

СОДЕРЖАНИЕ

Том 55, номер 4, 2021

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

- Дискомицеты хребта Мяо-Чан (Хабаровский край России)
А. В. Богачева 231
- Влияние экологических факторов на пространственное распределение
напочвенных агарикомицетов (*Agaricomycetes*) в пойменных
местообитаниях
А. И. Иванов, А. А. Ермолаева 239
- Условно-патогенная микобиота пыли в городах разных
климатических зон на примере Мурманска и Москвы
М. В. Корнейкова, А. С. Сошина, О. В. Гавричкова 256
- Новые данные о ксилотрофных базидиомицетах памятников
природы “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор”
(Челябинская область, Россия)
Б. В. Красуцкий, Т. А. Головина 271
-

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

- Интенсивность токсинообразования *Penicillium roqueforti*,
P. brevicompactum, *P. chrysogenum* на зерновых субстратах
Г. П. Кононенко, Е. А. Пирязева, А. А. Буркин 285
-

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

- Устойчивость оомицета *Phytophthora infestans* к фунгициду мандипропамид
А. Б. Грекова, М. А. Побединская, Е. М. Чудинова, С. Н. Еланский 291
- Чувствительность краснодарской популяции *Venturia inaequalis*
к дифеноконазолу, ингибитору деметилирования стеринов
А. И. Насонов, Г. В. Якуба, И. Л. Астапчук 297
-
-

Contents

Vol. 55, No. 4, 2021

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Discomycetes of the Miao-Chan Ridge (Khabarovsk Territory of Russia)
A. V. Bogacheva 231
- Influence of environmental factors on the spatial distribution
of soil *Agaricomycetes* in floodplain habitats
A. I. Ivanov, A. A. Ermolaeva 239
- Opportunistic mycobiota of dust in cities of different climatic zones
on the example of Murmansk and Moscow
M. V. Korneykova, A. S. Soshina, O. V. Gavrichkova 256
- New data on xylotrophic basidiomycetes of the Chelyabinsk (City)
Pinery and Kashtak Pinery nature monuments
(Chelyabinsk Region of Russia)
B. V. Krasutskiy, T. A. Golovina 271
-

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Toxin-producing ability of *Penicillium roqueforti*, *P. brevicompactum*,
P. chrysogenum on grain substrates
G. P. Kononenko, E. A. Pyriazeva, A. A. Burkin 285
-

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Resistance of *Phytophthora infestans* to fungicide mandipropamid
A. B. Grekov, M. A. Pobedinskaya, E. M. Chudinova, S. N. Elansky 291
- Sensitivity of the Krasnodar population of *Venturia inaequalis*
to difenoconazole, an inhibitor of sterol demethylation
A. I. Nasonov, G. V. Yakuba, I. L. Astapchuk 297
-
-

БИОРАЗНООБРАЗИЕ,
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 528.282 (571.62)

ДИСКОМИЦЕТЫ ХРЕБТА МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ РОССИИ)

© 2021 г. А. В. Богачева^{1,*}

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, 690022 Владивосток, Россия

*e-mail: bogacheva@biosoil.ru

Поступила в редакцию 03.12.2020 г.

После доработки 15.12.2020 г.

Принята к публикации 23.12.2020 г.

В ходе обработки коллекции дискомицетов, собранных в 2006 г. на хребте Мяо-Чан и его отрогах, мы обнаружили 33 вида, среди которых, как широко распространенные грибы, так и новые для Дальневосточного региона. Так, на стеблях *Artemisia* sp. впервые на Дальнем Востоке был собран гриб *Pyrenopeziza plicata*, на стеблях *Rosa* sp. — *Calycina vulgaris*, на растительных остатках — *Wilcoxina mikolae*. Помимо этого, получены новые данные о составе микобиоты Хабаровского края. Для ряда видов, имеющих в регионе единичные точки сбора, отмечены новые местонахождения.

Ключевые слова: Дальний Восток России, микобиота

DOI: 10.31857/S0026364821040036

ВВЕДЕНИЕ

В ходе изучения таксономического разнообразия грибов Дальневосточного региона России сотрудниками Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН (ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН) ежегодно осуществляются сборы образцов в различных его районах. Накопленный фактический материал аккумулируется в Дальневосточном региональном гербарии на базе ФНЦ (VLA). Несколько лет назад была создана компьютерная база данных фондовой коллекции грибов, лишайников и мохообразных. Имеющиеся данные по видовому разнообразию и распространению отдельных групп, например дискомицетов, уже полностью оформлены и доступны для анализа. Вместе с тем, еще значительны объемы неопределенного материала, хранящегося в фондах Гербария. Это послужило мотивом для выполнения его идентификации и включения полученных данных в настоящую работу.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего исследования послужили сборы дискомицетов, осуществленные в 2006 г. в рамках комплексной экспедиции Биолого-почвенного института ДВО РАН (ныне ФНЦ Биоразнообразия) в центральной части Хабаровского края. Были обследованы растительные сообщества хребта Мяо-Чан, бассейна р. Амгунь и Эворон-Чукчагирской депрессии. Территория сильно вытянута в меридианальном направлении, имеет неодинаковую удаленность от морского по-

бережья и горный рельеф, вследствие чего ее климатические условия неоднородны. Влияние летних воздушных масс Тихого океана сглаживается горной системой Сихотэ-Алинь, а высоты хребта Мяо-Чан мало препятствуют воздействию холодных масс Восточной Сибири. В связи с этим климат характеризуется как умеренно-континентальный с некоторыми муссонными чертами. Среднегодовая температура на большей части территории ниже нуля. Максимум осадков приходится на июль и август, отличаясь большими колебаниями по годам. Здесь проходит южная граница распространения многолетней мерзлоты (Manko, Rozenberg, 1967). Гидрологическая сеть обширная, составлена семью малыми и средними реками, истоки которых расположены на высоте от 700 до 1200 м над ур. м. Долины в верхнем течении имеют U-образную форму и большую крутизну. По склонам и водоразделам хребта распространены бурые горнолесные и горные буротаежные почвы. Внешний облик растительности хребта определяют горные пихтово-еловые леса и лиственничники. Заросли кедрового стланика представлены на вершинах и высотах более 750 м над ур. м. На склонах южной экспозиции юго-восточного макросклона встречаются дубовые леса. В долинах рек распространены ивняки и кустарниковая растительность. На хребте широко представлены вторичные мелколиственные и смешанные леса. Поймы рек заняты лугово-болотными сообществами (Shlotgauer et al., 2001).

Территория интересна своим пограничным положением между Охотско-Камчатской провинцией Циркумбореальной флористической области и

Маньчжурской провинцией Восточноазиатской области согласно районированию А.Л. Тахтаджяна (Takhtadzhian, 1978), или Буреинским флористическим районом и северным подрайоном Уссурийского флористического р-на согласно районированию С.С. Харкевича (Kharkevich, 1985). Согласно районированию С.Д. Шлотгауэр и соавторов, северо-западная часть хребта входит в Нижнеамурский район Амуро-Сахалинской провинции Бореальной области, а юго-восточная — в Уссурийско-Амурский район Маньчжурской провинции Восточноазиатской области (Shlotgauer et al., 2001). На растительность хребта повлияли многолетняя хозяйственная деятельность человека (разработка полиметаллических руд, рубка леса) и связанные с ней многочисленные пожары.

Сборы проводили с 10 по 31 июля 2006 г. маршрутным методом по выбранным типам растительности. Объем материала составил около 150 образцов, которые были помещены на хранение в Гербарий ФНЦ (VLA). Часть из них при идентификации была выбракована по разным причинам, другая пополнила его фондовую коллекцию. Каталогные описания зарегистрированы в базе данных. Коллекторскую работу выполнили сотрудники ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН — В.Ю. Баркалов, В.В. Богатов, А.В. Богачева, В.Н. Капустина. Координаты точек сбора устанавливались навигатором Garmin GPSmap60CS.

Камеральная обработка осуществлялась по общепринятым методикам на базе лаборатории Ботаники ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН. Микроскопические исследования проводились с применением микроскопов Nikon Eclipse E200 и МБИ-10.

Кластерный анализ выполнен с помощью программы PAST (Hammer et al., 2001). В качестве меры сходства использован коэффициент Сёренсена—Чекановского (Legendre, Legendre, 1983). Статистическая достоверность образования кластеров была оценена с помощью бутстреп-анализа с использованием программы FreeTree (Pavlicek et al., 1999). Оценка бутстреп-значений проведена в 1000 повторностях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенной идентификации собранных образцов нам удалось выявить видовое разнообразие дискомицетов хребта Мяо-Чан и его отрогов. Ниже в алфавитном порядке приведен список грибов, включающий 33 вида из 20 родов, относящихся к 10 семействам из 4 порядков (Index Fungorum, 2020). Перечень содержит новые данные о видовом разнообразии Дальневосточного региона России и распространении указанных видов. В аннотациях даны сведения о субстратах, экотопах, дате и месте сбора с указанием GPS-координат, каталожный номер в Дальневосточном

региональном гербарии. Используются следующие сокращения: Амур. (Амурская), ЕАО (Еврейский автономный округ), Камч. (Камчатский), кр. (край), Магадан. (Магаданская), о. (остров), обл. (область), окр. (окрестности), Прим. (Приморский), распр. (распространение), р-н (район), Сах. (Сахалинская), Хабар. (Хабаровский), Чукот. АО (Чукотский автономный округ). Виды, указанные впервые для Дальнего Востока России, отмечены звездочкой.

Ascomycota

Geoglossomycetes

Orbiliales

Orbiliaceae

Orbilia xanthostigma (Fr.) Fr. — на валежной древесине ольхи, ольховник с березой, лиственницей, осиной и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4369. Широко распространенный по Дальневосточному региону России вид [Прим. кр. — D-967, D-968, D-969, D-970, D-971, D-1883, D-3808, D-3865, D-3898, D-3910, D-3914, D-3945; ЕАО — D-2495; Хабар. кр. — D-2554, D-2809, D-2831, D-2833, D-3008, D-3023, D-3378; Камч. кр. — D-3250, как *O. delicatula* (P. Karst.) P. Karst.]. В указанном р-не найден впервые.

Helotiales

Arachnopezizaceae

Arachnopeziza cornuta (Ellis) Korf — на сухих стеблях малины, ольховник с березой, лиственницей, осиной и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4368. В указанном р-не найден впервые. Вид редко встречающийся, ранее отмечен в нескольких точках Хабар. (D-3009) и Прим. (D-12) краев и Сах. обл. (D-13, D-14).

Chlorociboriaceae

Chlorociboria aeruginosa (Oeder) Seaver ex C.S. Ramamurthi, Korf et L.R. Vatra — на валежной древесине лиственной породы, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо Чан, Солнечный р-н, Хабар. кр., 27.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4357. Широко распространенный по Прим. кр. вид (D-121, D-122, D-123, D-124, D-125, D-126, D-127, D-128, D-129, D-130, D-131, D-132, D-133, D-146, D-1580, D-1581, D-1732, D-1881, D-1973, D-3479), в Сах. обл. (D-130) и Хабар. кр. отмечен впервые.

Helotiaceae

Hymenoscyphus scutula (Pers.) W. Phillips — на сухих стеблях таволги, ольховник с березой, лиственницей, осиной и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4355; на вайях папоротника, ольховник с березой, лиственницей, осиной и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д.,

VLA D-4361; на стеблях крапивы, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, бассейн р. Левая Силинка и р. Чалбан, перевал хребта Мяо-Чан, Солнечный р-н, 28.07.2006, 50°41'35" с.ш., 136°19'66" в.д., VLA D-4363. В указанных р-нах Хабаров. кр. найден впервые. Вид повсеместно встречающийся на Дальнем Востоке (Прим. кр. — D-551, D-556, D-1586, D-1588, D-1645, D-1916, D-1964, D-1967, D-1994, D-3055, D-3380, D-3402, D-3417, D-3421, D-3560, D-3869, D-3888, D-3908, D-4025, D-4142; Хабаров. кр. — D-2817, D-2840, D-2850, D-2851, D-2908, D-3595, D-3645, D-3982, D-4297; Амур. обл. — D-3590; Камч. кр. — D-3138, D-3145, D-3154, D-3241, D-3242, D-3254, D-3270, D-3299; Сах. обл. — D-542, D-543, D-549, D-550, D-552, D-554, D-557, D-2023, D-2254, D-2334, D-2349; Магадан. обл. — D-553, D-555).

Lachnaceae

Incrucipulum ciliare (Schrad.) Baral — на листовом опаде березы, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 27.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4387. Впервые приводится для указанного р-на. В силу небольших размеров апотециев вид отмечен всего в нескольких точках Дальнего Востока (Прим. кр. — D-215; Хабаров. кр. — D-3682, D-3162, D-2913, D-2895; ЕАО — D-2519). Однако мы склонны считать его широко распространенным в южной и центральной частях региона. Не имея строгой приуроченности к указанному субстрату, гриб был собран на листовом опаде других широколиственных древесных пород, встречающихся на этой территории.

Lachnellula calyciformis (Batsch) Dharne — на ветвях елей, пихтарник с ольхой, стлаником и березой, ручей бассейна рек Чалбан и Горин, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 28.07.2006, 50°42'11" с.ш., 136°17'59" в.д., VLA D-4379. Впервые приводится для указанного р-на. Широко распространенный по Дальневосточному региону России вид (Прим. кр. — D-1917, D-597, D-594; Хабаров. кр. — D-1552, D-2896, D-3000, D-3360, D-4113, D-4204; Амур. обл. — D-3462; Камч. кр. — D-3151; Сах. обл. — D-601 — 607, D-609 — 616, D-624, D-625, D-627, D-628, D-630, D-631, D-590 — 593, D-2467, D-2549, D-3688).

L. occidentalis (G.G. Hahn et Ayers) Dharne — на ветвях лиственниц, выгоревший лиственничник, сопка со скальными выходами известняка, долина р. Нилян при впадении в нее р. Светлая, р-н Полины Осипенко, Хабаров. кр., 23.07.2006, 51°56'94" с.ш., 135°50'68" в.д., VLA D-4354. Впервые приводится для указанного р-на. Широко распространенный по Дальневосточному региону России вид (Прим. кр. — D-586, D-599, D-600, D-608; Хабаров. кр. — D-3004, D-3052, D-3053, D-3581, D-3664, D-3665, D-3972, D-4255, D-4303; Камч. кр. — D-3268; Сах. обл. — D-2476, D-3314).

Lachnum altaicum (Raitv.) Nuhtinen — на стеблях спиреи, береговые кустарниковые заросли р. Девятка, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 16.07.2006, 51°22'08" с.ш., 136°31'56" в.д., VLA D-4373. Ранее вид был отмечен только в Сах. обл. (Raitviir, 1991). Гербарных образцов в фондовой коллекции VLA нет. Впервые приводится для территории Хабаров. кр.

L. bicolor (Bull.) P. Karst. — на ветвях ольхи, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 27.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4354.

Впервые приводится для указанного р-на. Вид распространен в северной части региона, ранее указывался как *Capitotricha bicolor* (Bull.) Baral (Хабар. кр. — D-2802, D-2870, D-2921; Камч. кр. — D-3157, D-3296; Сах. обл. — D-219, D-220, D-2478, D-3675).

L. clandestinum P. Karst. — на стеблях малины, ольховник с березой, лиственницей, осинкой и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабаров. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'162" в.д., VLA D-4368. Впервые приводится для указанного р-на. Вид распространен в северной части дальневосточного региона (Хабар. кр. — D-2856, D-3066, D-3222; Сах. обл. — D-718, D-2450).

L. hastipilosum Raitv. — на стеблях вейника, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 28.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4380. Вид распространен по территории Сах. обл. (D-2376, D-2400, D-2465, D-2521), на территории Хабаров. кр. — второе место обнаружения (D-3016).

L. perplexum (Boud.) Korf — на осоке, болотные кочки, долина р. Девятка, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 16.07.2006, 51°22'077" с.ш., 136°31'58" в.д., VLA D-4381; долина р. Малые Дуки, 26.07.2006, 51°13'77" с.ш., 135°34'601" в.д., VLA D-4382. Впервые приводится для территории Хабаров. кр. (Камч. кр. — D-3291; Сах. обл. — D-732, D-2524, D-2525).

L. pudicelloides (Raitv.) Raitv. — на стеблях злаковых, ольховник, сопка со скальными выходами известняка, долина р. Нилян при впадении в нее р. Светлая, р-н Полины Осипенко, Хабаров. кр., 23.07.2006, 51°56'94" с.ш., 135°50'68" в.д., VLA D-4370. Впервые приводится для указанного р-на (Хабар. кр. — D-2897, D-3165, D-4249; Сах. обл. — D-763, D-764, D-2348, D-2385, D-2404, D-2565).

L. schoenoplecti Raitv. et P. Blank — на стеблях злаковых, берег р. Девятка, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 16.07.2006, 51°22'08" с.ш., 136°31'56" в.д., VLA D-4371. Впервые приводится для территории Хабаров. кр. (Сах. обл. — D-759, D-760).

L. tenuissimum (Kuntze) Korf et W.Y. Zhuang — на стеблях вейника, устье р. Начатка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 17.07.2006, 51°25'01" с.ш., 136°34'57" в.д., VLA D-4364. Впервые приводится для указанного р-на. Широко распространенный в центральной части Дальнего Востока вид (Хабар. кр. — D-2912, D-3015, D-3062, D-3064, D-3065, D-3167, D-3168, D-3169, D-3177, D-3178, D-3195, D-3217, D-3219, D-3224, D-4096, D-4136; Сах. обл. — D-754, D-755, D-756, D-757, D-2263, D-2364, D-2474).

Mollisiaceae

Mollisia discolor (Mont. et Fr.) W. Phillips — на валежной древесине ольхи, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 27.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4356. Впервые приводится для указанного р-на (Хабар. кр. — D-2861; Сах. обл. — D-3190).

M. luctuosa Boud. — на стеблях вейника, устье р. Начатка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 17.07.2006, 51°25'01" с.ш., 136°34'57" в.д., VLA D-4383; на стеблях злаковых, берег р. Девятка, 16.07.2006, 51°22'077" с.ш., 136°31'557" в.д., VLA D-4371. Впервые приводится для указанного р-на (Хабар. кр. — D-4077).

M. palustris (P. Karst.) P. Karst. — на стеблях вейника, устье р. Начатка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабаров. кр., 17.07.2006, 51°25'01" с.ш., 136°34'57" в.д., VLA D-4366. Впервые приводится для Хабар. кр. (Прим. кр. — D-4125; Камч. кр. — D-3249; Сах. обл. — D-826, D-2341, D-2428).

Pyrenopeziza benesuada (Tul.) Gremmen — на стеблях вейника, устье р. Начатка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабар. кр., 17.07.2006, 51°25'01" с.ш., 136°34'57" в.д., VLA D-4378. Впервые приводится для указанного р-на. Широко распространенный в центральной и северной частях Дальнего Востока вид (Прим. кр. — D-830, D-3401, D-3423, D-4128; Хабар. кр. — D-2862, D-2917, D-3099, D-4098, D-4252; ЕАО — D-2580; Чукот. АО — D-3634, D-3637; Камч. кр. — D-3112, D-3276; Сах. обл. — D-824, D-2316, D-2420, D-2441, D-3739).

**P. plicata* (Rehm) Rehm — на стеблях полыни, устье р. Начатка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабар. кр., 17.07.2006, 51°25'01" с.ш., 136°34'57" в.д., VLA D-4396.

Tapesia lividofusca (Fr.) Rehm — на ветвях березы, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабар. кр., 28.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4372; на стеблях крапивы, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, бассейн р. Левая Силинка и р. Чалбан, перевал хребта Мяо-Чан, 28.07.2006, 50°41'34" с.ш., 136°19'66" в.д., VLA D-4360. Вид впервые приводится для указанного р-на (Прим. кр. — D-3947; Хабар. кр. — D-2819; Сах. обл. — D-1399, D-1400, D-1401, D-2361, D-2448, D-2407; Магадан. обл. — D-1934, D-3648).

Rhytismatales

Pezizellaceae

Bisporella citrina (Batsch) Korf et S.E. Carg. — на сильно разложившейся древесине лиственной породы, заболоченное место, устье р. Девятка, окр. оз. Эворон, Солнечный р-н, Хабар. кр., 14.07.2006, 51°22'26" с.ш., 136°31'23" в.д., VLA D-4389. Вид впервые приводится для указанного р-на. Широко распространенный в южной и центральной частях Дальнего Востока вид (Прим. кр. — D-53, D-54, D-59, D-61, D-62, D-64, D-65, D-66, D-67, D-69, D-97, D-1539, D-1858, D-1905, D-1948, D-1971, D-1978, D-2008, D-3382, D-3458, D-3472, D-3785, D-3825, D-3863, D-3917, D-3918; Хабар. кр. — D-1333, D-1336, D-1340, D-1341, D-1345, D-1348, D-1554, D-1824, D-2520, D-3058, D-3345, D-3414, D-3598, D-3735, D-3986, D-4005, D-4257, D-4258, D-4268, D-4289, D-4313; ЕАО — D-1617, D-2590; Амур. обл. — D-3330, D-3504; Камч. кр. — D-3269; Сах. обл. — D-55, D-56, D-57, D-58, D-60, D-63, D-68, D-70, D-71, D-72, D-73, D-99, D-100, D-1772, D-2083, D-2284, D-3114; Магадан. обл. — D-98, D-1866, D-3642, D-3649).

**Calycina vulgaris* (Fr.) Baral — на ветвях шиповника, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, ручей Осенний, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабар. кр., 30.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4395.

Calycellina chlorinella (Ces.) Dennis — на стеблях вейника, пихтарник с ольхой, стлаником и ивой, ручей Осенний, долина р. Левая Силинка, хребет Мяо-Чан, Солнечный р-н, Хабар. кр., 30.07.2006, 50°41'99" с.ш., 136°21'55" в.д., VLA D-4358. Вид впервые приводится для указанного р-на (Хабар. кр. — D-3984).

Rhytismataceae

Spathularia flavida Pers. — на подстилке, хвойно-широколиственный лес, бассейн р. Амгунь, долина р. Синах, Солнечный р-н, Хабар. кр., 19.07.2006, 51°26'82" с.ш., 135°15'32" в.д., VLA D-4384; хвойно-широколиственный лес, придорожные скалы, окр. пос. Эбгунь, 20 км юго-западнее пос. Березовый, 20.07.2006, 51°28'86" с.ш., 135°23'84" в.д., VLA D-4386; ольховник с березой, лиственницей, осиною и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4385. Вид впервые обнаружен в указанных р-нах Хабар. кр., хотя широко распространен по дальневосточному региону (Прим. кр. — D-1357, D-1358, D-1368, D-1369, D-3742, D-3744, D-3767; Хабар. кр. — D-1367, D-1372, D-1385, D-1386, D-1388, D-1392, D-2948, D-3342, D-3521, D-3545; ЕАО — D-1544, D-1800, D-3338; Амур. обл. — D-1360, D-1363, D-1364, D-1366, D-1371, D-1387, D-1391, D-1556, D-1557, D-1937; Сах. обл. — D-1311, D-1354, D-1355, D-1356, D-1365, D-1370, D-1377, D-1779, D-1792, D-1793, D-1794, D-2026, D-2027, D-3337; Магадан. обл. — D-1359, D-1361, D-1362, D-1374, D-1378, D-1390).

Pezizales

Pezizaceae

Legaliana alaskana (E.K. Cash) Van Vooren — на глине, ольховник, сопка со скальными выходами известняка, долина р. Нилан при впадении в нее р. Светлая, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 23.07.2006, 51°56'94" с.ш., 135°50'68" в.д., VLA D-4390. Вид впервые приводится для Хабар. кр. (Камч. кр. — D-3128, как *Peziza alaskana* E.K. Cash).

L. badia (Pers.) Van Vooren — на глине, ольховник, сопка со скальными выходами известняка, долина р. Нилан при впадении в нее р. Светлая, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 23.07.2006, 51°56'94" с.ш., 135°50'68" в.д., VLA D-4362, D-4374. Вид впервые обнаружен в указанном р-не Хабар. кр., хотя широко распространен по дальневосточному региону и зарегистрирован как *Peziza badia* Pers. (Прим. кр. — D-1032, D-1038, D-1039, D-1041, D-1050, D-1053, D-1054, D-1056, D-1057, D-1058, D-1701, D-1752, D-1754, D-1771, D-1777, D-1827, D-1885, D-1914, D-2071, D-2989, D-3403, D-3477, D-4233; Хабар. кр. — D-043, D-1042, D-1320, D-1330, D-2759, D-2891, D-4020, D-4152, D-4278; ЕАО — D-2112; Амур. обл. — D-3531; Камч. кр. — D-1604, D-3140, D-3159, D-3244, D-3252, D-3262, D-3289, D-3305; Сах. обл. — D-1030, D-1031, D-1033, D-1034, D-1035, D-1036, D-1037, D-1040, D-1043, D-1044, D-1045, D-1046, D-1047, D-1048, D-1049, D-1051, D-1052, D-1608, D-1609, D-1610, D-1611, D-1613, D-2079, D-2988, D-2990, D-4017, D-4068; Магадан. обл. — D-2935).

Peziza ammophila Durieu et Lév. — на заиленной почве у ручья, ольховник с березой, лиственницей, осиною и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4359. Вид впервые приводится для Хабар. кр. (Прим. кр. — D-1836, D-2082; Сах. обл. — D-3655).

P. prosthetica Dissing et Sivertsen — на заиленной почве у ручья, ольховник с березой, лиственницей, осиною и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4390. Вид впервые приводится

для Хабар. кр. (Сах. обл. – D-2226; Магадан. обл. – D-2072).

Pyronemataceae

Anthracobia melaloma (Alb. et Schwein.) Arnould – на костре, березняк, берег р. Девятка, Солнечный р-н, Хабар. кр., 17.07.2006, 51°22'08" с.ш., 136°31'56" в.д., VLA D-4394. Вид впервые приводится для Хабар. кр. (Прим. кр. – D-3027; Камч. кр. – D-3288).

**Geopora foliacea* (Schaeff.) S. Ahmad – на почве, топольник, берег р. Циркуль, окр. г. Комсомольск-на-Амуре, Хабар. кр., 11.07.2006, 50°39'85" с.ш., 136°53'56" в.д., VLA D-4365.

Scutellinia umbrorum (Fr.) Lambotte – на заиленной почве у ручья, ольховник с березой, лиственницей, осинкой и ивой, 5 км северо-восточнее пос. Бриакан, р-н Полины Осипенко, Хабар. кр., 21.07.2006, 52°22'34" с.ш., 135°54'16" в.д., VLA D-4376. Вид широко распространен в южной и центральной частях региона (Прим. кр. – D-1293, D-1296, D-1303, D-1304, D-1591, D-1596, D-1660, D-1708, D-3404, D-3893; Хабар. кр. – D-1316, D-2879, D-2885; ЕАО – D-2584; Сах. обл. – D-1295, D-1297, D-1600, D-3443, D-3658). Вместе с тем, он впервые обнаружен в указанном р-не Хабар. кр.

**Wilcoxina mikolae* (Chin S. Yang et H.E. Wilcox) Chin S. Yang et Korf – на растительных остатках, гарь, окр. оз. Эворон, берег р. Девятка, Солнечный р-н, Хабар. кр., 15.07.2006, 51°22'26" с.ш., 136°31'23" в.д., VLA D-4367.

Хабаровский край – одна из самых обширных территорий России, где лесами покрыто 67% территории. Роль лесных ресурсов, главным образом древесины, в экономике края очень велика. При этом торговля идет в основном необработанными лесоматериалами. Такое положение дел способствует лишь расширению вовлеченных в хозяйственную деятельность лесных площадей. А наличие драгоценных и цветных металлов, каменного и бурого углей, подземных питьевых и минеральных вод и их интенсивная добыча еще более осложняют ситуацию сохранения лесных массивов. Растительность края уже довольно хорошо изучена, однако сведений о составе его "грибного населения" недостаточно. Полученные нами данные о дискомицетах хребта Мяо-Чан, бассейна р. Амгунь и Эворон-Чукчагирской депрессии заполнили один из пробелов в нашем знании о дискомицетах Хабаровского края. Проведенные исследования далеко не полные, но общую структуру видового состава дискомицетов региона в определенной степени характеризуют. Слагающие ее виды относятся к 10 различным семействам, среди которых основу видовой разнообразия составляют представители *Lachnaceae*. Факт вполне объяснимый: доминирующим типом растительности исследованной территории являются лиственничные и пихтово-еловые леса, где на хвойных древесных растениях поселяются виды рода *Lachnellula*, а также обширные площади, занятые травяно-моховыми и осоковыми болотами, вейниковыми и осоково-вейниковыми лугами, где на растительных остатках травянистых расте-

ний развиваются многочисленные представители рода *Lachnum*. Наличие больших участков выгоревшего леса с нарушенным почвенным покровом повлекло заметное распространение по территории пецицевых (*Pezizaceae*) и пиронемовых (*Pyronemataceae*) эдафотрофных грибов. Остальную часть составляют типичные виды из семейств *Chlorociboriaceae*, *Helotiaceae*, *Orbiliaceae*, *Pezizellaceae* и *Rhytismataceae*, разлагающие растительный опад в хвойно-широколиственных лесах.

Территория Хабаровского края уже длительный период находится под пристальным вниманием автора (Bogacheva, 2007, 2008, 2010, 2017, 2018, 2019; Bogacheva et al., 2015). В результате проведенных работ в междуречье Амгуни и Амура также были сделаны важные находки. Получены данные о составе микобиоты нескольких административных районов: Николаевский (1 вид), Полины Осипенко (11 видов), Солнечный (22). Среди указанных видов 12 обнаружены впервые в крае и 4 – в регионе. Сравнительно небольшой список включает как широко распространенные по региону грибы (*Bisporella citrina*, *Chlorociboria aeruginosa*, *Hymenoscyphus scutula*, *Legalia badia*, *Orbilbia xanthostigma*, *Pyrenopeziza benesuada*, *Scutellinia umbrorum*, *Spathularia flavida*, *Tapesia lividofusca*), так и ряд редких, имеющих единичные точки сбора (*Anthracobia melaloma*, *Arachnopeziza cornuta*, *Calycellina chlorinella*, *Legalia alaskana*, *Peziza amphotropa*, *P. prosthetica*) (табл. 1). На стеблях *Artemisia* sp. впервые на Дальнем Востоке был собран гриб *Pyrenopeziza plicata*, на стеблях *Rosa* sp. – *Calycina vulgaris*, на растительных остатках – *Wilcoxina mikolae*.

Список отмеченных нами видов грибов до некоторой степени подтверждает флористическое пограничное положение территории. Кластерный анализ показал, что биота дискомицетов Амур-Амгуньского междуречья носит черты таковых соседних флористических районов. Виды образуют три выраженные кластерные группы (рис. 1). Из аналитических работ мы исключили 3 вида, отмеченных впервые на территории российского Дальнего Востока.

Группа широко распространенных видов составляет хорошо прослеживающийся кластер. В нем представлены виды, участвующие в микобиотах Южно-Курильского, Нижне-Зейского, Амгуньского и Уссурийского флористических районов. Это дереворазрушающие и эдафотрофные виды, своим распространением не поддерживающие флористическое районирование. Еще один выраженный кластер формируется гербофильными видами, отмеченными в Северо-Сахалинском, Южно-Сахалинском и Буреинском флористических районах. Возможно, что дальнейшее изучение состава микобиоты дальневосточного региона позволит получить более достоверную картину его соответствия существующим районированиям.

