельностью этого признака, обычно присущей гифомицетам с такими крупными конидиями. Поэтому мы с уверенностью относим собранный в Приморском крае образец к *B. subglandis*, описанному на гниющей древесине *Quercus crispula* из Японии. Это первая находка *B. subglandis* в России.

Добавим, что во Всероссийской коллекции микроорганизмов (ВКМ, Москва) хранится культура, названная *B. equiseticola* Milko et Dunaev (типовой штамм 2494). Указано, что гриб выделен из погруженных в воду листьев *Equisetum fluviatile*. Место сбора — Россия, Тверская обл., Ивановское водохранилище. Несмотря на все усилия, нам не удалось установить, что такой гриб был действительно описан. Скорее всего, авторы не довели дело до конца. *Bactridium equiseticola* следует отнести к группе грибов, рассматриваемых как «*nomen nudum*» («голое название»). Кодекс ботанической номенклатуры не рассматривает и не учитывает такие названия.

Можно ожидать, что в дальнейших исследованиях биологического разнообразия грибов России будут выявлены новые находки видов рода *Bactridium*, как уже зарегистрированные в стране, так и новые для микобиоты России.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант № 07-04-01408).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Коваль Э. З. Микофлора заповедника «Кедровая падь» // Тр. Биол.-почв. ин-та. Нов. сер. 1972. Т. 8 (111). С. 108—167.

Флора споровых растений Грузии / Под ред. И. Г. Нахуцришвили. Тбилиси: Мецниереба, 1986. 886 с.

Ячевский А. А. Определитель грибов. Т. 2: Несовершенные грибы. Петроград: Департамент земледелия, 1917. 803 с.

Berch S. M. *Bactridium xathertum* anam. sp. nov. from the West Indies // Mycotaxon. 1982. Vol. 14, N 1. P. 227—232.

Farr D. F., Bills G. F., Chamuris G. P., Rossman A. Y. Fungi on plants and plants products in the United States. St. Paul, Minnesota: APS Press, 1989. 1252 p.

Hughes S. J. New Zealand fungi. 8. *Bactridium* Kunze // New Zealand J. Bot. 1966. Vol. 4, N 4. P. 522—532.

Saccardo P. A. Sylloge fungorum omnium hucusque cognitorum. Patavii, 1886. Vol. 4. 807 p.

Sutton B. C. Notes on Deuteromycetes II // Sydowia. 1989. Vol. 41. P. 330—343.

Tubaki K. Notes on the Japanese Hyphomycetes. III. *Allescheriella*, *Amallospora* and *Bactridium* // Trans. Mycol. Soc. Japan. 1965. Vol. 6, N 2. P. 44—46.

Tubaki K. Notes on the Japanese Hyphomycetes. IV. Japanese species of *Bactridium* // Trans. Mycol. Soc. Japan. 1970. Vol. 11. P. 49—52.

Tubaki K., Okuda T. An undescribed species of *Bactridium* and its cultural studies // Trans. Mycol. Soc. Japan. 1981. Vol. 22. P. 55—59.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
vadim.melnik@mail.ru

Поступила 14 V 2009

РЕЗЮМЕ

Приводится обзор данных о видах рода *Bactridium* (*Hyphomycetes*, *Moniliaceae*) — *B. flavum* и *B. subglandis* в микобиоте России. Описаны недавно собранные образцы *B. flavum* с древеси-

ны неизвестной породы в Республике Алтай и *B. subglandis* с коры широколиственного дерева в Приморском крае. Последний вид впервые зарегистрирован в России.

Ключевые слова: микобиота России, светлоокрашенные гифомицеты, *Bactridium*.

SUMMARY

The survey of data on *Bactridium* spp. (*Hyphomycetes*, *Moniliaceae*) in Russian mycobiota is given. Here are known *B. flavum* and *B. subglandis*. Descriptions of recently collected *B. flavum* and *B. subglandis* specimens are given. The first specimen was found on wood of unknown tree in Republic of Altaj, the second one — on bark of broadleaved tree in Primorsky Territory. *B. subglandis* is recorded in Russia for the first time.

Key words: mycobiota of Russia, moniliaceous hyphomycetes, *Bactridium*.

УДК 632.4:635.21:582.281.257

Н. В. Мироненко, А. В. Хютти, О. С. Афанасенко

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦИЙ *SYNCHYTRIUM ENDOBIOTICUM* ПО ВИРУЛЕНТНОСТИ, АГРЕССИВНОСТИ И ДНК-МАРКЕРАМMIRONENKO N. V., KHYUTTI A. V., AFANASENKO O. S. CHARACTERISTICS OF *SYNCHYTRIUM ENDOBIOTICUM* POPULATIONS ON VIRULENCE, AGGRESSIVENESS AND DNA-MARKERS

Возбудитель рака картофеля *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. включен в перечень карантинных видов 55 государств (Распространение по странам мира..., 1987). Это облигатный внутриклеточный паразит, который поражает все органы растения-хозяина, кроме корней. Заболевание проявляется в виде наростов различной формы на клубнях, корневой шейке, столонах и ростках. Иногда признаки заболевания можно обнаружить на стеблях, листьях и цветках. Паразит сохраняется в почве после сгнивания раковых наростов в виде перезимовавших зооспорангиев, которые благодаря плотным оболочкам могут более 40 лет находиться в почве в покоящемся состоянии, не теряя жизнеспособности (Laidlaw, 1985). Заражение происходит весной благодаря контакту растения-хозяина и паразита при прорастании зооспорангиев. Широкая географическая распространенность возбудителя рака картофеля, его способность длительное время сохраняться в почве и возможность образовывать новые агрессивные патотипы в результате полового процесса свидетельствуют о высокой генетической пластичности и большой опасности этого паразита.

Известно, что географические популяции *S. endobioticum* могут различаться по агрессивности к восприимчивым сортам картофеля (Бондарь, 1989; Данченко, 1989; Ламеко, Толкачев, 1991). Этот факт необходимо учитывать при подборе восприимчивого сорта для размножения инокулюма возбудителя рака картофеля.

В настоящее время, несмотря на существующий карантинный надзор, появляются новые очаги болезни, в которых отмечаются расы патогена, ранее неизвестные для этих регионов (Potocek et al., 1991; Vaayen et al., 2006). Наличие помимо картофеля других видов растений-хозяев из семейства пасленовых, таких как томаты, белена, паслены сладко-горький, черный и желтый, физалис и другие, также может способствовать возникновению новых рас (Hampson, Naard, 1980; Шариков, 1975; Тарасова, 1978). Известно, что заражение картофеля происходит сильнее при переходе *S. endobioticum* с других пасленовых (Тарасова, 1978). Поскольку до 92 % от общего объема производимого картофеля концентрируется в индивидуальных и личных подсобных хозяйствах, трудно контролировать его сортовую чистоту (Анисимов, 2001). Это способствует не только накоплению инфекции на восприимчивых сортах, но и создает благоприятные условия для микроэволюционных изменений паразита. Отсутствие популяционных исследований *S. endobioticum*, по-видимому, связано с методическими трудностями работы с этим паразитом. Поскольку раковые наросты представляют собой разросшиеся клетки растения, заполненные зооспорами паразита, ДНК, выделенная из них, является смесью ДНК паразита и растения-хозяина. Между тем изуче-

ние генетической изменчивости паразита имеет важное значение для понимания закономерностей микроэволюции популяций и в том числе механизмов расообразования *S. endobioticum*.

Целью исследований являлась характеристика изменчивости популяций возбудителя рака картофеля различного географического происхождения по признакам вирулентности, агрессивности и молекулярным маркерам.

Материал и методы

Для инокуляции растений в лабораторных условиях были использованы образцы четырех географических популяции возбудителя рака картофеля: московской (Россия, Московская обл., Люберецкий район, п. Коренево), ленинградской (Россия, Ленинградская обл., Кировский район, п. Старая Малукса), белорусской (Белоруссия, Минская обл., п. Самохваловичи) и украинской (Украина, Черновицкая обл., Новоселицкий район, с. Бояны).

Дифференциацию патотипов и оценку агрессивности московской, белорусской и украинской популяций проводили двумя методами: заражением ростков картофеля в «компосте», содержащем перезимовавшие (покоящиеся) зооспорангии *S. endobioticum*, и от свежих раковых наростов, содержащих быстро прорастающие зооспорангии патогена, образовавшиеся летом. Агрессивность ленинградской популяции изучали только к восприимчивому сорту картофеля Лиза. Во всех экспериментах в качестве инокулята использовали свежие раковые наросты или «зооспорангиевый порошок», полученные на сорте Лиза. Этот же сорт был использован и в качестве контроля.

Для определения патотипного состава различных географических популяций *S. endobioticum* (московской, белорусской и украинской) были размножены сорта картофеля, которые ранее были использованы в качестве дифференциаторов в различных наборах (Салтыкова, 1988; Potocek et al., 1991; Stachewicz et al., 1998; Мельник и др., 1999; ОЕПР/ЕРРО, 2004). Мы объединили в один набор 20 сортов-дифференциаторов картофеля (Альма, Лорх, Полесский розовый, Свитанок киевский, Львовский белый, Пролисок, Луговской, Антарес, Ора (Мира), Аполло, Гиевонт, Фонтана, Кардула, Воловецкий, Незабудка, Спадщина, Барбара, Ресурс, Темп и Божедар), имеющихся в коллекции ВИРа. С использованием этого набора сортов возможно выявить патотипы, распространенные в бывшем СССР, — 1 (D1), 11 (M1), 13 (R2), 16 (S1), 18 (I), 20, 21, 22, а также частично идентифицировать патотипы, распространенные в Германии, — 2 (G1), 4 (P1), 5 (K1), 6 (O1), 7 (S1), 8 (F1), 9 (R1), 10 (E1), 18 (T1), Норвегии, — 2 (G1), 6 (O1), 18 (T1) и Чехии, — 15 (P2), 16 (N1), 17 (M2).

Для приготовления инокулята отбирали зрелые раковые наросты, которые размывали на кусочки размером не более 0.5 см³, укладывали тонким слоем и высушивали. Высушенные наросты растирали резиновым пестиком и просеивали через сита с отверстиями 0.25 мм. Приготовленный «зооспорангиевый порошок» хранили в воздушно-сухом состоянии.

Для приготовления «компоста» использовали легкую песчаную плодородную почву, которую перемешивали с «зооспорангиевым порошком». Для инокуляции 1 кг почвы добавляли 10—12 г «зооспорангиевого порошка». Навеску с инфекционным материалом корректировали в зависимости от жизнеспособности зооспорангиев. Оптимальной инфекционной нагрузкой считается наличие 30—40 жизнеспособных покоящихся зооспорангиев в 1 г почвы (Методические указания..., 1982; Дмитрашук, Романюк, 1999).

Известно, что покоящиеся зооспорангии возбудителя рака картофеля прорастают приблизительно на 11-е сутки после замачивания в воде (Hampson, 1986). За 10—15 суток до посадки клубней приготовленный «компост» смачивали водой и оставляли при температуре 16—18 °С. В течение этого времени не допускали его пересыхания и уплотнения.

Для стимуляции прорастания картофеля использовали воздействие переменных температур: 7 суток — при 23—25°, 5 суток — при 3—5° и в дальнейшем

при 23—25°. Для заражения *S. endobioticum* отбирали клубни с ростками до 1 мм длиной.

На дно каждого вегетационного ящика размером 40×30 см и высотой 20 см насыпали крупнозернистый песок (дренаж) слоем 3—5 см, в который, слегка вдавливая, высаживали по 10 клубней каждого сорта-дифференциатора и по 5 клубней восприимчивого сорта (контроль) в трех повторностях. После этого клубни смачивали водой и засыпали увлажненным «компостом», до получения результатов заражения поддерживали постоянную влажность компоста на уровне 70—80 % и температуру 16—18°. После того как болезнь полностью проявлялась на восприимчивом сорте, учитывали количество пораженных клубней и массу образовавшихся наростов через 2—2.5 месяца после посадки.

Здоровые, без механических повреждений образцы картофеля, имеющие ростки до 1 мм, высаживали в поддоны размером 45×35×5 см с увлажненным песком. В каждый поддон помещали по 10 клубней одного сорта в трех повторностях. До проведения инокуляции ростков на каждый клубень вокруг верхушечных ростков накладывали кольцо из изоляционной ленты шириной 2 см (SafeLine, Германия). В кольца наливали дистиллированную воду и помещали кусочек свежего нароста. Поддоны накрывали деревянными ящиками и прикрывали их влажной плотной тканью (мешковиной). Для инокуляции использовали кусочки свежих раковых наростов белого цвета размером до 1 см³ 20-суточного возраста. Инокулюм оставляли на 24 ч при температуре 12—15°, затем наросты заменяли свежими и оставляли еще на 24 ч. После этого с клубней удаляли кольца из изоляционной ленты.

Реакцию сортов картофеля на инокуляцию *S. endobioticum* оценивали через 3—4 недели по следующей шкале:

группа 1 — устойчивые. Защитный некроз охватывает отдельные эпидермальные клетки или участки ткани ростков;

группа 2 — слабовосприимчивые. Защитный некроз появляется поздно. Наличие покоящихся зооспорангиев, полностью окруженных некрозом;

группа 3 — восприимчивые. Некроз отсутствует или незначительный. Наличие покоящихся зооспорангиев без некроза. Образуются наросты или деформируются ростки.

Для ленинградской популяции возбудителя рака картофеля не проводили определения патотипного состава, а также изучение агрессивности к набору сортов вследствие недостаточного количества инокулюма.

Изучали агрессивность популяций *S. endobioticum* к шести восприимчивым сортам картофеля: Лиза, Лорх, Полесский розовый, Тулунский, Альма и Свитанок киевский (с полевой устойчивостью). Для оценки агрессивности паразита при инокуляции в компосте и свежими раковыми наростами использовали по 10 клубней каждого сорта картофеля в трех повторностях.

Изучение генетической изменчивости популяций *S. endobioticum* проводили с использованием методов генотипирования RAPD (Williams et al., 1990) и УП-ПЦР (Булат, Мироненко, 1990, 1996).

Для выделения геномной ДНК использовали только свежие раковые наросты 20—30-суточного возраста, содержащие большое количество летних тонкостенных зооспорангиев. Выделение ДНК из раковых наростов и здоровых листьев картофеля проводили по известному методу с небольшими модификациями (Bulat et al., 1998).

Наличие ДНК паразита в образцах, полученных из раковых наростов, было доказано методом ПЦР с видоспецифичными для *S. endobioticum* праймерами. Праймеры были сконструированы ван ден Бугертом с соавторами (van den Boogert et al., 2005) для обнаружения спор паразита в почве. Для анализа были отобраны образцы ДНК раковых наростов, в которых были обнаружены диагностические для паразита продукты амплификации размером 472 пар оснований (п. о.). В ДНК здорового растения этот фрагмент отсутствовал.

Поскольку ДНК, выделенная из раковых наростов, состояла из ДНК растения-хозяина и паразита, для выявления продуктов амплификации ДНК паразита использова-

ли метод, практикуемый для исследования других внутриклеточных облигатных паразитов, таких как возбудитель килы капусты *Plasmiodiophora brassicae* (Graf et al., 2004). Праймеры, использованные в работе, приведены в табл. 1.

Аmplификацию проводили в 25 мкл реакционной смеси: ($\times 1$) буфер, 0.1 mM каждого dNTP, 10 пмоль праймера, 0.5 ед. Taq ДНК-полимеразы, 10—50 нг ДНК.

Видоспецифичную ПЦР с праймерами F49 и R502 проводили по протоколу (van den Boogert et al., 2005).

Условия ПЦР со случайными праймерами следующие: денатурация ДНК при 93° — 45 с (в первом цикле денатурация проходила при 95° в течение 4 мин), отжиг праймеров при 37.5° — 45 с, синтез ДНК при 72° — 90 с (в последнем цикле синтез совершался при 72° в течение 10 мин). Всего было проведено 45 циклов.

Условия ПЦР с универсальными праймерами следующие: денатурация ДНК при 93° — 50 с (в первом цикле денатурация проходила при 95° в течение 4 мин), отжиг праймеров при 50° — 70 с, синтез ДНК при 72° — 60 с (в последнем цикле синтез проходил при 72° в течение 3 мин). Всего было проведено 30 циклов.

Для амплификации использовали термоциклер MyCycler™ (BIO-RAD). Разделение продуктов амплификации проводили методом электрофореза в 1.7%-х агарозных гелях, окрашенных бромистым этидием.

Считали, что присутствие (1) или отсутствие (0) продуктов амплификации соответствует двум аллельным состояниям одного локуса. Только полиморфные ПЦР-продукты амплификации у представителей анализируемых популяций, воспроизводимые в 2—3 повторностях, были использованы для генотипирования.

Результаты и обсуждение

Московская, украинская и белорусская популяции *S. endobioticum* были вирулентны к восприимчивым сортам Лорх, Полесский розовый, Альма и к сорту Свитанок киевский, имеющему полевую устойчивость. Симптомы поражения не развивались ни на одном из устойчивых тест-сортов, однако реакция на заражение различными популяциями восприимчивых сортов была неодинаковой. При заражении ростков картофеля в «компосте» все популяции *S. endobioticum* поражали восприимчивые сорта Лорх, Полесский розовый и Альма, но количество пораженных клубней сорта Альма для белорусской и украинской популяций составляло 10 и 50 % соответственно, в то время как для московской популяции не менее 80 %. Сорт Свитанок киевский поражали только московская и украинская популяции (80 и 70 % соответственно). Сорт Львовский белый, обладающий полевой устойчивостью, не поражала ни одна из популяций. Таким образом, белорусская популяция обладает самой слабой агрессивностью и при заражении ростков картофеля в «компосте» может успешно развиваться и образовывать наросты лишь на сортах Лорх и Полесский розовый.

При заражении ростков сортов-дифференциаторов от свежих раковых наростов *S. endobioticum* было установлено, что все образцы популяций относятся к первому (D1) патотипу. Как и в опыте с заражением в «компосте», все географические популяции паразита были вирулентны к восприимчивым сортам и к сорту с полевой устойчивостью Свитанок киевский, но были авирулентны ко всем остальным тест-сортам.

На относительно устойчивом сорте Львовский белый наросты не развивались после инокуляции образцами всех трех популяций паразита. Сорт Свитанок киевский, который не был поражен в «компосте» при инокуляции белорусской популяцией, при заражении ростков от свежих раковых наростов был поражен на 30 %, тогда как при инокуляции московской и украинской популяциями на 80 и 90 % соответственно. Таким образом, использование двух методов инокуляции картофеля возбудителем рака позволило определить, что все образцы популяций относятся к первому патотипу. Несмотря на это, реакция восприимчивых сортов при инокуляции образцами различных популяций была неодинаковой. Для выявления и определения наиболее агрессивной и вирулентной популяции первого (D1) патотипа была изучена агрессивность различ-

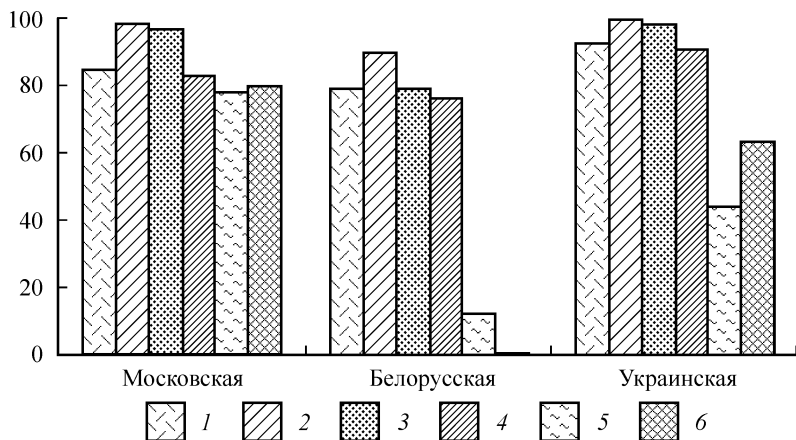


Рис. 1. Количество пораженных клубней при заражении ростков картофеля в «компосте», содержащем покоящиеся зооспорангии *S. endobioticum*.

По оси абсцисс — популяции: 1 — Лиза, 2 — Лорх, 3 — Полесский розовый, 4 — Тулунский, 5 — Альма, 6 — Свитанок киевский; по оси ординат — число пораженных клубней, %.

ных географических популяций к восприимчивым сортам картофеля (Лиза, Лорх, Полесский розовый, Тулунский, Альма) и сорту с полевой устойчивостью Свитанок киевский.

Наименьшее количество пораженных клубней было у сортов Альма и Свитанок киевский при заражении ростков картофеля в «компосте» белорусской (12 и 0 %) и украинской (42 и 62 %) популяциями соответственно. Восприимчивые сорта Лиза и Лорх были поражены на 80—99 % (рис. 1).

Средняя масса наростов, полученная при заражении клубней различными географическими популяциями *S. endobioticum*, была неодинаковой. Наибольшая масса наростов была получена на высоковосприимчивых сортах Лиза и Лорх независимо от популяции (рис. 2). При размножении ленинградской популяции в «компосте» на вос-

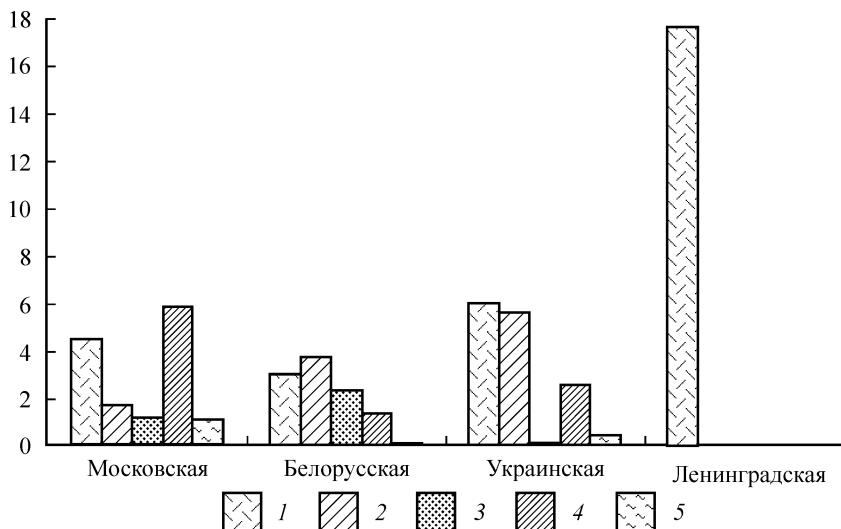


Рис. 2. Масса наростов, полученных при заражении ростков картофеля популяциями *S. endobioticum* в «компосте».

По оси абсцисс — популяции: 1 — Лиза, 2 — Лорх, 3 — Полесский розовый, 4 — Тулунский, 5 — Альма, 6 — Свитанок киевский; по оси ординат — масса наростов, г.

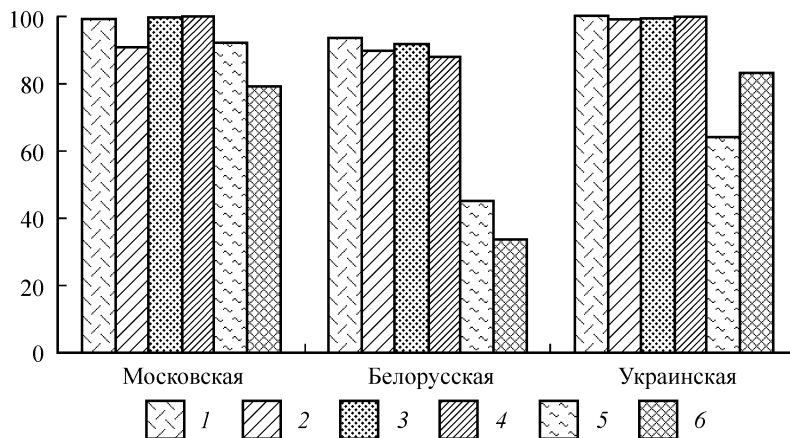


Рис. 3. Количество пораженных клубней при заражении ростков картофеля свежими раковыми наростами.

По оси абсцисс — популяции: 1 — Лиза, 2 — Лорх, 3 — Полесский розовый, 4 — Тулунский, 5 — Альяма, 6 — Свитанок киевский; по оси ординат — количество пораженных клубней, %.

приимчивом сорте Лиза в течение трех лет наблюдалось 100%-е поражение клубней, средняя масса наростов составляла 18 г, а отдельные достигали 70 г, что позволяет считать эту популяцию высокоагрессивной к данному сорту (рис. 2).

При заражении ростков восприимчивых сортов картофеля от свежих раковых наростов самая низкая агрессивность была отмечена также у белорусской популяции, которая достаточно слабо поражала восприимчивые сорта Альяма и Свитанок киевский (42 и 31 % соответственно) в отличие от московской (91 и 80 %) и украинской (62 и 83 %) популяций. Сорта Лиза, Лорх, Полесский розовый и Тулунский были поражены всеми популяциями не менее чем на 85 % (рис. 3).

Таким образом, географически отдаленные популяции возбудителя рака картофеля различаются по агрессивности, что необходимо учитывать при подборе инфекционного материала для оценки устойчивости образцов картофеля.

Протестирована способность ряда случайных и универсальных праймеров амплифицировать определенный участок генома паразита (табл. 1). Для дальнейшей работы были отобраны один универсальный (AS4) и три случайных (ОРА-09, ОРА-10, ОРИ-10) праймера, с помощью которых были получены продукты амплификации ДНК растения и паразита.

На рис. 4 приведен результат генотипирования образцов ДНК здоровых растений сорта Лиза и раковых наростов из двух популяций. Очевидно, что спектры амплифицированной ДНК раковых наростов очень сходны (или идентичны) со спектрами ДНК растения-хозяина. Только продукты амплификации раковых наростов, отсутствующие в «контрольных» спектрах ДНК здоровых растений, можно считать результатом амплификации ДНК паразита. Из четырех случайных праймеров только у одного (ОРА-09) был выявлен четкий полиморфный продукт амплификации, который отсутствовал в спектрах ДНК растений (рис. 4, образцы № 1 и 3). Этот фрагмент отсутствовал в спектре ДНК другого ракового нароста (дорожка 4) и может считаться полиморфным продуктом амплификации ДНК паразита.

В результате исследования образцов московской, ленинградской, белорусской и украинской популяций с четырьмя подобранными праймерами было получено 6 полиморфных ДНК фрагментов паразита, наличие или отсутствие которых характеризует генотип паразита, доминирующий в анализируемом наросте. В табл. 2 представлены суммарные данные генотипирования раковых наростов четырех образцов популяций паразита. Всего среди 38 взятых для анализа раковых наростов выявлено 19 генотипов.

Праимеры, использованные для амплификации ДНК *S. endobioticum*

Наименование праймера	Последовательность	Ссылка
Случайные праймеры		
OPA-01	5'-CAg gCC CTT C-3'	Operon Technologies, Inc. (Alameda, CA)
OPA-08	5'-gTg ACg TAg g-3'	
OPA-09	5'-ggg TAA CgC C-3'	
OPA-10	5'-gTg ATC gCA g-3'	
OPB-11	5'-gTT TCg CTC C-3'	
OPI-9	5'-Tgg AgA gCA g-3'	
OPI-10	5'-ACA ACg CgA g-3'	
Универсальные праймеры		
AS4	5'-TgT ggg CgC TCg ACA C-3'	Lubeck et al., 1999
AS15inv	5'-CAT TgC Tgg CgA ATC gg-3'	Bulat et al., 2000
Видоспецифичные праймеры для <i>S. endobioticum</i>		
F49	5'-CAA CAC CAT gTg AAC Tg-3'	Van den Boogert et al., 2005
R502	5'-ACA TAC ACA ATT CgA gTT T-3'	

Три генотипа (1G, 2G и 4G) встречались чаще, чем в одной популяции. Большинство генотипов оказалось уникальными для каждой популяции: в образце украинской популяции из 7 выявленных генотипов — 5, в Московской обл. из 3 генотипов — 2, в Ленинградской обл. из 11 генотипов — 9, в Белоруссии из 4 только один не встречался в других популяциях. Только в московской популяции выявлено доминирование одного уникального генотипа (11G), в остальных популяциях они были представлены единичными изолятами.

Полученные результаты позволяют утверждать существование генетических различий между индивидуумами паразита внутри популяции, а также различий между

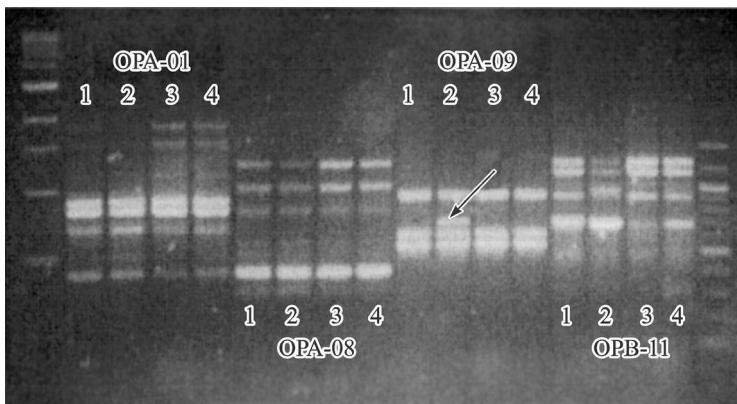


Рис. 4. Спектры ДНК растений картофеля и раковых наростов, полученные в результате амплификации со случайными праймерами.

Образцы ДНК: 1 — растение, 2 — раковый нарост из белорусской популяции, 3 — растение, 4 — раковый нарост из украинской популяции. Крайние «дорожки» — маркеры молекулярной массы. *Стрелкой* обозначен полиморфный ДНК фрагмент у образца из ракового нароста размером 700 п. о.

Встречаемость генотипов в образцах популяций *S. endobioticum* из Белоруссии, Украины, Московской и Ленинградской областей

Гено-тип	Характеристика генотипов по наличию ПЦР-продуктов						Число генотипов в образце популяции			
	ОРА-10 (750 п. о.)	ОРА-09 (700 п. о.)	ОРА-09 (730 п. о.)	ОРИ-10 (620 п. о.)	АС4 (600 п. о.)	АС4 (500 п. о.)	Б	У	М	Л
1G	0	0	0	0	0	0	1	2		2
2G	1	0	0	0	0	0	3	1	3	1
3G	0	0	0	0	1	1	1			
4G	1	1	0	0	0	0	3			1
5G	1	1	1	1	1	1		1		
6G	1	0	0	0	1	0		1		
7G	0	0	0	1	1	0		1		
8G	0	0	0	0	1	0		1		
9G	1	1	1	0	1	0		1		
10G	1	1	0	0	1	1			1	
11G	1	0	1	0	0	0			5	
12G	1	0	1	0	0	1				2
13G	1	0	1	1	0	1				1
14G	0	0	0	1	1	1				1
15G	0	1	1	0	1	1				1
16G	1	1	1	0	1	1				1
17G	0	0	1	0	1	1				1
18G	1	1	0	0	0	1				1
19G	0	1	0	0	0	1				1

Примечание. Б — белорусская, У — украинская, М — московская, Л — ленинградская популяции; 1 — наличие ПЦР-продукта, 0 — его отсутствие.

популяциями. Различный сортимент возделываемого картофеля и почвенно-климатические условия являются факторами отбора наиболее приспособленных генотипов. Поскольку законодательство Российской Федерации разрешает возделывать устойчивые сорта в очагах рака, создаются условия для формообразовательных процессов, интенсивность которых будет тем выше, чем выше изменчивость природных популяций. В таких очагах существует потенциальная опасность возникновения новых патотипов с измененной вирулентностью и агрессивностью.