Таблица 1. Участие выявленных видов дискомицетов в микобиотах различных флористических районов Дальневосточного региона России

Вид гриба	Флористические районы Дальневосточного региона России													
	Чукотский	Охотский	Камчатский	Командорский	Северо-Сахалинский	Южно-Курильский	Верхне-Зейский	Нижне-Зейский	Буреинский	Амгунский	Уссурийский северный	Уссурийский центральный	Уссурийский южный	Южно-Сахалинский
<i>Anthracobia melaloma</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Arachnopeziza cornuta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>Bisporella citrina</i>	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Calycellina chlorinella</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Calycina vulgaris</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Chlorencoelia macrospora</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Ch. versiformis</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Chlorociboria aeruginosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Hymenoscyphus scutula</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Incrucipulum ciliare</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	-
<i>Lachnellula calyciformis</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. occidentalis</i>	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-	+
<i>Lachnum altaicum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>L. bicolor</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>L. hastipilosum</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>L. perplexum</i>	-	-	+	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. pudicelloides</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>L. schoenoplecti</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>L. tenuissimum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Legaliana alaskana</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>L. badia</i>	-	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Mollisia discolor</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>M. luctuosa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>M. palustris</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>Orbilbia xanthostigma</i>	-	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Peziza ammophila</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>P. prosthetica</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>Pyrenopeziza benesuada</i>	+	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	+	+	-
<i>P. plicata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Scutellinia umbrorum</i>	-	-	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Spathularia flavida</i>	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tapesia lividofusca</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	+
<i>Wilcoxina mikolae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

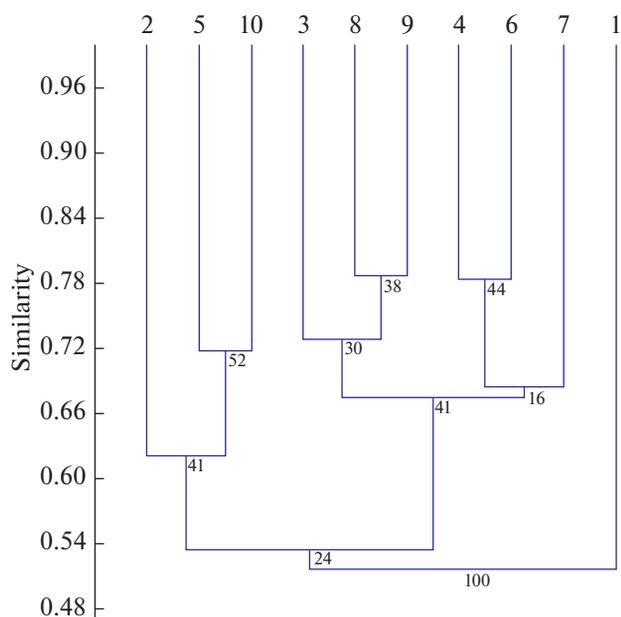


Рис. 1. Дендрограмма сходства флористических районов Дальневосточного региона России на основании распространения 30 ключевых видов дискомицетов (метод UPGMA, коэффициент Сёренсена–Чекановского): 1 – Камчатский, 2 – Северо-Сахалинский, 3 – Южно-Курильский, 4 – Нижне-Зейский, 5 – Буреинский, 6 – Амгуньский, 7 – Уссурийский северный подрайон, 8 – Уссурийский центральный подрайон, 9 – Уссурийский южный подрайон, 10 – Южно-Сахалинский. В основании каждого кластера указаны значения бутстрепа (%).

Автор благодарит сотрудников ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН В.Ю. Баркалова, В.В. Богатова, В.Н. Капустину за помощь в сборе гербарного материала и М.Ю. Прошалыкина за помощь в статистической обработке данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bogacheva A.V.* Additional information about the mycobiota of the Khabarovsk territory. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2019. V. 53 (3). P. 140–145 (in Russ.).
- Bogacheva A.V.* First results of mycological research of the Tuminsky reserve. In: XII Far Eastern conference on conservation. Conference proceedings. Birobidzhan, 2017, pp. 26–28 (in Russ.).
- Bogacheva A.V.* New and interesting findings of discomycetes in the Khabarovsk territory. In: *Biota i sreda zapovednykh territoriy*. V. 2. 2018. P. 41–53 (in Russ.).
- Bogacheva A.V.* Rare discomycetes species of the Russian Far East. In: IX Far Eastern conference on conservation. Conference proceedings. Vladivostok, 2010, pp. 71–74 (in Russ.).
- Bogacheva A.V.* Results of the discomycetes study in the Bolshhekhtsirsky and Bastak nature reserves. In: Materials of the scientific and practical conference dedicated to the 10th anniversary of the Bastak nature reserve. Birobidzhan, 2007, pp. 23–26 (in Russ.).
- Bogacheva A.V.* Taxonomic discomycetes diversity of the Amur basin. In: Regions of new development: environmental problems, solutions. Materials of the interregional scientific and practical conference. V. 2. Khabarovsk, 2008. P. 300–301 (in Russ.).
- Bogacheva A.V., Bulakh E.M., Bukharova N.V. et al.* Fungi. In: Vascular plants, algae and fungi of the state natural Botchinsky reserve. Dalnauka, Vladivostok, 2015, pp. 90–116 (in Russ.).
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 2001. V. 4 (1). http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2020. <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> 2020. Accessed 15.09.2020.
- Kharkevich S.S.* Introduction. In: *Sosudistyye rasteniya sovetского Dalnego Vostoka*. V. 1. Nauka, Leningrad, 1985, pp. 7–10 (in Russ.).
- Legendre L., Legendre P.* Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling. 3. Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam etc., 1983.
- Manko Yu.I., Rozenberg V.A.* Sketch of the vegetation between the rivers of the Amur-Amgun'. *Komarovskie chteniya*. 1967. V. 14. P. 59–86 (in Russ.).
- Pavlicek A., Hrdá S., Flegr J.* FreeTree – Freeware program for construction of phylogenetic trees on the basis of distance data and bootstrap/jackknife analysis of the tree robustness. Application in the RAPD analysis of the genus *Frenkelia*. *Folia Biologica*. 1999. V. 45. P. 97–99.
- Raitviir A.G.* Order *Helotiales*. In: Lower plants, fungi and bryophytes of the Soviet Far East. V. 2. Leningrad, Nauka, 1991 (in Russ.).
- Shlothauer S.D., Kryukova M.V., Antonova L.A.* Vascular plants of the Khabarovsk territory and their protection. Vladivostok, Khabarovsk, 2001 (in Russ.).
- Takhtadzhan A.L.* Floristic regions of the world. Leningrad, Nauka, 1978 (in Russ.).
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Дополнительные сведения о микобиоте Хабаровского края // *Микология и фитопатология*. 2019. Т. 53. № 3. С. 140–145.
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Новые и интересные находки дискомицетов на территории Хабаровского края // *Биота и среда заповедных территорий*. 2018. Вып. 2. С. 41–53.
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Первые результаты микологического исследования заказника Тумнинский // *Матер. Дальневост. конф. по заповедному делу* 10–13 октября 2017 г. Биробиджан, 2017. С. 26–28.
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Редкие виды дискомицетов Дальнего Востока России // *Матер. IX Дальневост. конф. по заповедному делу*. Владивосток, 20–22 октября, 2010. Владивосток, 2010. С. 71–74.
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Результаты исследования дискомицетов заповедников Большехехирского и Бастак // *Материалы научно-практической конференции, посвященной 10-летию заповедника “Бастак”*, Биробиджан, 4–6 апреля 2007 г. Биробиджан, 2007. С. 23–26.
- Богачева А.В. (Bogacheva)* Таксономическое разнообразие дискомицетов бассейна Амура // *Матер. межрегион. научн.-практ. конф. “Регионы нового*

- освоения: экологические проблемы, пути решения". Т. 2. Хабаровск, 10–12 октября, 2008. Хабаровск, 2008. С. 300–301.
- Богачева А.В., Булах Е.М., Бухарова Н.В. и др. (Bogacheva et al.) Грибы // Сосудистые растения, водоросли и грибы государственного природного заповедника "Ботчинский". Владивосток: Дальнаука, 2015. С. 90–116.
- Манько Ю.И., Розенберг В.А. (Manko, Rozenberg) Очерк растительности междуречья Амур-Амгунь // Растительность северных районов Дальнего Востока. Комаровские чтения. 1967. Вып. 14. С. 59–86.
- Райтвийр А.Г. (Raitviir) Порядок Helotiales // Низшие растения, грибы и мохообразные Советского Дальнего Востока. Т. 2. СПб.: Наука, 1991. С. 254–363.
- Тактаджян А.Л. (Takhtadzhian) Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
- Харкевич С.С. (Kharkevich) Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. Л.: Наука, 1985. С. 7–10.
- Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. (Shlotgauer et al.) Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток, Хабаровск, 2001. 195 с.

Discomycetes of the Miao-Chan Ridge (Khabarovsk Territory of Russia)

A. V. Bogacheva^{a, #}

^a Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

[#]e-mail: bogacheva@biosoil.ru

During the processing of the collection of discomycetes collected in 2006 on the Miao Chan Ridge and its spurs, we found 33 species, among which are both widespread species and new to the Far East Region of Russia. The latter include *Pyrenopeziza plicata* collected on stems of *Artemisia* sp., *Calycina vulgaris* on stems of *Rosa* sp., and *Wilcoxina mikolae* on plant debris. In addition, new data on the composition of mycobiota of Khabarovsk Territory were obtained. For a number of species with single collection points in the region, new locations were noted.

Keywords: Far East of Russia, mycobiota

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАПОЧВЕННЫХ АГАРИКОМИЦЕТОВ (*AGARICOMYCETES*) В ПОЙМЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

© 2021 г. А. И. Иванов^{1,*}, А. А. Ермолаева^{1,**}

¹ Пензенский государственный аграрный университет, 440011 Пенза, Россия

*e-mail: rcgkim@mail.ru

**e-mail: ermolaeva7733@yandex.ru

Поступила в редакцию 21.03.2021 г.

После доработки 27.04.2021 г.

Принята к публикации 27.05.2021 г.

В пойме р. Суры в пределах Пензенской обл. выявлено 209 видов напочвенных агарикомицетов. Они относятся к 4 порядкам, 23 семействам и 67 родам. Положение в числе ведущих по количеству видов семейств *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae* и высокая видовая насыщенность родов *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria* определяют специфику таксономической структуры биоты агарикомицетов пойменных местообитаний. Растительные сообщества, где изучались напочвенные агарикомицеты, находятся под влиянием аллювиально-пойменных процессов, которые заключаются в периодическом затоплении и отложении песчаных наносов. В наибольшей степени их воздействие испытывают ивняки прирусловой поймы. В них выявлено 62 вида агарикомицетов, пространственное распределение которых определяется в первую очередь фактором увлажнения. Такие виды, как *Cortinarius uliginosus*, *Hebeloma pusillum*, *Inocybe salicis*, *Naucoria salicis* и др., обитают в условиях постоянного переувлажнения, а *Cortinarius urbicus*, *Inocybe serotina* и *Tulostoma fimbriatum* – в условиях крайней сухости. В ольшаниках было выявлено 33 вида агарикомицетов, в осинниках – 33 вида. Пространственное распределение грибов изучаемой группы в этих лесах в первую очередь зависит от фактора увлажнения почвы. Среди изученных растительных сообществ пойменные дубняки имеют самый богатый видовой состав агарикомицетов, где они представлены 126 видами. В этих условиях наряду с фактором увлажнения существенное влияние на пространственное распределение грибов рассматриваемой группы оказывает фактор кислотности почвы. Максимальное обилие и разнообразие агарикомицетов характерно для почв, pH которых находится на уровне 5.9–6.8 и выше. Выделяется группа стенопопных базофильных видов, которые при меньших значениях pH не встречаются. К ним относятся *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae* и др.

Ключевые слова: базофилы, влажность почвы, кислотность почвы, пойма, напочвенные сапротрофы, симбиотрофы, экологические факторы

DOI: 10.31857/S002636482104005X

ВВЕДЕНИЕ

Пространственное распределение напочвенных агарикомицетов в лесных экосистемах имеет сложный характер, который определяется комплексом экологических факторов. Данной проблеме посвящено большое количество работ (Tomilin, 1964; Burova, 1978a, 1978b, 1986; Burova, Vtorova, 1980; Velikanov, Uspenskaya, 1980; Malysheva, Malysheva, 2007). Однако в отношении пойменных местообитаний эта информация очень ограничена. Некоторые сведения по данной проблеме имеются в работах Р.В. Ганжа (Ganga, 1964) и А.И. Иванова (Ivanov, 1989; 2014; Ivanov et al., 2017a).

Условия обитания агарикомицетов в поймах существенно отличаются от таковых на водораз-

делах. Это определяется тем, что здесь на грибы оказывают влияние специфичные факторы, связанные с весенним половодьем, агрохимическими особенностями аллювиальных почв, микрорельефом и высоким уровнем грунтовых вод. Однако характер этого влияния в условиях речных пойм Русской равнины до настоящего времени остается практически не изученным. Этим определяется актуальность и научная новизна выбранного направления исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве района исследований был выбран участок поймы р. Суры в пределах Пензенской обл. от плотины Сурского гидроузла до границы с Республикой Мордовия (рис. 1). Микологические

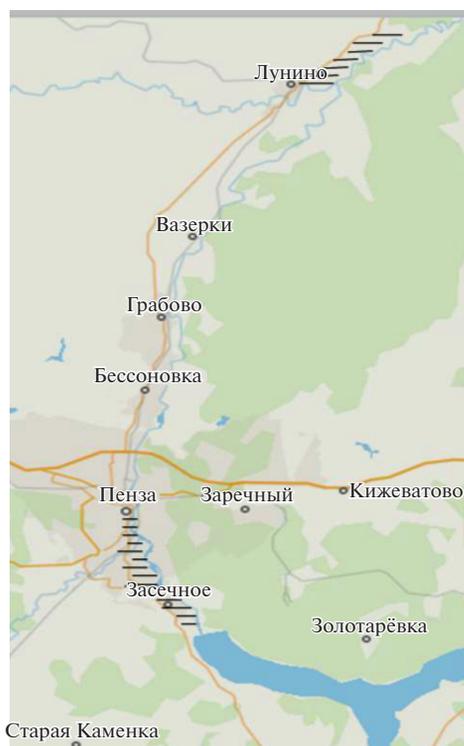


Рис. 1. Территория исследований. Параллельными линиями заштрихованы районы исследований.

исследования проводились здесь с 1980 по 2020 г. Их предварительные результаты публиковались ранее (Ivanov, 1989; Ivanov et al., 2017a). В последние пять лет имеющиеся материалы были уточнены и существенно дополнены в ходе комплексного обследования данной территории, включавшего в себя и изучение свойственной ей биоты агарикомитетов. Оно осуществлялось в рамках государственного контракта с Министерством лесного, охотничьего хозяйства и природопользования Пензенской обл. по организации памятников природы регионального значения “Пойменная дубрава” и “Участки русла р. Суры”.

Памятник природы “Пойменная дубрава” расположен между плотиной Сурского гидроузла и г. Пензой. Его территория находится в условиях центральной части поймы. Большая ее часть покрыта разновозрастными насаждениями *Quercus robur*, включающими в себя деревья широкого спектра возрастов – от подроста, активно развивающегося в световых окнах, до старых деревьев в возрасте 200–250 лет. Наряду с *Q. robur*, в составе рассматриваемого лесного массива принимает участие *Tilia cordata*. Степень ее участия повышается на выровненных хорошо дренированных участках. В западинах на хорошо увлажненных плодородных почвах основным спутником дуба является *Ulmus laevis*. Подлесок в рассматриваемом лесном массиве образуют *Acer platanoides*,

A. tataricum, *Corylus avellana*, *Padus avium*. По опушкам сплошные заросли образует *Prunus spinosa*.

По берегам стариц и микропонижениям вытянутой формы, представляющим собой бывшие русла, заполненные илистыми отложениями, распространены осинники.

На участках с избыточным увлажнением роль главной лесообразующей породы от *Quercus robur* переходит к *Alnus glutinosa*. На заболоченных почвах этот вид образует чистые насаждения (Ivanov et al., 2017b).

Изучение микобиоты растительных сообществ прирусловой поймы осуществлялось в пределах памятника природы “Участки русла р. Суры”, который расположен в Лунинском и Никольском р-нах Пензенской обл. на значительном расстоянии от плотины Сурского гидроузла. В связи с этим здесь достаточно хорошо выражены аллювиально-поемные процессы. Древесная растительность в условиях песчаных кос и островов представлена семенным подростом *Salix acutifolia*, которому сопутствуют *S. alba* и *S. fragilis*, а также *Populus alba* и *P. nigra*.

В пределах рассматриваемых памятников природы представлены не только все типы растительности, характерные для поймы среднего течения р. Суры. На их территориях сосредоточено все свойственное региону разнообразие аллювиальных почв, которые отличаются друг от друга по степени увлажнения, кислотности и гранулометрическому составу (Ivanov et al., 2017b). Это позволило дать оценку влияния этих факторов на биоту агарикомитетов.

Маршруты прокладывали по всем типам растительности, представленным на изучаемой территории. Образцы достоверно определяемых в полевых условиях видов не собирались, сведения о встречаемости для них вносились в полевые записи. Гербаризация и определение собранных образцов грибов проводились общепринятыми методами (Bondartsev, Singer, 1950; Nezdoyminogo, 1996; Moser, 1978; Funga Nordica, 2012; Kalamees, 2011). Образцы грибов семейств *Cortinariaceae*, *Inocybaceae*, *Hygrophoraceae* и *Hymenogastraceae*, собранные до 2001 г., хранятся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE-F). Остальной материал – в гербарии Пензенского государственного университета (PKM).

Актуальность названий грибов и правильность их написания выверялась в соответствии с базой данных Index Fungorum (2021).

Для анализа трофической структуры изученной микобиоты применялась шкала трофических групп, предложенная А.Е. Коваленко (Kovalenko, 1980) и дополненная О.В. Морозовой (Morozova, 2001): Mг – микоризообразователи, St – сапротрофы на подстилке; Hu – сапротрофы на гумусе; Fd –

сапротрофы на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы, Pm – паразиты на мхах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Объектами исследования были напочвенные агарикомицеты следующих трофических групп: сапротрофы на опаде; герботрофы, паразиты на мхах, сапротрофы на подстилке; гумусовые сапротрофы и симбиотрофы, которые в наибольшей степени подвержены влиянию специфических экологических факторов, связанных с весенним половодьем, агрохимическими особенностями аллювиальных почв, микрорельефом и высоким уровнем грунтовых вод. Ксилотрофы, которые мало зависят от них, в данной работе не рассматриваются.

В ходе проведенных исследований в пойме р. Суры в пределах района исследований выявлено 209 видов напочвенных агарикомицетов. Из них три – *Hortiboletus rubellus* (PKM 103), *Rubroboletus legaliae* (PKM 112) и *Xerocomellus cisalpinus* (PKM 125) – отмечены впервые на территории Пензенской обл. Подробно изучен видовой состав напочвенных агарикомицетов двух памятников природы регионального значения: “Пойменная дубрава” и “Участки русла р. Суры”. В пределах первого объекта выявлено 162 вида, в пределах второго – 80 видов грибов изучаемой группы (табл. 1).

Виды изученной микобиоты относятся к 4 порядкам, 23 семействам и 67 родам. В число самых богатых видами семейств, объединяющих в себе более 15 видов, входят *Boletaceae*, *Cortinariaceae*, *Inocybaceae*, *Hymenogastraceae*, *Tricholomataceae*. Наиболее крупными родами, которые включают в себя более 5 видов, являются *Agaricus*, *Amanita*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria*, *Tricholoma*, *Lactarius* и *Russula*. Положение в числе ведущих по количеству видов семейств *Boletaceae*, *Cortinariaceae* и *Tricholomataceae* является общей особенностью лесных сообществ Приволжской возвышенности (Иванов, 1992). Отношение же к ним семейств *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae*, как и отношение к числу наиболее богатых видами родов *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria*, определяет специфику биоты агарикомицетов пойменных местообитаний.

Наибольшим количеством видов в изученной микобиоте представлены симбиотрофы, за ними следуют гумусовые сапротрофы, сапротрофы на подстилке, сапротрофы на опаде, герботрофы и паразиты на мхах (рис. 2).

Пойма р. Суры, как и других равнинных рек средней величины, имеет ряд четко выраженных зон, характеризующихся обычно определенной растительностью, в той или иной степени связанной с речным руслом. Прирусловая пойма находится с ним в наиболее тесной связи. Для нее ха-

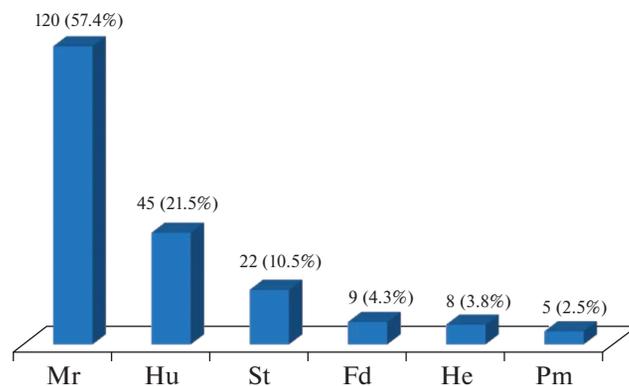


Рис. 2. Трофическая структура биоты агарикомицетов района исследований: Fd – сапротрофы на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы; Hu – сапротрофы на гумусе; Mr – микоризообразователи; Pm – паразиты на мхах; St – сапротрофы на подстилке.

рактерен бугристый рельеф, образованный песчаными валами и косами, далеко врезающимися в русло реки, а также островами, образованными свежим аллювием. Последний откладывается в годы с сильными разливами реки, после чего начинается его активная колонизация древесными растениями, среди которых преобладает *Salix acutifolia*. Этому виду сопутствуют *S. alba* и *S. fragilis*, а также *Populus alba* и *P. nigra*. Перечисленные виды являются пионерами древесной растительности, заселяющей молодые аллювиальные отложения, не затронутые процессами почвообразования. В связи с этим они оказываются в эдафических условиях, крайне бедных элементами минерального питания (Shatalov et al., 1984). Данный фактор способствует микоризообразованию (Вугова, 1986).

В ивниках выявлено 62 вида агарикомицетов, относящихся к 16 семействам и 29 родам. Таксономическая структура биоты напочвенных агарикомицетов очень специфична и существенно отличается от микобиоты других лесных сообществ Приволжской лесостепи (Иванов, 1992). Наибольшим количеством видов в ней представлены семейства *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae*, включающие по 9 видов. Наиболее крупными родами являются *Inocybe* (9 видов), *Marasmius* (5 видов), *Galerina* (4 вида) и *Hebeloma* (4 вида).

Трофическая структура биоты агарикомицетов ивняков имеет некоторые особенности. Наибольшим количеством видов здесь представлены не симбиотрофы, как в целом в районе исследований (рис. 2), а гумусовые сапротрофы. На них приходится 44% выявленных таксонов (табл. 1). Доля симбиотрофов составляет всего 31%. Это связано с тем, что ивы не относятся к числу высокомикотрофных древесных растений (Smith, Read, 1997). В рассматриваемых местообитаниях с ними связано 18 видов, которые представлены, главным об-

Таблица 1. Распределение напочвенных агарикомицетов по трофическим группам и местообитаниям

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
Fd	9	<i>Conocybe vestita</i> (Fr.) Kühner	+	–	–	–	+	–
		<i>Crucibulum laeve</i> (Huds.) Kambly	–	+	+	–	–	–
		<i>Marasmius chordalis</i> Fr.	+	–	–	–	–	+
		<i>M. epiphyllus</i> (Pers.) Fr.	+	+	+	+	+	+
		<i>M. rotula</i> (Scop.) Fr.	–	+	+	–	–	–
		<i>M. siccus</i> (Schwein.) Fr.	+	–	–	+	–	+
		<i>Mycena mucor</i> (Batsch) Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>Mycetinis prasiosmus</i> (Fr.) R.H. Petersen	+	–	–	–	–	+
		<i>Tubaria agrocyboides</i> Sing.	+	+	+	–	+	–
He	8	<i>Crinipellis scabella</i> (Alb. et Schwein.) Murrill	+	+	+	–	–	+
		<i>Crepidotus epibrius</i> (Fr.) Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>Cyathus olla</i> (Batsch) Pers.	–	+	+	–	–	–
		<i>Marasmius epodius</i> Bres.	–	+	+	–	–	–
		<i>M. graminum</i> (Lib.) Berk.	+	+	+	–	–	+
		<i>M. limosus</i> Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>Mycetinis scorodonius</i> (Fr.) A.W. Wilson et Desjardin	+	+	–	–	–	+
<i>Stropharia cyanea</i> Tuom.	–	+	+	–	–	–		
Pm	5	<i>Galerina graminea</i> (Velen.) Kühner	–	+	+	–	–	–
		<i>G. heterocystis</i> (G. F. Atk.) A.H. Sm. et Singer	–	+	+	–	–	–
		<i>G. josserandii</i> Kühner	–	+	+	–	–	–
		<i>Rickenella fibula</i> (Bull.) Raithelh.	–	+	+	–	–	–
		<i>R. swartzii</i> (Fr.) Kuyper	–	+	+	–	–	–
St	22	<i>Clitocybe brumalis</i> (Fr.) Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>C. hydrogramma</i> (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		<i>C. nebularis</i> (Batsch) P. Kumm.	+	–	–	+	–	+
		<i>C. odora</i> (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		<i>Gymnopus dryophilus</i> (Bull.) Murrill	+	–	–	–	–	+
		<i>Infundibulicybe geotropa</i> (Bull.) Harmaja	+	–	–	–	–	+
		<i>I. gibba</i> (Pers.) Harmaja	+	–	–	–	–	+
		<i>Lepiota castanea</i> Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>Lepista nuda</i> (Bull.) Cooke	+	–	–	+	–	+
		<i>L. sordida</i> (Schumach.) Singer	+	–	–	–	–	+
		<i>Lycoperdon umbrinum</i> Pers.	+	–	–	–	+	–
		<i>Macrolepiota mastoidea</i> (Fr.) Singer	+	–	–	–	–	+
		<i>M. procera</i> (Scop.) Singer	+	–	–	–	–	+
		<i>Marasmiellus peronatus</i> (Bolton) J.S. Oliveira	+	–	–	–	–	+
		<i>Marasmius cochaerens</i> (Pers.) Cooke et Quél.	+	–	–	–	–	+
		<i>M. wynnei</i> Berk. et Broome	+	–	–	–	–	+
<i>M. avenacea</i> (Fr.) Quél.	+	–	–	–	+	–		

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы	Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
		ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
	<i>M. pearsoniana</i> Dennis ex Singer	+	—	—	—	+	+
	<i>M. pelianthina</i> (Fr.) Quél.	+	—	—	—	—	+
	<i>M. pura</i> (Pers.) P. Kumm.	+	+	+	+	+	+
	<i>M. rosea</i> Gramberg	+	—	—	—	+	+
	<i>Paralepista flaccida</i> (Sowerby) Vizzini	+	+	—	+	—	+
Нш	45						
	<i>Agaricus arvensis</i> Schaeff.	+	+	+	+	—	+
	<i>A. abruptibulbus</i> Peck	+	—	—	—	—	+
	<i>A. campestris</i> L.	+	+	+	—	—	+
	<i>A. diminutivus</i> Peck	+	—	—	—	—	+
	<i>A. lutosus</i> F.H. Møller	+	—	—	—	—	+
	<i>A. semotus</i> Fr.	+	+	+	+	+	+
	<i>A. sylvaticus</i> Schaeff.	+	—	—	—	—	+
	<i>A. sylvicola</i> (Vittad.) Peck	+	—	—	—	—	+
	<i>A. xanthodermus</i> Genev.	+	+	—	+	—	+
	<i>Agrocybe dura</i> (Bolton) Singer	—	+	+	—	—	—
	<i>A. pediades</i> (Fr.) Fayod	—	+	+	—	—	—
	<i>A. praecox</i> (Pers.) Fayod	+	+	+	—	—	+
	<i>Bovista plumbea</i> Pers.	—	+	+	—	—	—
	<i>B. pusilla</i> (Batsch) Pers.	—	+	+	—	—	—
	<i>Bovistella utrififormis</i> (Bull.) Demoulin et Rebriev	+	+	+	—	—	+
	<i>Calvatia candida</i> (Rostk.) Hollós	—	+	+	—	—	—
	<i>C. gigantea</i> (Batsch) Lloyd	+	—	—	—	—	+
	<i>Calocybe gambosa</i> (Fr.) Donk	+	+	+	—	—	+
	<i>C. gangraenosa</i> (Fr.) V. Hofst.	+	—	—	—	—	+
	<i>C. ionides</i> (Bull.) Donk	+	—	—	—	—	+
	<i>Conocybe vestita</i> (Fr.) Kühner	—	+	+	—	—	—
	<i>Coprinopsis poliomalla</i> (Romagn.) Doveri, Granito et Lunghini	+	—	—	+	—	—
	<i>Coprinus comatus</i> (O.F. Müll.) Pers.	+	—	—	—	—	+
	<i>Disciseda bovista</i> (Klotzsch) Henn.	—	+	+	—	—	—
	<i>Galerina permixta</i> (P.D. Orton) Pegler	—	+	+	—	—	—
	<i>Geastrum coronatum</i> Pers.	—	+	+	—	—	—
	<i>Hygrocybe conica</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	—	—	—	+	—
	<i>Hypholoma laeticolor</i> (F.H. Møller) P.D. Orton	+	+	—	+	—	—
	<i>Laccaria tortilis</i> (Bolton) Cooke	—	+	+	+	—	—
	<i>Lacrymaria lacrymabunda</i> (Bull.) Pat.	+	+	—	+	—	—
	<i>Lepiota clypeolaria</i> (Bull.) P. Kumm.	+	—	—	—	—	+
	<i>L. cristata</i> (Bolton) P. Kumm.	+	+	+	—	—	+
	<i>L. erminea</i> (Fr.) P. Kumm.	+	—	—	—	—	+
	<i>Lepista luscina</i> (Fr.) Singer	+	—	—	—	—	+
	<i>L. personata</i> (Fr.) Cooke	+	+	+	—	—	+
	<i>Leocoagaricus leucothites</i> (Vittad.) Wasser	+	+	+	+	—	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы	Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
		ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
	<i>Lycoperdon excipuliforme</i> (Scop.) Pers.	+	+	–	+	–	+
	<i>L. molle</i> Pers.	–	+	+	–	–	–
	<i>L. perlatum</i> Pers.	+	–	–	–	+	+
	<i>L. pratense</i> Pers.	–	+	+	–	–	–
	<i>Marasmius oreades</i> (Bolton) Fr.	+	+	+	–	–	+
	<i>Psathyrella corrugis</i> (Pers.) Konrad et Maubl.	–	+	–	+	–	–
	<i>P. nolitangere</i> (Fr.) A. Pearson et Dennis	+	+	–	–	+	–
	<i>Psilocybe coronilla</i> (Bull.) Noordel.	–	+	+	–	–	–
	<i>Stropharia aeruginosa</i> (Curtis) Quél.	+	+	+	–	–	+
Mr	120						
	<i>Alnicola luteolofibrillosa</i> Kühner	+	–	–	+	–	–
	<i>Amanita citrina</i> Pers.	+	–	–	–	–	+
	<i>A. fulva</i> Fr.	–	–	–	–	–	+
	<i>A. mairei</i> Foley	+	–	–	–	–	+
	<i>A. muscaria</i> (L.) Lam.	+	–	–	–	+	–
	<i>A. pantherina</i> (DC.) Krombh.	+	–	–	–	–	+
	<i>A. phalloides</i> (Vail. ex Fr.) Link	+	–	–	–	–	+
	<i>A. rubescens</i> Pers.	+	–	–	–	+	+
	<i>A. vaginata</i> (Bull.) Lam.	+	–	–	–	–	+
	<i>Boletus edulis</i> Bull.	+	–	–	–	–	+
	<i>B. reticulatus</i> Schaeff.	+	–	–	–	–	+
	<i>Caloboletus radicans</i> (Pers.) Vizzini	+	–	–	–	–	+
	<i>Clitopilus prunulus</i> (Scop.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
	<i>Cortinarius angelesianus</i> A.H. Sm.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. anomalus</i> (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. argutus</i> Fr.	+	–	–	–	+	–
	<i>C. balteatoalbus</i> Rob. Henry	+	–	–	–	–	+
	<i>C. caesiocortinatus</i> Jul. Schäff.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. calochrous</i> (Pers.) Gray	+	–	–	–	–	+
	<i>C. cypriacus</i> Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. decipiens</i> (Pers.) Fr.	+	–	–	–	+	–
	<i>C. fulmineus</i> Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. glaucopus</i> (Schaeff.) Gray	+	–	–	–	–	+
	<i>C. hinnuleus</i> Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. inamoenus</i> (J. Favre) Quadr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. infractus</i> (Pers.) Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. multiformis</i> (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. odoratus</i> (M.M. Moser) M.M. Moser	+	–	–	–	–	+
	<i>C. pertristis</i> J. Favre	–	+	+	–	–	–
	<i>C. psittacinus</i> M.M. Moser	+	–	–	–	–	+
	<i>C. rubellus</i> Cooke	+	–	–	–	–	+
	<i>C. rufo-olivaceus</i> (Pers.) Fr.	+	–	–	–	–	+
	<i>C. sodagnitus</i> Rob. Henry	+	–	–	–	–	+
	<i>C. subviolascens</i> Rob. Henry ex Nezdobjm.	+	–	–	–	–	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы	Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
		ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
	<i>C. torvus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>C. trivialis</i> J.E. Lange	+	—	—	—	+	—
	<i>C. uliginosus</i> Berk.	—	+	+	—	—	—
	<i>C. urbicus</i> (Fr.) Fr.	—	+	+	—	—	—
	<i>Entoloma aprile</i> (Britzelm.) Sacc.	+	+	+	—	—	+
	<i>E. clypeatum</i> (L.) P. Kumm.	+	—	—	—	—	+
	<i>E. sinuatum</i> (Bull.) P. Kumm.	+	—	—	—	—	+
	<i>Hebeloma aprile</i> Romagn.	—	+	+	—	—	—
	<i>H. birrus</i> (Fr.) Gillet	—	—	—	—	+	—
	<i>H. hiemale</i> Bres.	—	—	—	—	+	—
	<i>H. pallidoluctuosum</i> Gröger et Zschiesch.	—	+	+	—	—	—
	<i>H. populinum</i> Romagn.	+	—	—	—	+	—
	<i>H. pusillum</i> J.E. Lange	+	+	+	—	—	—
	<i>H. sacchariolens</i> Quel.	+	+	+	—	—	—
	<i>H. sinapizans</i> (Paulet) Gillet	+	—	—	—	—	+
	<i>Hemileccinum depilatum</i> (Redeuilh) Šutara	+	—	—	—	—	+
	<i>H. impolitum</i> (Fr.) Šutara	+	—	—	—	—	+
	<i>Hortiboletus rubellus</i> (Krombh.) Simo- nini, Vizzini et Gelardi	+	—	—	—	—	+
	<i>Hygrophorus arbustivus</i> Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>H. chrysodon</i> (Batsch) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>H. dichrous</i> Hongo	+	—	—	—	—	+
	<i>H. eburneus</i> (Bull.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>Inocybe brunneotomentosa</i> Huijsman	—	+	+	—	—	—
	<i>I. curvipes</i> P. Karst.	+	+	—	+	—	—
	<i>I. euviolacea</i> E. Ludw.	+	+	+	—	—	+
	<i>I. flocculosa</i> Sacc.	—	+	+	—	—	—
	<i>I. geophylla</i> (Bull.) P. Kumm.	+	+	+	—	+	—
	<i>I. glabripes</i> Ricken	—	+	+	—	—	—
	<i>I. glabrodisca</i> P.D. Orton	—	+	—	+	—	—
	<i>I. godeyi</i> Gillet	—	+	—	+	—	—
	<i>I. grammata</i> Quél.	—	+	—	+	—	—
	<i>I. helobia</i> (Kuyper) Bandini, B. Oertel et U. Eberh.	—	+	+	—	—	—
	<i>I. hirtella</i> Bres.	—	+	—	+	—	—
	<i>I. obscuroidia</i> (J. Favre) Grund et D.E. Stuntz	—	+	—	+	—	—
	<i>I. pusio</i> P. Karst.	—	+	+	—	—	—
	<i>I. salicis</i> Kühner	—	+	+	—	—	—
	<i>I. serotina</i> Peck	—	+	+	—	—	—
	<i>I. splendens</i> R. Heim	—	+	—	+	—	—
	<i>Laccaria proxima</i> (Boud.) Pat.	+	+	—	+	—	—
	<i>Lactarius azonites</i> (Bull.) Fr.	+	+	—	—	—	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы	Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
		ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
	<i>L. controversus</i> Pers.	+	+	+	—	+	
	<i>L. fuliginosus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>L. obscuratus</i> (Lasch) Fr.	+	—	—	+	—	—
	<i>L. omphaliiformis</i> Romagn.	+	—	—	+	—	—
	<i>L. pyrogalus</i> (Bull.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>L. quietus</i> (Fr.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>Lactifluus piperatus</i> (L.) Roussel	+	—	—	—	—	+
	<i>L. volemus</i> (Fr.) Kuntze	+	—	—	—	—	+
	<i>Leccinellum pseudoscabrum</i> (Kallenb.) Mikšik	+	—	—	—	—	+
	<i>Leccinum albstipitatum</i> den Bakker et Noordel.	+	—	—	—	+	—
	<i>L. aurantiacum</i> (Bull.) Gray	+	—	—	—	+	—
	<i>L. duriusculum</i> (Schulzer ex Kalchbr.) Singer	+	+	+	—	+	—
	<i>Naucoria celluloderma</i> P.D. Orton	+	—	—	+	—	—
	<i>N. escharioides</i> (Fr.) P. Kumm.	+	—	—	+	—	—
	<i>N. salicis</i> P.D. Orton	—	+	+	—	—	—
	<i>N. scolecina</i> (Fr.) Quél.	+	—	—	+	—	—
	<i>N. subconspersa</i> Kühner ex P.D. Orton	+	—	—	+	—	—
	<i>Neoboletus erythropus</i> (Pers.) C. Hahn	+	—	—	—	—	+
	<i>Paxillus involutus</i> (Batsch) Fr.	—	+	+	—	—	—
	<i>P. rubicundulus</i> P.D. Orton	+	+	—	+	—	—
	<i>Paxillus</i> sp.	+	—	—	—	—	+
	<i>Pseudosperma rimosum</i> (Bull.) Matheny et Esteve-Rav.	+	—	—	—	+	—
	<i>Rubinoletus rubinus</i> (W.G. Sm.) Pilát et Dermek	+	—	—	—	—	+
	<i>Rubroboletus legaliae</i> (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin.	+	—	—	—	—	+
	<i>R. satanas</i> (Lenz) Kuan Zhao et Zhu L. Yang	+	—	—	—	—	+
	<i>Russula alnetorum</i> Romagn.	+	—	—	+	—	—
	<i>R. brunneoviolacea</i> Grawshay	+	—	—	—	—	+
	<i>R. cyanoxantha</i> (Schaeff.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>R. delica</i> Fr.	+	—	—	—	+	+
	<i>R. farinipes</i> Romell	+	—	—	—	—	+
	<i>R. foetens</i> Pers.	+	—	—	—	+	+
	<i>R. nobilis</i> Velen.	+	—	—	—	—	+
	<i>R. pseudointegra</i> Arnould et Goris	+	—	—	—	—	+
	<i>R. virescens</i> (Schaeff.) Fr.	+	—	—	—	—	+
	<i>Scleroderma verrucosum</i> (Bull.) Pers.	+	—	—	—	—	+
	<i>Suillellus luridus</i> (Schaeff.) Murrill	+	—	—	—	—	+
	<i>Tricholoma frondosae</i> Kalamees et Shchukin	+	—	—	—	+	—