Данная работа является первой попыткой обнаружить генетическую изменчивость *S. endobioticum* внутри и между популяциями с использованием ДНК-маркеров. Несмотря на отсутствие отличий по вирулентности к набору сортов-дифференциаторов, образцы популяций из Московской обл., Белоруссии и Украины различались по агрессивности к 6 восприимчивым сортам картофеля. Эти популяции имели также существенные различия по генотипическому и патогинному составу. Для того чтобы проводить более детальные исследования генотипического и патогинного состава популяций в будущем, необходимы методические разработки для получения моноспоровых изолятов и поддержания генетически однородных линий паразита.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 08-04-00447).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анисимов Б. В. Сортовые ресурсы и качество семенного картофеля. М.: Наука, 2001. 140 с.
- Булат С. А., Мироненко Н. В. Видовая идентичность фитопатогенных грибов *Rylenophora teres* Drechsler. и *Rylenophora graminea* Ito and Kurib. // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24. С. 435—441.
- Булат С. А., Мироненко Н. В. Идентификация грибов и анализ их генетической изменчивости методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с геноспецифичными и неспецифичными праймерами // Генетика. 1996. Т. 32, № 2. С. 165—183.
- Бондарь А. С. Внутривидовая неоднородность возбудителя рака картофеля // Защита растений. 1989. № 9. С. 36—37.
- Данченко М. И. Биологические особенности обычной расы возбудителя рака картофеля различного географического происхождения // Защита растений. Минск: Ураджай, 1989. Вып. 14. С. 32—35.
- Дмитрашук В. Е., Романюк О. П. Методы ракодиагностики // Защита растений. 1999. № 10. С. 39.
- Ламеко С. И., Толкачев Б. С. Усовершенствованная методика оценки картофеля на устойчивость к раку // IX Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск: БелНИИНТИ, 1991. Т. 2. С. 229—230.
- Мельник П. А., Малахова Е. Л., Мовчан Н. А. Дополнение к международному тест-сортименту // Защита растений. 1999. № 5. С. 24—25.
- Методические указания по испытанию картофеля на ракоустойчивость / Сост. Л. П. Салтыкова, В. П. Тарасова. Л.: ВИР, 1982. 52 с.
- Распространение и по странам мира карантинных для СССР вредителей, болезней растений и сорняков. М.: Госагропром, 1987. 38 с.
- Салтыкова Л. П. Дифференциация патотипов возбудителя рака картофеля // Защита растений. 1988. № 11. С. 37—38.
- Тарасова В. П. Рак картофеля. Л.: Колос, 1978. 72 с.
- Шариков К. Е. О поражении раком различных представителей семейства пасленовых // Проблемы онкологии и тератологии растений (Итоговый сборник I Всесоюз. совещ. по проблеме патологических новообразований у растений). Л.: Наука, 1975. С. 398—399.
- Vaayen R. P., Cochijs G., Hendriks H., Meffert J. P., Bakker J., Bekker M., van den Boogert P. H. J. F., Stachewicz H., van Leeuwen G. C. M. History of potato wart disease in Europe — a proposal harmonization in defining pathotypes // *Europ. J. Plant Pathol.* 2006. Vol. 116. P. 21—31.
- Bulat S., Lubeck M., Mironenko N., Jensen D. F., Lubeck P. S. UP-PCR analysis and ITS1 ribotyping of strains of *Trichoderma* and *Gliocladium* // *Mycol. Res.* 1998. Vol. 102. P. 933—943.
- Bulat S. A., Lubeck M., Alekhina I. A., Jensen D. F., Knudsen I. M. B., Lubeck P. S. Identification of a universally primed — PCR — derived sequence-characterized amplified region marker for an antagonistic strain of *Clonostachys rosea* and development of a strain-specific PCR detection assay // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66. P. 4758—4763.
- Graf H., Fahling M., Siemens J. Chromosome polymorphism of obligate biotrophic parasite *Plasmiodiophora brassicae* // *J. Phytopathology.* 2004. Vol. 152. P. 86—91.
- Hampson M. C., Haard N. F. Pathogenesis of *Synchytrium endobioticum*: Infector responses in potato and tomato // *Can. J. Plant Pathol.* 1980. Vol. 2. P. 143—147.
- Hampson M. C. Sequence of events in the germination of the resting spore of *Synchytrium endobioticum*, European pathotype 2, the causal agent of potato wart disease // *Can. J. Plant Pathol.* 1986. Vol. 64. P. 2144—2150.
- Laidlaw W. M. R. A method for the detection of the resting sporangia of potato wart disease (*Synchytrium endobioticum*) in the soil of old outbreak sites // *Potato Res.* 1985. N 28. P. 223—232.
- Lubeck M., Alekhina I. A., Lubeck P. S., Jensen D. F., Bulat S. A. Delineation of *Trichoderma harzianum* into two different genotypic groups by a highly robust fingerprinting method, UP-PCR, and UP-PCR product cross-hybridisation // *Mycol. Res.* 1999. Vol. 103. P. 289—298.

O E P P / E P P O. EPPO Standards PM 7/28. Diagnostic protocols for regulated pests: *Synchytrium endobioticum* // Bull. OEPP/EPPO. 2004. Vol. 34. P. 213—218.

Potoček J., Krajičková K., Klábzubová S., Krejcar Z., Hnízdil M., Novák F., Perlová V. Identification of new *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc. pathotypes in Czech Republic // Ochrana Rostlin. 1991. Vol. 27. P. 191—205.

Stachewicz H., Langerfeld E. *Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Perc.: Zur Geschichte des Kartoffelkrebes in Deutschland // Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft. Berlin; Dahlem, 1998. H. 335. S. 39.

Van den Boogert P. H. J. F., Gent-Pelzer M. P. E., Bonants P. J. M., De Boer S. H., Wander J. G. N., Levesque C. A., van Leeuwen G. C. M., Baayen R. P. Development of PCR — based methods for the quarantine phytopathogen *Synchytrium endobioticum*, causal agent of potato wart disease // Europ. J. Plant Pathol. 2005. Vol. 113. P. 47—57.

Williams J. G. K., Kubelik A. R., Livak K. J., Rafalski J. A., Tingey S. V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers // Nucl. Acids Res. 1990. Vol. 18. P. 6531—6535.

ВИИИ защиты растений
Санкт-Петербург
nina2601mir@mail.ru

Поступила 19 V 2009

РЕЗЮМЕ

Методом молекулярного генотипирования (ПЦР со случайными и универсальными праймерами) изучили генотипическую изменчивость образцов популяций возбудителя рака картофеля *Synchytrium endobioticum* из Московской и Ленинградской областей, Белоруссии и Украины. Подобраны один универсальный и три случайных праймера, с помощью которых выявлены различия между образцами ДНК раковых наростов и здоровой тканью растения-хозяина. Обнаружена генотипическая изменчивость внутри и между популяциями паразита, несмотря на то что все образцы популяций возбудителя рака картофеля были отнесены к первому патотипу.

Ключевые слова: *Synchytrium endobioticum*, географические популяции, вирулентность, агрессивность, ДНК-маркеры.

SUMMARY

Genetic variability of populations of *Synchytrium endobioticum* isolated from Moscow and Leningrad regions, Byelorussia and Ukraine was studied by RAPD and UP-PCR analyses. There were selected three random and one universal primers which can distinguish DNA of potato warts and healthy potato. In spite of all four population samples of *S. endobioticum* were tested as pathotype 1 (1D) we found genotypic variability inside and between populations of pathogen.

Key words: *Synchytrium endobioticum*, geographic populations, virulence, aggressiveness, DNA-markers.

УДК 582.287(571.65)

© Н. А. Сазанова

**НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О МАКРОМИЦЕТАХ ЗАПОВЕДНИКА
«МАГАДАНСКИЙ»**SAZANOVA N. A. THE NEW DATA ABOUT MACROMYCETES OF THE «MAGADANSKY»
NATURE RESERVE

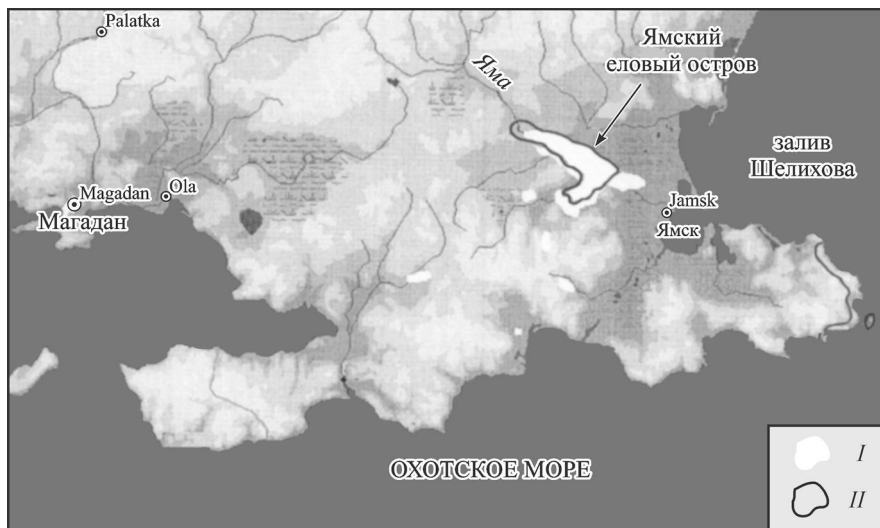
Флористические списки являются основой не только для охраны и сохранения видового разнообразия заповедных участков, но и для проведения мониторинговых мероприятий в связи с меняющейся экологической ситуацией под воздействием антропогенного пресса. В связи с этим актуально проводить исследования еще не изученных или слабо изученных территорий.

Заповедник «Магаданский», организованный в 1982 г., состоит из четырех участков, разбросанных по территории Магаданской обл. на сотни километров (Задальский и др., 1999). Разрозненность и удаленность участков сказывается на неравномерном изучении микобиоты (Сазанова, 2006). В настоящее время имеются публикации по видовому составу грибов только для Кава-Челомджинского участка заповедника (Сазанова, 1996, 2001). Для Ямского участка приводится только 8 видов афиллофороидных базидиомицетов (Говорова, Сазанова, 2003).

Ямский участок заповедника относится к области тундрово-таежных (с участием лесотундры) гор Охотского побережья (Ракита, 1970), расположен в области распространения многолетней мерзлоты островного типа (Томирдиаро, 1970) и отнесен А. Т. Реутт (1970) к горной геоботанической области кедровых стлаников и лиственнично-березовых лесов Охотского побережья. Он включает в себя долину р. Ямы, прибрежную зону п-ова Пьягина и Ямские острова. По природным условиям и растительности его территория отличается от других участков заповедника «Магаданский».

В микологическом плане наибольший интерес представляет Ямское лесничество, где встречается ель сибирская (59°20'—59°50' с. ш., 153°20'—153°55' в. д.) — реликт темнохвойной тайги, изолированный участок распространения которой находится в 650 км от основного ареала (см. рисунок). Ямский еловый остров является одним из важнейших рефугиумов темнохвойно-таежной флоры на севере Дальнего Востока, где нашли убежище не только ель, но и многие другие виды растений (Беркутенко и др., 1989; Мочалова, Хорева, 1999). Имеются многочисленные публикации, посвященные ели сибирской на севере Охотского побережья (Васильев, 1945; Стариков, 1958; Науменко, 1964; Шаткаускас, Волобуева, 1983; Розенберг, Дюкарев, 1986; Мочалова, 1996), но наиболее новые данные о границах ее распространения приводятся в работах Е. А. Андрияновой и О. А. Мочаловой (2002). Обсуждается вопрос о происхождении и возрасте елового рефугиума в бассейне р. Ямы (Мочалова, Андриянова, 2004).

Фрагментарные сборы грибов на территории Ямского участка производились О. А. Мочаловой (1998—2006 гг.), Е. А. Андрияновой (2002, 2006 гг.), В. А. Зелен-



Ямский участок заповедника «Магаданский» (Ямский еловый остров).

I — местонахождения ельников, II — граница заповедника.

ским (2003 г.) попутно с флористическими исследованиями высших сосудистых растений, а также автором статьи в 2003 и 2006 гг.

В результате проведенных исследований для Ямского участка заповедника выявлено 169 видов макромицетов, из них 91 вид приводится впервые для заповедной территории (в списке они отмечены звездочкой). В коллекции присутствуют 2 вида лишенизированных симбиотрофов (*Lichenomphalia umbellifera* и *L. alpina*) с о. Матыкиль (Ямские острова).

Новыми для Магаданской обл. оказались 27 видов: *Amanita vaginata* var. *alba*, *Bisporella citrina*, *Chlorociboria aeruginascens*, *Cortinarius alnetorus*, *C. biformis*, *C. gentilis*, *C. sanguineus*, *C. stillatitius*, *Crepidotus lundellii*, *C. luteolus*, *C. occidentalis*, *C. subverrucisporus*, *Entoloma juncinum*, *E. turbidum*, *Exidia saccharina*, *Galerina dimorphocystis*, *Gomphus clavatus*, *Gymnopilus picreus*, *Hydropus paradoxus*, *Loreleia marchantiae*, *Micromphale brassicolens* var. *brassicolens*, *Mycena megaspora*, *Mycena stylobates*, *Multiclavula vernalis*, *Omphalina discorosea*, *Psathyrella gracilis*, *P. piluliformis*.

Уже по фрагментарным сборам выяснилось, что в сообществах с участием ели является целый комплекс своеобразных видов, вступающих с ней в симбиоз или специализирующихся на разложении еловой древесины и хвои, а также поражающих живые деревья. В таких местообитаниях выявлено 46 видов, из них 8 видов являются типичными симбиотрофами ели. Специфичными сапротрофами на хвое и трухлявой древесине ели оказались 10 видов, тогда как 1 вид (*Phellinus chrysoloma*) паразитирует на живых елях.

Далее приводится список видов, собранных на территории Ямского участка заповедника «Магаданский». Несколько видов зарегистрированы с территории заказника «Малкачанские тундры», который по правобережью граничит с Ямским лесничеством заповедника. Образцы хранятся в гербарии Института биологических проблем Севера ДВО РАН (MAG). Порядки и семейства приводятся по системе, принятой в 10-м выпуске «Словаря грибов» (Kirk et al., 2008). Номенклатура грибов принята и сверена по Index Fungorum (сайт <http://www.indexfungorum.org>). Сокращения имен авторов даны в соответствии с публикацией П. М. Кирка и А. Е. Энселла (Kirk, Ansell, 1992). Для видов, которые ранее указывались под другим названием, приводятся синонимы.

ASCOMYCOTA

ASCOMYCETES

LEOTIOMYCETES

LEOTIOMYCETIDAE

HELOTIALES

GEOGLOSSACEAE

**Geoglossum umbratile* Sacc. — горелое тундровое болото вдоль р. Халанчиги, среди мхов, 11 09 2006 (собр. Е. А. Андриянова).

HYALOSCYPHACEAE

**Lachnellula laricis* (Cooke) Dharné — р. Студеная, высокопойменный лиственничник с редкими тополями и чозениями, на веточках лиственницы, 13 09 2003.

INCERTAE SEDIS

**Bisporella citrina* (Batsch) Korf et S. E. Carp. — р. Студеная, среднепойменные леса, на валеже ольхи и чозении, 12 09 2003.

**Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse ex C. S. Ramamurthi, Korf et L.R. Batra — р. Студеная, среднепойменный тополево-чозениевый лес, на валежном стволе чозении, 13 09 2003.

RHYTISMATALES

CUDONIACEAE

Spathularia flavida Pers. — р. Студеная, высокопойменный лиственничник, на опаде хвои, 13 09 2003.

PEZIZOMYCETES

PEZIZOMYCETIDAE

PEZIZALES

CALOSCYPHACEAE

**Caloscypha fulgens* (Pers.) Boud. — р. Халанчига, горелый лиственничник, на обгорелой почве среди мхов, 06 09 2006.

PYRONEMATACEAE

**Octospora humosa* (Fr.) Dennis — р. Халанчига, горелый лиственничник, на почве, 06 09 2006.

Scutellinia scutellata (L.) Lambotte — р. Студеная, среднепойменный редкоствольный чозеник, у основания чозении, на коре, 12 09 2003.

RHIZINACEAE

**Rhizina undulata* Fr. — р. Халанчига, горелый лиственничник, на свежей гари с маршанцией, 06 09 2006.

SORDARIOMYCETES

HYPOCREOMYCETIDAE

HYPOCREALES

NECTRIACEAE

**Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. — р. Студеная, старая пойма, лиственничник с редкими тополями и чозениями, на опавших ветках черемухи, 13 09 2003.

XYLARIOMYCETIDAE

XYLARIALES

XYLARIACEAE

**Annulohyphoxylon multiforme* var. *multiforme* (Fr.) Y. M. Ju, J. D. Rogers et H. M. Hsieh (= *Hyphoxylon multiforme* (Fr.) Fr.) — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на ветках и стволах ольхи и ивы, 12 09 2003.

**Daldinia occidentalis* Child — р. Студеная, высокая пойма, ложбина, ивово-ольховый лес, на ольхе, 13 09 2003.

BASIDIOMYCOTA

BASIDIOMYCETES

AGARICOMYCETES

AGARICOMYCETIDAE

AGARICALES

AGARICACEAE

**Cystoderma amianthinum* f. *rugosoreticulatum* (F. Lorinser) A. H. Sm. et Singer — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Cystodermella granulosa (Batsch) Harmaja (= *Cystoderma granulorum* (Batsch) Fayod) — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**Lycoperdon perlatum* Pers. — р. Малкачан, сухая кустарничковая тундра, на почве, 26 07 1998 (собр. О. А. Мочалова).

**L. pyriforme* Schaeff. — р. Яма, пойменный лес, на гнилой древесине, 14 09 2003 (собр. В. А. Зеленский).

AMANITACEAE

**Amanita regalis* (Fr.) Michael — Малкачанские тундры, терраса приморская, кустарничковая сухая тундра с *Betula exilis*, 17 07 1998 (собр. О. А. Мочалова).

**Amanita vaginata* var. *alba* Gillet — устье р. Студеной, пойменный ивово-ольховый лес злаковый, сыровая низкая пойма, 02 09 1997 (собр. О. А. Мочалова).

A. vaginata (Bull.) Lam. — верховья р. Халанчиги, каменноберезняк с ольхой папоротниковый, 08 09 2006 (собр. О. А. Мочалова).

CORTINARIACEAE

**Cortinarius alnetorum* (Velen.) M. M. Moser — бассейн р. Ямы, ольховый лес, 10 09 2002 (собр. Е. А. Андриянова).

**C. biformis* Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, среди подстилки и хвои, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**C. caperatus* (Pers.) Fr. (= *Rozites caperatus* (Pers.) P. Karst.) — верховья р. Халанчига, склоновый каменноберезняк с ольхой папоротниковый, 08 09 2006 (собр. О. А. Мочалова).

C. collinitus (Pers.) Fr. — р. Халанчига, разреженный лиственничник с кедровым стлаником и березкой, 06 09 2006.

**C. gentilis* (Fr.) Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**C. hemitrichus* (Pers.) Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**C. sanguineus* (Wulfen) Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**C. stillatitius* Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**C. tubarius* Ammirati et A. H. Sm. — р. Студеная, присклоновая болотина с березкой тошей, среди сфагновых мхов, 11 09 2003.

**C. uliginosus* Berk. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, 12 09 2003.

CYPHELLACEAE

**Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухостое и ослабленных деревьях ольхи и чозении, 11 и 12 09 2003.

ENTOLOMATACEAE

**Entoloma juncinum* (Kühner et Romagn.) Noordel. — р. Студеная, высокопойменный лиственничник с редкими тополями и чозениями, 13 09 2003.

**E. turbidum* (Fr.) Quél. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

HYGROPHORACEAE

Ampulloclitocybe clavipes (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys (= *Clitocybe clavipes* (Pers.) P. Kumm.) — р. Студеная, высокопойменный лиственничник брусничный (бровка), среди хвои, 13 09 2003.

**Hygrophorus hypothejus* (Fr.) Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

H. lucorum Kalchbr. — р. Студеная, высокопойменный лиственничник, 13 09 2003.

H. speciosus Peck — р. Халанчига, лиственничник с елью разнотравно-моховой, 06 09 2006.

**Lichenomphalia alpina* (Britzelm.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys (= *Omphalina luteovitellina* (Pilát et Nannf.) M. Lange) — Ямские острова, о. Матгыкиль, травяно-моховой склон, внизу под скалами, 27 06 2005 (собр. О. А. Мочалова).

L. umbellifera (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys (= *Omphalina ericetorum* (Bull.) M. Lange) — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, среди мха, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова); Ямские острова, о. Матгыкиль, сырые замоховелые скалы под гребнем на северном склоне, 27 06 2005 и 24 07 2006 (собр. О. А. Мочалова).

INOCYBACEAE

**Crepidotus caspari* Velen. (= *C. lundellii* Pilát) — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ивы и чозении, 12 09 2003; там же, тополево-чозениевый лес, на коре тополя и чозении, 13 09 2003.

**C. luteolus* (Lambotte) Sacc. — р. Студеная, низкая пойма, на валеже чозении или тополя, 13 09 2003.

**C. occidentalis* Hesler et A. H. Sm. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи, 12 09 2003.

**C. subverrucisporus* Pilát — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи и ивы, 11 и 12 09 2003.

Phaeomarasmius erinaceus (Pers.) Scherff. ex Romagn. — р. Халанчига, устье р. Сердце-Камень, ольховниковые заросли, на веточках ольховника, 06 09 2006.

**Tubaria conspersa* (Pers.) Fayod — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на замшелой валежной иве, 12 09 2003.

LYOPHYLLACEAE

**Calocybe onychina* (Fr.) Donk — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на хвое лиственницы, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Hypsizygus ulmarius (Bull.) Redhead — р. Студеная, лиственничник с редкими тополями и чозениями, на валеже чозении, 13 09 2003; кордон «Халанчига», на пне чозении, 08 09 2006.

MARASMIACEAE

**Hydropus paradoxus* M. M. Moser — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес напротив базы, на валеже ивы удской, 12 09 2003.

**Micromphale brassicolens* var. *brassicolens* (Romagn.) P. D. Orton — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, среди подстилки и веточек, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Mycetinis scorodonius (Fr.) A.W. Wilson (= *Marasmius scorodonius* (Fr.) Fr.) — р. Студеная, старопойменный лиственничник, на хвое, 13 09 2003; р. Спокойная, елово-лиственничный лес, на еловом опаде, 06 и 07 10 2001 (собр. О. А. Мочалова).

MYCENACEAE

Mycena acicula (Schaeff.) P. Kumm. — р. Студеная, редкоствольный чозенник по высокому берегу (территория базы), на подстилке из чозении и шиповника, 13 09 2003.

**M. epipterigia* var. *viscosa* (Secr. ex Maire) Ricken — р. Студеная, высокопойменный лиственничник, в основании пня, под корой лиственницы, 13 09 2003; р. Халанчига, напротив устья р. Сердце-Камень, редкостойный лиственнично-еловый лес, 08 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

**M. filopes* (Bull.) P. Kumm. — р. Студеная, редкоствольный чозенник по высокому берегу, вокруг ствола чозении, на подстилке из листьев чозении и шиповника, 13 09 2003.

**M. megaspora* Kauffman (= *M. uracea* Pearson) — р. Халанчига, горельниковая тундра, среди растительных остатков, 06 09 2006.

**M. haematopus* (Pers.) P. Kumm. — кордон «Халанчига», на пне чозении, 08 09 2006.

**M. polygramma* (Bull.) Gray — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на трухлявой древесине, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**M. stylobates* (Pers.) P. Kumm. — р. Студеная, лиственничник, на веточках лиственницы, 13 09 2003.

**M. vitilis* (Fr.) Quél. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на валеже ели, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**M. vulgaris* (Pers.) P. Kumm. — р. Халанчига, лиственничник с елью кустарничково-моховой, среди мхов, 08 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

* *Panellus serotinus* (Pers.) Kühner — р. Студеная, пойменный ольхово-ивовый лес, на ольхе, 11 и 12 09 2003.

* *P. stipticus* (Bull.) P. Karst. — р. Яма, среднепойменный тополево-ольхово-ивовый лес, на упавшей ольхе, 05 10 2001 (собр. О. А. Мочалова).

**Tectella operculata* (Berk. et M. A. Curtis) Earle (= *T. patellaris* (Fr.) Murrill) — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи, 12 09 2003.

Xeromphalina caudicinalis (With.) Kühner et Maire — р. Студеная, лиственнично-еловый лес, на хвойном опаде, 03 10 2001 и 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова); там же, среднепойменный ивово-ольховый лес и высокопойменный лиственничник, среди опада, 12 и 13 09 2003; р. Халанчига, лиственничник с елью и кедровым стлаником кустарничковый, среди мхов, 08 09 2003; там же, на замшелом основании сухой ели, 09 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

PHYSALACRIACEAE

Armillaria mellea (Vahl) P. Kumm. — р. Студеная, высокопойменный лиственничник с редкими тополями и чозениями, на валеже чозении, 13 09 2003; кордон «Халанчига», на пнях, валеже ольхи, чозении, тополя, обильно, 08 09 2006.

Flammulina velutipes var. *velutipes* (Curtis) Singer — р. Яма, старопойменный тополево-елово-лиственничный лес, на упавшем тополе, 05 10 2001 (собр. О. А. Мочалова); р. Студеная, редкоствольный чозенник, на живой чозении, 11 09 2003; кордон «Халанчига», на пнях чозении, 07 09 2006.

PLUTEACEAE

Pluteus cervinus P. Kumm. (= *P. atricapillus* (Batsch) Fayod) — кордон «Халанчига», на трухлявой древесине, 08 09 2006.

PSATHYRELLACEAE

Coprinellus micaceus (Bull.) Vilgalys, Hopple et Jacq. Johnson (= *Coprinus micaceus* (Bull.) Fr.) — р. Студеная, редкоствольный чозенник на территории базы, у основания чозений, 12 09 2003.

Coprinopsis atramentaria (Bull.) Redhead, Vilgalys et Moncalvo (= *Coprinus atramentarius* (Bull.) Fr.) — р. Студеная, редкоствольный чозенник, у основания живой чозении, 11 09 2003.

**Psathyrella gracilis* (Fr.) Quél. — р. Халанчига, горельник, в траве вокруг ивы Шверина, на почве, группами, 06 09 2006.

**P. piluliformis* (Bull.) P. D. Orton (= *P. hydrophila* (Bull.) Maire) — р. Халанчига, горелый лиственничный лес с елью, по свежей гари, 06 и 10 09 2006.

STROPHARIACEAE

Hypholoma fasciculare var. *fasciculare* (Huds.) P. Kumm. — р. Студеная, лиственничник с редкими тополями и чозенией, на валежном старом стволе чозении, 13 09 2003.

H. myosotis (Fr.) M. Lange — р. Халанчига, горельник, среди мхов и в ямках с водой, 06 09 2006.

**Galerina cerina* A. H. Sm. et Singer — р. Яма, елово-лиственничный лес, на трухлявой ели, 06 10 2001 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, свежая (годовая) гарь, среди маршанции и других мхов, 06 09 2006.

**G. dimorphocystis* A. H. Sm. et Singer — р. Яма, елово-лиственничный кедровостланиковый лес, на еловом опаде, 06 10 2001 (собр. О. А. Мочалова).

**G. marginata* (Batsch) Kühner — р. Студеная, среднепойменные ивово-ольховые заросли, на валеже под корой ольхи, 11 09 2003.

**G. pumila* (Pers.) M. Lange — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, среди мхов, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**Gymnopilus picreus* (Pers.) P. Karst. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на корнях ели, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Kuehneromyces vernalis (Peck) Singer et A. H. Sm. — р. Студеная, среднепойменный тополево-чозениевый лес, на валеже чозении, 13 09 2003.

**Phaeogalera stagnina* (Fr.) Pegler et T. W. K. Young (= *Galerina stagnina* (Fr.) Kühner) — р. Студеная, присклоновая болотина с березкой тощей, среди сфагновых мхов, 11 09 2003.

Pholiota aurivella (Batsch) P. Kumm. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на ольхе и иве удской, 12 09 2003.

**Ph. highlandensis* (Peck) A. H. Sm. et Hesler — р. Халанчига, горелый лиственничник, на свежей гари с маршанцией, 06 09 2006.

**Stropharia hornemannii* (Fr.) S. Lundell et Nannf. — левый берег р. Халанчиги, каменноберезняк с ольхой папоротниковый, среди подстилки, 08 09 2006 (собр. О. А. Мочалова).

TRICHOLOMATACEAE

Arrhenia epichysium (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vulgalys (= *Omphalia epichysium* (Pers.) P. Kumm.) — Малкачанские тундры, осоково-пушицевая тундра, на вездеходной дороге, 01 07 1998 (собр. О. А. Мочалова).

**A. sphagnicola* (Berk.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys (= *Omphalina sphagnicola* (Berk.) M. M. Moser) — р. Халанчига, заболоченная тундра, на сфагнуме, 06 09 2006.

Cantharellula umbonata (J. F. Gmel.) Singer — междуречье р. Хобота и Малкачан, лиственничник с ольховником и кедровым стлаником зеленомошный, среди политрихума, 27 08 1998 (собр. О. А. Мочалова).

**Collybia cookei* (Bres.) J. D. Arnold — р. Студеная, редкоствольный тополежник на высоком берегу, на опаде и подстилке, 13 09 2003.

**C. tuberosa* (Bull.) P. Kumm. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-злаковый, среди мха, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**Lepista flaccida* (Sowerby) Pat. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, среди опада, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**Omphalina discorosea* (Pilát) Herink et Kotl. — р. Студеная, низкая пойма, молодой чозеник, на валежном стволе чозении, на замшелой древесине, 13 09 2003.

Phyllotopsis nidulans (Pers.) Singer — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухостое ольхи и ивы, 11 и 12 09 2003.

**Tricholoma fulvum* (Bull.) Sacc. — р. Халанчига, ерниковые заросли по высокому берегу реки, 06 09 2006.

**T. inatouenum* (Fr.) Gillet — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, под елью, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**T. psammopus* (Kalchbr.) Quél. — р. Халанчига, лиственничный лес с елью разнотравно-моховой, 06 09 2006.

INCERTAE SEDIS

**Plicatura nivea* (Sommerf.) P. Karst. — р. Яма (Говорова, Сазанова, 2003); р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи, 01 09 2003 (собр. О. А. Мочалова) и 11 09 2003.

BOLETALES

BOLETACEAE

**Boletus edulis* Bull. — Малкачанские тундры с березкой, 21 08 1998 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, кустарничково-лишайниковая тундра с березкой, 06 09 2006.

B. subtomentosus L. (= *Xerocomus subtomentosus* (L.) Quél.) — р. Халанчига, заросли березки в разреженном лиственничнике, 06 09 2006.

Chalciporus piperatus (Bull.) Bataille — Малкачанские тундры, пятнистая кустарничковая тундра с единичным кедровым стлаником и березкой, 21 08 1998 (собр. О. А. Мочалова).

Leccinum aurantiacum (Bull.) Gray — р. Студеная, пойменный тополево-чозениевый лес, 25 07 2001.

L. holopus (Rostk.) Watling — р. Студеная, присклоновая болотина с березкой тощей, 11 09 2003; р. Халанчига, заболоченная тундра по краю горельника, 06 09 2006.

L. oxydabile (Singer) Singer — междуречье рр. Хоботы и Малкачана, заросли березки Миддендорффа с ольховником в разреженном лиственничнике, 27 08 1998 (собр. О. А. Мочалова).

L. variicolor Watling — р. Халанчига, разреженный лиственничник с березкой, 06 09 2006.

L. versipelle (Fr. et Hök) Snell — р. Халанчига, заросли березки лишайниковые, 06 09 2006.

GOMPHIDIACEAE

Gomphidius maculatus (Scop.) Fr. (= *G. gracilis* Berk.) — р. Халанчига, близ устья р. Сердце-Камень, лиственничник с единичными елями кустарничково-зеленомошный по склону, 07 09 2003 (собр. О. А. Мочалова); лиственничник с кедровым стлаником, 06 09 2006; устье р. Халанчига, тополевик с елью и лиственницей, 07 09 2006.

PAXILLACEAE

Paxillus involutus (Batsch) Fr. — р. Халанчига, лиственничник с кедровым стлаником и березкой, 06 09 2006.

SUILLACEAE

Boletinus paluster (Peck) Peck — р. Халанчига, по краю горелого лиственничника, 06 09 2006.

Suillus cavipes (Opat.) A. H. Sm. et Thiers (= *Boletinus cavipes* (Opat.) Kalchbr.) — р. Халанчига, по краю горелого лиственничника, 06 09 2006.

S. grevillei (Klotzsch) Singer — р. Халанчига, лиственничник лишайниковый, 06 09 2006.

S. placidus (Bonord.) Singer — р. Халанчига, заросли кедрового стланика, 06 09 2006.

**S. punctipes* (Peck) Singer — р. Халанчига, лиственничник с кедровым стлаником, 06 09 2006.

S. sibiricus (Singer) Singer — р. Студеная, заросли кедрового стланика, 02 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

S. spectabilis (Peck) Kuntze (= *Boletinus spectabilis* Peck) — р. Халанчига, по краю горелого лиственничника, 06 09 2006.

S. viscidus (L.) Fr. (= *S. aeruginascens* Secr. ex Snell) — р. Халанчига, лиственничник, 06 09 2006.

S. viscidus var. *bresadolae* (Quél.) Bon (= *S. aeruginascens* var. *bresadolae* (Quél.) M. M. Moser) — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, лиственничник, 06 09 2006.

PHALLOMYCETIDAE

GOMPHALES

CLAVARIADELPHACEAE

**Clavariadelphus ligula* (Schaeff.) Donk — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, под елью, на хвое, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

GOMPHACEAE

**Gomphus clavatus* (Pers.) Gray — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

INCERTAE SEDIS

AURICULARIALES

AURICULARIACEAE

**Exidia repanda* Fr. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на мертвой ольхе, 11 09 2003.

**E. saccharina* Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на валеже ели, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

**E. truncata* Fr. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухостое ивы, 13 09 2003.

CANTHARELLALES

CANTHARELLACEAE

**Cantharellus cibarius* var. *cibarius* Fr. — р. Сердце-Камень, каменноберезово-еловый лес кустарничково-разнотравный, 05 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

CLAVULINACEAE

**Multiclavula vernalis* (Schwein.) R. H. Petersen (= *Clavulinopsis vernalis* (Schwein.) Corner) — р. Халанчига, горелый лиственничник, на почве, среди маршанции и зеленой пленки водорослей, 06 09 2006.

CORTICIALES

CORTICIACEAE

**Cytidia salicina* (Fr.) Burt — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухостое ольхи и на ветках ивы удской 12 09 2003; там же, 01 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

**Laeticorticium roseum* (Pers.) Donk — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухих ветках ольхи, 11 09 2003.

GLOEOPHYLLALES

GLOEOPHYLLACEAE

Gloeophyllum sepiarium (Wulfen) P. Karst. — р. Халанчига, лиственничник с елью, кедровым стлаником и березкой, на валеже ели, 09 09 2003 (собр. О. А. Мочалова).

HYMENOCHAETALES

HYMENOCHAETACEAE

Coltricia perennis (L.) Murrill — р. Малкачан, надпойменная терраса, сухой кустарничково-лишайниковый лиственничник, на почве, 05 08 1998 (собр. О. А. Мочалова).

Inonotus obliquus (Ach. ex Pers.) Pilát — р. Студеная, среднепойменный редкоствольный чозенник, с единичной березой, на березе, 12 09 2003.

I. radiatus (Sowerby) P. Karst. — р. Студеная, ивняково-тополевый лес осоково-злаковый, на трухлявой ольхе, 01 09 2003 (собр. О. А. Мочалова); там же, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухостое ольхи, 11 09 2003.

Phellinus chrysoloma (Fr.) Donk — р. Яма, на живых и валежных стволах ели (Говорова, Сазанова, 2003); р. Халанчига, на сухой старой ели, 13 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

Ph. igniarius (L.) Quéf. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на живых стволах ольхи и иве удской, 11 и 12 09 2003; р. Яма, на иве, 14 09 2003 (собр. В. А. Зеленский).

**Ph. punctatus* (Fr.) Pilát — р. Студеная, среднепойменный тополево-чозениевый лес, на старом валежном стволе чозении (или тополя), 13 09 2003.