Таблица 1. Окончание

Трофические группы	Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
		ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
	<i>T. lascivum</i> (Fr.) Gillet	+	–	–	–	+	–
	<i>T. orirubens</i> Quél.	+	–	–	–	–	+
	<i>T. populinum</i> J. E. Lange	+	+	+	–	+	–
	<i>T. sculpturatum</i> (Fr.) Quél.	+	–	–	–	+	–
	<i>T. sejunctum</i> (Sowerby) Quél.	+	–	–	–	–	+
	<i>T. ustaloides</i> Romagn.	+	–	–	–	–	+
	<i>Xerocomellus cisalpinus</i> (Simonini, Ladurner et Peitner) Klofas	+	–	–	–	–	+
	<i>X. porosporus</i> (Imler ex Watling) Šutara	+	+	+	–	+	+
	<i>Xerocomus subtomentosus</i> (L.) Quél.	+	–	–	–	–	+
	Всего 209	162	80	62	33	33	126

Примечание. *ПД – памятник природы “Пойменная дубрава”; **УРС – Памятник природы “Участки русла реки Суры”. Fd – сапротрофы на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы; Hu – сапротрофы на гумусе; Mg – микоризообразователи, Pm – паразиты на мхах; St – сапротрофы на подстилке.

разом, представителями родов *Inocybe*, *Hebeloma*, *Cortinarius*, а также видом с широкой экологической валентностью – *Xerocomellus porosporus*, который относится к семейству *Boletaceae*. Симбиотрофы, относящиеся к другим таксонам, связаны не с ивами, а с сопутствующими им древесными породами (табл. 2).

Плодоношение агарикомицетов в условиях песчаных кос и островов начинается на 3–4-й год после их заселения древесными растениями. Первыми в этих условиях появляются симбиотрофы, которые здесь находятся в очень специфических экологических условиях. В бесструктурных, постоянно увлажненных песчаных отложениях мицелий грибов испытывает постоянный дефицит кислорода. Кроме того, рассматриваемые местообитания периодически полностью затапливаются из-за колебаний уровня воды весной и во время летних паводков. К этим условиям адаптируются только виды из родов *Hebeloma* и *Inocybe*, которые относятся к симбиотрофам ранней стадии микоризообразования (Deacon et al., 1983; Gibson, Deacon, 1988; Last et al., 1983). С наибольшим обилием развиваются *Hebeloma aprile* и *H. pusillum*. Несколько реже встречаются *Inocybe brunneotomentosa*, *I. flocculosa*, *I. helobia* и *I. salicis*. Сукцессионные процессы в микобиоте рассматриваемых экотопов не проявляются. Это связано с тем, что древесные растения обычно живут здесь не более 5–7 лет, т.к. примерно через такой промежуток времени происходят сильные половодья, которые размывают песчаные косы и острова и перекрывают их свежим аллювием.

В прирусловой части пойм достаточно широко распространены прирусловые валы, сложенные песчано-пылеватыми отложениями реки, для ко-

торых характерны начальные стадии почвообразовательного процесса. В их гранулометрическом составе преобладает фракция песка, однако присутствуют пылеватые и иловатые гумусированные частицы (Shatalov et al., 1984). Прирусловые валы возвышаются над руслом реки на несколько метров, что определяет достаточно низкий уровень грунтовых вод. Из древесных растений в этих условиях доминирует *Salix acutifolia* обычно в возрасте 15–20 и более лет. Агарикомицеты здесь оказываются в условиях крайней сухости. На листовом опаде ив развивается *Marasmius rotula* и *Crucibulum laeve* – виды с широкой экологической валентностью, которые в других местообитаниях встречаются и на древесине.

Наличие в песке иловатых гумусированных частиц создает здесь условия для развития гумусовых сапротрофов, представленных ксерофильными степными видами, из которых чаще других встречаются *Agrocybe pediades*, *Bovista pusilla* и *Lycoperdon pratense*. Такие виды как *Calvatia candida*, *Disciseda bovista*, *Geastrum coronatum*, *Lycoperdon molle*, *Psilocybe coronilla* и *Tulostoma fimbriatum* отмечены единичными находками.

Из видов, образующих микоризу с доминирующим видом *Salix acutifolia* является *Cortinarius urbi-cus*, наименее требовательный к фактору увлажнения. Обычно он образует “ведьмины кольца”, насчитывающие до 30–50 плодовых тел, в наиболее сухих верхних частях прирусловых валов. Наряду с ним здесь обитает типичный обитатель песчаных дюн *Inocybe serotina*, который встречается значительно реже. В нижних частях прирусловых валов наряду с видами рода *Salix* присутствует подрост *Populus nigra*. Из его симбионтов здесь обитает *Tricholoma populinum*.

На более увлажненных пониженных участках между валами обитают виды более требовательные к фактору влажности — *Galerina permixta*, *Hebeloma pallidoluctuosum* и *Inocybe glabripes*. Местами на песчаных отложениях в условиях западин развивается моховый покров, с которым связаны паразиты на мхах *Galerina graminea*, *G. heterocystis*, *G. josserandii*, *Rickenella fibula* и *R. swartzii*.

В пределах центральной поймы на выровненных участках с хорошо сформированной аллювиальной слоистой супесчаной почвой заросли кустарниковых ив сменяют древостой из старых деревьев *Salix alba* с участием *S. fragilis*, *Populus alba* и *P. nigra*. На участках с изреженным травостоем и хорошо сформированной богатой гумусом почвой при отсутствии выпаса и сенокосения, здесь встречается также подрост широколиственных пород *Quercus robur* и *Ulmus laevis*.

Напочвенный покров в рассматриваемых местообитаниях довольно разнообразен. Мертвопокровные участки чередуются с крапивными и злаковыми ассоциациями. Нередко травостой бывает настолько мощным, что отпад травянистых растений становится основной фракцией подстилки. На данном субстрате развиваются герботрофы, которые характеризуются определенной трофической специализацией.

На отмерших вегетативных органах злаков обитают *Crinipellis scabella* и *Marasmius graminum*, на стеблях *Urtica dioica* — *Marasmius epodius*, *Stropharia cyanea* и *Cyathus olla*.

Из гумусовых сапротрофов в рассматриваемых местообитаниях обычно *Agrocybe praecox*, *Calocybe gambosa*, *Laccaria tortilis*, *Lepiota cristata*, *Conocybe vestita* и *Stropharia pseudocyanea*. Видовой состав симбиотрофов в этих условиях обеднен. Из микоризных симбионтов ив здесь встречаются *Inocybe geophylla*, *Hebeloma sacchariolum* и *Xerocomellus porosporus*. В связи с тем, что в этих условиях наряду с видами рода *Salix* присутствуют *Populus alba* и *P. nigra* здесь встречаются их микоризные спутники. Общим для этих тополей симбионтом является *Lactarius controversus*. Такие виды как *Hebeloma populinum*, *Inocybe geophylla*, *I. pusio*, *Paxillus involutus*, *Tricholoma populinum*, *Xerocomellus porosporus* связаны только с *Populus nigra*, а *Leccinum duriusculum* — только с *Populus alba*.

Среди подроста *Quercus robur* развивается *Russula farinipes*, а на нарушенных почвах вдоль дорог микоризный симбионт *Ulmus laevis* — *Entoloma aprile*.

В редколесьях на участках, подверженных выпасу, где древостой имеют характер редколесий и почва задернена, встречаются типичные луговые виды *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *Agrocybe dura*, *Bovista plumbea*, *Lepista personata*, *Lycoperdon pretense* и *Marasmius oreades*. Симбиотрофы в этих

условиях не обнаруживаются, вероятно, дернина препятствует развитию их плодовых тел.

В центральной пойме распространены также заросли *Salix cinerea*, приуроченные обычно к заболоченным тяжелым, богатым органикой иловатым почвам по берегам стариц и вдоль осоковых болот. Здесь обитают *Cortinarius uliginosus*, *C. pertristis* и *Naucoria salicis*. Плодоношение этих видов наблюдается обычно в конце лета — начале осени после засух, когда застаивающаяся в западинах вода просыхает. Однако их мицелий в течение длительного времени находится в почвах, затопленных водой, где имеет место не только дефицит кислорода, но и присутствует токсичный для живых организмов сероводород, который выделяется в результате анаэробного разложения органических веществ.

В ольшаниках района исследований выявлено 33 вида напочвенных агарикомицетов, относящихся 13 семействам и 22 родам. Наиболее крупными семействами, включающими более 4 видов, здесь являются *Agaricaceae*, *Inocybaceae* и *Hymenogastreae*. К числу наиболее богатых видами родов относятся *Inocybe* (7 видов) и *Naucoria* (4 вида), т.е. таксономическая структура биоты напочвенных агарикомицетов рассматриваемых сообществ близка к таковой в условиях ивняков.

Трофическая структура биоты агарикомицетов ольшаников имеет некоторые особенности. Наибольшим количеством видов в них представлены симбиотрофы, на которые приходится 47.3% выявленных таксонов, т.е. по количеству видов микоризообразующие грибы существенно превосходят все остальные трофические группы напочвенных агарикомицетов. Это связано, в первую очередь, с тем, что из-за продолжительного затопления почвы большая часть листового опада разлагается под водой без участия агарикомицетов.

В ходе исследований нами изучалась биота агарикомицетов ольшаников прирусловой и притеррасной поймы. Распространение этих лесов в прирусловой пойме связано с влиянием антропогенного фактора, в частности, с широкими масштабами деятельности человека по добыче песка. В ее результате, наряду с естественными местообитаниями в прирусловой пойме, стали распространены котловины, образовавшиеся на месте выработанных песчаных карьеров. Обычно в них разрабатывается только верхний сухой слой песчаных отложений, расположенный над водоносным горизонтом, глубина залегания которого определяется уровнем воды в основном русле реки. Благодаря этому в выработанных карьерах создается особый режим увлажнения формирующихся почв. Высокий уровень грунтовых вод и периодическое затопление во время половодья и летних паводков постоянно поддерживают их во влажном состоянии. Однако заболачивания здесь

не происходит, т.к. в летнюю и осеннюю межень уровень грунтовых вод понижается.

На первых стадиях сукцессии здесь также доминирует семенной подрост ив, который, как и в экотопах естественного происхождения, создает условия для развития указанных выше видов из родов *Hebeloma* и *Inocybe*. Однако в процессе развития древостоя, на 20–25-й год виды рода *Salix* здесь вытесняет *Alnus glutinosa*.

Лесная подстилка в рассматриваемых местообитаниях периодически оказывается переувлажненной, она становится неблагоприятной для развития агарикомицетов. Их немногочисленные виды встречаются на самых приподнятых участках, в наименьшей степени затопляемых паводками. Здесь отмечены *Clitocybe nebularis*, *Lepista nuda*, *Mycena pura* и *Paralepista flaccida*.

Гумусовые сапротрофы *Agaricus arvensis*, *A. semotus*, *A. xanthodermus* и *Leucoagaricus leucothites* в ольшаниках развиваются достаточно обильно. Вероятно, большое количество гумусированных иловатых частиц, приносимых весенним половодьем, благоприятно для их развития. Обычно плодоношение этих грибов приходится на конец августа – начало сентября, т.е. на межень, когда происходит максимальное понижение уровня грунтовых вод.

Из симбиотрофов с наибольшим обилием в этих условиях развивается *Paxillus rubicundulus*. Кроме того, здесь отмечены *Inocybe curvipes*, *I. grammatata*, *I. glabrodisca*, *I. godeyi*, *I. hirtella*, *I. obscurobadia* и *I. splendens*.

В районе исследований имеются также ольшаники естественного происхождения. Они приурочены главным образом к заболоченным частям притеррасной поймы. Обычно *Alnus glutinosa* образует чистые насаждения порослевого возобновления, в связи с чем ее стволы располагаются куртинами, поднимающимся в виде островков на фоне болота. Подлесок обычно отсутствует. Травяной покров образуют *Urtica dioica*, *Phragmites australis*, *Carex* sp. и другие виды влаголюбивых трав.

Осенью в ольшаниках накапливается большое количество листового опада. Однако его разложение происходит преимущественно в анаэробных условиях, без участия грибов изучаемой группы, так как весной и в первой половине лета почва здесь обычно покрыта водой. Лишь в основании стволов, приподнятых в виде незатопляемых островков, опад заселяют *Marasmius epiphyllus* и *M. siccus*.

Во второй половине лета уровень грунтовых вод в заболоченных ольшаниках обычно понижается и богатый органикой ил, образующийся при анаэробном разложении подстилки, просыхает. Он активно заселяется приспособленными к нему видами гумусовых сапротрофов – *Coprinopsis poliomalla*, *Hypholoma laeticolor*, *Psathyrella corrugis* и *Lacrymaria lacrymabunda*, которые характерны в

условиях поймы только для рассматриваемых местообитаний.

Из симбиотрофов в ольшаниках с наибольшим обилием развиваются *Naucoria celluloderma* и *N. escharioides*. Такие виды, как *Alnicola luteolofibrillosa*, *Naucoria scolecina*, *N. subconspersa*, встречаются значительно реже. Представители рода *Naucoria* наиболее устойчивы к переувлажнению и развиваются в основании островков, образуемых мощными корневыми лапами деревьев, а при просыхании почвы во время засухи и между ними. Наиболее приподнятые части островков заселяют *Laccaria proxima*, *Lactarius obscuratus*, *L. omphaliiformis* и *Russula alnetorum*. Иногда они поселяются и на сильно разложившейся древесине. Видовой состав симбиотрофов в ольховых лесах характеризуется высокой специфичностью. Все они, кроме *Laccaria proxima*, образуют микоризу только с *Alnus glutinosa*. Вероятно, это объясняется своеобразием экотопов, занимаемых ольшаниками, которое определяется, в первую очередь, действием одного экологического фактора – избыточного увлажнения почвы. Описанные отличия в видовом составе симбиотрофов в ольшаниках антропогенных местообитаний и ольшаниках естественного происхождения связаны не только с различиями в характере увлажнения, но и с возрастными различиями. Во-первых, возраст деревьев обычно не превышает 20 лет, поэтому там доминируют виды ранней стадии микоризообразования. Во-вторых, деревья *Alnus glutinosa* имеют возраст не менее 50 лет. В связи с этим здесь преобладают виды поздней стадии микоризообразования из родов *Naucoria*, *Lactarius* и *Russula*. Таким образом, различия в видовом составе симбиотрофов в сравниваемых сообществах связаны и с сукцессиями грибов-симбиотрофов, которые происходят в процессе изменения возраста древостоя (Smith, Read, 1997).

В осинниках района исследований выявлено 33 вида напочвенных агарикомицетов, относящихся 14 семействами к 17 родам. Таксономическая структура биоты напочвенных макромицетов осинников типична для лесных сообществ лесной и лесостепной зоны (Ivanov, 1992). Наиболее крупными семействами, включающими более 4 видов, здесь являются *Agaricaceae*, *Boletaceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Tricholomataceae*. К числу наиболее богатых видами родов относятся *Mycena* (4 вида), *Tricholoma* (4 вида), *Cortinarius* (3 вида), *Hebeloma* (3 вида) и *Leccinum* (3 вида).

Трофическая структура биоты агарикомицетов осинников имеет большое сходство с таковой в ольшаниках. Наибольшим количеством видов в ней также представлены симбиотрофы, на которые приходится 60% выявленных таксонов. Все они связаны отношениями симбиоза с *Populus tremula* (табл. 1), т.е. по количеству видов микоризообразующие грибы существенно превосходят

все остальные трофические группы напочвенных агарикомицетов.

Сапротрофы на опаде представлены в рассматриваемых местообитаниях всего четырьмя видами. Это связано, в первую очередь, с тем, что листовая опад осины в силу особенностей химического состава неблагоприятен для развития агарикомицетов (Bugova, 1986). Кроме того, для пониженных мест, на которые приходится не менее половины занимаемых осинниками экотопов, характерно длительное застаивание полых вод. Оно может продолжаться до середины июня. Поэтому здесь процесс деструкции листового опада начинается под водой без участия грибов изучаемой группы. Лишь во второй половине лета, когда эти участки полностью просыхают, на освободившемся из-под воды опаде появляется *Conocybe vestita* и не идентифицированные нами виды рода *Coprinopsis*. Однако обилие этих грибов не велико. На незатопляемых участках, на опавших листьях массово плодоносят *Marasmius epiphyllus* и *Tubaria agropyroides*. Таким образом, фактор переувлажнения является определяющим для расселения сапротрофов на опаде.

Подстилочные сапротрофы в осинниках представлены *Lycoperdon umbrinum*, *Mycena avenacea*, *M. pearsoniana*, *M. pura* и *M. rosea*, обилие которых незначительно. Вероятно, это связано с тем, что основным деструктором подстилки в осиновых лесах является *Verpa bohemica*. Этот гриб относится к классу *Pezizomycetes* (*Ascomycota*), представители которого в данной работе не рассматриваются. Плодовые тела этого гриба встречаются в осиновых лесах значительно чаще и обильней, чем перечисленные выше агарикомицеты. Гумусовые сапротрофы в осинниках представлены *Agaricus semotus*, *Hygrocybe conica*, *Psathyrella nolintangere* и *Lycoperdon perlatum*. Все названные виды встречаются довольно редко и обильного плодоношения не дают.

Расселение симбиотрофов также тесно связано с фактором увлажнения. В местообитаниях, прилегающих к старичным водоемам и западинам, для которых характерно довольно длительное застаивание талых вод, развиваются только *Leccinum aurantiacum*, *Russula delica* и *Tricholoma lascivum*. Остальные виды не переносят переувлажнения. В среднеувлажненных экотопах под пологом леса обитают *Amanita rubescens*, *A. muscaria*, *Cortinarius argutus*, *C. trivialis*, *Inocybe geophylla*, *Leccinum albobostipitatum*, *L. duriusculum* и *Russula foetens*. Такие виды, как *Cortinarius decipiens*, *Hebeloma birrus*, *H. hiemale*, *Pseudosperma rimosum*, *Lactarius controversus*, *Tricholoma frondosae*, *T. populinum* и *T. sculpturatum*, встречаются в условиях наиболее сухих экотопов, т.е. в осинниках, формирующихся на месте зарастающих лесом луговых сообществ вдали от старичных водоемов.

Среди изученных лесных сообществ поймы р. Суры самый богатый видовой состав агарикомицетов имеют дубняки, являющиеся в этих условиях климаксовыми сообществами. В ходе исследований в них было выявлено 126 видов напочвенных агарикомицетов, относящихся к 17 семействам и 46 родам. Крупнейшим семейством в условиях пойменных дубняков является семейство *Agaricaceae*, к которому относится 21 вид, что является важной особенностью таксономической структуры рассматриваемых местообитаний. Как в условиях нагорных дубрав Приволжской возвышенности (Ivanov, 1992), так и в широколиственных лесах других регионов (Kalinina, 2020) оно не входит в число наиболее богатых видами семейств. Положение же семейств *Boletaceae* (15 видов), *Cortinariaceae* (19 видов), *Tricholomataceae* (14 видов) и *Russulaceae* (14 видов) в числе ведущих по количеству видов, характерно в целом для лесных сообществ лесной и лесостепной зоны (Ivanov, 1992). Особенностью родового спектра микобиоты напочвенных агарикомицетов является высокое родовое разнообразие семейства *Boletaceae*. К нему в районе исследований относится 11 родов, что несколько больше, чем в широколиственных лесах Северо-Запада европейской части России (Kalinina, 2021). Это связано с тем, что поймы р. Волги и ее притоков являются важнейшим юго-восточным рефугиумом южно-европейских неморальных видов (Rebriev et al., 2012).

Ведущими по числу видов родами, объединяющими более 4 видов, являются *Cortinarius* (19 видов), *Agaricus* (9 видов), *Marasmius* (8 видов), *Russula* (8 видов) и *Mycena* (5 видов). Присутствие рода *Agaricus* в их числе является важной особенностью родового спектра изученной микобиоты.

В трофической структуре биоты агарикомицетов дубняков наибольшим видовым богатством характеризуются симбиотрофы. На них приходится 54% выявленных таксонов. Напочвенные сапротрофы в рассматриваемых местообитаниях также представлены достаточно большим количеством видов. Здесь, в отличие от рассмотренных выше лесных сообществ, благоприятные для своего развития условия находят представители всех трофических групп, кроме бриотрофов (табл. 1).

Первый этап деструкции опавших листьев осуществляют сапротрофы на опаде. Их пространственное распределение в условиях пойменных лесов связано с фракционным составом подстилки и продолжительностью застаивания полых вод. Пионером среди них, заселяющим свежие опавшие листья поздней осенью, является *Mycetinis prasio-smus*. Пахнущие чесноком тяжи мицелия этого гриба, выходят из прошлогодней подстилки и проникают в свежий опад. Использует данный вид преимущественно листья *Quercus robur* и *Acer platanoides*. Встречается *Mycetinis prasio-smus* до-

вольно часто и местами очень обильно, образуя до 10–20 плодовых тел на квадратный метр.

К числу массовых видов относится также *Marasmius epiphyllus*, базидиомы которого развиваются обычно в начале сентября на прошлогодних листьях дуба с очень высокими показателями обилия – до 120 базидиом на квадратный метр. Остальные виды сапротрофов на опаде встречаются значительно реже. Это *M. chordalis*, *M. siccus* и *Mycena tuccor*. Богатый видовой состав сапротрофов на опаде в дубняках связан с тем, что лиственный опад дуба характеризуется наиболее высоким содержанием питательных веществ (Remezov, Pogrebnyak, 1965). Вторым благоприятным фактором является то, что дубняки в условиях поймы занимают наиболее приподнятые, хорошо дренируемые участки, на которых не происходит продолжительного застаивания полых вод, которое негативно сказывается на развитии грибов рассматриваемой трофической группы.

Наряду с древесными растениями, некоторое количество отпада дают травы, образующие обычно густой покров под пологом пойменных дубняков. Его разложение осуществляют герботрофы. С основным образователем травяного яруса *Carex pilosa* связаны *Mycetinis scorodonius* и *Crepidotus epibryus*, которые не только разрушают отмершие органы, но и паразитируют на еще живых органах растений: первый – на основаниях стеблей, второй – на листьях. На опушках и в дубняках, входящих под выпасом, травяной покров образует различные виды злаков, деструкцию опада которых осуществляют *Crinipellis scabellata*, *Marasmius graminum* и *M. limosus*, а также вышеназванные виды, развивающиеся на *Carex pilosa*. Следует отметить, что ценотическая значимость герботрофов в дубняках невелика, на что указывает их редкая встречаемость и незначительное обилие.

Деструкцию среднего ферментативного слоя подстилки осуществляют подстилочные сапротрофы. Среди них наиболее широко распространены *Gymnopus dryophilus*, *Marasmiellus peronatus*, *Clitocybe odora*, *Infundibulicybe gibba* и *Mycena pura*, т.е. те же виды, что и в нагорных дубравах (Ivanov, 1992). Однако в поймах существенно возрастает ценотическая значимость *Infundibulicybe geotropica* и *Paralepista flaccida*. Несколько реже здесь встречаются *Clitocybe brumalis*, *C. nebularis*, *Lepista nuda*, *Mycena rosea* и *M. pearsoniana*. Остальные виды – *Clitocybe hydrogramma*, *Marasmius cohaerens* и *Mycena pelianthina* отмечены единичными находками. Обилие и видовое разнообразие подстилочных сапротрофов в рассматриваемых лесах связано с фракционным составом подстилки. В подкороновых зонах *Corylus avellana*, опад которого особенно богат элементами минерального питания, обычно присутствуют *Lepiota castanea* и *Macrolepiota mastoidea*, однако обилие их невелико. На опушках, где в состав подстилки входит очес злаков, обычно

развиваются *Lepista sordida*, *Macrolepiota procera* и *Marasmius wynneae*.

Заключительный этап разложения лигноцеллюлозных комплексов опада осуществляют гумусовые сапротрофы. По сравнению с липово-дубовыми лесами водоразделов в условиях пойменных дубрав их видовой состав несколько богаче. Здесь они представлены 35 видами, а в липово-дубовых лесах на водоразделах – 28 видами (Ivanov, 1992).

Важной особенностью видовой состава грибов рассматриваемой трофической группы в условиях пойменных дубрав является высокое обилие и разнообразие грибов семейства *Agaricaceae*. Здесь они представлены 22 таксонами, составляя 63% от видового разнообразия гумусовых сапротрофов. Среди них 9 являются специфичными для пойменных дубняков и в липово-дубовых лесах на водоразделах не встречаются. Второй особенностью таксономической структуры группы гумусовых сапротрофов в рассматриваемых местообитаниях является отсутствие в них видов рода *Hygrocybe* s.l., которые широко распространены на водоразделах.

Наиболее распространенными видами гумусовых сапротрофов в пойменных дубняках являются *Agaricus semotus*, *A. abruptibulbus*, *A. sylvaticus*, *A. xanthodermus*, *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus*, *Lepiota cristata*, *Lepista personata*, *Leocoagaricus leucothites* и *Lycoperdon perlatum*. В отличие от подстилочных сапротрофов, эти грибы встречаются спорадически. Они предпочитают насаждения с изреженным травяным покровом из осоки волосистой в условиях среднего увлажнения.

Для некоторых видов гумусовых сапротрофов благоприятными оказываются задернованные почвы. Вероятно, для их развития необходим корневой отпад злаков. Среди гумусовых сапротрофов, характерных для опушек и дубовых редколесий паркового типа наиболее обычны *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *A. sylvicola*, *Bovistella utrififormis*, *Calocybe gambosa*, *Lepiota erminea*, *Lepista luscina* и *Marasmius oreades*.

На расселение некоторых видов гумусовых сапротрофов определенное влияние оказывают физико-химические свойства почвы. Типичными нитрофилами, тяготеющими к богатым азотом почвам дубняков крапивных, являются *Calvatia gigantea*, *Lepiota clypeolaria*, *Lycoperdon excipuliforme*. Солонцеватые почвы полей предпочитает *Calocybe gangraenosa*. Среди гумусовых сапротрофов выявлены редкие виды, отмеченные единичными находками. Это *Agaricus lutosus*, *A. diminutivus* и *Calocybe ionides*.