**Porodaedalea laricis* (Jacz. ex Pilát) Niemelä — р. Студеная, лиственничный лес с примесью ели, на живой лиственнице, 11 09 2003; р. Халанчига, на старой сухой лиственнице, 04 04 2006.

SCHIZOPORACEAE

**Schizopora paradoxa* (Schrad.) Donk — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на ветках ольхи, 12 09 2003.

POLYPORALES

FOMITOPSIDACEAE

Laetiporus sulphureus (Bull.) Murrill — р. Студеная, елово-лиственничный лес, на лиственнице, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Laricifomes officinalis (Vill.) Kotl. et Pouzar (= *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev et Singer) — р. Яма (Говорова, Сазанова, 2003); р. Студеная, высокопойменный лиственничник, на живой ослабленной старой лиственнице, 11 09 2003; там же, на валеже лиственницы, 02 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

Fomitopsis pinicola (Sw.) P. Karst. — р. Студеная, на лиственнице, 12 09 2003; там же, елово-лиственничный лес, на лиственнице, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова).

Osteina obducta (Berk.) Donk (= *Oligoporus obductus* (Berk.) Gilb. et Ryvarden) — р. Яма (Говорова, Сазанова, 2003); р. Студеная, высокопойменный лиственничник, на корневых лапах лиственницы, 13 09 2003.

**Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. — р. Студеная, лиственничник с редкими тополями и чозениями, на корневых лапах лиственницы, 13 09 2003.

**Postia tephroleuca* (Fr.) Jülich (= *Oligoporus tephroleucus* (Fr.) Gilb. et Ryvarden) — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи и ивы, 12 09 2003.

GANODERMATACEAE

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat. (= *G. lipsiense* (Batsch) G. F. Atk.) — р. Студеная, среднепойменный тополево-чозениевый лес, на валеже чозении, 13 09 2003; среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ивы удской, 12 09 2003; р. Яма, пойменный лес, на валеже чозении, 14 09 2003 (собр. В. А. Зеленский).

POLYPORACEAE

Cerrena unicolor (Bull.) Murrill — р. Яма, старопойменный лиственничник с березой и ольхой, на березе, 02 04 1999 (собр. О. А. Мочалова); р. Студеная, верхняя граница леса, на березе каменной, 03 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

Daedaleopsis confragosa (Bolton) J. Schröt. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже и сухостое ивы удской, 12 09 2003.

**Datronia mollis* (Sommerf.) Donk — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на ольхе и иве, 12 09 2003.

Fomes fomentarius (L.) J. J. Kickx — р. Студеная, ольхово-ивовые заросли, на ольхе, 13 09 2003; р. Яма, пойменный лес, на чозении, 14 09 2003 (собр. В. А. Зеленский).

Polyporus brumalis (Pers.) Fr. — р. Яма (Говорова, Сазанова, 2003); р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на валеже ольхи, 11 и 12 09 2003.

P. squamosus (Huds.) Fr. — бассейн р. Малкачан, низкая пойма, ольхово-тополевый лес вейниковый, на поваленной ольхе, 11 06 1998 (собр. О. А. Мочалова).

Royoporus badius (Pers.) A. B. De (= *Polyporus badius* (Pers.) Schwein.) — р. Яма, пойма, завал, на свежем тополе, 24 08 2003 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, пойменный тополевый лес с елью, на валеже тополя, 06 09 2006.

Trametes hirsuta (Wulfen) Pilát — р. Яма, ольхово-тополевый лес с елью высоко-травный, на валеже ольхи, 01 09 2003 (собр. О. А. Мочалова); р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухой ольхе, 11 и 12 09 2003; там же, на ольхе, 05 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

T. ochracea (Pers.) Gilb. et Ryvarden — р. Яма (Говорова, Сазанова, 2003).

T. suaveolens (L.) Fr. — р. Халанчига, пойменный лес, на чозении, 14 09 2003 (собр. В. А. Зеленский); кордон «Халанчига», на чозении, 06 09 2006.

Trichaptum abietinum (Dicks.) Ryvarden — р. Студеная (Говорова, Сазанова, 2003).

**T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden — р. Халанчига, лиственничник с елью кедровостланиковый березняково-зеленомошный, на сухостое лиственницы, 08 09 2003 (собр. О. А. Мочалова); р. Студеная, высокопойменный лиственничник, на сухой лиственнице, 11 и 13 09 2003.

T. laricinum (P. Karst.) Ryvarden — р. Халанчига, старопойменная лиственничная вырубка, на лиственнице, 13 09 2003 (собр. В. А. Зеленский); р. Студеная, на сухой лиственнице, 05 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

RUSSULALES

AURISCALPIACEAE

Lentinellus vulpinus (Sowerby) Kuhner et Maire — р. Студеная, редкоствольный чозенник по берегу реки, на пне чозении, 12 09 2003.

HERICIACEAE

Hericium coralloides (Scop.) Pers. — р. Яма, старопойменный березово-лиственничный лес, на валеже тополя, 24 08 2003 (собр. О. А. Мочалова).

RUSSULACEAE

**Lactarius deterrimus* Gröger — р. Яма, лиственнично-еловый лес, 10 09 2002 (собр. Е. А. Андриянова); р. Халанчига, тополежник с елью, 06 09 2006.

L. necator (Bull.) Pers. — р. Халанчига, лиственничник с березкой и редкими елями, 06 09 2006.

L. porninsis Rolland — р. Яма, лиственничник с елью, 10 09 2002 (собр. Е. А. Андриянова); р. Халанчига, лиственничник с редкими елями, по краю высокой речной террасы, 06 09 2006.

L. pubescens (Fr.) Fr. — Малкачанские кустарничково-лишайниковые тундры с березкой, 21 08 1993 и 16 08 1998 (собр. О. А. Мочалова).

L. rufus (Scop.) Fr. — р. Студеная, тундра с березкой тощей, 12 09 2003 (собр. Г. Балагуров); там же, 2 09 2003 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, лиственничник с березкой и елью, 06 09 2006.

L. trivialis (Fr.) Fr. — р. Халанчига, лиственничник с ольховником и кедровым стлаником зеленомошный, 06 09 2006.

Russula aeruginea Fr. — р. Халанчига, заросли березки по склону высокой террасы, 06 09 2006.

R. consobrina (Fr.) Fr. — р. Халанчига, лиственничник с кедровым стлаником, березкой и единичными елями, 06 09 2006.

R. decolorans (Fr.) Fr. — р. Халанчига, лиственничник с кедровым стлаником, березкой и единичными елями, 06 09 2006.

R. emetica (Schaeff.) Pers. — р. Студеная, лиственничное редколесье с кедровым стлаником, 12 09 2003.

**R. fragilis* var. *fragilis* Fr. — р. Халанчига, лиственничник с березкой и ольховником вдоль реки, 06 09 2006.

R. paludosa Britzelm. — р. Халанчига, лиственничник с кедровым стлаником, березкой и единичными елями, 06 09 2006.

STEREACEAE

**Stereum rugosum* Pers. — р. Халанчига, пойменный лес, на ольхе, 13 09 2003 (собр. В. А. Зеленский); р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на ольхе, 13 09 2003.

**S. sanguinolentum* (Alb. et Schwein.) Fr. — р. Студеная, елово-лиственничный лес разнотравно-моховой, на пне лиственницы, 13 09 2003; там же, на сухой лиственнице, 18 09 2004 (собр. О. А. Мочалова); р. Халанчига, горельник по высокому берегу реки, на поваленной, сгоревшей у комля лиственнице, 06 09 2006; там же, на сухой ели, 03 04 2006 (собр. О. А. Мочалова).

INCERTA SEDIS

INCERTAE SEDIS

**Loreleia marchantiae* (Singer et Cléménçon) Redhead, Moncalvo, Vilgalys et Lutzoni (= *Gerronema marchantiae* Singer et Cléménçon) — р. Халанчига, свежая гарь, среди маршанции, 06 09 2006.

Rickenella fibula (Bull.) Raithehl. — р. Студеная, высокопойменный лиственничник, на замшелом основании пня, 13 09 2003.

TREMELLOMYCETES

INCERTA SEDIS

TREMELLALES

TREMELLACEAE

**Tremella mesenterica* Retz. — р. Студеная, среднепойменный ивово-ольховый лес, на сухих ветках ольхи, 13 09 2003.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андриянова Е. А., Мочалова О. А. Некоторые особенности ели сибирской на крайнем Северо-Востоке / Тез. III Всерос. экол. конф. «Чтения памяти А. Л. Львова. Биоразнообразие природных ландшафтов Сибири». Приложение к журн. Вест. ТГУ. Томск, 2002. С. 8—12.

Беркутенок А. Н., Докучаева В. Б., Полежаев А. Н. Флора и растительность заповедника «Магаданский». Вып. 1: Североохотская часть. Препринт. Магадан, 1989. 57 с.

Васильев В. Н. Сибирская ель (*Picea obovata* Ldb.) на севере Охотского побережья // Изв. ВГО. 1945. Т. 77, вып. 5. С. 293—298.

Говорова О. К., Сазанова Н. А. Гетеробазидиальные и афиллофоровые грибы Магаданской области // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 4. С. 28—39.

Задальский С. В., Девяткин Г. В., Иванов В. В., Утехина И. Г. Государственный природный заповедник «Магаданский» // Вест. ДВО РАН. 1999. № 1. С. 61—70.

Мочалова О. А. О новом местонахождении ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) на крайнем Северо-Востоке Азии // Бот. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 127—133.

Мочалова О. А., Андриянова Е. А. Об изолированных местонахождениях ели сибирской (*Picea obovata*) на Северо-Востоке России // Бот. журн. 2004. № 12. С. 1823—1840.

Мочалова О. А., Хорева М. Г. Флористические находки на юге Магаданской области // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 2. С. 133—139.

Науменко З. В. *Picea obovata* Ldb. на крайнем северо-восточном пределе ареала // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 7. С. 1008—1013.

Ракита С. А. Природное районирование // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 335—377.

Реутт А. Т. Растительность // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 257—299.

Розенберг В. А., Дюкарев В. Н. Ель сибирская в заповеднике «Магаданский» и задачи ее изучения // Современное состояние и перспективы научных исследований в заповедниках Сибири / Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1986. С. 102—104.

Сазанова Н. А. Макромицеты заповедника «Магаданский» // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30, вып. 4. С. 60—68.

Сазанова Н. А. Макромицеты растительных сообществ заповедника «Магаданский» (Кавачеломджинский участок) // Флора и климатические условия Северной Пацифики. Магадан: ИБПС ДВО РАН, 2001. С. 152—164.

Сазанова Н. А. Исследования грибов-макромицетов в заповеднике «Магаданский» // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России / Матер. Дальневост. регион. конф., посвящ. памяти А. П. Васильковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28—30 ноября 2006 г.). Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. С. 398—402.

Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 222 с.

Томирдиаро С. В. Многолетняя мерзлота // Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970. С. 133—141.

Штаткаускас А. В., Волобуева Н. Г. Фитоценоотические и почвенные особенности сообществ ели сибирской на Северо-Восточном пределе ее ареала // Биологические проблемы Севера / Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 171—172.

Kirk P. M., Ansell A. E. Authors of fungal names. Wallingford: International Mycological Institute and Institute of CAB International, 1992. 95 p.

Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Dictionary of the Fungi. 10th ed. The Netherlands, 2008. 640 p.

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН
Магадан
nsazanova@ibpn.ru

Поступила 30 III 2007

РЕЗЮМЕ

Для Ямского участка заповедника «Магаданский» приводится список 169 видов макромицетов. Из них 91 вид указывается впервые для заповедной территории, 27 видов — впервые для Магаданской обл. Особое внимание уделяется комплексу видов, ассоциированных с елью.

Ключевые слова: макромицеты, Магаданская обл., видовое разнообразие, заповедные территории.

SUMMARY

Annotated list of 169 species of macromycetes is given. Among them 91 species are indicated for the first time for Nature Reserve «Magadansky», 27 species are the new for Magadan Region. Special attention is paid to complexes of species that are typical for spruce communities.

Key words: macromycetes, Magadan Region, species diversity, nature reserves.

УДК 581.557.24

© Е. Ю. Воронина

**ЧИСЛЕННОСТЬ ПОЧВООБИТАЮЩИХ БАКТЕРИЙ И МИКРОМИЦЕТОВ
В РИЗОСФЕРЕ, МИКОРИЗОСФЕРЕ И ГИФОСФЕРЕ СИМБИОТРОФНЫХ
БАЗИДИОМИЦЕТОВ**VORONINA E. Yu. SOIL BACTERIAL AND MICROMYCETES NUMBER IN RHIZOSPHERE,
MYCORRHIZOSPHERE AND SYMBIOTROPHIC BASIDIOMYCETES HYPHOSPHERE

Микориза представляет собой важнейший из симбиозов, в который вовлечены растения и грибы. Более 80 % видов наземных растений образуют микоризы различных типов (Brundrett, 2002). Микоризы встречаются практически во всех растительных ассоциациях и оказывают значительное влияние как на растения-фитобионты, так и на весь биогеоценоз в целом. С помощью эктомикоризы в лесных сообществах осуществляется связь между растениями не только разных видов, но и разных ярусов, происходит объединение их в единую систему с общим оборотом питательных веществ и участием в циклах биогенных элементов (Booth, 2004; Read et al., 2004). В бо-реальной зоне эктомикориза играет решающую роль, так как ее образуют древесные породы-доминанты и эдификаторы растительных сообществ. Микоризные грибы образуют в лесных почвах обильный мицелий, они участвуют в широком спектре взаимоотношений с почвенными организмами различных таксономических и трофических групп (Linderman, 1988; Великанов, Сидорова, 1997, 1998; De Boer et al., 2005; Timonen, Marschner, 2005). В настоящее время в мировом научном сообществе растет интерес к проблеме симбиозов, в том числе и микоризных. Ввиду современного понимания микоризы как мультитрофного симбиотического комплекса, на формирование и функционирование которого оказывают влияние не только свойства мико- и фитобионта, но и целый комплекс почвенных микроорганизмов, особое значение приобретает исследование микоризосферы, т. е. «зоны влияния» микоризного корневого окончания (Timonen, Marschner, 2005, и др.). Тем не менее, несмотря на большое количество работ, посвященных этой тематике, исследования преимущественно касаются только бактериального компонента микоризосферного сообщества и осуществляются в лабораторных условиях (Timonen et al., 1998; Heinonsalo et al., 2000, 2001; Frey-Klett, Garbaye, 2005). Таким образом, проводится избирательный анализ определенных штаммов грибов-микоризообразователей и микроорганизмов, при этом получаемые данные часто невозможно экстраполировать на симбиозы в природных условиях.

Известно, что численность почвообитающих микроорганизмов в ризосфере, микоризосфере и гифосфере агарикоидных базидиомицетов претерпевает значительные изменения по сравнению со свободной от корней почвой (Сизова, 1961; Katznelson et al., 1962; Neal et al., 1963; Великанов, Сидорова, 1997; Timonen et al., 1998; Heinonsalo et al., 2001, и др.). Однако исследования, проведенные в природных условиях и включающие в себя сравнительный анализ одновременно всех перечисленных местообитаний, практически отсутствуют. Кроме того, недостаточное внимание уделяется

распределению в указанных местообитаниях такой экологически важной группы почвенной биоты, как микромицеты: в сравнении с бактериальной составляющей микоризосферных сообществ они изучены в меньшей степени, и их исследования проводились преимущественно в лабораторных условиях. Целью данной работы стало сравнительное изучение влияния эктомикориз лесообразующих пород (ели и березы) на численность культивируемых почвообитающих микроорганизмов (бактерий и микромицетов) в природных условиях.

Работа выполнена на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Полевые исследования и сбор материала были проведены на территории лесного массива заказника Звенигородской биостанции им. С. Н. Скадовского (Московская обл., Одинцовский район). Для данной территории характерны кислые дерново-подзолистые почвы; растительные ассоциации состоят в основном из ельников различных типов. На участках лесного массива, представленных мертвопокровным ельником с примесью березы и сосны, для многолетних наблюдений было заложено 10 пробных площадок размером 100 м² каждая. Выбор именно этого типа растительной ассоциации обусловлен высоким видовым разнообразием базидиомицетов-симбиотрофов. При слабом развитии травянисто-кустарничкового яруса упрощается отбор почвенных образцов, поскольку влияние микориз других типов минимальное. На пробных площадях проводили предварительное изучение биоты базидиомицетов-симбиотрофов и их пространственного распределения. В результате многолетнего картирования плодовых тел видов-эктомикоризообразователей были реконструированы контуры их колоний для последующего отбора почвенных образцов. Оценивали влияние микоризосферы на численность и видовой состав микроорганизмов по двум схемам. Для сравнения влияния микоризосферы и ризосферы образцы отбирали из шурфов (30×30×50 см) в корневых системах ели и березы из подстилки (0), гумусоаккумулятивного горизонта (А) и подзола (Е); контролем служила свободная от корней подстилка или почва, взятая с той же глубины. Для сравнения влияния микоризосферы и свободного мицелия симбиотрофов разных видов — гифосферы образцы отбирали из гумусоаккумулятивного горизонта в пределах колоний 15 доминантных видов (*Amanita citrina* var. *citrina* (Pers.) Pers., *A. muscaria* var. *muscaria* (L.) Lam., *A. rubescens* var. *rubescens* Pers., *Cantharellus cibarius* Fr., *Cortinarius betuletorum* M.M. Moser ex M. M. Moser, *C. flexipes* (Pers.) Fr., *Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quél., *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray, *L. camphoratus* (Bull.) Fr., *L. flexuosus* var. *flexuosus* (Pers.) Gray, *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *Rhodocollybia butyracea* f. *butyracea* (Bull.) Lennox, *Russula xerampelina* (Schaeff.) Fr., *Tricholoma fulvum* (Bull.) Sacc.); контролем служила почва за пределами колонии. Почвенный профиль, находящийся глубже подзола, не рассматривали, поскольку известно, что микоризные окончания сосредоточены преимущественно в верхних горизонтах (Gardes, Bruns, 1996; Read et al., 2004; Воронина и др., 2005). Всего в августе и сентябре 2002—2005 гг. было отобрано 234 образца. Каждый образец исследовали в 10 повторностях: выделяли бактерии и микромицеты, определяли их численность и проводили идентификацию. В работе был использован метод почвенных посевов на питательные среды из серийных разведений Ваксмана с последующим подсчетом колониеобразующих единиц (КОЕ) микроорганизмов и пересчетом их численности на 1 г почвы. Для получения статистически достоверных различий средних значений численности микроорганизмов в изучаемых местообитаниях применяли непараметрический критерий Вилкоксона.

Все три рассматриваемых местообитания — ризосфера, микоризосфера и гифосфера — оказывали влияние на распределение почвообитающих микроорганизмов и вызывали статистически достоверные изменения их численности в сравнении с почвой, свободной от корней или находящейся вне пределов колоний симбиотрофных базидиомицетов (контроль). Близость корневой системы растений оказывала влияние на численность почвенных микроорганизмов, изменяя количество органического вещества в почве за счет выделения экссудатов и отмирания корневых окончаний (Curl, Truelove, 1986; Priha, 1999, и др.). Основным проявлением влияния ризосферы было

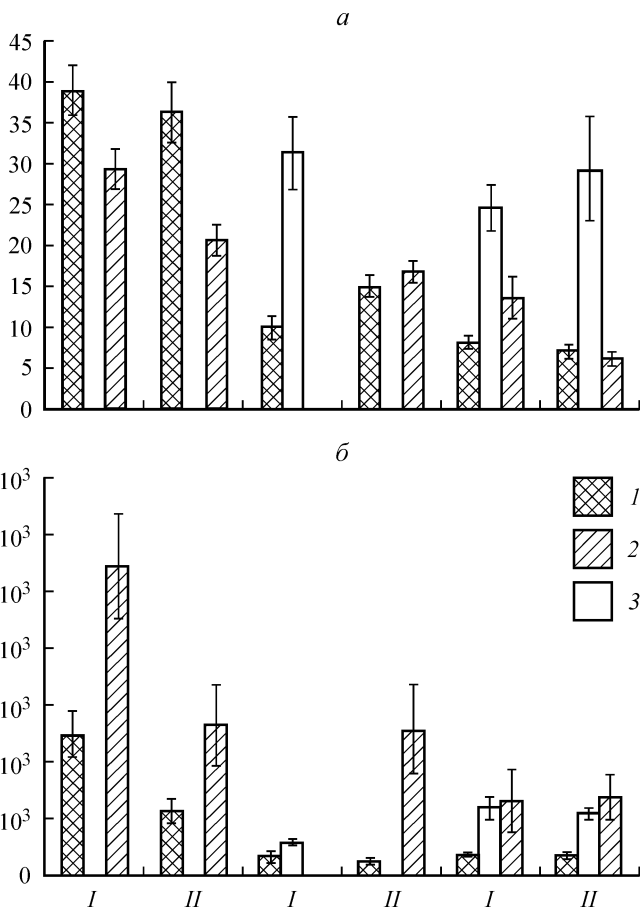


Рис. 1. Численность почвообитающих микроорганизмов в корневой системе исследуемых древесных пород по сравнению с почвой, свободной от корней.

а — микромицеты, *б* — бактерии (среднее число КОЕ, тыс./г почвы, $M \pm m$). *I* — береза, *II* — ель. *1* — контроль, *2* — ризосфера, *3* — микоризосфера. То же для рис. 2.

значительное увеличение в прикорневой зоне числа КОЕ бактерий микромицетов (рис. 1, *а*, *б*). В присутствии безмикоризных корней отмечено нарушение закономерного снижения численности микромицетов в глубь по профилю, характерного для свободной почвы, а в зоне ризосферы происходило увеличение численности бактерий от гумусоаккумулятивного к подзолистому горизонту. Статистически достоверных различий численности микроорганизмов в ризосферах ели и березы выявлено не было.

Микоризосферное влияние на численность почвообитающих микроорганизмов характеризуется более разнообразными проявлениями в сравнении с ризосферным, поскольку в данном случае взаимодействие корня с микробиотой почвы опосредовано гифальным чехлом микобионта. Влияние микоризы на вертикальное распределение числа КОЕ микроорганизмов по почвенному профилю заключалось в отсутствии воздействия ризосферы, что особенно ярко проявлялось в отношении микромицетов, — их численность значительно снижалась вниз по профилю в микоризосфере обеих исследуемых древесных пород. Таким образом, вертикальное распределение микромицетов в микоризосфере более сходно с представленным в свободной от корневой почве, чем в ризосфере безмикоризных корней.

Влияние микоризосферы на численность почвообитающих микромицетов не было универсальным. Оно заключалось как в ее снижении, так и в повышении по отноше-

**Достоверность различий в численности почвообитающих микроорганизмов
в корневых системах исследуемых древесных пород по критерию Вилкоксона**

Почвенный горизонт	Сравниваемые местообитания					
	ризосфера/контроль		микоризосфера/контроль		ризосфера/микоризосфера	
	береза	ель	береза	ель	береза	ель
Микромицеты						
Подстилка (0)	—	—	1.25E—04*	8.63E—08*	—	—
Гумусо-аккумулятивный (А)	2.16E—10*	—	—	3.2E—01	—	—
Подзол (Е)	6.12E—09*	5.4E—05*	4.4E—01	3.4E—01	2.2E—03*	1.8E—04*
Бактерии						
Подстилка (0)	—	—	1.9E—04*	2.8E—02*	—	—
Гумусо-аккумулятивный (А)	4.5E—03*	—	—	7.3E—04*	—	—
Подзол (Е)	6.5E—05*	1.8E—05*	3.4E—02*	4.7E—02*	2.5E—01	9.5E—01

Примечание. Звездочка — различие достоверно по критерию Вилкоксона; прочерк — образцы данной категории отсутствовали в рассматриваемом горизонте. В таблице указаны значения p (уровень значимости); различие по выбранному критерию статистически достоверно при $p < 0.05$. То же для табл. 2.

нию к свободной почве (в большинстве случаев различия численности носили статистически достоверный характер). Например, в подстилке в зоне микоризных окончаний изучаемых древесных пород наблюдалось статистически достоверное снижение числа КОЕ в сравнении с контролем, а в подзолистом горизонте с корневой системой березы отмечено повышение числа КОЕ по сравнению с почвой, свободной от корней. Выявлено, что влияние микоризных окончаний может быть различным в зависимости от условий. Влияние микоризосферы на численность бактерий носит более универсальный и стабильный характер и выражается в значительном увеличении численности этой группы почвообитающих микроорганизмов по сравнению с контролем; достоверные различия выявлены во всех случаях для обеих исследуемых древесных пород (табл. 1). В отношении микоризосферы можно отметить, что наблюдались случаи как достоверно более высокой численности микроорганизмов — микромицетов и бактерий в микоризосфере березы, так и отсутствие статистически значимых различий между древесными породами по этому признаку. Наиболее четкие различия в численности микроорганизмов проявлялись в подстилке и отсутствовали в нижележащих горизонтах. Например, в подзолистом горизонте отмечено статистически достоверное увеличение числа КОЕ в микоризосфере березы по сравнению с елью только для микромицетов (рис. 1, б; табл. 1).

Таким образом, влияние микоризосферы и ризосферы на численность почвенных микромицетов различно. Число КОЕ микромицетов достоверно выше в ризосфере по сравнению с микоризосферой. Увеличение численности бактерий в свободной почве происходит в большей степени в микоризосфере, но различия с ризосферой не во всех случаях носили статистически достоверный характер.

Влияние гифосферы большинства рассмотренных видов симбиотрофных базидиомицетов на численность почвообитающих микроорганизмов заключалось в снижении числа КОЕ микромицетов при увеличении численности бактерий в зоне колонии (рис. 2, а, б). Проявления гифосферного и микоризосферного влияния в основном совпадали и заключались в стимуляции бактерий и подавлении микромицетов в зоне

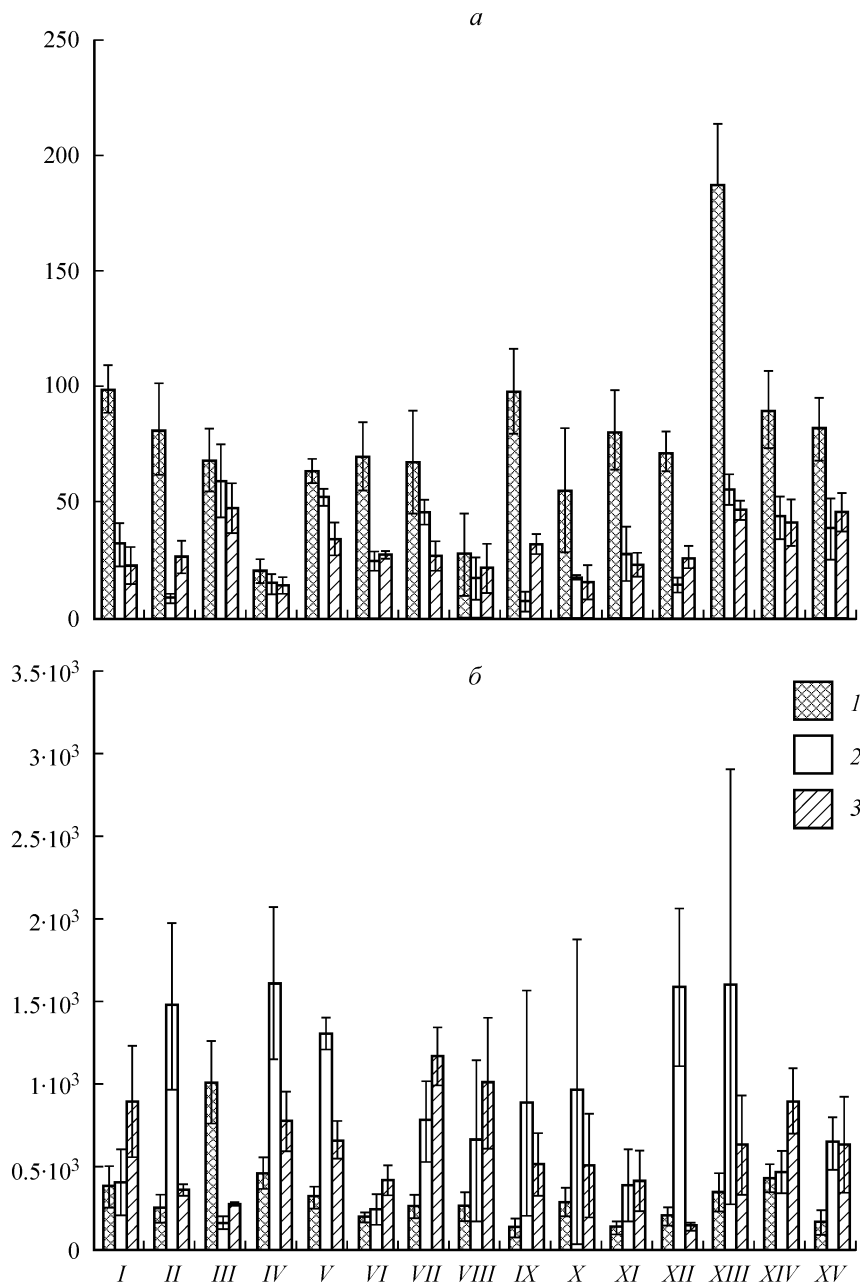


Рис. 2. Численность почвообитающих микроорганизмов в колониях симбиотрофных базидиомицетов по сравнению с почвой вне пределов колонии (контроль).

a — микромицеты, *b* — бактерии (среднее число КОЕ, тыс./г почвы, $M \pm m$).

I — *Amanita citrina* var. *citrina*, *II* — *A. muscaria* var. *muscaria*, *III* — *A. rubescens* var. *rubescens*, *IV* — *Cantharellus cibarius*, *V* — *Cortinarius betuletorum*, *VI* — *C. flexipes*, *VII* — *Hebeloma crustuliniforme*, *VIII* — *Laccaria laccata*, *IX* — *Lactarius aurantiacus*, *X* — *L. camphoratus*, *XI* — *L. flexuosus* var. *flexuosus*, *XII* — *Leccinum scabrum*, *XIII* — *Rhodocollybia butyracea* f. *butyracea*, *XIV* — *Russula xerampelina*, *XV* — *Tricholoma fulvum*.

**Достоверность различий в численности почвообитающих микроорганизмов
в колониях симбиотрофных базидиомицетов по критерию Вилкоксона**

Виды симбиотрофных базидиомицетов	Сравниваемые местообитания					
	гифосфера/контроль		микоризосфера/контроль		гифосфера/микоризосфера	
	микробицеты	бактерии	микробицеты	бактерии	микробицеты	бактерии
<i>Amanita citrina</i> var. <i>citrina</i>	6.9E—03*	9.2E—01	5.1E—03*	2.8E—02*	7.4E—02	2.8E—02*
<i>A. muscaria</i> var. <i>muscaria</i>	5.1E—03*	5.1E—03*	5.1E—03*	2.0E—01	2.8E—02*	1.3E—02*
<i>A. rubescens</i> var. <i>rubescens</i>	1.4E—01	4.3E—02*	6.9E—03*	4.3E—02*	7.4E—02	4.3E—02*
<i>Cantharellus cibarius</i>	2.4E—01	4.3E—02*	9.3E—02	4.3E—02*	9.6E—01	8.0E—02
<i>Cortinarius betuletorum</i>	7.4E—02	2.8E—02*	5.1E—03*	1.7E—01	3.7E—02*	6.0E—01
<i>C. flexipes</i>	5.9E—02	7.5E—01	1.7E—01	2.8E—02*	3.9E—01	2.8E—02*
<i>Hebeloma crustuliniforme</i>	5.9E—02	2.8E—02*	5.9E—02	2.8E—02*	3.7E—02*	3.5E—01
<i>Laccaria laccata</i>	9.3E—04*	2.8E—02*	7.2E—01	2.8E—02*	5.8E—01	1.2E—01
<i>Lactarius aurantiacus</i>	5.1E—03*	2.5E—01	5.1E—03*	2.8E—02*	5.1E—03*	7.5E—01
<i>L. camphoratus</i>	6.9E—03*	2.8E—02*	9.2E—02	2.8E—02*	7.2E—01	2.8E—02*
<i>L. flexuosus</i> var. <i>flexuosus</i>	1.2E—02*	2.8E—02*	6.9E—03*	2.8E—02*	2.8E—01	7.5E—01
<i>Leccinum scabrum</i>	4.3E—02*	5.1E—03*	4.3E—02*	6.5E—01	1.4E—01	5.1E—03*
<i>Rhodocollybia butyracea</i> f. <i>butyracea</i>	4.3E—02*	3.5E—01	4.3E—02*	4.6E—01	3.5E—01	2.5E—01
<i>Russula xerampelina</i>	5.1E—03*	6.5E—01	5.1E—03*	2.2E—02	3.9E—01	5.9E—02
<i>Tricholoma fulvum</i>	2.2E—02*	2.8E—02*	5.1E—03*	2.8E—02*	5.9E—02	9.2E—01

колоний, но гифосферное влияние было более отчетливо выражено в отношении микробицетов. Колонии некоторых видов симбиотрофных базидиомицетов оказывали значительное влияние на численность только одной из рассматриваемых групп почвообитающих микроорганизмов: микробицетов — *Amanita muscaria* var. *muscaria*, *Cortinarius betuletorum*, *Leccinum scabrum*, *Rhodocollybia butyracea* f. *butyracea*; бактерий — *Cantharellus cibarius*, *Cortinarius flexipes*, *Laccaria laccata*. Однако чаще в зоне микоризосферы статистически достоверные изменения происходили в численности обеих групп: *Amanita citrina* var. *citrina*, *A. rubescens* var. *rubescens*, *Hebeloma crustuliniforme*, *Lactarius aurantiacus*, *L. camphoratus*, *L. flexuosus* var. *flexuosus*, *Russula xerampelina*, *Tricholoma fulvum*. Даже для симбиотрофных видов, принадлежащих к одному роду, влияние микоризосферы на численность почвообитающих микроорганизмов может проявляться в разных формах. Так, в микоризосфере *A. citrina* var. *citrina* численность бактерий возрастала, в ризосфере *A. rubescens* var. *rubescens* — снижалась, а микориза *A. muscaria* var. *muscaria* не влияла на число КОЕ. В микоризосфере *A. rubescens* var. *rubescens* происходило подавление как микробицетов, так и бактерий.