Симбиотрофы в дубняках района исследования представлены 72 видами, из которых 68 связаны с дубом – единственной высокомикотрофной породой в этих условиях. Лишь немногие из них образуют микоризу с другими древесными расте-

ниями: *Lactarius pyrogalus* и *Leccinellum pseudoscabrum* — с *Corylus avellana*, *Entoloma aprile* — с *Ulmus laevis*, *Entoloma clypeatum* — с *Padus avium* и *Prunus spinosa*.

Выявленные виды симбиотрофов характеризуются различной экологической валентностью. Из них 18 являются эвритопными. Они обитают в различных типах леса и образуют микоризу, как с *Quercus robur*, так и с другими деревьями, в частности с *Betula pendula*. Среди них наиболее распространены являются *Amanita citrina*, *A. pantherina*, *A. rubescens*, *A. vaginata*, *Boletus reticulatus*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus*. Самую многочисленную группу, объединяющую 28 видов, составляют грибы, образующие микоризу с дубом не только в условиях пойм, но и на водоразделах. Среди них чаще других встречаются *Amanita phalloides*, *Clitopilus prunulus*, *Hebeloma sinapizans*, *Lactifluus piperatus*, *Lactarius quietus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula pseudointegra* и *Scleroderma verrucosum*. Третья группа объединяет в себе 13 стено-топных видов, которые были отмечены только в пойменных дубняках. Среди них чаще и обильней других встречаются *Hygrophorus chrysodon*, *Hortiboletus rubellus*, *Paxillus* sp., *Tricholoma orirubens* и *T. ustaloides*. Остальные виды — *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. odoratus*, *C. sodagnitus*, *Hemileccinum depilatum*, *Leccinellum pseudoscabrum*, *Rubinoboletus rubinus*, *Rubroboletus legaliae* и *R. satanas* — отмечены единичными находками.

Основными факторами, определяющими пространственное распределение симбиотрофов в пойменных дубравах, являются кислотность и влажность почвы. Среднекислые (рН 4.5–5.1) пойменно-лесные светло-серые почвы, подстилаемые аллювиальными песчаными отложениями не благоприятны для развития большинства видов симбиотрофов. Исключение составляет лишь *Xerocomellus porosporus*. Он встречается практически во всех изученных ассоциациях дубового леса, на разных разновидностях пойменно-лесных почв в различных условиях увлажнения. Однако обилие его невелико. Плодовые тела встречаются рассеяно, одиночно или небольшими группами. Достаточно широкую экологическую валентность имеет также *Neoboletus erythropus*. Однако он предпочитает средне увлажненные почвы. Такой вид, как *Hortiboletus rubellus*, напротив, связан с ложбинами, в которых весной застаивается талая вода. Его плодовые тела после ее просыхания нередко развиваются большими группами. В подобных местообитаниях встречаются также *Russula delica* и *R. brunneoviolacea*.

Наиболее высокое видовое разнообразие симбиотрофов наблюдается в дубняках волосистоосокковых на хорошо дренируемых, прилежащих к староречьям участках поймы, где из-за высокого уровня залегания насыщенных кальцием грунтовых вод рН серых пойменно-лесных почв нахо-

дится на уровне 5.9–6.8 и выше. Именно в этих условиях концентрируется максимальное видовое разнообразие симбиотрофов. Чаще и обильней других здесь встречаются *Amanita pantherina*, *A. phalloides*, *A. rubescens*, *Boletus reticulatus*, *Clitopilus prunulus*, *Hebeloma sinapizans*, *Hygrophorus chrysodon*, *Lactifluus piperatus*, *Russula cyanoxantha*, *R. farinipes*, *R. foetens*, *R. pseudointegra*, *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomus subtomentosus*. Такие виды, как *Cortinarius hinnuleus*, *C. infractus*, *Entoloma sinuatum*, *Hemileccinum impositum*, *Hygrophorus arbustivus*, *H. dichrous*, *H. eburneus*, *Tricholoma ustaloides*, *Lactarius azonites*, *L. fuliginosus*, *L. pyrogalus*, *L. quietus*, *L. volemus*, *Russula virescens*, *Tricholoma orirubens* и *T. sejunctum*, отмечались не-сколько реже.

Среди базофильных видов, связанных исключительно с нейтральными и слабощелочными почвами, есть редкие. Из них в Красную книгу РФ (Red data book, 2008) занесен *Rubinoboletus rubinus*, а в Красную книгу Пензенской области (Red data book, 2013) — *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. odoratus*, *C. sodagnitus* и *Rubroboletus satanas*. Кроме того, такие редкие виды, как *Hemileccinum depilatum*, *Leccinellum pseudoscabrum* и *Rubroboletus legaliae*, планируются для занесения в третье издание Красной книги Пензенской обл.

В пойменных дубравах района исследований встречаются обширные поляны вытянутой формы, которые представляют собой заиленные продолжения старичных водоемов. Они лишены древесной растительности из-за неблагоприятного солевого режима, выражающегося в слабом содовом засолении. Оно негативно влияет на под-рост, но корневые окончания старых деревьев, окружающих этих поляны, всегда присутствуют в их почве, в связи с чем в этих условиях обильно развиваются некоторые микоризообразующие грибы, устойчивые к фактору неблагоприятного солевого режима. Это *Amanita fulva*, *Russula brunneoviolacea* и *R. pseudointegra*. Кроме того, здесь отмечено еще четыре вида рода *Russula*, которые не удалось идентифицировать.

Одним из важнейших факторов, действующих на местообитания агарикомицетов в условия пойменных дубняков, является отложение свежих песчаных наносов, приносимых весенним половодьем. В связи с тем, что в настоящее время сток рек в районе исследований зарегулирован, действие данного фактора ослаблено. Однако в ходе исследований нам удалось изучить его на участках поймы, куда в процессе расчистки русла протоки Старая Сура сбрасывались поднимаемые земснарядом песчаные отложения. Оказавшаяся под ними органика, очень благоприятна для развития таких видов как *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus* и *Gymnopus dryophilus*. Особенно обилён в этих условиях *Agrocybe praecox*. Количество его плодовых

тел может достигать 20 шт. на 10 м² при разовом сборе.

Небезразличны к рассматриваемому фактору и симбиотрофы. Так *Paxillus* sp., образующий микоризу с дубом, дает плодовые тела только в подобных условиях. Кроме того, на участках леса, куда сбрасывались песчаные отложения во время расчистки русла, увеличивают свое обилие *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными факторами среды, оказывающими влияние на формирование биоты агарикомицетов в условиях пойменных местообитаний, являются факторы, связанные с аллювиально-пойменными процессами, заключающиеся в периодическом затоплении и отложении наносов. В связи с тем, что свойственные пойме сообщества древесных растений подвержены их влиянию в неравной степени, в них формируются различные по видовому составу, таксономической и трофической структуре группировки напочвенных агарикомицетов. В наибольшей степени на пространственное распределение агарикомицетов в условиях поймы, оказывает влияние фактор влажности почвы. Среди грибов рассматриваемой группы есть эвритопные виды, способные развиваться как в условиях крайней сухости, так и на переувлажненной почве, например, *Russula delica* и *Xerocomellus porosporus*. Есть также стенотопные виды, для плодоношения которых определяющим фактором является длительное затопление местообитаний в весенний период. Это *Cortinarius uliginosus*, *C. pertristis*, *Hortibolletus rubellus* и *Naucoria salicis*. К стенотопным видам, обитающим исключительно в условиях крайней сухости, могут быть отнесены *Disciseda bovista*, *Inocybe serotina* и *Tulostoma fimbriatum*. Существенное влияние на пространственное распределение агарикомицетов оказывает также фактор кислотности почвы. Специфика его действия в пойменных местообитаниях заключается в том, что в этих условиях источником карбоната кальция являются не подстилающие породы, как в условиях водоразделов, а насыщенные этим веществом грунтовые воды. Так, в условиях дубняков максимальное обилие и разнообразие агарикомицетов характерно для почв, рН которых находится на уровне 5.9–6.8 и выше. Выделяется также группа стенотопных базофильных видов, которые при меньших значениях рН не встречаются. К ним относятся *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae*, и др. Одним из важнейших факторов, действующих на местообитания агарикомицетов в условиях пойменных дубняков, является отложение свежих песчаных наносов. Оказавшаяся под ними органика очень благоприятна для развития таких ви-

дов, как *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus* и *Gymnopus dryophilus*. Небезразличны к рассматриваемому фактору и симбиотрофы. Так *Paxillus* sp., образующий микоризу с дубом, дает плодовые тела только в подобных условиях, а *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus* увеличивают свое обилие.

Своим приятным долгом авторы считают выразить благодарность к.б.н. Т.Ю. Светашевой за помощь в определении видов семейства *Boletaceae* и к.б.н. О.В. Морозовой за определение видов рода *Entoloma*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bondartsev A.S., Singer R.A.* Guide to the collection of higher basidiomycetous fungi for their scientific study. Trudy Botanicheskogo institute AN SSSR. 1950. V. 2 (6). P. 499–543 (in Russ.).
- Burova L.G.* Ecology of macromycetous fungi AN SSSR. Nauka, Moscow, 1986 (in Russ.).
- Burova L.G.* Influence of precipitation and humidity regime on the development and distribution of macromycetes in broad-leaved forests of the Moscow region. Mikologiya i fitopatologiya. 1978a. V. 12 (3). P. 192–195 (in Russ.).
- Burova L.G.* Influence of the thermal regime and illumination of the habitat on the development and distribution of macromycetes in broad-leaved forests of the Moscow region. Mikologiya i fitopatologiya. 1978b. V. 12 (5). P. 369–371 (in Russ.).
- Burova L.G., Vitorova V.N.* The role of environmental factors in the decomposition of forest litter. Izvestiya AN SSSR. Ser. biol. 1980. N 3. P. 331–342 (in Russ.).
- Deacon J.M., Donaldson S.J., Last F.T.* Sequences and interactions of mycorrhizal fungi for birch. Plant and Soil. 1983. V. 71. P. 257–262.
- Funga Nordica.* Agaricoid, boletoid, cyphelloid and gasteroid genera. Nordsvamp, Copenhagen, 2012.
- Ganzha R.V.* To the flora of fungi of the order *Agaricales* of the Vorskla River valley in the Poltava region. Cand. Biol. Thesis. Kiev, 1962 (in Russ.).
- Gibson F., Deacon J.M.* Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root system. Trans. Brit. Mycol. Soc. 1988. V. 91. P. 239–251.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021. org/names/names.asp. Accessed 01.03.2021.
- Ivanov A.I.* *Agaricomycetes* of the Volga upland. Order *Boletales*. Penza, 2014 (in Russ.).
- Ivanov A.I.* Biota of macromycetes of the forest-steppe of the Right-Bank Volga region. Dr. Sci. Thesis Moscow, 1992 (in Russ.).
- Ivanov A.I.* Macromycetes of willows and alders of the Sura river floodplain. Mikologiya i fitopatologiya. 1989. V. 23 (4). P. 322–327 (in Russ.).
- Ivanov A.I., Chernyshov N.V., Kuzin E.N.* Natural conditions of the Penza Region. The current state. V. 1. Geological environment, relief, climate, surface, water, soil, vegetation. Penza, 2017b (in Russ.).

- Ivanov A.I., Ermolaeva A.A., Yudicheva J.A.* Patterns of settlement of mycorrhiza-forming the broad leaved forests of Volga forest steppe. *Agric. Forestry*. 2017a. V. 63(1). P. 169–178.
- Kalamees K.A.* Riisikad. Tartu, 2011 (in Estonian).
- Kalinina L.B.* Agaricoid fungi of broad-leaved forests of the North-West of the European part of Russia (Leningrad, Novgorod and Pskov Regions). *Cand. Biol. Thesis*. SPb., 2021 (in Russ.).
- Kovalenko A.E.* Ecological review of fungi from the orders *Polyporales* s.str., *Boletales*, *Agaricales* s.str., *Russulales* in mountain forests of the central part of the Northwestern Caucasus. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1980. V. 14 (4). P. 300–314 (in Russ.).
- Last F.T., Mason P.A., Wilson J. et al.* Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation function and dynamics. *Plant and Soil*. 1983. V. 71. P. 9–21.
- Malysheva E.F., Malysheva V.F.* Influence of edaphic characteristics on the trophic composition of agaricoid basidiomycetes in the mycocenoses of Zhiguli. *Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya*. 2007. N 1. P. 132–136.
- Morozova O.V.* Agaricoid basidiomycetes of the Southern taiga subzone of the Leningrad region. *Cand. Biol. Thesis*. SPb., 2001 (in Russ.).
- Moser M.* Die Rohrlinge und Blatterpilze. *Kleine Kryptogamen flora*. 2. Gustav Fischer Verlag, N.Y. etc., 1978.
- Nezdoyminogo E.L.* Familia *Cortinariaceae*. *Definitorium fungorum Rossicum. Agaricales*. Issue 1. Nauka, SPb., 1996 (in Russ.).
- Rebriev Yu.A., Bulgakov T.S., Svetasheva T.Yu. et al.* Mycobiota of arid territories of the South-West of Russia. *Rostov-on-Don*, 2011 (in Russ.).
- Red data book of the Penza Region. Tom 1. Penza, 2013 (in Russ.).
- Red data book of the Russian Federation (plants and fungi). M., 2008. (in Russ.).
- Remezov N.P., Pogrebnyak P.S.* Forest soil science, 1965 (in Russ.).
- Shatalov V.G., Treshchevskiy I.V., Yakimov I.V.* Floodplain forests. Moskva, Lesnaya promyshlennost, 1984 (in Russ.).
- Shubin V.I.* Mycotrophy of tree species. Nauka, Leningrad, 1973 (in Russ.).
- Smith S., Read D.J.* Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, 1997.
- Tomilin B.A.* Environmental factors affecting the distribution of fungi in plant communities. *Bot. zhurnal*. 1964. V. 49 (2). P. 230–239 (in Russ.).
- Velikanov L.P., Uspenskaya G.D.* Some problems on fungal ecology (ways of formation of the main ecological groups of fungi, their place and role in biogeocoenoses). In: *Generalization in science and technology*. Botany. V. 4. Moscow, 1980. P. 49–105 (in Russ.).
- Бондарцев А.С., Зингер Р.А.* (Bondartsev, Singer) Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного изучения // Труды Ботанического института АН СССР. 1950. Вып. 2 (6). С. 499–543.
- Бурова Л.Г.* (Burova) Влияние осадков и режима влажности на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Микология и фитопатология. 1978а. Т. 12. № 3. С. 192–195.
- Бурова Л.Г.* (Burova) Влияние теплового режима и освещенности местообитания на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Микология и фитопатология. 1978б. Т. 12. № 5. С. 369–371.
- Бурова Л.Г.* (Burova) Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 223 с.
- Бурова Л.Г., Второва В.Н.* (Burova, Vtorova) Роль экологических факторов в деструкции лесного опада // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. № 3. С. 331–342.
- Великанов Л.П., Успенская Г.Д.* (Velikanov, Uspenskay) Некоторые вопросы экологии грибов (пути формирования основных экологических групп грибов, их место и роль в биogeоценозах) // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 4. М.: ВИНТИ, 1980. С. 49–105.
- Ганжа Р.В.* (Ganga) К флоре грибов порядка Agaricales долины р. Ворсклы на Полтавщине. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1962.
- Иванов А.И.* (Ivanov) Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок *Boletales*. Пенза: РИО ПГСХА, 2014.
- Иванов А.И.* (Ivanov) Биота макромицетов лесостепи Правобережного Поволжья. Дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 1992.
- Иванов А.И.* (Ivanov) Макромицеты ивняков и ольшаников поймы реки Суры // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23. № 4. С. 322–327.
- Иванов А.И., Чернышов Н.В., Кузин Е.Н.* (Ivanov et al.) Природные условия Пензенской области. Современное состояние. Т. 1. Геологическая среда, рельеф, климат, поверхностные воды, почвы, растительный покров. Пенза: РИО ПГСХА, 2017. 235 с.
- Калинина Л.Б.* (Kalinina) Агарикоидные грибы широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области): Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. СПб., 2021.
- Коваленко А.Е.* (Kovalenko) Экологический обзор грибов из порядков *Polyporales* s.str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300–314.
- Красная книга Пензенской области (Red data book). Том 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. 226 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (Red data book). М., 2008. 620 с.
- Мальшиева Е.Ф., Мальшиева В.Ф.* (Malysheva, Malysheva) Влияние эдафических характеристик на трофический состав агарикоидных базидиомицетов в микocенозах Жигулей // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2007. № 1. С. 132–136.
- Морозова О.В.* (Morozova) Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2001.

- Нездойминога Э.Л. (Nezdoyminogo) Семейство паутинниковые. Определитель грибов России. Вып. 1. Порядок агариковые. СПб.: Наука, 1996. 408 с.
- Ребриев Ю.А., Булгаков Т.С., Светашева Т.Ю. и др. (Rebriev et al.) Микобиота аридных территорий юга-запада России. Ростов-на-Дону, 2011.
- Ремезов Н.П., Погребняк П.С. (Remezov, Pogrebnyak) Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.
- Томилини Б.А. (Tomilin) Факторы внешней среды, влияющие на распространение грибов в растительных сообществах // Ботанический журнал. 1964. Т. 49. Вып. 2. С. 230–239.
- Шаталов В.Г., Трещевский И.В., Якимов И.В. (Shatalov et al.) Поименные леса. М.: Лесная промышленность, 1984. 153 с.
- Шубин В.И. (Shubin) Микотрофность древесных пород. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Influence of Environmental Factors on the Spatial Distribution of Soil *Agaricomycetes* in Floodplain Habitats

A. I. Ivanov^{a,#} and A. A. Ermolaeva^a

^a Penza State Agrarian University, Penza, Russia

[#]e-mail: rcgkim@mail.ru

A total of 209 species of soil *Agaricomycetes* have been identified in the Sura river floodplain within Penza Region. They belong to 4 orders, 23 families and 67 genera. The position of the leading families *Inocybaceae* and *Hymenogastraceae* and the high species richness of the genera *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, and *Naucoria* determine the specific taxonomic structure of the agaricomycete biota of floodplain habitats. The plant communities where agaricomycetes have been studied are influenced by alluvial-pore processes, which consist of periodic inundation and deposition of sandy sediments. The willow forests of the floodplain are the most affected. Sixty-two species of *Agaricomycetes* have been identified in these, the spatial distribution of which is primarily determined by the wetting factor. Species such as *Cortinarius uliginosus*, *Hebeloma pusillum*, *Inocybe salicis*, *Naucoria salicis* etc. inhabit conditions of constant overwatering, while *Cortinarius urbicus*, *Inocybe serotina* and *Tulostoma fimbriatum* inhabit conditions of extreme dryness. In alder forests, 33 species of *Agaricomycetes* were identified and in aspen forests 33 species as well. The spatial distribution of fungi of the studied group in these forests primarily depends on the soil moisture factor. Among the studied plant communities, floodplain oak forests have the richest species composition of *Agaricomycetes*, where they are represented by 126 species. In these conditions, along with the moistening factor, the soil acidity factor has a significant influence on the spatial distribution of fungi of this group. The maximum abundance and diversity of agaricomycetes are characteristic of soils with a pH of 5.9–6.8 or higher. A group of stenotopic basophilic species, which do not occur at lower pH values, is distinguished. These include *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae* etc.

Keywords: basophiles, environmental factors, floodplain, soil moisture, soil acidity, soil saprotrophs, symbiotrophs

УСЛОВНО-ПАТОГЕННАЯ МИКОБИОТА ПЫЛИ В ГОРОДАХ РАЗНЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ЗОН НА ПРИМЕРЕ МУРМАНСКА И МОСКВЫ

© 2021 г. М. В. Корнейкова^{1,2,*}, А. С. Сошина^{2,**}, О. В. Гавричкова^{3,***}

¹ Российский университет дружбы народов, 117198 Москва, Россия

² Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, 184209 Апатиты, Россия

³ Институт наземных экосистем, Национальный консилиум по науке, 05010 Порано, Италия

*e-mail: korneykova.maria@mail.ru

**e-mail: anastasiya.soshina97@yandex.ru

***e-mail: olga.gavrichkova@gmail.com

Поступила в редакцию 04.03.2021 г.

После доработки 04.04.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Впервые проведен микологический анализ пыли, в том числе оценка доли условно-патогенных видов, в системе “воздух — зеленые насаждения — запечатанные поверхности в урбоэкосистемах” разных климатических зон (города Мурманск и Москва). Проведена оценка комплексного воздействия факторов (климат, функциональная зона, тип субстрата) на количественные и качественные параметры сообществ микромицетов на основе многофакторного дисперсионного и кластерного анализов. Выявлена меньшая численность культивируемой микобиоты в воздухе, на листьях и запечатанных поверхностях в Мурманске по сравнению с Москвой. При этом примерно половина видов в обоих городах относилась к условно-патогенным. Отмечено увеличение доли условно-патогенных грибов группы BSL2 в воздухе транспортной зоны в обоих городах и в селитебной зоне Москвы. В Москве в селитебной и транспортной зонах микроскопические грибы *Aspergillus fumigatus*, *A. niger* преобладали по обилию в воздухе и на поверхности дорог, тогда как в Мурманске доминировали представители менее патогенных для человека родов *Cephalosporium*, *Scopulariopsis*, *Trichoderma*. Наибольшее влияние на численность и видовое разнообразие микромицетов, в том числе условно-патогенных видов, оказывали тип субстрата (воздух, листья, запечатанные поверхности) и климат, в то время как функциональная зона не оказывала значимого влияния. Наиболее благоприятной для пребывания человека является рекреационная зона городов в разных климатических районах ввиду меньшего количества условно-патогенных видов в воздухе и отсутствия микроскопических грибов групп BSL-2 и BSL-3. Однако на поверхности листьев и дорог в этой зоне выявлено большее количество потенциально патогенных видов по сравнению с воздухом. Это позволяет рекомендовать жителям городов минимизировать контакт с поверхностью листьев растений и твердых покрытий дорог, что особенно актуально для детей дошкольного возраста, с целью снижения вероятности взаимодействия с условно-патогенной микобиотой как потенциально опасной для здоровья человека.

Ключевые слова: видовое разнообразие, воздух, климатические зоны, урбоэкосистемы, условно-патогенные для человека микроскопические грибы, филлосфера, функциональные зоны

DOI: 10.31857/S0026364821040085

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы в связи с возрастанием масштабов и скорости урбанизации, а также увеличением уровня заболеваемости населения изучению экологии городских агломераций уделяется повышенное внимание (Morel et al., 2015; Vasenev, Kuzyakov, 2018; Steffan et al., 2018).

Крупные города представляют собой антропогенно нарушенные экосистемы, отличающиеся от природных биоценозов по ряду факторов: климатом, физико-химическими свойствами почвы и воздуха, типом растительности, структурой сообществ микроорганизмов, уровнями загрязнения и др.

Пространственная структура городов включает в себя разные функциональные зоны: рекреационные, жилые и промышленные. Как правило, функциональное зонирование определяет степень антропогенного воздействия на экосистемы (Ivashchenko et al., 2014; Sarzhanov et al., 2015).

Известно, что воздух не является благоприятной средой для развития микроорганизмов, в том числе и для микроскопических грибов. Пылевые частицы и их состав могут влиять на количество и биоразнообразие микроорганизмов воздуха (Innocente et al., 2017; Liu et al., 2018; Zhai et al., 2018).

Положительное воздействие пылевых частиц возможно за счет дополнительных питательных элементов и защиты от неблагоприятных факторов, таких как УФ излучение, однако отдельные химические составляющие пыли могут оказывать токсическое воздействие на определенные группы микроорганизмов. Важным фактором, влияющим на количество пылевых частиц в городском воздухе, а, следовательно, и на количественный и качественный состав микобиома воздуха является зеленая инфраструктура (Escobedo et al., 2011). Древесные породы накапливают значительное количество пыли на листовых пластинках и тем самым являются отличным индикатором количества и качества воздушных поллютантов (Baldacchini et al., 2017). В то же время они являются носителями специфической микрофлоры филлосферы и при определенных условиях могут обмениваться спорами и частичками мицелия грибов с окружающей средой (Gandolfi et al., 2017). Микобиота филлосферы может эффективно способствовать снижению загрязнения воздуха в городах за счет биоразложения загрязняющих веществ на листьях (Sazonova et al., 2017; Franzetti et al., 2020). Кроме того, пыль в городской воздух может поступать с запечатанных поверхностей (асфальт, бетонные покрытия, здания и пр.) и, таким образом, оказывать влияние на состав грибного сообщества воздуха.

Изучению количественного и качественного состава микобиоты воздуха посвящены исследования в России и зарубежных странах. Некоторые из них оценивают только культивируемую часть микобиома воздушной среды (Ivanova, Kirtsideli, 2005; Marfenina et al., 2011; Ivanova et al., 2012; Fernández-Rodríguez et al., 2014; Marfenina et al., 2016; Korneykova, Evdokimova, 2018; Abbasi, Samaei, 2019), другие основаны на количественной оценке методами прямого микроскопирования (Marfenina et al., 2011, 2016; Perrino, Marcovecchio, 2016). Ряд современных работ проведен с использованием молекулярно-генетических методов анализа (Fierer et al., 2008; Fröhlich-Nowoisky et al., 2009; Barberán et al., 2015; Abrego et al., 2018; Liu et al., 2019). Отдельный блок работ посвящен изучению влияния микологического состава воздуха на здоровье населения (O’Gorman, Fuller, 2008; Chakrabarti et al., 2012; Korneykova, Lebedeva, 2018), поэтому большинство таких работ проведены для закрытых помещений (Antropova et al., 2003; Egorova, Klimova, 2005; Abbasi, Samaei, 2019, Chegini et al., 2020; Guo et al., 2020; Pyrri et al., 2020; Wu et al., 2020). Практически отсутствуют работы, одновременно описывающие разные климатические зоны (Barberán et al., 2015; Lee et al., 2017; Dietzel et al., 2019), зонирование городской территории также редко принимается во внимание (Ivanova, Kirtsideli, 2005; Wuys et al., 2020). Не встречаются работы, оценивающие микобиом пыли

сразу нескольких субстратов в одном объекте исследования. В настоящей работе учтен комплекс вышеперечисленных факторов и выявлено влияние каждого на количественный и качественный состав микобиоты, в особенности на грибы — потенциальные патогены для человека. Известно, что многие грибы, находящиеся в воздухе, могут вызывать заболевания человека (Salem, Gardner, 1994), особенно у людей с ослабленным иммунитетом или иным образом чувствительных к широкому спектру аллергенных и токсигенных биологических материалов (Burge, Rogers, 2000; Ross et al., 2000). В последние десятилетия заболеваемость астмой растет во всем мире (Beasley, 2002; Isolauri et al., 2004) и вместе с этим увеличивается потребность в более глубоком понимании разнообразия и пространственно-временной динамики аэромикоты.

В связи с этим целью работы стал микологический анализ тонкой пыли, в том числе оценка доли условно-патогенных видов, в системе “воздух — зеленые насаждения — запечатанные поверхности” в урбоэкосистемах, различных по своим климатическим характеристикам (города Мурманск и Москва).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Климатическая характеристика районов исследования. Исследования проводили в крупных городах, расположенных в двух климатических зонах: субарктической (г. Мурманск), умеренно-континентальной (г. Москва).

Мурманск — крупнейший в мире город, расположенный за полярным кругом, находится в атлантико-арктической зоне умеренного климата. Климат города формируется в условиях непосредственной близости Баренцева моря под влиянием теплого незамерзающего Северо-Атлантического течения. Его среднегодовая температура составляет -0.4°C ; среднегодовая скорость ветра — 4.4 м/с . В среднем выпадает около 601 мм осадков в год (Climate data, 2021; Weather online, 2021).

Москва — мегаполис, крупнейший по численности населения город в России. Климат Москвы — умеренно-континентальный, с четко выраженной сезонностью. Среднегодовая температура 5.8°C , среднегодовая скорость ветра — 2.3 м/с , среднегодовая влажность воздуха — 76% . За год в Москве и прилегающей к ней территории выпадает $600\text{--}800\text{ мм}$ атмосферных осадков, причем большая часть из них приходится на летние месяцы (Climate data, 2021; Weather online, 2021).

Характеристика участков. Отбор образцов проводили в каждом городе в конце вегетационного периода в трех функциональных зонах, отличающихся друг от друга уровнем антропогенной нагрузки: зона усиленного дорожного трафика, се-

литебная зона и рекреационная в качестве контроля на территории города (табл. 1).

Отбор проб. Объект исследований – городская пыль. Пыль собирали и оценивали с трех субстратов: воздух, листья березы и запечатанные поверхности (асфальтированная дорога). Отбор пыли производили однократно за вегетационный сезон – в конце лета в бездождевой период (не менее 4 дней) с целью снизить влияние этой метеорологической составляющей между городами и позволить пыли накопиться на листьях и запечатанных поверхностях (Baldacchini et al., 2017).

Отбор проб воздуха проводили аспиратором ПУ-1Б (Россия) на высоте 1.5 м (высота роста человека) в трех повторностях на селективные питательные среды с последующим пересчетом количества микроорганизмов на 1 м³ воздуха по формуле: $C = P \times K$, где C – количество микромицетов в 1 м³ воздуха, P – количество колоний на чашке, K – коэффициент пересчета на 1 м³ ($K = 4$, если $V = 250$ мл; $K = 2$, если $V = 500$ мл). На каждой площадке пропускали 250 л (транспортная, селитебная) или 500 л (рекреационная) воздуха.

Листья березы (*Betula pendula*) отбирали со средневозрастных деревьев одинакового физиологического состояния, на высоте 1.5–2.5 м с четырех сторон кроны. Всего с каждого дерева было отобрано по 50 листьев в стерильные zip-пакеты. На каждом участке листья отбирали с трех деревьев.

Пыль с асфальта собирали предварительно простерилизованной кистью в фальконы с площадью 1 м² в трех повторностях для каждого участка. В Мурманске не удалось отобрать пыль в рекреационной зоне из-за начавшегося дождя.

Приготовление суспензии для анализа. Свежеотобранные листья (10 шт.) помещали в стерильную чашку Петри и добавляли стерильную недистиллированную воду (15 мл). Чашки Петри с листьями и водой помещали на ротатор для тщательного смыва пыли при 300 об./мин в течение 30 мин.

Для получения образца пыли с асфальта, отобранный кистью материал просеивали через сито с размером ячеек 100 мкм. Аликвоту пыли (0.7 г) помещали в 15 мл фалькон и добавляли 7 мл стерильной недистиллированной воды, после этого суспензию перемешивали на ротаторе при 300 об./мин в течение 30 мин.

Численность колониеобразующих единиц (КОЕ) и разнообразие культивируемых микромицетов определяли методом глубинного посева на питательную среду сусло-агар с добавлением молочной кислоты (4 мл/л) (Zvyagintsev, 1991). Температура инкубации составляла 27 и 37°C (для выделения условно-патогенных грибов, способных расти при температуре тела человека) в течение 7–14 дней. Идентификацию микроскопических гри-

Таблица 1. Характеристика обследованных территорий

Функциональная зона	Координаты
г. Москва	
транспортная	55°43'06 с.ш., 37°34'12 в.д.
селитебная	55°42'52 с.ш., 37°36'23 в.д.
рекреационная	55°42'34 с.ш., 37°31'59 в.д.
г. Мурманск	
транспортная	68°57'65 с.ш., 33°03'78 в.д.
селитебная	68°58'45 с.ш., 33°05'37 в.д.
рекреационная	68°56'65 с.ш., 33°07'38 в.д.

бов проводили по культурально-морфологическим признакам (микроскоп Olympus CX41) с использованием современных определителей (Klich, 2002; Domsch et al., 2007; Seifert et al., 2011). Для штаммов, выделенных в виде стерильного мицелия, идентификацию осуществляли на основании анализа участка рибосомальных генов ITS1–5.8S–ITS2 рДНК. Секвенирование участков ДНК делали с помощью набора реактивов BigDye Terminator V. 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, USA) с последующим анализом продуктов реакции на секвенаторе Applied Biosystems 31301 Genetic Analyzer в научно-производственном центре Синтол (Москва). Наименование видов и систематическое положение проверяли по базе данных SABI Bioscience Databases (Index Fungorum, 2021).

Условно-патогенные виды. Выделенные виды микромицетов относили к группе условно-патогенных (УПГ) по классификации de Hoog et al. (2019), согласно которой УПГ грибы разделены на три группы, в соответствии с их потенциальной опасностью для здоровья человека – BSL1, BSL2, BSL3 (по мере увеличения степени патогенности).