Для многих исследованных видов симбиотрофных базидиомицетов, несмотря на совпадение влияния на численность почвообитающих микроорганизмов как гифосферы, так и микоризосферы, были выявлены достоверные различия значений КОЕ в указанных местообитаниях. Более существенные различия между этими двумя местообитаниями проявились на примере численности бактерий. Отмечено стимулирую-

щее действие микоризосферы и гифосферы в отношении этой группы микроорганизмов при наличии достоверных отличий: большее число КОЕ отмечено в одних случаях в гифосфере (*Amanita muscaria* var. *muscaria*, *Lactarius camphoratus*, *Leccinum scabrum*), а в других, напротив, в микоризосфере (*Amanita citrina* var. *citrina*, *A. rubescens* var. *rubescens*, *Cortinarius flexipes*; табл. 2). Достоверное различие численности микромицетов в микоризосфере и зоне свободного мицелия при снижении числа КОЕ в обоих местообитаниях в сравнении с контролем отмечено у симбиотрофов *Cortinarius betuletorum* и *Hebeloma crustuliniforme* (подавляющее действие микоризосферы достоверно более выражено в сравнении со свободным мицелием). Напротив, у *Amanita muscaria* var. *muscaria* и *Lactarius aurantiacus* численность микромицетов значительно ниже в гифосфере, чем в микоризосфере (рис. 2, а; табл. 2). У ряда видов (*Cantharellus cibarius*, *Laccaria laccata*, *Lactarius flexuosus* var. *flexuosus*, *Rhodocollybia butyracea* f. *butyracea*, *Russula xerampelina*, *Tricholoma fulvum*) влияние микоризосферы и гифосферы было не только сходным, но и примерно равным в отношении численности микроорганизмов; в микоризосфере и зоне свободного мицелия не отмечено достоверных различий числа КОЕ.

Степень выраженности влияния гифосферы и микоризосферы может варьировать у симбиотрофных базидиомицетов в разные сезоны. Направленность влияния (повышение или понижение численности микроорганизмов) оставалась неизменной в любом случае, но статистическая достоверность полученных отличий сохранялась не всегда. Таким образом, микоризосферу следует рассматривать как отдельное местообитание, отличающееся как от ризосферы, так и от гифосферы. В то же время влияние микоризосферы может в природных условиях проявляться различно для разных видов симбиотрофных базидиомицетов и зависеть от множества факторов, действующих в почве. Это обуславливает невозможность выявления единой универсальной закономерности и вызывает необходимость проведения в каждом случае специального исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 07-04-00698а) и НШ (грант № 5189.2008.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. I. Влияние базидиомицетов на численность грибов и бактерий // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 4. С. 20—26.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Регуляция высшими базидиомицетами структуры мико- и микробиоты почв и подстилки лесных экосистем. II. Влияние базидиомицетов на видовое разнообразие почвенных микромицетов // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 1. С. 33—36.

Воронина Е. Ю., Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Эктомикоризы ели и березы, их распределение по почвенному профилю на территории лесного массива ЗБС МГУ // Труды Звенигородской биол. станции им. С. Н. Скадовского. 2005. Т. 4. С. 116—122.

Сизова Т. П. Материалы по микофлоре ризосферы древесных пород: Дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1961. 163 с.

Booth M. G. Mycorrhizal networks mediate overstorey — understorey competition in a temperate forest // Ecol. Letters. 2004. Vol. 7. P. 538—546.

Brundrett M. C. Coevolution of roots and mycorrhizas of land plants // New Phytol. 2002. Vol. 154. P. 275—304.

Curl E. A., Truelove B. The Rhizosphere. Berlin: Springer-Verlag, 1986. 228 p.

De Boer W., Folman L. B., Summerbell R. C., Boddie L. Living in a fungal world: impact of fungi on soil bacterial niche development // FEMS Microbiol. Rev. 2005. Vol. 29. Iss. 4. P. 795—811.

Frey-Klett P., Garbaye J. Mycorrhiza helper bacteria: a promising model for the genomic analysis of fungal-bacterial interactions // New Phytol. 2005. Vol. 168. P. 4—8.

Gardes M., Bruns T. D. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views // *Can. J. Bot.* 1996. Vol. 74. P. 1572—1583.

Heinonsalo J., Jorgensen K. S., Haahtela K., Sen R. Effects of *Pinus sylvestris* root growth and mycorrhizosphere development on bacterial carbon source utilization and hydrocarbon oxidation in forest and petroleum-contaminated soils // *Can. J. Microbiol.* 2000. Vol. 46. P. 451—464.

Heinonsalo J., Jorgensen K. S., Sen R. Microcosm-based analyses of scots pine seedling growth, ectomycorrhizal fungal community structure and bacterial carbon utilization profiles in boreal forest humus and underlying illuvial mineral horizons // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2001. Vol. 36. P. 73—84.

Katznelson H., Rouatt J. W., Peterson E. A. The rhizosphere effect of mycorrhizal and non-mycorrhizal roots of yellow birch seedlings // *Can. J. Bot.* 1962. Vol. 40. P. 257—276.

Linderman R. G. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the mycorrhizosphere effect // *Phytopathology.* 1988. Vol. 78. P. 366—371.

Neal J. L., Bollen W. B., Zak B. Rhizosphere microflora associated with mycorrhizae of Douglas-fir // *Can. J. Microbiol.* 1964. Vol. 10, N 2. P. 259—266.

Priha O. Microbial activities in soils under Scots pine, Norway spruce and silver birch. Academic dissertation in Environmental Microbiology. Helsinki: University of Helsinki, 1999. 50 p.

Read D. J., Leake J. R., Perez-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes // *Can. J. Bot.* 2004. Vol. 82. P. 1243—1263.

Timonen S., Jorgensen K. S., Haahtela K., Sen R. Bacterial community structure at defined locations of *Pinus sylvestris*—*Suillus bovinus* and *Pinus sylvestris*—*Paxillus involutus* mycorrhizospheres in dry pine forest humus and nursery peat // *Can. J. Microbiol.* 1998. Vol. 44. P. 449—513.

Timonen S., Marschner P. Mycorrhizosphere concept / Eds K.G. Mukerji et al. // *Microbial activity in the rhizosphere.* 2006. P. 155—172.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступила 4 V 2009

РЕЗЮМЕ

В природных условиях изучали влияние микоризосферы ели и березы на численность почвенных грибов и бактерий по сравнению с влиянием ризосферы и гифосферы на тот же показатель. Свободная от корней и базидиомицетного мицелия почва использовалась как контроль. Возрастание численности микроорганизмов отмечено во всех ризосферных образцах по отношению к контролю, при этом не отмечены различия между видами деревьев. Наиболее часто встречающимся типом воздействия микоризосферы на бактерии было значительное повышение их численности по сравнению с контролем или ризосферной почвой. Воздействие на микромицеты было более разнообразным и состояло в ряде случаев в повышении или снижении их численности в сравнении с контролем. Численность микроорганизмов была выше в микоризосфере березы по сравнению с елью, но различия не всегда носили статистически достоверный характер. Влияние гифосферы и микоризосферы сильно варьировало в колониях разных видов базидиомицетов, даже принадлежащих к одному и тому же роду. Снижение численности грибов и повышение численности бактерий представляет собой типичную картину для гифосферы и микоризосферы большинства исследованных симбиотрофных видов.

Ключевые слова: микоризосфера, гифосфера, ризосфера, ель, береза, численность микроорганизмов, симбиотрофные базидиомицеты.

SUMMARY

The spruce and birch mycorrhizosphere impact on soil micromycetes and bacterial numbers versus rhizosphere and hyphosphere effects was studied under natural conditions. The soil free from roots and basidiomycete mycelia was taken as a control. Increase in microorganisms number was detected

in all rhizosphere samples versus control and no difference between tree species was revealed. The most common mycorrhizosphere impact on bacteria was significant increase versus either control or rhizosphere soil. The impact on micromycetes was more various and consisted in some cases in increase or decrease compared to control soil. Microorganism numbers were higher in birch mycorrhizosphere compared to spruce but the difference wasn't always statistically significant. Hyphosphere and mycorrhizosphere effects varied strongly in colonies of different basidiomycete species even belonging to the same genus. The decrease of fungal and increase of bacterial numbers represented the usual pattern for hyphosphere and mycorrhizosphere of majority of symbiotrophic species studied.

Key words: mycorrhizosphere, hyphosphere, rhizosphere, spruce, birch, micromycete and bacterial numbers, symbiotrophic basidiomycetes.

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 582.28:577.345

© Г. А. Выдрякова, Н. В. Псурцева, Н. В. Белова,
Н. В. Пашенова, И. И. Гительзон

СВЕТЯЩИЕСЯ ГРИБЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

VYDRYAKOVA G. A., PSURTSEVA N. V., BELOVA N. V., PASHENOVA N. V.,
GITELSON J. I. LUMINOUS MUSHROOMS AND PROSPECTS OF THEIR USE

Биолюминесценция (свечение) — природное явление, связанное с эмиссией видимого света живыми организмами. Известно много сотен видов биолюминесцентных организмов из более чем 700 родов. Большинство светящихся видов обнаружено среди представителей морской биоты, часто глубоководных, где способностью светиться обладают некоторые бактерии, одноклеточные эукариотические организмы (динофлагеллаты, радиолярии), полипы, медузы, гребневика, кальмары, ракообразные и рыбы. Среди наземных организмов этим свойством отличаются отдельные виды бактерий и грибов, земляные черви, улитки, многоножки, комары и жуки (Лабас, Гордеева, 2003). Наибольшее число люминесцентных грибов было обнаружено в тропиках, при этом самыми распространенными среди них оказались представители рода *Armillaria*, встречающиеся в Северной Америке, Европе, Азии и Южной Африке (Coetzee et al., 2000).

Любая биолюминесцентная реакция — это реакция окисления субстрата люциферина в присутствии фермента люциферазы. Однако у разных организмов такие субстраты и ферменты совершенно несхожи. Всего насчитывается больше 30 биохимических вариантов биолюминесценции, возникших независимо у разных организмов в процессе эволюции. Светящиеся организмы, как правило, генерируют более или менее короткие световые вспышки, и лишь немногие из них, включая бактерии, высшие грибы, многоножки и некоторые насекомые, испускают свет непрерывно (Лабас, Гордеева, 2003). В настоящее время только пять биолюминесцентных систем изучены более или менее подробно. Это люминесцентные системы насекомых — жуков-светляков, бактерий, жгутиковых — динофлагеллят, ракообразных — остракод и метридий, кишечнорастворимых — медуз и полипов.

Большинство биолюминесцентных систем излучает свет в присутствии различных активных форм кислорода, некоторые — при наличии аденозинтрифосфата (АТФ) или восстановленного никотинамид аденин динуклеотида (NADH), другие — при изменении pH или концентрации Ca^{2+} . У некоторых организмов люциферин и люцифераза образуют единый устойчивый ферментно-субстратный комплекс. Такие комплексы названы фотопотеинами. К ним относятся варгулин, коэлентеразин, обелин и др.

Несмотря на то что были предприняты неоднократные попытки выделения люциферина из грибов (Shimomura, 2006), их нативная структура так и не была определена, а все усилия по демонстрации существования люцифераз у грибов не были успешными.

Свечение живых организмов, и в частности грибов, было известно с древних времен и даже использовалось населением в практических целях. Первый критический обзор по люминесцентным грибам был выполнен Вассинком (Wassink, 1948; по: Wassing, 1978) и включал 17 видов. Позднее этот список был им расширен до 40 видов (Wassink, 1978). В недавно опубликованной работе Дезжардина с соавторами (Desjardin et al., 2008) представлена современная ревизия люминесцентных грибов. В этом обзоре обсуждаются полученные за последние 30 лет литературные и собственные данные по распространению, таксономии, филогении, экологии, физиологии и механизмам биолюминесценции грибов. Число известных светящихся видов грибов пополнено новыми, описанными авторами в последние годы.

В настоящее время известно свыше 80 видовых и подвидовых таксонов светящихся грибов (Wassink, 1978; Maguire, 1988, 2006; Bioluminescence fungi..., 1999; Coder, 1999; Van, 2002; Kloza, 2006; Shimomura, 2006; Desjardin et al., 2005, 2007, 2008). На основании литературных данных составлен сводный список грибов, обладающих люминесцентными свойствами. Таксоны в списке даны в современной номенклатуре по системе, принятой в «Index Fungorum» (<http://www.speciesfungorum.org/Names/Names.asp>), и представлены в алфавитном порядке. В случае, если видовые названия в оригинальных публикациях не соответствовали номенклатуре, принятой в настоящее время, они указаны в скобках после современного названия.

Список светящихся грибов

BASIDIOMYCOTA

ARMILLARIA

A. borealis Marxm. et Korhonen, *A. cepistipes* Velen., *A. ectypa* (Fr.) Lamoure, *A. fuscipes* Petch, *A. gallica* Marxm. et Romagn. (= *A. bulbosa* (Barla) Romagn.), *A. mellea* (Vahl.) P. Kumm., *A. ostoyae* (Romagn.) Herink, *A. tabescens* (Scop.) Emel.

COLLYBIA

C. cirrhata (Schumach.) P. Kumm., *C. tuberosa* (Bull.) P. Kumm.

FILOBOLETUS

F. pallescens (Boedijn) Maas Geest. (= *Poromyces pallescens* Boedijn), *F. yunnanensis* P. G. Liu.

GERRONEMA

G. glutinipes Pegler, *G. viridilucens* Desjardin, Capelari et Stevani.

LAMPTEROMYCES

L. japonicus (Kawam.) Singer (= *L. luminescens* M. Zang, *Pleurotus japonicus* Kawam.).

LOCELLINA (= *CORTINARIUS*)

L. noctilucens Henn., *L. illuminans* Henn. (= *C. illuminus* Fr.).

MARASMIUS

M. phosphorus Kawam.

MYCENA

M. asterina Desjardin, Capelari et Stevani, *M. citricolor* (Berk. et M. A. Curtis) Sacc. (= *Omphalia flavida* Maubl. et Rangel), *M. chlorophos* (Berk. et M. A. Curtis) Sacc., *M. dai-syogunensis* Kobayasi, *M. discobasis* Métrod, *M. epipterygia* (Scop.) Gray (= *M. citrinella* (Pers.) P. Kumm.), *M. fera* Maas Geest. et de Meijer, *M. galericulata* (Scop.) Gray, *M. galopus* (Pers.) P. Kumm., *M. haematopus* (Pers.) P. Kumm., *M. illuminans* Henn., *M. inclinata* (Fr.) Quél., *M. lacrimans* Singer, *M. lampadis* Maguire, *M. lamprospora* (Corner) E. Horak, *M. lucentipes* Desjardin, Capelari et Stevani, *M. lux-coeli* Corner, *M. maculata* P. Karst., *M. manipularis* (Berk.) Sacc., *M. microillumina* Kawam., *M. minutissimum* Maguire, *M. multesimum* Maguire, *M. noctilucens* Corner, *M. noctilucens* var. *magnispora* Corner, *M. olivaceomarginata* (Masse) Masee (= *M. avenacea* (Fr.) Quél.), *M. parabolica* (Fr.) Quél., *M. photogena* Kawam., *M. polygramma* (Bull.: Fr.) Gray, *M. pruinoviscida* Corner, *M. pruinoviscida* var. *rabaulensis* Corner, *M. pseudostylobates* Kobayasi, *M. pura* (Pers.: Fr.) P. Kumm., *M. rorida* (Scop.: Fr.) Quél., *M. rosea* (Bull.) Gramberg, *M. sanguinolenta* (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Kumm., *M. singeri* Lodge, *M. subluccens* Corner, *M. stylobates* (Pers.: Fr.) P. Kumm. (= *M. dilatata* (Fr.) Gillet), *M. tintinnabulum* (Batsch) Quél., *M. yalensis* Singer, *M. zephrus* (Weinm.) P. Kumm.

NEONOTHOPANUS

N. nambi (Speg.) R. H. Petersen et Krisai.

NOTOPANUS

N. noctilucens (Lév.) Singer (= *Pleurotus noctilucens* (Lév.) Sacc.).

OMPHALIA

O. martensii Henn., *O. noctilucens* Rick.

OMPHALOTUS (=PLEUROTUS)

O. illudens (Schwein.) Bresinsky et Besl (= *Clitocybe illudens* (Schwein.) Sacc.), *O. olearius* (DC.: Fr.) Singer (= *P. olearius* (DC.) Gillet), *O. olivascens* H. E. Bigelow, O. K. Mill. et Thiers.