Статистическая обработка результатов. Статистическую обработку и визуализацию экспериментальных данных проводили в программном пакете R 4.0.3 и в программе Microsoft Office Excel. Анализ сходства видового состава проводили с помощью кластерного анализа, реализованного в пакете vegan. Для построения дендрограммы использовали метод “ближайшего соседа”. Влияние факторов на исследуемый признак оценивали с помощью многофакторного дисперсионного анализа. Уровень значимости составлял 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность и разнообразие микроскопических грибов в Москве, в том числе условно-патогенных видов. Численность микромицетов-аэрибионтов в воздухе разных функциональных зон Москвы изменялась от 74 до 193 КОЕ/м³. Наименьшее их количество выделено в селитебной зоне, наиболь-

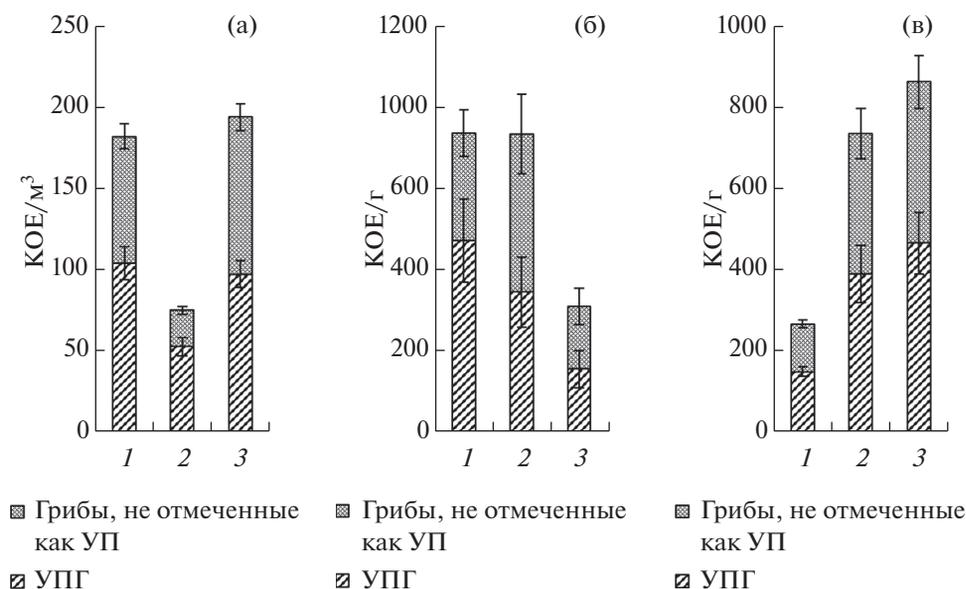


Рис. 1. Численность микромицетов в воздухе (а), в пыли с поверхности листьев (б) и в дорожной пыли (в) в разных функциональных зонах г. Москвы: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

шее – в рекреационной и вблизи дорог. Однако в селитебной зоне почти 70% видов относились к УПГ, вблизи дорог – 57%, в воздухе рекреационной зоны – 50% от общего количества выделенных видов (рис. 1, а).

На поверхности листьев в Москве численность микромицетов в селитебной зоне и вблизи дорог достигала 880 КОЕ/г, тогда как в рекреационной зоне в 2.5 раза меньше (370 КОЕ/г) (рис. 1, б). Однако доля УПГ почти одинакова во всех функциональных зонах и составила 45–65% от общего количества выделенных видов, достигая наибольшего значения вблизи дороги.

Численность микромицетов в дорожной пыли г. Москвы изменялась от 267 КОЕ/г вблизи дорог до 863 КОЕ/г – в рекреационной зоне, что соответствует таковой на поверхности листьев в г. Москва (рис. 1, в). В селитебной зоне выделено также высокое содержание микромицетов – 735 КОЕ/г. Вблизи дорог очень высока доля УПГ – 56% от общего количества выделенных видов, в селитебной – 53%, в рекреационной – 54%.

Всего в объектах г. Москвы выделено 43 вида микроскопических грибов, относящихся к 3 отделам (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Mucoromycota*), 7 классам (*Agaricomycetes*, *Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes*, *Mucoromycetes*, *Saccharomycetes*, *Sordariomycetes*), 8 порядкам (*Dothideales*, *Eurotiales*, *Helotiales*, *Hypocreales*, *Mucorales*, *Pleosporales*, *Polyporales*, *Saccharomycetales*), 10 семействам (*Aspergillaceae*, *Bionectriaceae*, *Hypocreaceae*, *Mucoraceae*, *Nectriaceae*, *Phanerochaetaceae*, *Pleosporaceae*, *Rhizopodaceae*, *Sacotheciaceae*, *Sclerotiniaceae*) и 16 родам (*Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Botrytis*, *Cephalo-*

sporium, *Cylindrophora*, *Fusarium*, *Hyalocylindrophora*, *Hyphopichia*, *Mucor*, *Paecilomyces*, *Penicillium*, *Rhizopus*, *Sporotrichum*, *Talaromyces*, *Trichoderma*), а также два вида стерильных мицелиев.

В рекреационной зоне разнообразие микромицетов представлено семью видами в воздухе (один вид – стерильный мицелий), 12-ю – на поверхности листьев, 12-ю – в дорожной пыли (один вид – стерильный мицелий). В селитебной зоне разнообразие микромицетов представлено девятью видами в воздухе (один вид – стерильный мицелий), 19-ю – на поверхности листьев и 14-ю в дорожной пыли (один вид – стерильный мицелий); вблизи дорог – шестью (один вид – стерильный мицелий), 14-ю и 15-ю (один вид – стерильный мицелий) видами соответственно (рис. 2).

В селитебной зоне в воздухе отмечено увеличение разнообразия грибов рода *Aspergillus*. Особого внимания заслуживает факт преобладания по обилию видов *Aspergillus fumigatus* в селитебной зоне (табл. 2). В рекреационной зоне доминировали виды *Alternaria tenuissima*, *Botrytis cinerea*, в транспортной зоне – *Alternaria tenuissima* и *Talaromyces flavus*.

В пыли с листьев и дорог видовое разнообразие микромицетов богаче, чем в воздухе города (рис. 2). На поверхности листьев во всех зонах доминировал *Aureobasidium pullulans*, в рекреационной зоне также отмечено высокое обилие *Penicillium melinii* и *Aspergillus flavus* (табл. 2). В дорожной пыли в селитебной зоне и вблизи дорог отмечено наибольшее разнообразие грибов рода *Aspergillus*. В селитебной зоне преобладал по обилию *Aspergil-*

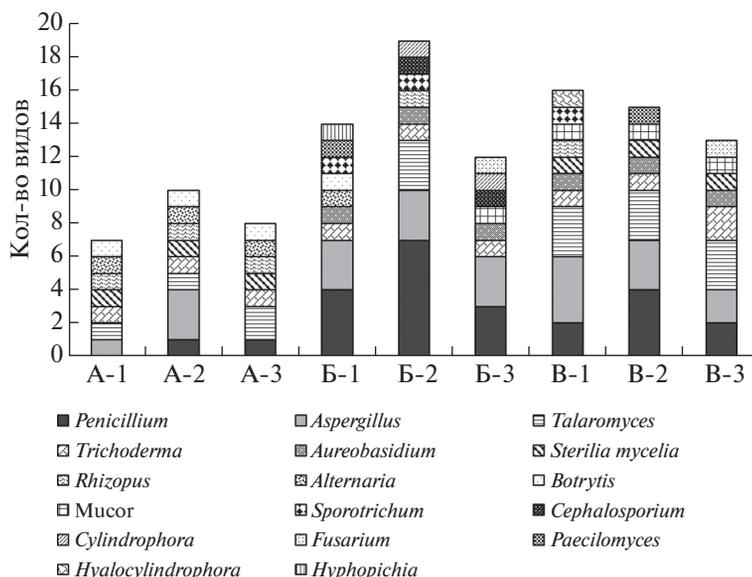


Рис. 2. Представленность грибов на уровне родов в воздухе (А), в пыли с поверхности листьев (Б) и в дорожной пыли (В) в разных функциональных зонах г. Москвы: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

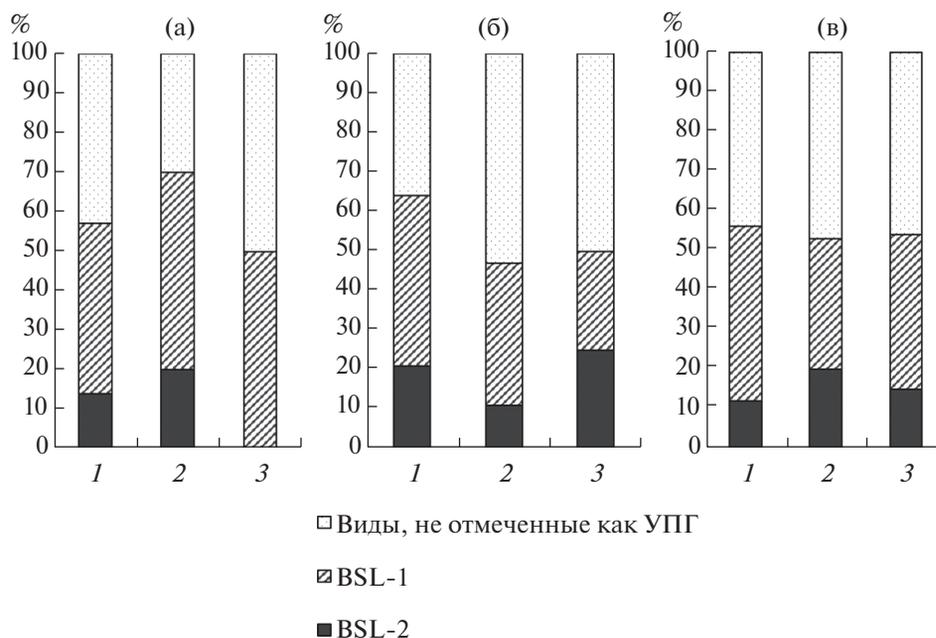


Рис. 3. Доля грибов разных групп патогенности в воздухе (а), в пыли с поверхности листьев (б) и в дорожной пыли (в) в разных функциональных зонах г. Москвы: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

lus niger, вблизи дорог и в рекреационной зоне – *Trichoderma koningii*.

Анализ степени токсичности УПГ показал, что в воздухе рекреационной зоны выделены грибы, относящиеся только к группе BSL-1, тогда как в селитебной зоне и вблизи дорог также выделены грибы более патогенной группы BSL-2 – их доля составила 15–20% от общего количества видов (рис. 3, а).

В отличие от воздушной среды, на листьях и в дорожной пыли во всех зонах г. Москвы отмечались грибы, принадлежащие к группам BSL-1 и BSL-2 (рис. 3, б, в). На поверхности листьев высокая доля последних в рекреационной зоне и вблизи дорог, где также отмечается максимальное разнообразие грибов рода *Aspergillus*. В дорожной пыли наибольшее количество представителей BSL-2 отмечено в жилой зоне (рис. 3, б, в).

Таблица 2. Таксономическое разнообразие и обилие (%) условно-патогенных грибов на исследованных территориях

Вид	Москва						Мурманск					
	воздух		листья		пыль		воздух		листья		пыль	
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
<i>Ascomycota</i>												
<i>Dothideomycetes</i>												
<i>Dothideales</i>												
<i>Aureobasidium melanogenum</i> (Herm.-Nijh.) Zalar, Gostinčar et Gunde-Cim.							2	4				
<i>A. pullulans</i> (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud		87	63	23	5	1	18	5	2	22		2
<i>Pleosporales</i>												
<i>Alternaria atra</i> (Preuss) Woudenb. et Crous									8			
<i>A. tenuissima</i> (Kunze) Wiltshire	25	7	34	<1								
<i>Eurotiomycetes</i>												
<i>Eurotiales</i>												
<i>Aspergillus candidus</i> Link												
<i>A. flavipes</i> (Bainier et R. Sartory) Thom et Church	<1	5	2	8	23	7	4				3	7
<i>A. flavus</i> Link												
<i>A. fumigatus</i> Fresen.		21	<1	2	11	14	11	3	2		7	13
<i>A. niger</i> Tiegh.		16	1	3	1	17	23	6			4	4
<i>A. terreus</i> Thom												2
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.									1			
<i>Paecilomyces variotii</i> Bainier									1		3	3
<i>Penicillium aurantiogriseum</i> Dierckx												4
<i>Penicillium</i> Thom		14							1	1	1	
<i>P. chrysogenum</i> Thom												
<i>P. expansum</i> Link									<1			
<i>P. griseofulvum</i> Dierckx									<1	1		
<i>Penicillium</i> sp.			32					2	6			
<i>P. spinulosum</i> Thom										1	7	2
<i>Talaromyces helicus</i> (Raper et Fennell) C.R. Benj.								2		6		12
												4
												5

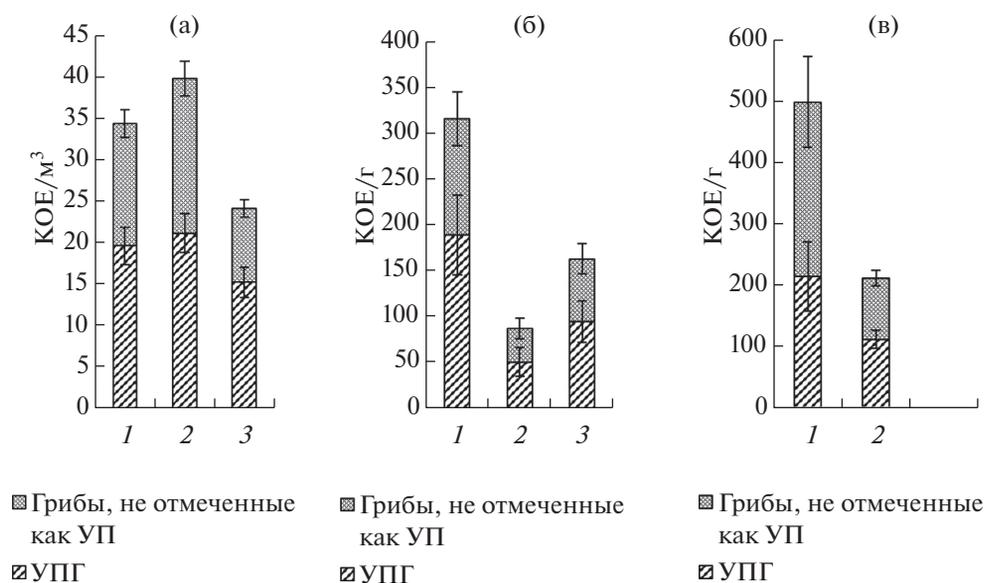


Рис. 4. Численность микромицетов в воздухе (а), в пыли с поверхности листьев (б) и в дорожной пыли (в) в разных функциональных зонах г. Мурманска: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

Численность и разнообразие микроскопических грибов в Мурманске, в том числе условно-патогенных видов. Численность микромицетов в воздухе Мурманска составила 24–40 КОЕ/м³, на поверхности листьев – 87–316 КОЕ/г с максимумом вблизи дорог и минимумом в селитебной зоне, в дорожной пыли – 211 до 499 КОЕ/г (рис. 4, а). Доля УПГ в воздухе во всех зонах составляла от 53 до 63%, с минимумом в селитебной зоне. Доля УПГ на поверхности листьев почти одинакова во всех функциональных зонах и составила 58–60% от общего количества выделенных видов, достигая наибольшего значения вблизи дороги (рис. 4, б). Однако несмотря на высокую численность микромицетов в пыли вблизи дорог (в 2.5 раза превышающую таковую в жилой зоне) доля УПГ здесь наименьшая (43%), тогда как в селитебной зоне она составила 53% от общего количества выделенных видов (рис. 4, в).

Всего в объектах г. Мурманска выделен 41 вид микроскопических грибов, относящихся к 2 отделам (*Ascomycota*, *Mucoromycota*), 6 классам (*Dothideomycetes*, *Eurotiomycetes*, *Leotiomycetes*, *Mucoromycetes*, *Saccharomycetes*, *Sordariomycetes*), 9 порядкам (*Dothideales*, *Eurotiales*, *Helotiales*, *Hypocreales*, *Microascales*, *Mucorales*, *Pleosporales*, *Saccharomycetales*, *Thelebolales*), 11 семействам (*Aspergillaceae*, *Hypocreaceae*, *Microascaceae*, *Mucoraceae*, *Myxotrichaceae*, *Nectriaceae*, *Pleosporaceae*, *Pseudeurotiaceae*, *Sacotheciaceae*, *Sarocladiaceae*, *Sclerotiniaceae*) и 19 родам (*Alternaria*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Botrytis*, *Cephalosporium*, *Cilicium*, *Hyphopichia*, *Monodictys*, *Mucor*, *Oidiodendron*, *Paecilomyces*, *Parasarocladium*, *Penicillium*, *Pseudeurotium*, *Rhinocladium*, *Scopu-*

lariopsis, *Scyrtalidium*, *Talaromyces*, *Trichoderma*), а также один вид стерильного мицелия.

Видовое разнообразие микромицетов в воздухе селитебной зоны и вблизи дорог представлено 13-ю (один вид – стерильный мицелий) и 16-ю (один вид – стерильный мицелий) видами соответственно. В отличие от воздушной среды в жилой зоне выделено наименьшее количество микромицетов на поверхности листьев, наибольшее – в рекреационной. На поверхности листьев разнообразие культивируемой микобиоты представлено шестью (один вид – стерильный мицелий) и девятью (один вид – стерильный мицелий) видами соответственно. В дорожной пыли разнообразие культивируемой микобиоты представлено 14-ю (один вид – стерильный мицелий) и 6-ю (один вид – стерильный мицелий) видами (рис. 5).

В селитебной зоне отмечено появление грибов родов *Trichoderma*, *Aureobasidium*, *Cilicium*, *Parasarocladium*. Однако доминировали в обеих зонах грибы *Talaromyces ruber*.

В Мурманске в воздухе рекреационной зоны выделено 7 видов (один вид – стерильный мицелий), на поверхности листьев – 11 видов (один вид – стерильный мицелий) (рис. 5).

Наиболее патогенные микромицеты, относящиеся к группе BSL-2, появляются в воздухе вблизи дорог (рис. 6, а). В субарктическом городе преобладающие виды отличались в разных зонах (вблизи дорог – *Cephalosporium glutineum*, в селитебной зоне – *Scopulariopsis candida*, *Scyrtalidium flavobrunneum*, в рекреационной зоне – *Trichoderma koningii*, *Aureobasidium pullulans*) (табл. 2).

На поверхности листьев в г. Мурманск не выявлено различия в соотношении групп условно-

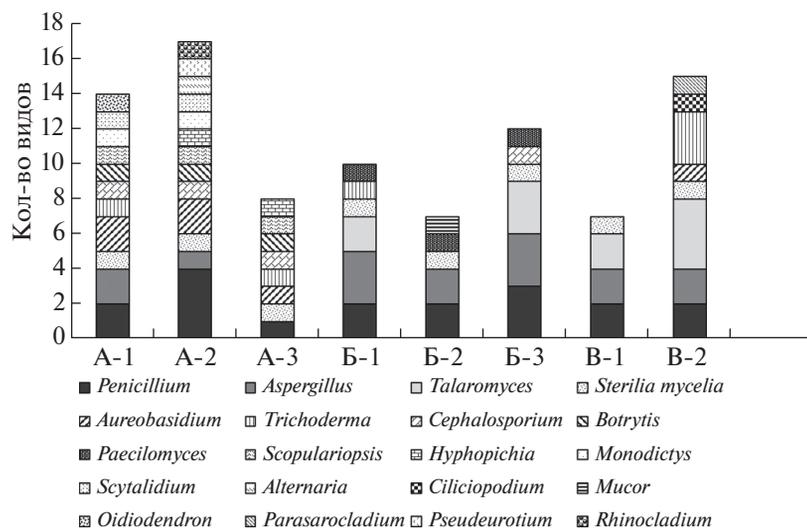


Рис. 5. Представленность грибов на уровне родов в воздухе (А), в пыли с поверхности листьев (Б) и в дорожной пыли (В) в разных функциональных зонах г. Мурманска: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

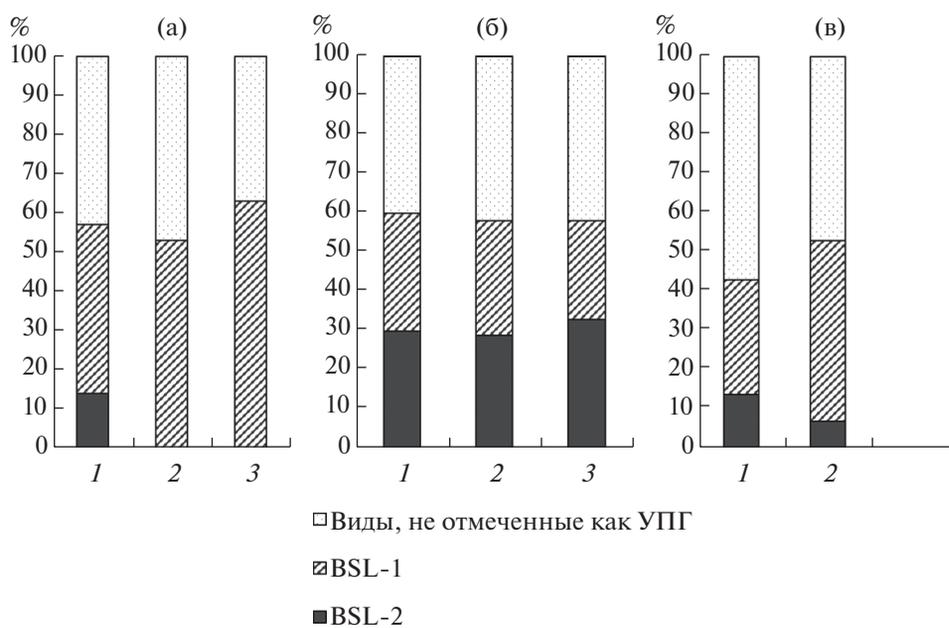


Рис. 6. Доля грибов разных групп патогенности в воздухе (а), в пыли с поверхности листьев (б) и в дорожной пыли (в) в разных функциональных зонах г. Мурманска: 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона.

патогенных микромицетов BSL-1 и BSL-2 для разных функциональных зон (рис. 6, в). В дорожной пыли последние выделены как в селитебной, так и в придорожной зоне. Однако их доля выше вблизи дорог (рис. 6, в).

ОБСУЖДЕНИЕ

Влияние климата. В целом численность культивируемых микромицетов в воздухе, на поверхности листьев и в дорожной пыли в Мурманске ни-

же, чем в Москве на 1–2 порядка. Эта закономерность сохраняется и при сравнении с другими крупными городами. Так, численность микромицетов воздуха Санкт-Петербурга изменялась от 300–800 КОЕ/м³ летом, достигая в отдельные периоды 1400 КОЕ/м³ (Vogomolova et al., 2012), Москвы – от 50 до 1500 КОЕ/м³ (Marfenina et al., 2011; 2016), Бадахоса (Испания) – до 2000 КОЕ/г (Fernández-Rodríguez et al., 2014), Дублина (Ирландия) – от 30 до 6700 КОЕ/м³ (O’Gorman, Fuller, 2008). Несмотря на более низкую численность

микроскопических грибов во всех изучаемых субстратах в Мурманске, их видовое разнообразие сопоставимо с таковым в Москве — 41 и 43 вида, в том числе 23 и 20 УПГ соответственно (табл. 2). Большое количество видов УПГ, выделенных в Мурманске, по сравнению с Москвой, по-видимому, связано с высоким уровнем загрязнения пылью от Мурманского морского порта, ТЭЦ и других предприятий города, а также большим разнообразием поллютантов (Report., 2020; Novikov et al., 2020). Наибольшее количество видов в Мурманске выделено из воздуха (22 вида), тогда как в Москве наибольшим видовым разнообразием характеризовался микобиом пыли с листьев и поверхности асфальта. Это, вероятно, также связано с промышленными предприятиями как основными источниками выбросов пыли в воздух (Zelenskaya et al., 2017).

В целом только 31% видов являются общими для двух климатических зон, тогда как в группе условно-патогенных видов 43% микроскопических грибов совпадают. Вероятно, это связано с тенденцией выявления “южных” видов в северных регионах на антропогенно нарушенных территориях, включая городские экосистемы (Evdokimova, 1995; Kireeva et al., 2005; Marfenina, 2005; Khabibullina, 2009; Korneykova et al., 2012). В Мурманске наибольшее количество видов микроскопических грибов принадлежало родам *Aspergillus*, *Penicillium* и *Talaromyces*, тогда как в Москве — *Aspergillus*, *Penicillium*, *Talaromyces* и *Trichoderma*. Грибы, принадлежащие этим родам, известны способностью вызывать у людей и животных заболевания, такие как легочные и кожные инфекции, системные микозы, перитониты, лимфадениты (de Hoog et al., 2019).

Влияние функциональных зон. В воздухе Мурманска в разных функциональных зонах не выявлено различия как в общей численности микроскопических грибов, так и для группы УПГ. Доля УПГ составила 53–63% на всех изучаемых участках. В Москве наибольшая доля УПГ отмечена в селитебной зоне и вблизи дорог (до 50–70% от общего количества видов), однако общая численность микроскопических грибов-аэриобионтов в селитебной зоне была наименьшей. Грибы группы BSL-2 в обоих городах выявлены вблизи дорог, что может свидетельствовать о токсичности выбросов автомобильного транспорта и большей устойчивости этих видов к антропогенной нагрузке (Marfenina, Fomicheva, 2007). В Мурманске видовое разнообразие микроскопических грибов в воздухе селитебной зоны и вблизи дорог существенно богаче, чем в Москве. Так, наибольшее разнообразие видов микроскопических грибов в Москве и Мурманске отмечено в селитебной зоне, наименьшее — в рекреационной зоне. Однако количество видов в воздухе рекреационной зоны было схожим в обоих городах. Структура доминирования сообществ микроскопических грибов-аэриобионтов в городах различалась для разных функциональных зон.

Если в Москве на поверхности листьев выделено в 2.5 раза больше микроскопических грибов как вблизи дорог, так и в селитебной зоне по сравнению с рекреационной зоной, то в Мурманске их большое количество выявлено только у дорог, в селитебной зоне, напротив, отмечена наименьшая численность грибов. Однако в городах обоих климатических зон доля условно-патогенных грибов на поверхности листьев составила 50–60% от общего количества видов в разных функциональных зонах, что также отмечается другими авторами (Marfenina, Fomicheva, 2007; Hui et al., 2017). Грибы группы BSL-2 выделены во всех зонах обоих городов, причем наибольшее их количество выявлено на растениях в рекреационной зоне. Это может быть вызвано перемещением спор грибов из наиболее загрязненных участков города в парковую зону, что ранее отмечалось и другими авторами (Ivanova, Kirtsideli, 2005). На поверхности листьев как в Москве, так и в Мурманске различия в составе видов-доминантов между разными функциональными зонами не выявлены. В Москве доминировал вид *Aureobasidium pullulans*, в Мурманске — *Penicillium corylophilum*.

В Москве в пыли с асфальта вблизи дорог отмечена минимальная численность микроскопических грибов, тогда как в Мурманске — максимальная. Такой результат можно объяснить регулярным смывом дорожной пыли в транспортной зоне в Москве (Resolution., 1999), чего не наблюдается в селитебной и рекреационной зонах. В Мурманске в селитебной зоне численность микроскопических грибов в два раза ниже, чем вблизи дорог. Однако в Москве вблизи дорог отмечена высокая доля УПГ (56%), тогда как в Мурманске она составляет только 43%. Грибы группы BSL-2 выделены во всех зонах обоих городов.

Влияние типа субстрата. В среднем численность микроскопических грибов в воздухе на порядок ниже, чем на поверхности листьев или в дорожной пыли как в Мурманске, так и в Москве. В двух последних субстратах численность оказалась сопоставимой. Больше, чем в воздухе городов видовое разнообразие микроскопических грибов на поверхности листьев и в дорожной пыли может быть связано с присутствием на поверхности листьев микроскопических грибов-эпифитов, оседанием на листьях спор грибов из воздуха (Zelenskaya et al., 2017) и с более высоким уровнем загрязнения вблизи дорог (Baldacchini et al., 2017). Кроме того, в воздухе грибы находятся в основном в виде спор, а на поверхности листьев и дорог — в виде спор и мицелия. По количеству выделенных видов в Москве наиболее беден воздух, а в Мурманске — дорожная пыль. Вероятно, это связано с тем, что в Москве более богатая растительность в городе, а в Мурманске больше уровень загрязнения пылью и большее разнообразие поллютантов, о чем свиде-

тельствуют данные химического состава воздуха в точках отбора (Novikov et al., 2020).

Грибы группы BSL-2 присутствовали во всех субстратах, однако в воздухе – в меньшей степени. В воздухе рекреационной зоны ни в Москве, ни в Мурманске грибов этой группы не было обнаружено. Можно предположить, что зеленая инфраструктура в рекреационной зоне оказывает фитонцидный эффект на микобиоту, относящуюся к этой патогенной группе, что подтверждается лабораторными опытами (Nagaki et al., 2011; Kurkina, et al., 2020). Большая устойчивость этих грибов к увеличению количества поллютантов также возможна (Marfenina, Fomicheva, 2007; Korneykova, Evdokimova, 2018; Korneykova, Lebedeva, 2018).

Кластерный и дисперсионный анализ. Кластерный анализ видового состава комплексов микромицетов в воздухе, на поверхности листьев и в дорожной пыли выявил как общие тенденции, так и различия для разных функциональных зон в городах с различным климатом (рис. 7). Видовой состав микромицетов разделился на три крупных кластера, в котором микобиом воздуха в г. Мурманск и поверхности листьев в г. Москва образовали отдельные кластеры. Третий кластер объединил в себя остальные субстраты и функциональные зоны, однако видно, что, как правило, микобиомы разных функциональных зон, но при этом одного субстрата в пределах одного региона, близки друг к другу. Это свидетельствует о значимости типа субстрата и климатического фактора на видовой состав микобиома.

По результатам многофакторного дисперсионного анализа выявлено статистически значимое влияние типа субстрата на численность микроскопических грибов при $p = 2.39 \times 10^{-6}$. Влияние климатического фактора также значимо при $p = 0.0325$. Четкой связи между количеством микромицетов и типом функциональной зоны не выявлено.

Каждый субстрат (воздух, поверхность листьев, дорожное покрытие) характеризуется различными условиями обитания (в том числе источниками питания) для микроскопических грибов. Для воздуха характерна засушливость, повышенное УФ-облучение, недостаток питательных элементов и здесь обитают ксерофильные, устойчивые грибы. Пыль на листьях более благоприятна для развития микромицетов за счет наличия дополнительного источника питания – выделений растений, оседающей пыли (Zelenskaya et al., 2017), а также влаги. Дорожная пыль характеризуется обилием связанной с пылью органики, которая является питательным субстратом для грибов. Близость к почве также вносит вклад в численность и разнообразие микромицетов в дорожной пыли (Carlile et al., 2001). Благодаря этим особенностям микроскопические грибы занимают разные экологические ниши на разных типах субстратов, где формируют

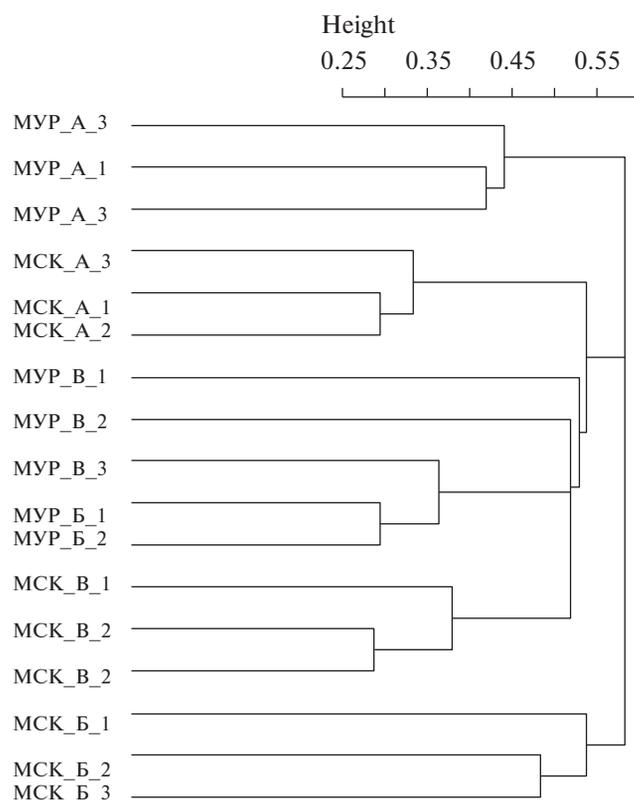


Рис. 7. Дендрограмма сходства видового состава микромицетов в разных функциональных зонах Москвы и Мурманска. По оси абсцисс: варианты: МСК – Москва; МУР – Мурманск; А – воздух; Б – пыль с поверхности листьев; В – дорожная пыль; 1 – транспортная зона, 2 – селитебная зона, 3 – рекреационная зона. По оси ординат: расстояние между вариантами на основе коэффициента Сёренсена–Чекановского.

уникальные комплексы, характеризующиеся разной численностью и разным видовым составом.

Значимое влияние климатического фактора на численность микромицетов может быть связано с общей тенденцией увеличения численности и разнообразия грибов, в том числе и условно-патогенных, с севера на юг, отмеченной также в работах других авторов (Marfenina, Fomicheva, 2007).

На долю УПГ достоверное влияние имеет тип функциональной зоны ($p = 0.0481$), тогда как тип субстрата и климат не имели значимого влияния. Сила влияния типа функциональной зоны на долю УПГ составляет 21%. Возможно, здесь играет роль повышение доли УПГ в селитебной зоне (на 13–20% для воздуха Москвы) и в транспортной зоне (на 14–17% для листьев в Москве), что может быть связано с большей устойчивостью УПГ к антропогенным загрязнениям (Marfenina, Fomicheva, 2007; Korneykova, Evdokimova, 2018; Korneykova, Lebedeva, 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В исследовании проанализированы количественные и качественные параметры микобиома городской пыли в воздухе, на поверхности листьев и запечатанных поверхностях разных функциональных зон в городах умеренного и субарктического поясов. Выявлена более низкая численность микромицетов во всех изучаемых субстратах в Мурманске по сравнению с Москвой, однако видовое богатство сообществ микромицетов сопоставимо для городов разных климатических зон. Примерно половина видов в обследуемых городах относилась к условно-патогенным. Наиболее опасные виды, относящиеся к группе BSL 2, выявлены в транспортной и в селитебной зоне обоих городов — особенно четко это проявляется в Москве. Тип субстрата и климатический фактор оказывали более значимое влияние на численность, видовое разнообразие микромицетов и количество условно-патогенных видов по сравнению с функциональным зонированием. В целом воздух в рекреационной зоне изучаемых городов можно считать наиболее безопасным для человека из-за отсутствия грибов группы BSL-2. Однако на поверхности листьев и на запечатанном дорожном покрытии обнаружено существенное количество потенциально патогенных видов. В качестве рекомендации жителям городов можно предложить минимизировать прямой контакт с поверхностью листьев растений и дорожным покрытием, что особенно актуально для детей дошкольного возраста, с целью снижения вероятности взаимодействия с условно патогенной микобиотой как потенциально опасной для здоровья человека.

Исследование выполнено при поддержке проекта РФФИ № 19-05-50112, полевые работы — в рамках темы НИР по госзаданию АААА-А18-118021490070-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbasi F., Samaei M.R.* The effect of temperature on airborne filamentous fungi in the indoor and outdoor space of a hospital. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2019. V. 26 (17). P. 16868–16876. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-0939-5>
- Abrego N., Norros V., Halme P. et al.* Give me a sample of air and I will tell which species are found from your region: Molecular identification of fungi from airborne spore samples. *Mol. Ecol. Resour.* 2018. V. 18 (3). P. 511–524. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12755>
- Antropova A.B., Mokeeva V.L., Bilanenko E.N. et al.* Aeromycota of Moscow dwellings. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2003. V. 37 (6). P. 1–11 (in Russ.).
- Baldacchini C., Castanheiro A., Maghakyan N. et al.* How does the amount and composition of PM deposited on *Platanus acerifolia* leaves change across different cities in Europe? *Environ. Sci. Technol.* 2017. V. 51 (3). P. 1147–1156. <https://doi.org/10.1021/acs.est.6b04052>
- Barberán A., Ladau J., Leff J.W. et al.* Continental-scale distributions of dust-associated bacteria and fungi. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2015. V. 112 (18). P. 5756–5761. <https://doi.org/10.1073/pnas.1420815112>
- Beasley R.* The burden of asthma with specific reference to the United States. *J. Allergy Clin. Immunol.* 2002. V. 109 (5). P. S482–S489. <https://doi.org/10.1067/mai.2002.122716>
- Bogomolova Ye.V., Velikova T.D., Goryayeva A.G. et al.* Microfungi in the air of Saint Petersburg. *P.C. Khimizdat, Saint Petersburg,* 2012 (in Russ.).
- Burge H.A., Rogers C.A.* Outdoor allergens. *Environ. Health Perspect.* 2000. V. 108 (suppl 4). P. 653–659. <https://doi.org/10.1289/ehp.00108s4653>
- Carlile M.J., Watkinson S.C., Gooday G.W.* *The Fungi*, 2nd edn. Academic press, San Diego et al., 2001.
- Chakrabarti H.S., Das S., Gupta-Bhattacharya S.* Outdoor airborne fungal spora load in a suburb of Kolkata, India: its variation, meteorological determinants and health impact. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2012. V. 22 (1). P. 37–50. <https://doi.org/10.1080/09603123.2011.588323>
- Chegini F.M., Baghani A.N., Hassanvand M.S. et al.* Indoor and outdoor airborne bacterial and fungal air quality in kindergartens: Seasonal distribution, genera, levels, and factors influencing their concentration. *Build. Environ.* 2020. V. 175. P. 106690. <https://doi.org/10.1016/j.buildenv.2020.106690>
- Climate data for cities worldwide. 2021. <https://ru.climate-data.org/>. Accessed 15.02.21.
- de Hoog G.S., Guarro J., Gené J. et al.* *Atlas of Clinical Fungi*, 3rd edition. Utrecht, Reus, 2019.
- Dietzel K., Valle D., Fierer N. et al.* Geographical distribution of fungal plant pathogens in dust across the United States. *Front. Ecol. Evol.* 2019. V. 7. P. 304. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00304>
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.H.* *Compendium of soil fungi*, 2nd ed. IHW–Verlag, Eching, 2007.
- Egorova L.N., Klimova Yu.A.* Saprotrophic micromycetes in the air of various rooms in Vladivostok. *Uspekhi meditsinskoy mikologii.* 2005. V. 5. P. 64–67 (in Russ.).
- Evdokimova G.A.* Ecological-microbiological foundations of soil protection in the Far North. The Kola Science Centre of the Russian Academy of Sciences, Apatity, 1995 (in Russ.).
- Escobedo F.J., Kroeger T., Wagner J.E.* Urban forests and pollution mitigation: Analyzing ecosystem services and disservices. *Environ. Pollut.* 2011. V. 159 (8–9). P. 2078–2087. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2011.01.010>
- Fernández-Rodríguez S., Tormo-Molina R., Maya-Manzano J.M. et al.* Outdoor airborne fungi captured by viable and non-viable methods. *Fungal Ecol.* 2014. V. 7. P. 16–26. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2013.11.004>
- Fierer N., Liu Z., Rodríguez-Hernández M. et al.* Short-term temporal variability in airborne bacterial and fungal populations. *Appl. Environ. Microbiol.* 2008. V. 74 (1). P. 200–207. <https://doi.org/10.1128/AEM.01467-07>
- Franzetti A., Gandolfi I., Bestetti G. et al.* Plant-microorganisms interaction promotes removal of air pollutants in Milan (Italy) urban area. *J. Hazard. Mater.* 2020. V. 384. P. 121021. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2019.121021>

- Fröhlich-Nowoisky J., Pickersgill D.A., Després V.R. et al. High diversity of fungi in air particulate matter. Proc. Natl. Acad. Sci. 2009. V. 106 (31). P. 12814–12819. <https://doi.org/10.1073/pnas.0811003106>
- Gandolfi I., Canedoli C., Imperato V. et al. Diversity and hydrocarbon-degrading potential of epiphytic microbial communities on *Platanus × acerifolia* leaves in an urban area. Environ. Pollut. 2017. V. 220. P. 650–658. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2016.10.022>
- Guo K., Qian H., Zhao D. et al. Indoor exposure levels of bacteria and fungi in residences, schools, and offices in China: A systematic review. Indoor Air. 2020. V. 30 (6). P. 1147–1165. <https://doi.org/10.1111/ina.12734>
- Hui N., Jumpponen A., Francini G. et al. Soil microbial communities are shaped by vegetation type and park age in cities under cold climate. Environ. Microbiol. 2017. V. 19 (3). P. 1281–1295. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13660>
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 03.03.21.
- Innocente E., Squizzato S., Visin F. et al. Influence of seasonality, air mass origin and particulate matter chemical composition on airborne bacterial community structure in the Po Valley, Italy. Sci. Total Environ. 2017. V. 593. P. 677–687. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.03.199>
- Isolauri E., Huurre A., Salminen S. et al. The allergy epidemic extends beyond the past few decades. Clin. Exp. Allergy. 2004. V. 34 (7). P. 1007–1010. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2222.2004.01999.x>
- Ivanova A.M., Kirtsideli I.Yu. Microfungi from air at St. Petersburg. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 2005. V. 39. P. 136–141 (in Russ.).
- Ivanova A.Ye., Marfenina O.Ye., Danilogorskaya A.A. Cultivated microfungi in the air of some stations of the Moscow underground system and at the places of air intake. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46 (1). P. 33–40 (in Russ.).
- Ivashchenko K.V., Ananyeva N.D., Vasenev V.I. et al. Biomass and respiration activity of soil microorganisms in anthropogenically transformed ecosystems (Moscow Region). Eurasian Soil Sci. 2014. V. 47 (9). P. 892–903. <https://doi.org/10.1134/S1064229314090051>
- Khabibullina F.M. Soil mycobiota of natural and anthropogenically disturbed ecosystems in the North-East of the European part of Russia. Dr. Sci. Biol. dissertation. Syktyvkar, 2009 (in Russ.).
- Kireeva N.A., Miftakhova A.M., Bakayeva M.D. et al. Complexes of soil microscopic fungi under technogenic conditions. Gilem, Ufa, 2005. (in Russ.).
- Klich M.A. Identification of common *Aspergillus* species. CBS Fungal Biodiversity Centre, Utrecht, 2002.
- Korneykova M.V., Evdokimova G.A. Microbiota of the ground air layers in natural and industrial zones of the Kola Arctic. J. Environ. Sci. Health A. 2018. V. 53 (3). P. 271–277. <https://doi.org/10.1080/10934529.2017.1397444>
- Korneykova M.V., Lebedeva E.V. Opportunistic fungi in the polluted soils of Kola Peninsula. Geogr. Environ. Sustain. 2018. V. 11 (2). P. 125–137. <https://doi.org/10.24057/2071-9388-2018-11-2-125-137>
- Korneykova M.V., Evdokimova G.A., Lebedeva E.V. The complexes of potentially pathogenic microscopic fungi in anthropogenic polluted soils of Kola North. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46 (5). P. 322–328 (in Russ.).
- Kurkina Y., Esina E., Barskova A. Phytoncidal activity of essential oils of medicinal plants to some strains of mold fungi. J. Agric. Environ. 2020. V. 1 (13). <https://doi.org/10.23649/jae.2020.1.13.5>
- Lee J.Y., Park E.H., Lee S. et al. Airborne bacterial communities in three east Asian cities of China, South Korea, and Japan. Sci. Rep. 2017. V. 7 (1). P. 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-05862-4>
- Liu H., Hu Z., Zhou M. et al. The distribution variance of airborne microorganisms in urban and rural environments. Environ. Pollut. 2019. V. 247. P. 898–906. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.01.090>
- Liu H., Zhang X., Zhang H. et al. Effect of air pollution on the total bacteria and pathogenic bacteria in different sizes of particulate matter. Environ. Pollut. 2018. V. 233. P. 483–493. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.10.070>
- Marfenina O.E. Anthropogenic ecology of soil fungi. Moscow, 2005 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Fomicheva G.M. Potentially pathogenic filamentous fungi in the human environment. Modern tendencies. In: Yu. T. Dyakov, Yu. V. Sergeev (eds.). Mikologiya segodnya. V. 1. Moscow, 2007, pp. 235–266 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Kolosova E.D., Glagolev M.V. Number of fungal diaspores deposited from surface air layers at the areas with different vegetation cover in Moscow City. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (6). P. 379–385 (in Russ.).
- Marfenina O.E., Makarova N.V., Ivanova A.E. Opportunistic moulds in soils and upper soil air layers in megalopolis (on an example of region Tushino, Moscow). Mikologiya i fitopatologiya. 2011. V. 45 (5). P. 397–407 (in Russ.).
- Morel J.L., Chenu C., Lorenz K. Ecosystems services provided by soil of urban, industrial, traffic, mining, and military areas (SUITMAs). J. Soils Sediments. 2015. V. 15 (8). P. 1659–1666. <https://doi.org/10.1007/s11368-014-0926-0>
- Nagaki M., Narita T., Ichikawa H. et al. Antibacterial and antifungal activities of isoprenoids. Trans. Mater. Res. Soc. Japan. 2011. V. 36 (1). P. 55–58. <https://doi.org/10.14723/tmrj.36.55>
- Novikov A.I., Shirokaya A.A., Drogobuzhskaya S.V. et al. Elemental analysis of suspended atmospheric particles in the city by inductively coupled plasma atomic emission spectrometry. In: Arctic research: from extensive development to integrated development. Arkhangelsk, 2020. P. 391–395 (in Russ.).
- O’Gorman C.M., Fuller H.T. Prevalence of culturable airborne spores of selected allergenic and pathogenic fungi in outdoor air. Atmos. Environ. 2008. V. 42 (18). P. 4355–4368. <https://doi.org/10.1016/j.atmosenv.2008.01.009>
- Perrino C., Marcovecchio F. A new method for assessing the contribution of primary biological atmospheric particles to the mass concentration of the atmospheric aerosol. Environ. Int. 2016. V. 87. P. 108–115. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2015.11.015>

- Pyrri I., Tripyla E., Zalachori A. et al.* Fungal contaminants of indoor air in the National Library of Greece. *Aerobiologia*. 2020. V. 36 (3). P. 387–400.
<https://doi.org/10.1007/s10453-020-09640-0>
- Report on the state and protection of the environment of the Murmansk Region in 2019. Ministry of Natural Resources and Environment of the Murmansk Region, 2020 (in Russ.).
- Resolution of 09.11.1999 No. 1018 On approval of the Rules for the sanitary maintenance of territories, the organization of cleaning and ensuring cleanliness and right in Moscow (as amended on 02.02.2017). The government of Moscow, 1999 (in Russ.).
- Ross M.A., Curtis L., Scheff P.A. et al.* Association of asthma symptoms and severity with indoor bioaerosols. *Allergy*. 2000. V. 55 (8). P. 705–711.
<https://doi.org/10.1034/j.1398-9995.2000.00551.x>
- Salem H., Gardner D.E.* Health aspects of bioaerosols. In: *B. Lighthart, A.J. Mohr* (eds.). *Atmospheric microbial aerosols*. Springer, Boston, 1994, pp. 304–330.
https://doi.org/10.1007/978-1-4684-6438-2_10
- Sarzhanov D.A., Vasenev V.I., Sotnikova Y.L. et al.* Short-term dynamics and spatial heterogeneity of CO₂ emission from the soils of natural and urban ecosystems in the Central Chernozem Region. *Eurasian Soil Sci*. 2015. V. 48 (4). P. 416–424.
<https://doi.org/10.1134/S1064229315040092>
- Sazonova O.I., Sokolov S.L., Prisyazhnaya N.V. et al.* Epiphytic microorganisms degrading aromatic hydrocarbons from the phyllosphere of urban woody plants. *Microbiology*. 2017. V. 86 (1). P. 82–88.
<https://doi.org/10.1134/S0026261717010106>
- Seifert K., Morgan-Jones G., Gams W. et al.* The genera of *Hyphomycetes*. CBS, Utrecht, 2011.
- Steffan J.J., Brevik E.C., Burgess L.C. et al.* The effect of soil on human health: an overview. *Eur. J. Soil Sci*. 2018. V. 69 (1). P. 159–171.
<https://doi.org/10.1111/ejss.12451>
- Vasenev V., Kuzyakov Y.* Urban soils as hot spots of anthropogenic carbon accumulation: Review of stocks, mechanisms and driving factors. *Land. Degrad. Dev*. 2018. V. 29 (6). P. 1607–1622.
<https://doi.org/10.1002/lbr.2944>
- Weather Online Ltd. Meteorological Services. 2021.
<https://www.weatheronline.co.uk/>. Accessed 15.02.21.
- Wu D., Zhang Y., Tian Y. et al.* On-site investigation of the concentration and size distribution characteristics of airborne fungi in a university library. *Environ. Pollut*. 2020. V. 261. P. 114138.
<https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114138>
- Wuyts K., Smets W., Lebeer S. et al.* Green infrastructure and atmospheric pollution shape diversity and composition of phyllosphere bacterial communities in an urban landscape. *FEMS Microbiol. Ecol*. 2020. V. 96 (1). P. fiz173.
<https://doi.org/10.1093/femsec/fiz173>
- Zelenskaya M.S., Sidelnikova M.V., Panova E.G. et al.* Phylloplane fungi in the urban environment. *Biosfera*. 2017. V. 9 (2). P. 136–151 (in Russ.).
<https://doi.org/10.24855/BIOSFERA.V9I2.353>
- Zhai Y., Li X., Wang T. et al.* A review on airborne microorganisms in particulate matters: composition, characteristics and influence factors. *Environ. Int*. 2018. V. 113. P. 74–90.
<https://doi.org/10.1016/j.envint.2018.01.007>
- Zvyagintsev D.G.* Methods of soil microbiology and biochemistry. Moscow, 1991 (in Russ.).
- Антропова А.Б., Мокеева В.Л., Биланенко Е.Н. и др.* (Антропова et al.) Аэромикота жилых помещений г. Москвы // *Микология и фитопатология*. 2003. Т. 37. № 6. С. 1–11.
- Богомолова Е.В., Великова Т.Д., Горяева А.Г. и др.* (Bogomolova et al.) Микроскопические грибы в воздушной среде Санкт-Петербурга. СПб.: Химиздат, 2012. 215 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2019 году (Report). Министерство природных ресурсов и экологии Мурманской области. Мурманск, 2020. 177 с.
- Евдокимова Г.А.* (Evdokimova) Эколого-микробиологические основы охраны почв Крайнего Севера. Апатиты: Кол. научн. центр РАН, 1995. 272 с.
- Егорова Л.Н., Климова Ю.А.* (Egorova, Klimova) Сапротрофные микромицеты в воздухе различных помещений г. Владивостока // *Успехи медицинской микологии*. 2005. Т. 5. С. 64–67.
- Звягинцев Д.Г.* (Zvyagintsev) Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ, 1991. 304 с.
- Иванова А.М., Кирицели И.Ю.* (Ivanova, Kiritsideli) Микромицеты в воздушном бассейне Санкт-Петербурга // *Новости систематики низших растений*. 2005. Т. 39. С. 136–141.
- Иванова А.Е., Марфенина О.Е., Данилогорская А.А.* (Ivanova et al.) Культивируемые микроскопические грибы в воздухе ряда станций Московского метрополитена и местах наружного воздухозабора // *Микология и фитопатология*. 2012. Т. 46. № 1. С. 33–40.
- Киреева Н.А., Мифтахова А.М., Бакаева М.Д. и др.* (Kireeva et al.) Комплексы почвенных микромицетов в условиях техногенеза. Уфа: Гилем, 2005. 360 с.
- Корнейкова М.В., Евдокимова Г.А., Лебедева Е.В.* (Корнейкова et al.) Комплексы потенциально патогенных микроскопических грибов в антропогенно загрязненных почвах Кольского Севера // *Микология и фитопатология*. 2012. Т. 46. № 5. С. 322–328.
- Марфенина О.Е.* (Marfenina) Антропогенная экология почвенных грибов. М.: Медицина для всех, 2005. 196 с.
- Марфенина О.Е., Колосова Е.Д., Глаголев М.В.* (Marfenina et al.) Численность грибных диаспор, оседающих из приземного воздуха, на участках с разным растительным покровом в г. Москве // *Микология и фитопатология*. 2016. Т. 50. № 6. С. 379–385.
- Марфенина О.Е., Макарова Н.В., Иванова А.Е.* (Marfenina et al.) Оппортунистические грибы в почвах и приземных слоях воздуха мегаполиса (на примере района Тушино г. Москвы) // *Микология и фитопатология*. 2011. Т. 45. № 5. С. 397–407.
- Новиков А.И., Широкая А.А., Дрогобужская С.В. и др.* (Novikov et al.) Элементный анализ взвешенных частиц атмосферного воздуха в черте города с применением атомно-эмиссионной спектроскопии с индуктивно-связанной плазмой. Арктические исследования: от экстенсивного освоения к комплексному развитию: материалы II международной научно-практической конференции. Архангельск, 2020. С. 391–395.
- Хабибуллина Ф.М.* (Khabibullina) Почвенная микобиота естественных и антропогенно нарушенных экосистем Северо-Востока европейской части России: автореф. ... докт. биол. наук. Сыктывкар, 2009. 40 с.

Opportunistic Mycobiota of Dust in Cities of Different Climatic Zones on the Example of Murmansk and Moscow

M. V. Korneykova^{a,b,#}, A. S. Soshina^b, and O. V. Gavrichkova^c

^a Peoples Friendship University of Russia, Moscow, Russia

^b Institute of North Industrial Ecology Problems of the Kola Science Centre of Russian Academy of Science, Apatity, Russia

^c Research Institute on Terrestrial Ecosystems of National Research Council, Porano, Italy

[#]e-mail: korneykova.maria@mail.ru

For the first time a mycological analysis of dust, including assessment of the proportion of opportunistic species in the air-green infrastructure-paved surface systems, was carried out in cities of different climatic zones (Murmansk and Moscow). The complex influence of factors (climate, city functional zone, collection matrix type) on quantitative and qualitative parameters of fungal communities was assessed on the basis of multivariate analysis. A lower abundance of cultivated mycobiota in the air, on leaves and paved surfaces was found in Murmansk compared to Moscow. However, about half of the identified species in both cities were considered as opportunistic. An increase in the proportion of the most dangerous group of opportunistic fungi BSL2 in the air of the transport zone was noted in both cities and in the residential zone in Moscow. In Moscow microscopic fungi *Aspergillus fumigatus*, *A. niger* prevailed in abundance in the air and on the paved surface in the residential and transport zones, while in Murmansk representatives of less pathogenic for humans genera *Cephalosporium*, *Scopulariopsis*, *Trichoderma* dominated. Substrate type (air, leaves, paved surfaces) and climate had the greatest influence on the abundance and species diversity of micromycetes, including conditionally pathogenic species, while functional zone had no significant influence. The recreational zone of both cities in different climatic zones was the most favorable for human residence because of the lower number of opportunistic species in the air and the absence of microscopic fungi of the most dangerous groups BSL-2 and BSL-3. However, a higher number of potentially pathogenic species have been identified on leaf and road surfaces in this zone in both cities compared to the air. This makes it possible to recommend that urban dwellers minimize contact with plant leaf surfaces and hard surfaces on roads, which is particularly relevant for pre-school children, in order to reduce the likelihood of interaction with opportunistic mycobacteria as potentially dangerous to human health.

Keywords: airborne fungi, climatic zones, functional zones, opportunistic fungi, phyllosphere, species diversity, urban ecosystems

НОВЫЕ ДАННЫЕ О КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТАХ ПАМЯТНИКОВ ПРИРОДЫ “ЧЕЛЯБИНСКИЙ (ГОРОДСКОЙ) БОР” И “КАШТАКСКИЙ БОР” (ЧЕЛЯБИНСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2021 г. Б. В. Красуцкий^{1,*}, Т. А. Головина^{1,**}

¹ Челябинский государственный университет, 454001 Челябинск, Россия

*e-mail: boris_k.63@mail.ru

**e-mail: gta.chel@gmail.com

Поступила в редакцию 09.10.2020 г.

После доработки 29.01.2021 г.

Принята к публикации 27.05.2021 г.

Приведены сведения о ксилотрофных базидиомицетах двух памятников природы – “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор” (Южный Урал, Челябинская обл.). Выявлено 79 видов грибов (73 и 64 соответственно) из 28 семейств. Дана экологическая характеристика выявленных видов. Показано, что наиболее разнообразен состав грибов сосново-березовых (46 видов) и березовых лесов (44 вида); в них представлены типичные для лесостепной подзоны Южного Урала виды. В чистых сосняках обнаружено 19 видов. Судя по встречаемости и численности, ключевыми деструкторами древесины являются 6 полизональных видов с космополитным или панголарктическим ареалами: *Armillaria mellea*, *Trichaptum bifforme*, *T. fuscoviolaceum*, *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis tricolor* и *Fomes fomentarius*. К обычным – регулярно встречающимся в обоих памятниках природы – относятся 12 видов из 8 семейств: *Bjerkandera adusta*, *Flammulina velutipes*, *Fomitopsis betulinus*, *Irpex lacteus*, *Neolentinus lepideus*, *Phlebia tremellosa*, *Pleurotus pulmonarius*, *Pluteus cervinus*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. pubescens*, *T. versicolor*. Выявленный видовой состав грибов отражает специфику насаждений памятников природы. Находки *Ganoderma lucidum* – редкого вида, включенного в Красную книгу РФ и Красную книгу Челябинской области, а также грибов, характерных для старовозрастных древостоев бореальной зоны (*Abortiporus biennis*, *Gloeophyllum abietinum*, *Picipes badius*) показывают существенное значение этих памятников природы для сохранения биоразнообразия коренных сосновых лесов Челябинской области.

Ключевые слова: агарикомицеты, биоразнообразие, ксилотрофы, субстратная специализация, экология грибов, Южный Урал

DOI: 10.31857/S0026364821040097

ВВЕДЕНИЕ

Изучение ксилотрофных базидиальных грибов в Челябинской обл. (Южный Урал) началось в 40-х годах прошлого века. По результатам исследований 1946–1947 гг. Н.Т. Картавенко опубликовала сводку о грибных болезнях сосны островных боров лесостепи Зауралья, содержащую сведения о грибах Джабык-Карагайского, Санарского и Уйского боров Челябинской обл. (Kartavenko, 1960), и статью о грибах Ильменского государственного заповедника (Kartavenko, 1961), где привела 91 вид афиллофоровых грибов. Затем, на основе материалов исследований 1949–1950 и 1955 гг. Н.Т. Степанова-Картавенко в монографии “Афиллофоровые грибы Урала” (Stepanova-Kartavenko, 1967) обобщила материалы о грибах островных боров Челябинской обл. и Ильменского государственного заповедника и упомянула уже 129 видов. Позже этим автором был опубликован еще ряд работ (Stepanova, 1971, 1977; Stepanova, Mukhin, 1979).

Дальнейшие исследования грибов Челябинской обл. были сосредоточены, главным образом, на территории Ильменского государственного заповедника, где к концу 1970-х гг. было известно 247 видов афиллофоровых грибов. В 1980-е гг. микологических исследований в Челябинской обл. не проводилось.

С 1990 до 2010 гг. было опубликовано несколько работ, касающихся отдельных групп афиллофоровых грибов (кортициоидные, клавариоидные, пороидные) (Shiryayev, 1998, 2004, 2006; Ushakova, Shiryayev, 1999; Ushakova, 2007; Kotiranta et al., 2005), охраняемых видов (Golovina, 2009a), а также одна работа, посвященная грибам Челябинского (городского) бора (Golovina, 2009b).

В период с 2010 по 2020 г. изучение грибов приобрело систематический характер. В Ильменском государственном заповеднике А.Г. Ширяевым выполнены новые исследования, в результате которых общее число видов афиллофоровых грибов

для этой территории возросло с 295 до 317 (Shiryayev, 2017). Изучение ключевых видов ксилотрофных базидиомицетов проводили и на других особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Челябинской обл., в результате чего были подготовлены предварительные обзоры по грибам Аршинского, Нязепетровского заказников, а также двух памятников природы — Каштакского и Челябинского (городского) боров (Krasutskiy, 2013, 2014, 2017, 2019). На тот период было известно 49 видов грибов с территории Челябинского бора и 44 вида с территории Каштакского бора. В 2020 г. были обобщены материалы об основных видах ксилотрофных грибов трех заказников и пяти памятников природы Челябинской обл., для которых приведены сведения о 91 виде грибов (Krasutskiy, Golovina, 2020). Также были получены новые данные о распространении 9 видов грибов основного списка Красной книги Челябинской обл. (Red data book, 2017) и двух видов из приложения к ней (Golovina, 2017; Krasutskiy, 2020). В целом, за исключением Ильменского государственного заповедника, значительная часть территорий региона, включая ООПТ, до сих пор охвачена микологическими исследованиями слабо.

Цель настоящей работы — изучение видового состава и экологии ксилотрофных базидиальных грибов памятников природы “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор”. Прежде всего, рассмотрены макромицеты, образующие базидиомы с так или иначе выраженной шляпкой (центральной или боковой до зачаточной), т.е. виды с характерной экоморфой, свидетельствующей о глубоком проникновении мицелия в толщу субстрата и об их ключевой роли в разложении основной части древесного детрита (Arefyev, 2010). Находки таких видов мало зависимы от сезонных флуктуаций микобиоты, поэтому широко используются в экологическом мониторинге как наиболее надежные индикаторы состояния древесных насаждений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Территория исследования. Ботанический памятник природы регионального значения “Челябинский (городской) бор” (создан 21.01.1969 г.; общая площадь 1184.6 га, площадь охранной зоны 14.8 га) находится в черте города; с запада, севера и востока окружен городскими постройками, а на юге вплотную подходит к Шершневному водохранилищу. Территория бора расположена между $55^{\circ}16'88''$ – $55^{\circ}12'38''$ с.ш. и $61^{\circ}30'70''$ – $61^{\circ}36'90''$ в.д.

Ботанический памятник природы регионального значения “Каштакский бор” (создан 21.01.1969 г.; общая площадь 2772.0 га, площадь охранной зоны 516.8 га) расположен в северо-восточной части г. Челябинска и частично в Сосновском муниципальном р-не Челябинской обл. Тер-

ритория бора расположена между $55^{\circ}21'51''$ – $55^{\circ}15'32''$ с.ш. и $61^{\circ}20'25''$ – $61^{\circ}26'53''$ в.д.

Эти уникальные островные боры считаются реликтами перигляциальной лесостепи, экосистемами, сформировавшимися на рубеже верхнего плейстоцена и голоцена (около 10 тыс. лет назад) в период аридизации климата и отступления сплошной лесной зоны на север. Их современная флора начала формироваться в середине голоцена — в Атлантикуме, около 7 тыс. лет назад (Merker, 2020). В начале XVIII в., согласно историческим сведениям, Челябинский (городской) и Каштакский боры вплотную подходили друг к другу (Krashennikov, Krashennikova 1905), но впоследствии значительная часть насаждений была уничтожена и эти территории попали под городскую застройку. В последующий период вплоть до конца 60-х гг. XX в. площади боров (особенно Челябинского) постоянно сокращались; возникла необходимость придания им природоохранного статуса.

Сегодня это не только ботанические памятники природы, но и территории, активно используемые для рекреации. Ежегодно Челябинский (городской) бор посещает не менее 3 млн человек, на его территории находятся три карьера, два поселка и действующее кладбище, а в центральной части Каштакского бора располагается крупный многоэтажный жилой комплекс, базы отдыха, детские лагеря и другие объекты.

Оба бора расположены на Челябинском гранитном массиве и возвышаются над уровнем р. Миасс на 25–60 м. Во многих местах имеются выходы гранитного фундамента на поверхность в виде россыпей, каменных глыб, матрасовидных отдельностей и больших плит нескольких разновидностей гранита.

Основными лесообразующими породами являются *Pinus sylvestris*, а на отдельных участках — *Betula pendula*. Древостой разреженный, обычно одноярусный, средний возраст насаждений основных лесообразующих пород составляет 60–70 лет, максимальный (сосны) — 140–150 лет. Береза всегда присутствует и в сосновых насаждениях; доля ее участия может достигать 20–30% — образуются смешанные сосново-березовые древостои.