PANELLUS (=DICTYOPANUS, PANUS)

D. foliicolus Kobayasi, *P. incandescens* Berk. et Broome, *P. luminescens* (Corner) Corner (= *D. luminescens* Corner), *P. pusillus* (Pers. ex Lév.) Burds. et O. K. Mill. (= *D. pusillus* (Pers. ex Lév.) Singer, *D. gloeocystidiatus* Corner, *Polyporus rhipidium* Berk.), *P. stipticus* (Bull.: Fr.) P. Karst.

PLEUROTUS

P. decipiens Corner, *P. gardneri* (Berk.) Sacc., *P. lampas* (Berk.) Sacc., *P. lunaillustris* Kawam., *P. lux* Har., *P. nidiformis* (Berk.) Sacc.

POLYPORUS

P. noctilucens Lagerh.

POROMYCENA

P. hanedai Kobayasi, *P. manipularis* (Berk.) R. Heim.

RORIDOMYCES

R. irritans (E. Horak) Rexer (= *Mycena irritans* E. Horak).

ASCOMYCOTA

XYLARIA

X. hypoxylon (L.: Fr.) Grev., *X. polymorpha* (Pers.) Grev.

Почти все светящиеся грибы принадлежат к базидиомицетам и лишь два вида из рода *Xylaria* — представители аскомицетов. Среди микромицетов такие виды пока не описаны.

Грибы могут излучать свет на различных стадиях жизненного цикла. Так, представители рода *Armillaria* имеют светящийся мицелий и ризоморфы (Ячевский, 1933; Wassink, 1978; Mihail, Bruhn, 2007). У большинства светящихся видов рода *Mycena*, *Panellus stipticus* (Wassink, 1978; Bermudes et al., 1990, 1992; O’Kane et al., 1990; Petersen, Bermudes, 1992; Perry, 2007) и *Omphalotus olearius* (Weitz et al., 2001) такой способностью обладают мицелий и плодовые тела. У *Mycena rorida* светятся лишь споры (Corner, 1950), у *Collybia tuberosa* свет излучают склероции (Ячевский, 1933), а у *Omphalotus* aff. *illudent* — все морфологические элементы (Van, 2002).

Нами начаты исследования люминесцентных свойств макромицетов. Проведен поиск светящихся штаммов грибов из Коллекции культур базидиомицетов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. Культуры выращивали в чашках Петри на сусло-агаре (4 и 1.5 % соответственно) и картофельно-декстрозном агаре (Bioкар diagnostics, 39 г/л) в темной камере при 26 °С. Свечение наблюдали невооруженным глазом через 3—5 мин после адаптации к темноте. Среди исследованных 20 штаммов *Armillaria cepistipes*, *A. gallica*, *A. mellea*, *A. tabescens*, *Lampteromyces japonicus* и *Panellus stipticus* было обнаружено 6 штаммов, обладающих видимым свечением (см. таблицу). Свечение наблюдали уже на 3-и сутки роста. При этом в большинстве случаев более интенсивно оно проявилось у штаммов, растущих на картофельно-декстрозной среде. Далее представлена информация о светящихся штаммах в коллекции культур БИН РАН с указанием номеров штаммов и года выделения (Psurtseva et al., 2007): *Armillaria gallica* (Vahl.) P. Kumm. 1043 — Центральный Урал, Пермская обл., 1993; *A. mellea* (Vahl.) P. Kumm. s. l. 0350 — Ленинградская обл., 1967; 0356 — Минская обл., Белоруссия, 1970; 0358 — Богемия, Чешская Республика, 1962; 0918 — Иркутская обл., 1988; *Lampteromyces japonicus* (Kawam.) Singer; 0491 — Великобритания, 1947.

Из представленных данных следует, что светящиеся штаммы рода *Armillaria* имели как европейское, так и азиатское происхождение; 3 штамма были выделены в различных регионах России. Исследованные штаммы *Panellus stipticus* были выделены из ткани плодовых тел базидиомицетов, собранных в Европе, — Украине, Новгородской и Белгородской областях, на Северном Кавказе и Южном Урале. У всех штаммов отмечено отсутствие видимого свечения. Это вполне согласуется с литературными данными, в которых наличие люминесцентных свойств было подтверждено только у американских представителей этого вида (Wassink, 1978; Weitz et al., 2001; Лабас, Гордеева, 2003).

**Способность к свечению у штаммов базидиомицетов
из Коллекции культур БИН РАН**

Виды	Количество исследованных культур	Количество светящихся культур
<i>Armillaria cepistipes</i>	1	Нет
<i>A. gallica</i>	2	1
<i>A. mellea</i>	5	4
<i>A. tabescens</i>	1	Нет
<i>Armillaria</i> sp.	1	»
<i>Lampteromyces japonicus</i>	3	1
<i>Panellus stipticus</i>	7	Нет

Тестирование 70 гаплоидных изолятов, полученных при посеве базидиоспор двенадцати плодовых тел опенка, собранных в окрестностях г. Красноярска в 2007 г., показало, что растущий мицелий всех изолятов светился с разной интенсивностью. Свечение свежевыделенных культур из Красноярска, определенных как *Armillaria borealis*, было более интенсивным по сравнению с культурами, поддерживавшимися длительное время в Коллекции культур БИН РАН. Однако остается невыясненным, связана ли разница в интенсивности свечения культур грибов рода *Armillaria* с видовой принадлежностью или со сроками поддержания штаммов в культуре. Свечение грибов в последнее время привлекает внимание при создании новых светоизлучающих тест-систем для биолюминесцентного анализа (Isobe et al., 1994).

В отличие от быстрого прогресса, достигнутого за несколько последних десятилетий в расшифровке механизма свечения биолюминесцентных бактерий и многих видов животных, химический механизм свечения грибов остается невыясненным. В настоящее время рассматриваются две основные гипотезы: а) предположение Арс и Фокерстер (Airth, Foerster, 1962), согласно которому свечение грибов вызывается механизмом, в основном аналогичным свечению бактерий, с тем отличием, что свечение грибов не активируется восстановленным флавиномонуклеотидом, флавинаденилнуклеотидом и додеканалем; б) Шимамура (Shimamura, 2006) отрицает ферментативный механизм свечения грибов и объясняет люминесценцию спонтанным окислением выделенного им из *Panellus stipticus* субстрата сесквитерпена, получившего название паналь (panal). Паналь присутствует в грибах в форме деканалевого и додеканалевого эфиров и излучает свет при окислении в присутствии Fe^{2+} и H_2O_2 при pH 7—8. Остается неясным, требует ли данный процесс участия какого-либо фермента, например пероксидазы, или он совершается спонтанно.

Однако в самое последнее время Дезжардин с соавторами (Desjardin et al., 2008) сообщили об успешном осуществлении реакции излучения по классической схеме Дюбуа путем соединения «холодного» и «горячего» экстрактов из биомассы культурального мицелия ряда видов люминесцентных грибов. Это, вероятно, подтверждает ферментативный характер реакции — необходимость присутствия фермента люциферазы, содержащегося в «холодном», но инактивирующегося в «горячем» экстракте, что характерно для белков. Ранее о подобном результате сообщили Кувабара и Вассинк (Kuwabara, Wassink, 1966), а также О. В. Камзолкина с соавторами (1983).

Все известные виды светящихся грибов испускают голубовато-зеленый свет с максимумом эмиссии около 530 нм (O’Kane et al., 1990), иногда — 480 нм (Deheyn, Latz, 2007) в диапазоне температур от 4 до 50 °C (Ячевский, 1933). На агаризованных средах свечение грибов может длиться до 2 недель, в древесине — до 2 месяцев, что позволяет использовать их в биолюминесцентном анализе.

Биолюминесцентный анализ — один из перспективных экспресс-методов мониторинга состояния окружающей среды. Он используется для обнаружения как органических, так и неорганических токсикантов, включая тяжелые металлы. Большое распространение в биолюминесцентном анализе получили генетически модифициро-

ванные бактерии, несущие *lux*-гены. Их использование дает дополнительные возможности для изучения, оценки и контроля биологического действия различных субстанций, метаболической активности других микроорганизмов, растений или животных. Биоломинесцентные репортеры широко используются для наблюдения экспрессии генов в режиме реального времени (Greer III, Szalay, 2002).

Светящиеся грибы являются весьма перспективным объектом для создания на их основе новых биоломинесцентных биотестов благодаря длительности их свечения, широкому температурному диапазону свечения и высокой чувствительности к токсикантам. В настоящее время несколькими исследовательскими группами в мире предпринимаются попытки создания биосенсоров на основе светящихся грибов. Дао (Dao, 2002) предлагала использовать ярко светящийся базидиомицет *Omphalotus aff. illudens* из вьетнамского тропического леса, у которого светится мицелий, плодовые тела и споры, а британские и новозеландские ученые предложили *Armillaria mellea* и *Mycena citricolor* (Weitz et al., 2002; Weitz, 2004; Horswell et al., 2005) в качестве тест-объектов биосенсоров. Бразильские исследователи для этих же целей использовали новый люминесцентный вид *Gerronema viridilucens* (Mendes et al., 2005; Assunção et al., 2007).

Таким образом, светящиеся грибы благодаря длительности, широкому температурному диапазону свечения, а также высокой чувствительности к токсикантам являются весьма перспективным объектом для создания биоломинесцентных биосенсоров нового типа. Изучение биоломинесценции грибов вносит важный вклад в понимание этого биологического явления и открывает возможности для его практического использования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Камзолкина О. В., Данилов В. С., Егоров Н. С. Природа люциферазы из биоломинесцентного гриба *Armillariella mellea* // ДАН СССР. 1983. Т. 27. С. 750.
- Лабас Ю. А., Гордеева А. В. Неразгаданная Дарвином биоломинесценция // Природа. 2003. № 2. С. 25—31.
- Ячевский А. А. Основы микологии / Под ред. Н. А. Наумова. М.; Л., 1933. 1035 с.
- Airth R. L., Foerster G. E. The isolation of catalytic components required for self-free fungal bioluminescence // Arch. Biochem. Biophys. 1962. Vol. 97. P. 567.
- Assuncao N. A., Soares Ch. O., Domingues O., Stevani C. V., Bechara E. J. H. Direct analysis of reduced and oxidized glutathione by CE-ESI-MS/MS / Proc. of II Congresso BrMass (Sociedade Brasileira de Espectrometria de Massas — BrMASS). 2007. P. 28.
- Bermudes D., Gerlach V. L., Nealson K. H. Effects of culture conditions on micelial growth and luminescence in *Panellus stypticus* // Mycologia. 1990. Vol. 82. P. 295—305.
- Bermudes D., Petersen R. H., Nealson K. H. Low-level bioluminescence detected in *Mycena haematopus* basidiocarps // Mycologia. 1992. Vol. 84, N 5. P. 799—802.
- Bioluminescence fungi: living light. 1999. www.psms.org/sporeprints/sp359.html.
- Coder K. D. Foxfire: bioluminescence in the forest. 1999. <http://www.forestry.uga.edu/efr>.
- Coetzee M. P. A., Wingfield B. D., Coutinho T. A., Wingfield M. J. Identification of the causal agent of *Armillaria* root rot of *Pinus* species in South Africa // Mycologia. 2000. Vol. 92. P. 777—785.
- Corner E. J. H. Descriptions of two luminous tropical agarics (*Dictypanus* and *Mycena*) // Mycologia. 1950. Vol. 42, N 3. P. 423—431.
- Dao Thi Van. The first discovery of the bioluminescent mushroom and reseach on biology of the new fungi: *Omphalotus aff. illudent*. The graduation thesis. 2002. P. 5.
- Deheyn D. D., Latz M. I. Bioluminescence characteristics of tropical terrestrial fungus (Basidiomycetes) // Luminescence. 2007. Vol. 22. P. 462.
- Desjardin D. E., Capelari M., Stevani C. V. A new bioluminescent agaric from Sao Paulo, Brazil // Fungal Diversity. 2005. Vol. 18. P. 9—14.
- Desjardin D. E., Capelari M., Stevani C. V. Bioluminescent *Mycena* species from São Paulo, Brazil // Mycologia. 2007. Vol. 99. P. 317—331.

- Desjardin D. E., Oliveira A. G., Stevani C. V. Fungi bioluminescence revisited // *Photochem. and Photobiol. Sci.* 2008. Vol. 7. P. 170—182.
- Greer III L. F., Szalay A. A. Imaging of light emission from the expression of luciferases in living cells and organisms: a review // *Luminescence*. 2002. Vol. 17. P. 43—74.
- Index Fungorum. <http://www.speciesfungorum.org/Names/Names.asp>.
- Isobe M., Takahashi H., Usami K., Hattori M., Nishigohri Y. Bioluminescence mechanism on new systems // *Pure Appl. Chem.* 1994. Vol. 66, N 4. P. 765—772.
- Horswell J., Weitz H. J., Percival H. J., Speir T. W. Impact of heavy metal amended sewage sludge on forest soils as assessed by bacterial and fungal biosensors // *Biol. Fertil. Soils*. 2005. Vol. 42. P. 569—576.
- Kloza B. Foxfire: bioluminescent fungi. 2006. <http://inamidst.com/lights/foxfire>.
- Kuwabara S., Wassink E. C. Purification and properties of the possible precursor of fungal luciferin // *Bioluminescence in progress* / Eds F. H. Johnson, E. Y. Haneda. Princeton: Prince University Press, 1966. 233 p.
- Maguire G. 1988, 2006. http://springbrook.info/research/luminous_mushrooms.htm.
- Mendes L., Prada S., Stevani C. Evaluation of fungal acute toxicity of metals to basidiomycete fungi using a Brazilian bioluminescent species *Gerronema viridilucens* / *Proc. of the SETAC 26th Annual Meeting in North America (USA)*. 2005. P. 1.
- Mihail J. D., Bruhn J. N. Dynamics of bioluminescence by *Armillaria gallica*, *A. mellea* and *A. tabescens* // *Mycologia*. 2007. Vol. 99, N 3. P. 341—350.
- O'Kane D. J., Lingle W. L., Porter D., Wampler J. E. Spectral analysis of the bioluminescence of *Panellus stypticus* // *Mycologia*. 1990. Vol. 82. P. 607—616.
- Perry B. A. MycoDigest: Bioluminescent Fungi // *Mycena News*. 2007. Vol. 58, N 3. P. 1—2, 4.
- Petersen R. H., Bermudes D. *Panellus stypticus*: geographically separated interbreeding populations // *Mycologia*. 1992. Vol. 84, N 2. P. 209—213.
- Psurtseva N. V., Kiyashko A. A., Gachkova E. Y., Belova N. V. *Basidiomycetes Culture Collection LE (BIN): Catalogue of Strains*. M.; SPb.: Partnership of scientific editions KMK, 2007. 116 p.
- Shimomura O. *Bioluminescence: chemical principles and methods*. World Scientific Publishing Co. Pte. Ltd., 2006. 470 p.
- Van D. T. The successful cultivation of a new luminous mushroom *Omphalotus af. Illudent*. 2002. <http://maguires.com/research/external/omphalotus.af.illudent.pdf>.
- Wassink E. C. *Luminescence in fungi* / *Bioluminescence in action* / Ed. P. J. Herring. London: Acad. Press, 1978. P. 171—197.
- Weitz H. J. Naturally bioluminescent fungi // *Mycologist*. 2004. Vol. 18, N 1. P. 4—5.
- Weitz H. J., Ballard A. L., Campbell C. D., Killham K. The effect of culture conditions on the mycelial growth and luminescence of naturally bioluminescent fungi // *FEMS Microbiol. Lett.* 2001. Vol. 202. P. 165—170.
- Weitz H. J., Colin D., Campbell C. D., Killham K. Development of a novel, bioluminescence-based, fungal bioassay for toxicity testing // *Environm. Microbiol.* 2002. Vol. 4. P. 422—429.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
cultures@mail.ru

Поступила 30 IX 2008

РЕЗЮМЕ

Множество живых организмов, в том числе и грибов, обладают способностью к эмиссии видимого света. В настоящее время известно свыше 80 таксонов люминесцентных грибов, большинство из которых было обнаружено в тропиках. Среди светящихся грибов наиболее широко распространены виды рода *Armillaria*, которые являются деструкторами древесины, вызывающими корневую гниль. Они встречаются повсеместно в Северной Америке, Европе, Азии и Южной Африке. Из Коллекции культур базидиомицетов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН были отобраны штаммы *A. mellea*, *A. gallica* и *Lampteromyces japoni-*

cus, обладающие люминесцентными свойствами. Было также показано, что способностью к свечению обладало большинство штаммов *A. borealis*, выделенных на территории Красноярского края.

Ключевые слова: светящиеся грибы, базидиомицеты, люминесцентные штаммы.

SUMMARY

There is a great variety of living organisms able to emit light. Fungi are among them. Over 80 taxa of luminous fungi are known. The majority of them were found in tropics. *Armillaria* species are the most world-wide spreaded among bioluminescent fungi. They are common root rot and wood decay fungi found across North America, Europe, Asia and South Africa. Luminous strains of *A. mellea*, *A. gallica* and *Lampteromyces japonicus* from the Komarov Botanical Institute Basidiomycetes Culture Collection were selected. It was demonstrated that most isolates of *A. borealis* from Krasnoyarsk territory (Russia) are luminous.

Key words: bioluminescent fungi, basidiomycetes, luminous strains.