В условиях достаточного увлажнения произрастает *Populus tremula*. Встречаются небольшие мертвопокровные насаждения *Tilia cordata*. Во втором ярусе (если он выражен) преобладают *Sorbus aucuparia*, *Malus sylvestris*, в местах, подверженных рекреации и вблизи построек, — *Acer negundo*, *Caragana arborescens*, *Ulmus laevis* и *U. pumila* заносного (семенного) происхождения. В условиях избыточного увлажнения (обычно вдоль ручьев) встречаются *Alnus glutinosa*, *Viburnum opulus* и *Prunus padus*. В долине р. Миасс и на берегах Шершневного водохранилища широко представлены *Salix alba* и *S. cinerea*, а также *Alnus glutinosa*.

Таблица 1. Общая характеристика растительного покрова памятников природы “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор”

Растительные сообщества	Сосняки						Березняки разнотравные	Осинники разнотравные	Пойменная интразональная растительность	Посадки лиственницы	Посадки лиственных пород
	коренные					Посадки (культуры) сосны					
	разнотравные	папоротнико-разнотравные	разнотравно-злаковые	мохово-разнотравные	брусличные						
Челябинский бор											
Группы возраста древостоя	III–V	IV, V	IV, V	III, IV	II–IV	I–IV	III–V	III, IV	–	II, III	II–IV
Доля участия, %	54.0					30.0	10.0	0.5	<2.0	<0.5	<3.0
Лесопокрытая площадь, га	852.0										
Каштакский бор											
Группы возраста древостоя	III, IV	III, IV	III–V	III, IV	III–V	II–IV	II–V	II–IV	–	II, III	II–IV
Доля участия, %	25.0					39.0	30.0	<1.0	<3.0	<0.1	<2.0
Лесопокрытая площадь, га	1543.0										

nosa, иногда *Betula pubescens*. В кустарниковом ярусе преобладают *Cotoneaster melanocarpus*, *Crataegus sanguinea*, *Cytisus ruthenicus*, *Lonicera xylosteum*, *Rubus idaeus*, *Rosa cinnamomea*, *Sambucus racemosa*.

И в Челябинском (городском), и в Каштакском борах сохранившиеся естественные насаждения перемежаются с обширными участками лесопосадок (культур) сосны.

На территориях боров в зонах активной рекреации, у дорог, поселков и вблизи садовых товариществ имеются участки искусственных насаждений, состоящие из *Acer negundo*, *A. platanoides*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Larix sibirica*, *Ulmus laevis*, *U. pumila*, *Quercus robur* и *Caragana arborescens*. Обычно в них в небольшом количестве присутствуют сосна и береза.

Общая характеристика лесорастительных условий обоих боров дана в табл. 1.

Полевые исследования. Исследования проводили в период с мая по сентябрь в 2007, 2008, 2010–2020 гг. методом линейной трансекты в полосе шириной 10 м. Всего заложено 15 постоянных маршрутов (трансект), охватывающих в общем 9 типов лесных сообществ естественного и искусственного происхождения (в Каштакском бору – 7 маршрутов, 8 типов сообществ, в Челябинском – 8 маршрутов, 9 типов сообществ, длина одной трансекты от 2.5 до 3.5 км), общей протяженностью с учетом разновременного их прохождения 170 км. Плодовые тела грибов фотографировали и собирали в плотные бумажные пакеты. Отмечали тип насаждений, породу (вид) дерева, категорию субстрата (живое дерево, сухостой, валяжник, пни, древесные остатки в подстилке), особенности распределения плодовых тел на суб-

страте и состав микоценоза – элементарных сообществ, включающих несколько одновременно присутствующих на одном субстрате видов грибов. Данные о числе находок того или иного вида при единовременном проведении маршрута через основные биотопы, позволили сделать самые общие заключения об их встречаемости. Использовали следующие градации: 1) повсеместный (широко распространенный) вид: при проведении одного маршрутного учета средней протяженностью 3 км встречается многократно (более 10 раз) и на всех маршрутах; 2) обычный вид: встречается от 5 до 10 раз и не на всех маршрутах (в ~50% случаев); 3) спорадический встречающийся вид: встречали менее 5 раз и не на всех маршрутах (менее 25% случаев); 4) единичными находками признавали однократное обнаружение вида в течение полного сезона исследований (с мая по сентябрь), а также за все годы исследований.

Камеральная обработка и определение. Камеральную обработку и определение грибов частично проводили в природе, а в основном в лабораторных условиях с использованием микроскопа МБС-10 и практических руководств (Bondartseva, Parmasto, 1986; Bondartseva, 1998; Nordic macromycetes, 1992, 1997). Гербарные образцы и фотоматериалы хранятся на кафедре общей экологии факультета экологии и на кафедре микробиологии, иммунологии и общей биологии биологического факультета Челябинского государственного университета.

Система грибов в работе дана по базе данных Index Fungorum (2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика видового состава ксилотрофных базидиомицетов. В результате проведенных исследований на территории Челябинского (городского) и Каштакского боров к настоящему времени выявлено 79 видов ксилотрофных базидиальных грибов из 7 порядков и 28 семейств (табл. 2). В основном это широко распространенные виды с космополитными (50 видов) и панголарктическими (24 вида) ареалами. Три вида имеют евразийский тип ареала (*Antrodia macra*, *Diplomitoporus flavescens*, *Stecherinum murashkinskyi*), два — американо-евросибирский (*Pleurotus calypttratus*) или американо-европейский (*Hemipholiota populnea*) типы ареала.

В Челябинском бору обнаружено 73 вида грибов, в Каштакском — 64 вида, коэффициент сходства видового состава грибов Сёренсена — Чекановского составляет 0.84, различия обусловлены видами, находки которых единичны или малочисленны.

Только в Челябинском бору обнаружено 15 видов (*Gloeophyllum abietinum*, *Fomitoporia punctata*, *Xanthoporia radiata*, *Oxyporus populinus*, *Antrodia macra*, *A. serialis*, *Climacodon septentrionalis*, *Bjerkandera fumosa*, *Abortiporus biennis*, *Datronia mollis*, *Ganoderma lucidum*, *Lentinus brumalis*, *L. substrictus*, *Steccherinum nitidum* и *Stereum rugosum*), только в Каштакском бору — пять видов (*Gymnopilus junonius*, *Pluteus leoninus*, *Coniophora puteana*, *Lentinellus cochleatus*, *Hericium coralloides*).

Доминирующими и в Челябинском, и в Каштакском борах являются 6 видов: *Armillaria mellea* s.l. (*Physalacriaceae*), *Trichaptum bifforme*, *T. fuscoviolaceum* (*Hymenochaetaceae*), *Fomitopsis pinicola* (*Fomitopsidaceae*), *Daedaleopsis tricolor*, *Fomes fomentarius* (*Polyporaceae*); из них в большинстве биотопов встречаются только *Armillaria mellea*, *Fomitopsis pinicola*, *Fomes fomentarius*.

К обычным на территориях обоих боров грибам относятся 12 видов из 8 семейств: *Bjerkandera adusta*, *Flammulina velutipes*, *Fomitopsis betulina*, *Irpex lacteus*, *Neolentinus lepideus*, *Phlebia tremellosa*, *Pleurotus pulmonarius*, *Pluteus cervinus*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. pubescens*, *T. versicolor*.

К спорадически встречающимся относятся 49 видов грибов; некоторые из них являются локально редкими: в Челябинском бору это *Tricholomopsis rutilans*, *Inonotus obliquus*, *Hapalopilus rutilans*, а в Каштакском бору — *Pleurotus calypttratus*, *Gloeophyllum protractum*, *Porodaedalea pini*, *Gloeoporus dichrous*.

Находки 12 видов единичны: в Челябинском бору это *Gloeophyllum abietinum*, *Antrodia macra*, *Climacodon septentrionalis*, *Abortiporus biennis*, *Cerioporus varius*, *Datronia mollis*, *Ganoderma lucidum*, *Lentinus brumalis*, *L. substrictus*, *Stereum rugosum*, а в обоих борах — *Dichomitus squalens* и *Stecherinum murashkinskyi*.

Особенности распределения ксилотрофных базидиомицетов по типам насаждений. В естественных насаждениях обнаружено 77 видов грибов, в то время как в искусственных — 30, из которых *Irpex lacteus* является наиболее характерным и единственным видом в насаждениях *Caragana arborescens*, а *Ganoderma lucidum*, внесенный в Красную книгу Челябинской обл. (Red data book, 2017) как редкий вид (III категория), был однократно обнаружен в смешанных посадках *Acer negundo*, *Quercus robur* и *Ulmus laevis*. Общими для территорий как естественных, так и искусственных насаждений являются 28 видов грибов.

Наибольшее число видов отмечено в сосново-березовых разнотравных лесах — 46 видов в Челябинском (городском) бору (63% от общего числа видов), 47 видов в Каштакском бору (73%) и березняках разнотравных — по 44 вида в каждом (60 и 69% соответственно) (рис. 1). В них представлены типичные для лесостепной подзоны Южного Урала дереворазрушающие грибы: *Pleurotus pulmonarius*, *Pluteus cervinus*, *Armillaria mellea*, *Trichaptum bifforme*, *Fomitopsis pinicola*, *Bjerkandera adusta*, *Daedaleopsis tricolor*, *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*, *Lenzites betulina*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, *T. versicolor*, *Stereum hirsutum*.

В посадках интродуцентов (клена, вяза, дуба, тополя, яблони, караганы) отмечено 28 видов: в Челябинском бору — 27 видов, в Каштакском — 24 (по 37%). Здесь обычны представители порядка *Agaricales*, такие как *Pleurotus ostreatus*, *Schizophyllum commune*, *Pholiota aurivella*, а также полипоровые грибы *Cerioporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, *Funalia trogii*, *Trametes versicolor*, *Stereum hirsutum*.

В сосновых насаждениях обнаружено 19 видов грибов в Челябинском бору (только на его территории найдены *Gloeophyllum abietinum*, *Antrodia serialis*) и 18 видов в Каштакском бору (здесь однократно на сосне отмечен *Pleurotus pulmonarius*). Обычны виды, свойственные и другим насаждениям (*Pluteus cervinus*, *Armillaria mellea*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Coniophora puteana*, *Fomitopsis pinicola*, *Fomes fomentarius*), но целый ряд видов отмечен только в коренных сосняках (*Gloeophyllum abietinum*, *G. protractum*, *Porodaedalea pini*, *Antrodia serialis*, *Phaeolus schweinitzii*, *Dichomitus squalens*, *Diplomitoporus flavescens*) или еще в культурах сосны (*Tricholomopsis rutilans*, *Neolentinus lepideus*, *Thelephora terrestris*).

В осиновых насаждениях, приуроченных к пониженным участкам рельефа Челябинского и Каштакского боров, отмечено 17 и 15 видов соответственно (в Каштакском бору в осинниках не найдены *Pleurotus ostreatus* и *Fomitopsis pinicola*). Наиболее характерны *Hemipholiota populnea* и *Phellinus tremulae*.

В мертвопокровных липняках, занимающих небольшие участки в местах с более глубоким за-

Таблица 2. Ксилотрофные базидиомицеты памятников природы “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор”

Вид	Памятники природы		Сообщества (биотопы)	Древесные породы	Категории субстрата	Встречаемость	Тип ареала
	ЧБ	КБ					
<i>Agaricales</i>							
<i>Amylocorticiaceae</i>							
<i>Plicatura crispa</i> (Pers.) P. Karst.	+	+	2	BP, PP, SA ^Ч	в	III	ПГ
<i>Hymenogastraceae</i>							
<i>Gymnopilus junonius</i> (Fr.) P.D. Orton	-	+	2	BP	с	III	К
<i>Lyophyllaceae</i>							
<i>Hypsizygus ulmarius</i> (Bull.) Redhead	+	+	7	UL	с, п	III	ПГ
<i>Mycenaceae</i>							
<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst.	+	+	2, 3	BP	с, в	III	К
<i>Pleurotaceae</i>							
<i>Pleurotus calypttratus</i> (Lindbl. ex Fr.) Sacc.	+	+	4	PT	с	III ^Ч , ед. ^К	АЕС
<i>P. ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	+	+	2, 3, 4 ^Ч , 7 ^Ч	AN ^Ч , BP, PB	с, в	III	К
<i>P. pulmonarius</i> (Fr.) Quél.	+	+	2, 3, 7	BP, PS ^К , UL ^Ч	с, в	II	К
<i>Pluteaceae</i>							
<i>Pluteus cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm.	+	+	1, 2, 3, 5 ^Ч , 8	BP, TC ^Ч , PS	в, п	II	К
<i>P. leoninus</i> (Schaeff.) P. Kumm.	-	+	2, 3	BP	в	III	ПГ
<i>Physalacriaceae</i>							
<i>Armillaria mellea</i> (Vahl.) P. Kumm. s.l.	+	+	1 ^Ч , 2, 3, 6, 7	AN, BP, PS ^Ч , TC ^Ч , UL	в, п, ж, с	I ^К , II ^Ч	К
<i>Flammulina velutipes</i> (Curtis) Singer	+	+	2, 3, 7	AN, MS, SC, UL	ж, с	II	К
<i>Schizophyllaceae</i>							
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	+	+	2, 3, 5 ^Ч , 7	BP, TC	с, в, ж	III	К
<i>Strophariaceae</i>							
<i>Hemipholiota populnea</i> (Pers.) Bon	+	+	4, 7	PB, PT	ж, п, с	III	АЕ
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) P. Kumm.	+	+	2, 7	AG, AN ^Ч , BP, PP	п	III	К
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer et A.H. Sm.	+	+	1, 2, 3, 5, 6, 7 ^Ч	AN ^Ч , BP, MS, SC, UL ^Ч	п, в, ж	III	ПГ
<i>Pholiota adiposa</i> (Batsch) P. Kumm.	+	+	2, 3, 7	AG ^К , AN, BP, UL ^Ч	ж, с	III	ПГ
<i>Ph. aurivella</i> (Batsch) P. Kumm.	+	+	2	AG, BP	ж, с	III	ПГ
<i>Ph. squarrosa</i> (Vahl) P. Kumm.	+	+	2, 3, 7 ^Ч	AN ^Ч , BP	ж, с	III	К
<i>Tricholomataceae</i>							
<i>Tricholomopsis rutilans</i> (Schaeff.) Singer	+	+	1, 8 ^К	PS	п, в	III ^К , ед. ^Ч	К
<i>Boletales</i>							
<i>Coniophoraceae</i>							
<i>Coniophora puteana</i> (Schumach.) P. Karst.	-	+	1, 3, 5, 7, 8	AG, PS, PP, TC	в	III	К
<i>Gloeophyllales</i>							
<i>Gloeophyllaceae</i>							
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Bull.) P. Karst.	+	-	1	PS	в, с	ед.	К
<i>G. sepiarium</i> (Wulfen) P. Karst.	+	+	1, 3	PS	в	III	К
<i>G. protractum</i> (Fr.) Imazeki	+	+	1	PS	в	III ^Ч , ед. ^К	ПГ
<i>Neolentinus lepideus</i> (Fr.) Redhead et Gins	+	+	1, 8	PS	в, п	II	К
<i>Hymenochaetales</i>							
<i>Hymenochaetaceae</i>							
<i>Fomitoporia punctata</i> (P. Karst.) Murrill	+	-	1, 7	MS	с	III	К

Таблица 2. Продолжение

Вид	Памятники природы		Сообщества (биотопы)	Древесные породы	Категории субстрата	Встречаемость	Тип ареала
	ЧБ	КБ					
<i>Inonotus obliquus</i> (Pers.) Pilát	+	+	2, 3 ^К	BP	ж	III, ед. ^Ч	ПГ
<i>Phellinus igniarius</i> (L.) Quél.	+	+	2, 3, 4	BP, PT	ж, с	III	К
<i>Ph. tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov	+	+	4	PT	ж, с	III	ПГ
<i>Porodaedalea pini</i> (Brot.) Murrill	+	+	1	PS	ж	III ^Ч , ед. ^К	ПГ
<i>Trichaptum bifforme</i> (Fr.) Ryvarden	+	+	2, 3	BP	в, с	I	К
<i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrens.) Ryvarden	+	+	1, 3, 8	PS	в, п	I	ПГ
<i>Xanthoporia radiata</i> (Sowerby) Tura, Zmitr, Wasser, Raats et Nevo	+	–	3	BP	с	III	ПГ
<i>Oxyporaceae</i>							
<i>Oxyporus populinus</i> (Schumach.) Donk	+	–	2, 7	AN, BP	с	III	К
<i>Polyporales</i>							
<i>Cerrenaceae</i>							
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill	+	+	2, 3, 7	AN ^К , BP	в, с	III	К
<i>Diplomitoporus flavescens</i> (Bres.) Domański	+	+	1	PS	в	III	ТЕ
<i>Fomitopsidaceae</i>							
<i>Antrodia macra</i> (Sommerf.) Niemelä	+	–	4	PT	в	ед.	ТЕ
<i>A. serialis</i> (Fr.) Donk	+	–	1	PS	в	III	К
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst.	+	+	1, 2, 3, 4 ^Ч , 8	BP, PS, PT ^Ч	в, п, с, ж	I	К
<i>F. betulina</i> (Bull.) B.K. Cui, M.L. Han et Y.C. Dai	+	+	2, 3	BP	в, с	II	ПГ
<i>Laetiporaceae</i>							
<i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.	+	+	1	PS	ж	III	К
<i>Irpicaceae</i>							
<i>Gloeoporus dichrous</i> (Fr.) Bres.	+	+	2, 3, 4, 7 ^Ч	AN ^Ч , BP, PT ^Ч , UL ^Ч	в, с	III, ед. ^К	К
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.	+	+	7, 9	AN, CA, SA	с	II	К
<i>Meruliaceae</i>							
<i>Climacodon septentrionalis</i> (Fr.) P. Karst.	+	–	2	BP	с	ед.	ПГ
<i>Phlebia tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone et Burds.	+	+	2, 3, 4, 5 ^Ч	BP, PS, PT, TC ^Ч	в	II	К
<i>Panaceae</i>							
<i>Panus lecomtei</i> (Fr.) Corner	+	+	2, 3	BP	в	III	К
<i>Phanerochaetaceae</i>							
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	+	+	2, 3, 4, 7	AN, BP, PT	п, в, с	II	К
<i>B. fumosa</i> (Pers.) P. Karst.	+	–	6	AG	в	III	К
<i>Hapalopilus rutilans</i> (Pers.) Murrill	+	+	2	BP	в	III, ед. ^Ч	К
<i>Podoscyphaceae</i>							
<i>Abortiporus biennis</i> (Bull.) Singer	+	–	3	BP	в	ед.	К
<i>Polyporaceae</i>							
<i>Cerioporus squamosus</i> (Huds.) Quél.	+	+	3, 5, 7	AN, MS, PB, PT, TC, UL ^Ч	ж, п, с	III	К
<i>C. varius</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko	+	–	3	BP	п	ед.	К
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.	+	+	4, 6	PT, SA ^Ч , SC	в, с	III	ПГ
<i>D. septentrionalis</i> (P. Karst.) Niemelä	+	+	2, 3, 6	BP, SC	с	III	ПГ
<i>D. tricolor</i> (Bull.) Bondartsev et Singer	+	+	2, 3	BP	в, с	I	ПГ

Таблица 2. Продолжение

Вид	Памятники природы		Сообщества (биотопы)	Древесные породы	Категории субстрата	Встречаемость	Тип ареала
	ЧБ	КБ					
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk	+	–	2	BP	с	ед.	К
<i>Dichomitus squalens</i> (P. Karst.) D. A. Reid	+	+	1	PS	в	ед.	ПГ
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	+	+	1, 2, 3, 4, 5 ^Ч , 6, 7	AG, AN, BP, PT, PB, SAb, TC ^Ч	в, с, п	I	К
<i>Funalia trogii</i> (Berk.) Bondartsev et Singer	+	+	2, 3, 4, 7	BP, PB, PT	с, в, п	III	ПГ
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	+	+	2, 3, 4, 7	BP, PB, PT	п, с	III	К
<i>G. lucidum</i> (Curtis) P. Karst.	+	–	7	н/о	древесные остатки	ед.	К
<i>Lenzites betulina</i> (L.) Fr.	+	+	2, 3	BP, PT ^Ч	с, в	III	К
<i>Lentinus brumalis</i> (Pers.) Zmitr.	+	–	3	BP	в	ед.	ПГ
<i>L. substrictus</i> (Bolton) Zmitr. et Kovalenko	+	–	3	BP	в	ед.	ПГ
<i>Picipes badius</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko	+	+	3	BP	в	III	К
<i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr.	+	+	2, 3	BP	в	II	К
<i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd	+	+	2, 3	BP	п, в	II	К
<i>T. ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden	+	+	2, 3, 7	AN ^Ч , BP, SA, PT	п, в, с	III	ПГ
<i>T. pubescens</i> (Schumach.) Pilát	+	+	3	BP	в	II	К
<i>T. suaveolens</i> (L.) Fr.	+	+	6	SAb ^Ч , SC	с	III	ПГ
<i>T. versicolor</i> (L.) Lloyd	+	+	2, 3, 4, 7	AN, BP, MS	п, в, с	II	К
<i>Steccherinaceae</i>							
<i>Steccherinum murashkinskyi</i> (Butr.) Maas Geest.	+	+	2	BP	в	ед.	ТЕ
<i>S. nitidum</i> (Pers.) Vesterh.	+	–	3, 7	MS	в	III	К
<i>S. ochraceum</i> (Pers. ex J. F. Gmel.) Gray	+	+	2, 3, 7	BP, MS, UL	в	III	К
<i>Russulales</i>							
<i>Auriscalpiaceae</i>							
<i>Lentinellus cochleatus</i> (Pers.) P. Karst.	–	+	2, 3	BP	с	III	ПГ
<i>Hericiaceae</i>							
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.	–	+	2, 3	BP	в	III	К
<i>Stereaceae</i>							
<i>Stereum hirsutum</i> (Willd.) Pers.	+	+	2, 3, 4, 7	AN, BP, SA ^Ч	в, с	II ^К , III ^Ч	К
<i>S. subtomentosum</i> Pouzar	+	+	3	BP	в	III	К
<i>S. rugosum</i> Pers.	+	–	4	PT	в	ед.	К
<i>Thelephorales</i>							
<i>Thelephoraceae</i>							
<i>Thelephora terrestris</i> Ehrh.	+	+	1, 8	PS	в	III	К
Всего видов: 80	64	73	9 типов сообществ	14 древесных пород	4 категории субстрата	ед., I–III	5 типов ареалов

Примечание. **Памятники природы:** КБ (надстрочный индекс^К) – Каштакский бор; ЧБ (надстрочный индекс^Ч) – Челябинский (городской) бор. Надстрочный индекс означает специфичность основных экологических характеристик видов грибов (тип лесного сообщества, заселяемый субстрат, встречаемость) на территории конкретного памятника природы и отсутствует при идентичности этих параметров в обоих борах. **Растительные сообщества:** 1 – сосняки (разнотравные, разнотравно-злаковые, брусничные, папоротниково-разнотравные, мохово-разнотравные); 2 – березняки разнотравные; 3 – смешанные (сосново-березовые) разнотравные леса; 4 – осинники разнотравные; 5 – липняки мертвопокровные; 6 – ивово-ольховые насаждения поймы реки Миасс; 7 – искусственные насаждения лиственных пород (клен, вяз, яблоня, тополь); 8 – искусственные насаждения хвойных пород (сосна); 9 – искусственные насаждения караганы древовидной. **Субстраты:** AG – *Alnus glutinosa*; AN – *Acer negundo*; BP – *Betula pendula*; CA – *Caragana arborescens*; MS – *Malus sylvestris*; PB – *Populus balsamifera*; PT – *Populus tremula*; PP – *Prunus padus*; PS – *Pinus sylvestris*; SA – *Sorbus aucuparia*; SAb – *Salix alba*; SC – *Salix cinerea*; TC – *Tilia cordata*; UL – *Ulmus laevis*. **Категории субстрата:** в – валежник; с – сухойстой; п – пни; ж – живые (перечислены в порядке предпочтения). **Встречаемость:** I – повсеместный; II – обычный; III – спорадически встречающийся; ед. – единичные находки. **Тип ареала** (распространение выявлено по GBIF): АЕ – американско-европейский; АЕС – американско-евросибирский; ТЕ – трансевразийский; ПГ – панголарктический; К – космополитный.

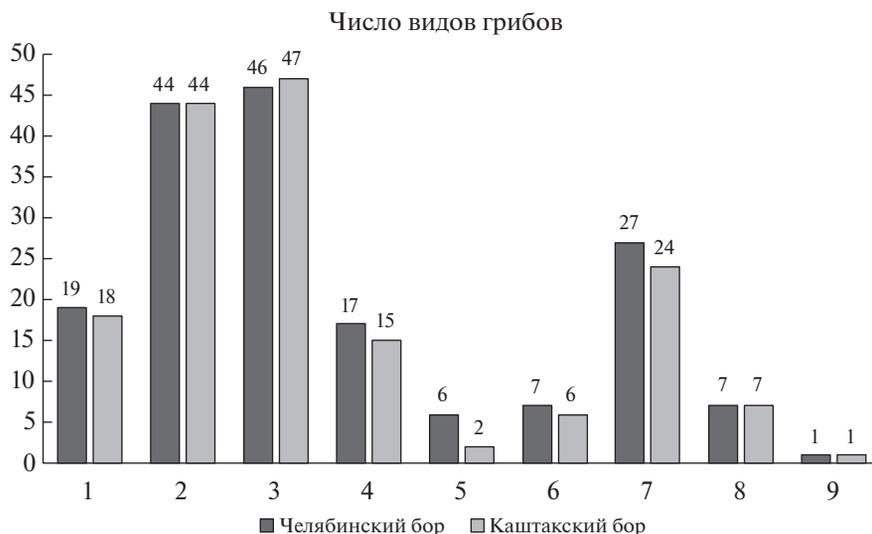


Рис. 1. Распределение ксилотрофных грибов по основным типам растительных сообществ Челябинского и Каштакского боров: 1 – сосняки разнотравные, брусничные, мохово-разнотравные, папоротниково-разнотравные; 2 – березняки разнотравные; 3 – смешанные (сосново-березовые) разнотравные леса; 4 – осинники разнотравные; 5 – липняки мертвopo-кровные; 6 – ивово-ольховые насаждения поймы р. Миасс; 7 – искусственные насаждения лиственных пород (клен, вяз, яблоня, тополь и др.); 8 – искусственные насаждения хвойных пород (сосна); 9 – насаждения караганы древовидной.

леганием гранитов, в Челябинском бору встречается 6 видов грибов: *Armillaria mellea*, *Schizophyllum commune*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Phlebia tremellosa*, *Ceriporus squamosus*, *Fomes fomentarius*, в Каштакском – только два: *Kuehneromyces mutabilis*, *Ceriporus squamosus*.

В посадках сосны и в Челябинском, и в Каштакском борах встречается 7 видов грибов: *Pluteus cervinus*, *Tricholomopsis rutilans*, *Coniophora puteana*, *Trichaptum fuscoviolaceum*, *Fomitopsis pinicola*, *Neolentinus lepideus*, *Thelephora terrestris*.

В пойменных насаждениях Челябинского бора отмечено 7 видов грибов, Каштакского – 6 (отсутствует *Bjerkandera fumosa*). Типичными для насаждений *Salix cinerea* являются *Daedaleopsis confragosa* и *Trametes suaveolens*, реже *Daedaleopsis septentrionalis*, на *Salix alba* встречаются *Kuehneromyces mutabilis* и *Fomes fomentarius*. На *Betula pendula* также обнаружен *Armillaria mellea*.

Распределение видов грибов по основным типам сообществ неравномерно, что обусловлено, с одной стороны, существенными различиями в площади лесных насаждений, с другой (и это более важный фактор) – выраженными предпочтениями видами ксилотрофных грибов конкретных древесных пород.

Особенности субстратной специализации ксилотрофных базидиомицетов. Подавляющее большинство грибов связано с лиственными породами (61 вид), в то время как с хвойными (сосной) – лишь 18 видов. Из видов, заселяющих как лиственные, так и хвойные, обычны *Pluteus cervinus*, *Armillaria mellea*, *Fomitopsis pinicola* и *Phlebia tremellosa*. На лиственных породах преобладают грибы,

вызывающие белую коррозионную (69 видов), а на сосне – бурую деструктивную гниль (грибы рода *Antrodia*, *Fomitopsis pinicola*, *Phaeolus schweinitzii*, *Neolentinus lepideus*, *Coniophora puteana*, грибы семейства *Gloeophyllaceae*).

В комплексе деструкторов березы (*Betula pendula*) 52 вида, из которых в Челябинском бору отмечены 46 видов, в Каштакском – 44 (рис. 2). Выявлено только 2 вида, способных заселять живые деревья – *Inonotus obliquus* и *Phellinus igniarius*, остальные поселяются на валежнике (38 видов), сухостое (26 видов) и пнях (11 видов). Исключительно на березе обнаружено 24 вида, в числе которых грибы, встречающиеся в обоих борах на валежнике и сухостое – *Trichaptum bifforme*, *Daedaleopsis tricolor*, *Fomitopsis betulinus*, а также комплекс довольно обычных на мертвой древесине видов *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta* (валежник, пни) и *T. pubescens* (только валежник). 11 видов встречаются на березе спорадически, а 7 видов представлено на ней единичными находками.

Из 18 видов грибов (и в Челябинском, и в Каштакском борах по 16 видов) на сосне (*Pinus sylvestris*), основными деструкторами ее древесины являются *Fomitopsis pinicola* (все категории субстрата) и *Trichaptum fuscoviolaceum* (заболонь валежника, пней), реже на пнях встречаются *Pluteus cervinus*, *Armillaria mellea*, *Neolentinus lepideus*, *Tricholomopsis rutilans*. Виды рода *Gloeophyllum* предпочитают заселять лишенные коры участки валежных стволов, *Porodaedalea pini* поселяется на стволах, а *Phaeolus schweinitzii* – на корнях живых, достигших возраста спелости сосен. Только в Челябинском бору на сосне отмечены *Armillaria mellea* и *Gleo-*

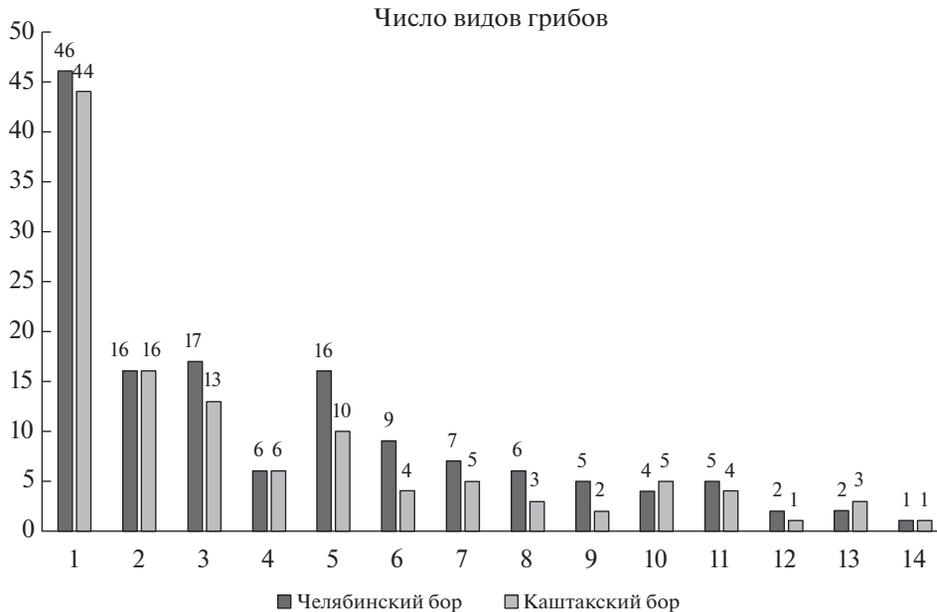


Рис. 2. Распределение ксилотрофных грибов Челябинского и Каштакского боров по субстратам (древесным породам): 1 – *Betula pendula*; 2 – *Pinus sylvestris*; 3 – *Populus tremula*; 4 – *Populus balsamifera*; 5 – *Acer negundo*; 6 – *Ulmus laevis*; 7 – *Malus sylvestris*; 8 – *Tilia cordata*; 9 – *Sorbus aucuparia*; 10 – *Alnus glutinosa*; 11 – *Salix cinerea*; 12 – *Salix alba*; 13 – *Prunus padus*; 14 – *Cara-gana arborescens*.

phyllum abietinum, в Каштакском – *Pleurotus pulmonarius* и *Coniophora puteana*. Пять видов представлено единичными находками, главным образом, на валежнике.

На осине (*Populus tremula*) отмечено 17 видов грибов (в Челябинском бору – 17 видов, в Каштакском – 13). На живых деревьях осины способны поселяться *Phellinus tremulae*, *Ceriporus squamosus*, *Hemipholiota populnea*; они реже встречаются на сухостое, а последний вид бывает обычен на пнях. Сухостой предпочитают *Pleurotus calypratus*, *Daedaleopsis confragosa*, в меньшей степени *Bjerkandera adusta*, *Lenzites betulina*, на пнях встречаются *Fomes fomentarius*, *Ganoderma applanatum*, *Fomitopsis pinicola*, *Funalia trogii*. Валежник заселяют 10 видов; исключительно на валежнике и только в Челябинском бору обнаружены *Antrodia macra* и *Stereum rugosum*.

Тополь (*Populus balsamifera*) в обоих борах заселяют 6 видов, из которых *Pleurotus ostreatus* и *Fomes fomentarius* отмечены на пнях, валежнике и сухостое, *Funalia trogii* – на пнях и валежнике, а остальные виды предпочитают пни (*Hemipholiota populnea*, *Ceriporus squamosus*, *Ganoderma applanatum*).

На одичавшем интродуценте клене ясенелистном (*Acer negundo*) обнаружено 17 видов (в Челябинском бору – 16, в Каштакском – 10), из которых обычны *Pholiota adiposa*, *Flammulina velutipes*, *Armillaria mellea*, остальные относительно редки. Грибы заселяют живые ослабленные деревья (5 видов), сухостой (9 видов), реже – пни (4 вида)

и валежник, на котором отмечены только *Gloeoporus dichrous*, *Cerrena unicolor* и *Stereum hirsutum*.

На не свойственном зональным сообществам вязе гладком (*Ulmus laevis*) отмечено 9 видов грибов в Челябинском бору и 4 вида – в Каштакском. Специфическим деструктором древесины вяза является *Hypsizygus ulmarius*, заселяющий сухостой и пни. На валежнике иногда поселяются *Steccherinum ochraceum* и *Gloeoporus dichrous*, на пнях – *Armillaria mellea*, *Ceriporus squamosus*, на сухостое – *Pholiota adiposa*, *Pleurotus pulmonarius*, а на живых деревьях – *Kuehneromyces mutabilis* и *Flammulina velutipes*.

На не свойственной зональным сообществам яблоне (*Malus sylvestris*) обнаружено 7 видов грибов в Челябинском бору и 5 видов – в Каштакском. На живых деревьях яблони иногда развиваются *Flammulina velutipes*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Ceriporus squamosus*, на сухостое в Челябинском бору – *Phellinus punctatus*, на пнях – *Trametes versicolor*. Валежник заселяют *Steccherinum nitidum* (только в Челябинском бору) и *S. ochraceum*.

С липой (*Tilia cordata*) связано 6 видов в Челябинском бору и 3 вида – в Каштакском. На живых липах встречаются *Schizophyllum commune* и *Flammulina velutipes*, остальные виды (*Pluteus cervinus*, *Armillaria mellea*, *Coniophora puteana*, *Phlebia tremellosa*, *Fomes fomentarius*) отмечены только на валежнике.

На рябине (*Sorbus aucuparia*) отмечено 5 видов грибов в Челябинском бору и только 2 вида – в Каштакском. На сухостое в обоих борах встреча-

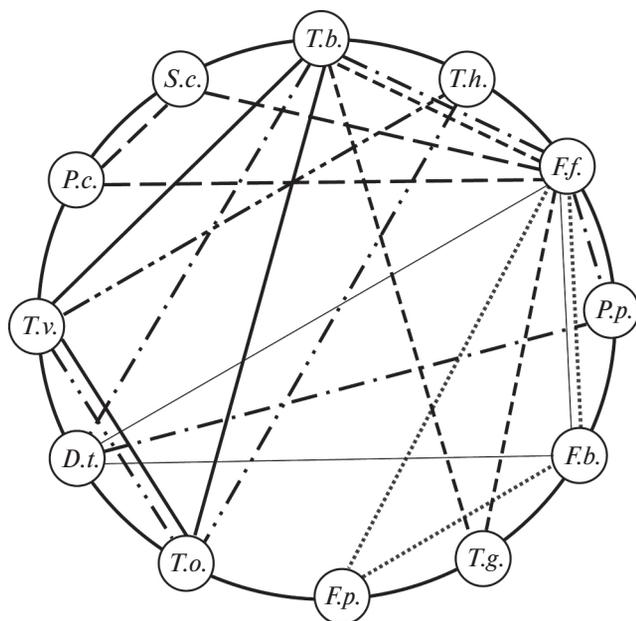


Рис. 3. Микоценоячейки, формирующиеся на *Betula pendula* в Челябинском и Каштакском борах: *D.t.* — *Daedaleopsis tricolor*; *F.f.* — *Fomes fomentarius*; *F.b.* — *Fomitopsis betulina*; *F.p.* — *Fomitopsis pinicola*; *P.p.* — *Pleurotus pulmonarius*; *P.c.* — *Pluteus cervinus*; *S.c.* — *Schizophyllum commune*; *T.h.* — *Trametes hirsuta*; *T.g.* — *Trametes gibbosa*; *T.o.* — *Trametes ochracea*; *T.v.* — *Trametes versicolor*; *T.b.* — *Trichaptum biforme*. Прямые линии одного типа соединяют грибы одной микоценоячейки.

ется *Irpex lacteus* и *Trametes ochracea*, а в Челябинском — *Stereum hirsutum* и *Daedaleopsis confragosa*, валежник в Челябинском бору заселяет *Plicatura crispa*.

Ольху (*Alnus glutinosa*) заселяют 4 вида в Челябинском бору и 5 видов — в Каштакском, из которых один вид — *Bjerkandera fumosa* — обнаружен только на ней. На живых, ослабленных деревьях встречаются *Pholiota adiposa*, *Ph. aurivella*, пни заселяет *Huipholoma fasciculare*, а валежник — *Coniophora puteana* и *Fomes fomentarius*.

С ивами (*Salix alba* и *S. cinerea*) связано 6 видов грибов; все их находки на этой породе редки. На *S. alba* обнаружены только 2 вида, на *S. cinerea* — 5. Специфическим деструктором обоих видов ивы в интразональных биотопах Челябинского бора является *Trametes suaveolens* (в Каштакском бору он отмечен только на *Salix cinerea*). По категориям субстрата грибы распределились следующим образом: 4 вида — на сухостое (*Flammulina velutipes*, *Daedaleopsis confragosa*, *Fomes fomentarius*, *T. suaveolens*) и 2 вида — на валежнике (*Kuehneromyces mutabilis*, *Daedaleopsis septentrionalis*).

На валежнике черемухи (*Prunus padus*) в обоих борах поселяются два вида — *Plicatura crispa* и *Coniophora puteana*. Пни черемухи в Каштакском бору иногда заселяет *Huipholoma fasciculare*.

На сухостое караганы древовидной (*Caragana arborescens*) был обнаружен только *Irpex lacteus*.

Некоторые особенности состава микоценоячеек на основных лесообразующих породах. Впервые термин “ценоячейка” предложен В.С. Ипатовым (Иратов, 1966) для обозначения группы растений, между которыми имеются индивидуальные непосредственные взаимодействия через среду, а затем адаптирован В.А. Мухиным (Mukhin, 1993) в отношении сообществ грибов.

На территории Западной Сибири В.А. Мухин, С.П. Арефьев, И.В. Ставищенко, а в Оренбургской области М.А. Сафонов детально изучали и анализировали закономерности заселения ксилотрофными базидиомицетами различных древесных субстратов с учетом породы древесины, категории и состояния субстрата, а также выявляли особенности распределения грибов на различных частях деревьев (Mukhin, 1993; Stavishenko, Mukhin, 2002; Safonov, 2003; Arefyev, 2010). С.П. Арефьевым на примере комплекса деструкторов березы разработаны и реализованы объективные критерии экоморфологической координации видов грибов в рамках единой матричной модели самоорганизующегося типа и показано, что *Betula*-комплекс афиллофороидных макромицетов является весьма репрезентативным при исследовании фундаментальных закономерностей организации биоты дереворазрушающих грибов в целом (Arefyev, 2010).

Как мы отмечали, на березе в Челябинском и Каштакском борах развиваются 52 вида ксилотрофных грибов (в Западной Сибири — 67 видов афиллофороидных макромицетов). В одной ценоячейке *Betula pendula* (рис. 3), может присутствовать одновременно от двух до четырех видов грибов; в составе многовидовых микоценоячеек чаще других встречаются *Trichaptum biforme* и *Fomes fomentarius*.

Трехвидовые микоценоячейки и в Челябинском, и в Каштакском борах образуются, например, следующими видами грибов: *Fomes fomentarius* — *Daedaleopsis tricolor* — *Trichaptum biforme*; *Fomes fomentarius* — *Trametes gibbosa* — *Trichaptum biforme*; *Trichaptum biforme* — *Trametes versicolor* — *Trametes ochracea*; *Fomes fomentarius* — *Pluteus cervinus* — *Schizophyllum commune*; *Fomes fomentarius* — *Fomitopsis betulina* — *Fomitopsis pinicola*; *Trametes hirsuta* — *Trametes ochracea* — *Trametes versicolor*.

Четырехвидовые микоценоячейки встречаются реже; один из вариантов на березе (рис. 3): *Fomes fomentarius* — *Daedaleopsis tricolor* — *Trichaptum biforme* — *Pleurotus pulmonarius*.

По нашим наблюдениям, и в Челябинском, и в Каштакском борах *Fomes fomentarius*, *Schizophyllum commune* и *Pluteus cervinus* более обычны на толстом валежнике и в комлевой части средних по диаметру стволов березы. *Daedaleopsis tricolor* и

Trichaptum biforme предпочитают заселять средний валежник, распространяясь по субстрату до 4–5 м в дл.; они реже заселяют основания сухостойных деревьев и сухие, довольно толстые ветви валежника. *Trametes gibbosa* встречается исключительно на толстом и среднем валежнике, а *T. ochracea*, *T. versicolor* – на старых пнях березы. *Pleurotus pulmonarius* чаще обнаруживался на среднем по диаметру валежнике и невысоком (до 1–4 м) сухостое.

Микоценоцеллы на сосне формируются из небольшого числа видов, чаще из двух. Совместно с *Fomitopsis pinicola* на заболонной древесине и коре валежника встречается *Trichaptum fuscoviolaceum*, иногда, на более поздних стадиях разложения отмечается *Pluteus cervinus*, а *Coniophora puteana* (индикатор сильной дигрессии), был дважды обнаружен вместе с *Phlebia tremellosa* (индикатор дигрессии) на сильно увлажненных валежных стволах.

В случае заселения древесины грибами, вызывающими и коррозионную, и деструктивную гниль, разложение древесины, вероятно, будет идти более полно и быстро (Mukhin, 1993), что имеет важное значение для функционирования лесных экосистем и круговорота углерода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На территории Челябинского и Каштакского боров выявлено 79 (73 и 64) видов ксилотрофных базидиальных грибов из 7 порядков и 28 семейств. Отмечено сильное сходство (0.84) видового состава грибов обоих памятников природы.

Наибольшим разнообразием отличается состав грибов естественных насаждений, особенно смешанных (сосново-березовых) – 46 видов и березовых – 44 вида, где большинство видов грибов (52) связано с березой. В преобладающих по площади сосняках разнотравно-брусничных и мохово-разнотравных обнаружено 18 видов, значительная часть которых (13) заселяет только сосну. В искусственных посадках отмечено 28 видов, главным образом, на клене ясенелистом (*Acer negundo*) (17). Большинство грибов (64 вида) заселяет отмершую древесину, в особенности валежник, меньшее число видов – сухостой и пни, на живых деревьях первыми поселяются *Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius*, *Porodaedalea pini*, *Phaeolus schweinitzii*.

Судя по численности и встречаемости, ключевыми являются шесть полизональных видов с космополитным, панголарктическим и палеарктическим ареалами: это фитопатоген в корневых и напённых (комлевых) гнилях *Armillaria mellea* s.l. (*Physalacriaceae*), сапротроф на заболони березы *Trichaptum biforme*, сапротроф на заболони и коре хвойных пород деревьев *Trichaptum fuscoviolaceum* (*Hymenochaetaceae*), сапротроф на средних и тол-

стых стволах лиственных и хвойных пород деревьев *Fomitopsis pinicola* (*Fomitopsidaceae*), сапротроф на средних и тонких стволах и ветвях лиственных пород деревьев *Daedaleopsis tricolor* (*Polyporaceae*), сапротроф на средних и толстых стволах лиственных пород деревьев *Fomes fomentarius* (*Polyporaceae*). Также большое значение в комплексе деструкторов имеют 18 видов из 9 семейств и 3 порядков: *Pleurotus pulmonarius* (*Pleurotaceae*), *Pluteus cervinus* (*Pluteaceae*), *Flammulina velutipes* (*Physalacriaceae*), *Fomitopsis betulinus* (*Fomitopsidaceae*), *Irpex lacteus* (*Irpicaceae*), *Phlebia tremellosa* (*Meruliaceae*), *Neolentinus lepideus*, грибы рода *Trametes* (*Polyporaceae*) и *Stereum hirsutum* (*Stereaceae*). Таким образом, видовой состав грибов отражает специфику насаждений данных памятников природы, в частности их состояние.

Находки *Ganoderma lucidum*, включенного в Красную книгу РФ и Красную книгу Челябинской обл., а также грибов, характерных для старовозрастных лесов (*Abortiporus biennis*, *Gloeophyllum abietinum*, *Picipes badius*), показывает значимость Челябинского и Каштакского боров как резерватов биоразнообразия коренных сосновых лесов Челябинской обл. и диктует необходимость их дальнейшей охраны.

Выражаем глубокую благодарность главному научному сотруднику Института экологии растений и животных УрО РАН, д.б.н. В.А. Мухину и главному научному сотруднику Института проблем освоения Севера СО РАН, д.б.н. С.П. Арефьеву за помощь в определении ряда видов грибов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Arefyev S.P. System analysis of the biota of wood-destroying fungi. Nauka, Novosibirsk, 2010 (in Russ.).
- Bondartseva M.A. Definitorium fungorum Rossicum. *Aphyllorphales*. Issue 2. Nauka, SPb., 1998 (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Parmasto E.H. Definitorium fungorum USSR. *Aphyllorphales*. Issue 1. Nauka, Leningrad, 1986 (in Russ.).
- Golovina T.A. New data on the distribution of fungal species included in the Red book of the Chelyabinsk Region. In: Transactions of XIII Congress of Russian Botanical Society. V. 1. Tolyatti, 2013, pp. 148–150 (in Russ.).
- Golovina T.A. New finds of rare representatives of the mycoflora of coniferous forests of the Chelyabinsk region. In: Modern Mycology in Russia. Moscow, 2017, pp. 210–211 (in Russ.).
- Golovina T.A. State of study of aphyllorphoid fungi of the Chelyabinsk Region. In: Ecology in higher education: a synthesis of science and education. Part 1. Chelyabinsk, 2009a, pp. 20–23 (in Russ.).
- Golovina T.A. Study of the biota of xylophilic basidiomycetes of the Chelyabinsk city forest In: Study of fungi in biocoenoses: Materials of international conference (Perm, September 7–13, 2009). Perm, 2009b, pp. 65–69 (in Russ.).

- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 25.01.2021.
- Ipatov V.S.* On the concept of phytocenosis and the elementary cell of social life of plants. *Vestnik Leningradskogo universitetata*. 1966. № 15. P. 56–62 (in Russ.).
- Kartavenko N.T.* Fungal diseases of pine island forests of the Transurals forest-steppe. In: *Trudy Instituta biologii UFAN AN SSSR*. 1960. Issue 15. P. 107–130 (in Russ.).
- Kartavenko N.T.* Fungal flora of the Ilmen reserve forests. In: *Trudy Ilmenskogo gosudarstvennogo zapovednika*. 1961. Issue 9. P. 85–101 (in Russ.).
- Kotiranta H., Mukhin V.A., Ushakova N.V. et al.* Polypore (*Aphyllphorales*, *Basidiomycetes*) studies in Russia. 1. South Ural. In: *Ann. Bot. Fenn.* 2005. Vol. 42. P. 427–451.
- Krashennnikov I.M., Krashennnikova M.V.* Pine forests of the Chelyabinsk district. *Izvestiya Imperatorskogo Botanicheskogo sada*. 1905. V. 5 (4). P. 143–152 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V.* First data on xylophilic basidiomycetes of the Nyazepetrov reserve (Chelyabinsk Region) *Uchenye zapiski Chelyabinskogo otdeleniya Russkogo Botanicheskogo obshchestva*. 2017. Issue 1. P. 20–27 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V.* First data on xylophilic basidiomycetous fungi (*Fungi*, *Basidiomycetes*) of the Chelyabinsk city forest. *Vestnik Ishimskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo instituta*. 2013. № 6 (12). P. 39–45 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V.* Higher fungi and fungus-like organisms of the Kashtak forest. In: *Geographical space: balanced development of nature and society. Proceedings of the international scientific and practical conference (Chelyabinsk, September 18–20, 2019)*. Chelyabinsk. 2019, pp. 47–58 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V.* New finds of fungi from Red data book of the Chelyabinsk Region. In: *Problems of the geography of the Urals and adjacent territories*. Chelyabinsk, 2020. P. 26–32 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V.* Preliminary materials on xylophilic basidiomycetes of the Arshinsky state nature complex reserve. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo pedagogicheskogo universiteta*. 2014. N 4 (12). P. 64–69 (in Russ.).
- Krasutskiy B.V., Golovina T.A.* Materials for the study of xylophilic basidiomycetes of some specially protected natural territories of the Chelyabinsk Region. In: *Problems of the geography of the Urals and adjacent territories*. Chelyabinsk, 2020. P. 32–40 (in Russ.).
- Merker V.V.* Flora of the Chelyabinsk (urban) pine forest. *Uchenye zapiski Chelyabinskogo otdeleniya Russkogo Botanicheskogo obshchestva*. 2020. V. 3. P. 35–75 (in Russ.).
- Mukhin V.A.* Biota of xylophilic basidiomycetes of the West Siberian plain. *Nauka*, Ekaterinburg, 1993 (in Russ.).
- Nordic macromycetes. V. 2. Copengagen: Nordsvamp, 1992.
- Nordic macromycetes. V. 3. Copengagen: Nordsvamp, 1997.
- Red data book of the Chelyabinsk Region: animals, plants, fungi. *Moscow*, 2017 (in Russ.).
- Safonov M.A.* Structure of communities of wood-destroying fungi. *Ekaterinburg*, 2003 (in Russ.).
- Shiryaev A.G.* Supplement to the list of aphyllphoralean fungi of the Ilmen state reserve. *Bulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biol.* 2017. V. 122. Issue 5. P. 50–59 (in Russ.).
- Shiryaev A.G.* Xylotrophic basidiomycetes of the fumes of the Ilmen reserve. In: *Proceedings of the international symposium "Biosphere Safety"*. Ekaterinburg, 1998, pp. 106 (in Russ.).
- Shiryaev A.G., Mukhin V.A., Kotiranta H. et al.* Biodiversity of aphyllphorous fungi of the Urals. In: *Materials of the All-Russian conference "Biodiversity of the flora of the Urals and adjacent territories"*. Ekaterinburg, 2012, pp. 311–313 (in Russ.).
- Shiryaev A.G., Mukhin V.A., Kotiranta H. et al.* Fungal species recommended for inclusion in the new edition of the red book of the Chelyabinsk region. In: *Proceedings of the All-Russian conference "Topical issues of modern nature science and environmental protection of the Southern Urals"*. Chelyabinsk, 2016, pp. 159–165 (in Russ.).
- Stavishenko I.V., Mukhin V.A.* Xylotrophic macromycetes of the Yugansk reserve. *Ekaterinburg*, 2002 (in Russ.).
- Stepanova N.T., Mukhin V.A.* Fundamentals of ecology of wood-destroying fungi. *Nauka*, Moscow, 1979 (in Russ.).
- Stepanova-Kartavenko N.S.* Aphyllphoralean fungi of the Urals. *Sverdlovsk*, 1967 (in Russ.).
- Sysoev A.D.* Chelyabinsk pinery. Chelyabinsk, 1968 (in Russ.).
- Ushakova N.V.* Synopsis of the biota of tinder fungi of the Ural mountain area. *Ekaterinburg*, 2007 (in Russ.).
- Ushakova N.V., Shiryaev A.G.* The genus *Polyporus* (*Polyporaceae*, *Basidiomycetes*) in the Ilmen reserve. In: *Proceedings of the international conference "Development of the ideas of academician S.S. Schwartz in modern ecology"*. Ekaterinburg, 1999, pp. 199–200 (in Russ.).
- Арефьев С.П.* Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. *Новосибирск: Наука*, 2010. 257 с.
- Бондарцева М.А.* (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. Семейства альбатрелловые, апорпиевые, болетопсиевые, бондарцевиевые, ганодермовые, кортициевые (виды с порообразным гименофором), лахнокладиевые (виды с трубчатым гименофором), полипоровые (роды с трубчатым гименофором), пориевые, ригидопоровые, феоловые, фистулиновые). *СПб.: Наука*, 1998. 391 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х.* (Bondartseva, Parmasto) Определитель грибов СССР. Порядок афиллофоровые. Вып. 1. Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. *Ленинград: Наука*, 1986. 192 с.
- Головина Т.А.* (Golovina) Состояние изученности афиллофороидных грибов Челябинской области // *Экология в высшей школе: синтез науки и образования: материалы Всероссийской научно-практической конференции, 30 марта – 1 апреля 2009 г. Часть 1*. Челябинск: Издательство Челябинского государственного педагогического университета, 2009. С. 20–23.
- Головина Т.А.* (Golovina) Изучение биоты ксилотрофных базидиомицетов Челябинского городского бора // *Изучение грибов в биоценозах: сборник мате-*

- риалов V Международной конференции (Пермь, 7–13 сентября 2009 г.). Пермь, 2009. С. 65–69.
- Головина Т.А.* (Golovina) Новые данные о распространении видов грибов, внесенных в Красную книгу Челябинской области // Труды XIII конгресса РБО. Том 1. Тольятти, 2013. С. 148–150.
- Головина Т.А.* (Golovina) Новые находки редких представителей микофлоры хвойных лесов Челябинской области. Современная микология в России. Материалы IV съезда микологов России. 2017. С. 210–211.
- Ипатов В.С.* (Ipatov) О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений // Вестник Ленинградского ун-та. 1966. № 15. С. 56–62.
- Картавенко Н.Т.* (Kartavenko) Грибная флора лесов Ильменского заповедника // Труды Ильменского государственного заповедника им. В.И. Ленина. 1961. Вып. 9. С. 85–101.
- Картавенко Н.Т.* (Kartavenko) Грибные болезни сосны островных боров лесостепи Зауралья // Труды Института биологии УФАН АН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 15. С. 107–130.
- Красная книга Челябинской области: животные, растения, грибы. Москва: Реарт, 2017. 504 с.
- Красуцкий Б.В.* (Krasutskiy) Высшие грибы и грибоподобные организмы Каштакского бора // Географическое пространство: сбалансированное развитие природы и общества. Материалы международной научно-практической конференции (Челябинск, 18–20 сентября 2019 г.). Челябинск: Край Ра, 2019. С. 47–58.
- Красуцкий Б.В.* (Krasutskiy) Новые находки грибов из Красной книги Челябинской области // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий. Материалы II Международной научно-практической конференции. Челябинск, 2020. С. 26–32.
- Красуцкий Б.В.* (Krasutskiy) Первые данные о ксилотрофных базидиальных грибах (Fungi, Basidiomycetes) Челябинского городского бора // Вестник Ишимского государственного педагогического института. 2013. № 6 (12). С. 39–45.
- Красуцкий Б.В.* (Krasutskiy) Первые данные о ксилотрофных базидиальных грибах Нязепетровского заказника (Челябинская область) // Ученые записки Челябинского отделения Русского Ботанического общества. Вып. 1. Челябинск: Русское Ботаническое общество, Челябинское отделение, 2017. С. 20–27.
- Красуцкий Б.В.* (Krasutskiy) Предварительные материалы о ксилотрофных базидиальных грибах (Fungi, Basidiomycetes) Аршинского государственного природного комплексного заказника // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. 2014. № 4 (12). С. 64–69.
- Красуцкий Б.В., Головина Т.А.* (Krasutskiy, Golovina) Материалы к изучению ксилотрофных базидиальных грибов некоторых особо охраняемых природных территорий Челябинской области // Проблемы географии Урала и сопредельных территорий. Материалы II Международной научно-практической конференции. Челябинск, 2020. С. 32–40.
- Крашенинников И.М., Крашенинникова В.М.* (Krasheninikov, Krasheninnikova) Сосновые боры Челябинского уезда // Изв. Императ. Ботан. сада. 1905. Т. 5. № 4. С. 143–152.
- Меркер В.В.* (Merker) Флора Челябинского (городского) соснового бора // Ученые записки Челябинского отделения Русского Ботанического общества. 2020. Вып. 3. С. 35–75.
- Мухин В.А.* (Mukhin) Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.
- Сафонов М.А.* Структура сообществ дереворазрушающих грибов. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 269 с.
- Ставищенко И.В., Мухин В.А.* Ксилотрофные макромицеты Юганского заповедника. Екатеринбург, 2002. 176 с.
- Степанова Н.Т., Мухин В.А.* (Stepanova, Mukhin) Основы экологии дереворазрушающих грибов. Москва: Наука, 1979. 100 с.
- Степанова-Картавенко Н.Т.* (Stepanova-Kartavenko) Афиллофоровые грибы Урала // Труды Института экологии растений и животных Уральского филиала АН СССР. Свердловск, 1967. Выпуск 50. 295 с.
- Сысоев А.Д.* (Sysoev) Челябинский бор. Челябинск: Юж.-Ур. кн. изд-во, 1968. 46 с.
- Ушакова Н.В.* (Ushakova) Конспект биоты трутовых грибов Уральской горной страны. Рукопись. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2007. 54 с.
- Ушакова Н.В., Ширяев А.Г.* (Ushakova, Shiryayev) Род Polyporus (Polyporaceae, Basidiomycetes) в Ильменском заповеднике // Труды международной конференции “Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии”. Екатеринбург, 1999. С. 199–200.
- Ширяев А.Г.* (Shiryayev) Дополнение к списку афиллофоровых грибов Ильменского государственного заповедника // Бюлл. Московского общ-ва испытателей природы. Отд. биол. 2017. Т. 122. Вып. 5. С. 50–59.
- Ширяев А.Г.* (Shiryayev) Ксилотрофные базидиомицеты гарей Ильменского заповедника // Труды международного симпозиума “Безопасность биосферы”. Екатеринбург. 1998. С. 106.
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х. и др.* (Shiryayev et al.) Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Материалы всероссийской конференции “Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий”. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х. и др.* (Shiryayev et al.) Виды грибов, рекомендуемые к включению в новое издание Красной книги Челябинской области // Труды всероссийской конференции: “Актуальные вопросы современного естествознания и охраны природы Южного Урала”. Челябинск, 2016. С. 159–165.

New Data on Xylotrophic Basidiomycetes of the Chelyabinsk (City) Pinery and Kashtak Pinery Nature Monuments (Chelyabinsk Region of Russia)

B. V. Krasutsky^{a,#} and T. A. Golovina^{a,##}

^a Chelyabinsk state University, Chelyabinsk, Russia

[#]e-mail: boris_k.63@mail.ru

^{##}e-mail: gta.chel@gmail.com

Information is given on xylotrophic basidiomycetes from two nature monuments – Chelyabinsk (city) Pinery and Kashtak Pinery (Southern Urals, Chelyabinsk Region). Seventy-nine fungi species (73 and 64, respectively) from 28 families have been identified. The ecological characteristics of the identified species are given. It is shown that pine-birch forests (46 species) and birch forests (44 species) have the most diverse composition of fungi; species typical for the forest-steppe subzone of the Southern Urals are represented in them. In pure pine forests, 19 species were found. Judging by occurrence and abundance, the key wood destructors are 6 polyzonal species with cosmopolitan or pangolarctic ranges: *Armillaria mellea*, *Trichaptum biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis tricolor* and *Fomes fomentarius*. Twelve species out of eight families belong to common species that occur regularly in both nature monuments: *Bjerkandera adusta*, *Flammulina velutipes*, *Fomitopsis betulinus*, *Irpex lacteus*, *Neolentinus lepideus*, *Phlebia tremellosa*, *Pleurotus pulmonarius*, *Pluteus cervinus*, *Trametes gibbosa*, *T. hirsuta*, *T. pubescens* and *T. versicolor*. The identified species composition of fungi reflects the specificity of nature monument plantations. Finds of *Ganoderma lucidum*, a rare species included in the Red data book of the Russian Federation and the Red data book of the Chelyabinsk Region, as well as fungi typical of old-growth stands of boreal zone (*Abortiporus biennis*, *Gloeophyllum abietinum*, *Picipes badius*) demonstrate the significant importance of these nature monuments for biodiversity conservation of indigenous pine forests of the Chelyabinsk Region.

Keywords: Agaricomycetes, biodiversity, fungal ecology, Southern Urals, substrate specialization, xylotrophs

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 631.466.1 : 579.8 : 543.9

ИНТЕНСИВНОСТЬ ТОКСИНООБРАЗОВАНИЯ *PENICILLIUM ROQUEFORTI*,
P. BREVICOMPACTUM, *P. CHRYSOGENUM* НА ЗЕРНОВЫХ СУБСТРАТАХ

© 2021 г. Г. П. Кононенко^{1,*}, Е. А. Пирязева^{1,**}, А. А. Буркин^{1,***}

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной санитарии, гигиены и экологии ФНЦ ВИЭВ РАН,
123022 Москва, Россия

*e-mail: kononenkogp@mail.ru

**e-mail: piryazeva01@yandex.ru

***e-mail: aaburkin@mail.ru

Поступила в редакцию 28.12.2020 г.

После доработки 20.02.2021 г.

Принята к публикации 27.05.2021 г.

В последние годы при изучении молекулярно-генетических механизмов синтеза специфических метаболитов у грибов рода *Penicillium* выявлены вариации в экспрессии генов при изменении внешних факторов, таких как состав питательного субстрата, влажность, освещенность и другие. В данной работе с помощью непрямого твердофазного конкурентного иммуноферментного анализа проведена сравнительная оценка токсинообразующей способности штаммов *P. roqueforti*, *P. brevicompactum* и *P. chrysogenum*, изолированных из растительных объектов с частой контаминацией PR-токсином (PR) и микофеноловой кислотой (МФК), на панели из шести зерновых субстратов при прочих равных экспериментальных условиях. Показано, что у штаммов *P. roqueforti*, образующих PR и МФК совместно, на рисе и кукурузе количества первого токсина на один–два порядка превышает количества второго, а на зерне пшеницы, проса, овса и ячменя их соотношение достигает равновесия либо изменяется на обратное, в сторону большего накопления МФК. Таким образом, нет оснований считать преимущественное накопление PR в сравнении с МФК *in vitro* отличительным признаком *P. roqueforti*. Установлено, что наиболее благоприятными субстратами для биосинтеза МФК *P. brevicompactum* являются зерно пшеницы, овса и ячменя, а для накопления PR-штаммами *P. roqueforti*, не образующими МФК, и *P. chrysogenum* – просо. Подтверждено, что компоненты твердых структурированных зерновых субстратов участвуют в регуляторных механизмах и способны влиять на интенсивность биосинтеза этих токсинов. Обсуждается возможная связь подобных реакций с экспрессией ответственных участков геномов у грибов-продуцентов.

Ключевые слова: зерновые субстраты, иммуноферментный анализ, микофеноловая кислота, PR-токсин

DOI: 10.31857/S0026364821040073

ВВЕДЕНИЕ

Грибы рода *Penicillium* относятся к организмам-космополитам, практически не имеют ограничений по ареалам и объектам обитания и обладают разветвленной системой биосинтеза низкомолекулярных соединений. Уже сейчас перечень препаратов с полезными свойствами, выпускаемых с использованием этих организмов, чрезвычайно широк, продолжает пополняться, и, более того, отдельные виды традиционно применяются при производстве пищевых продуктов. Тем не менее, представители рода *Penicillium* известны причастностью к алиментарным отравлениям и способностью продуцировать токсичные вещества (Нумегу et al., 2014). Именно этим объясняются настойчивые усилия исследователей по разработке лабораторных приемов их тестирования. Для промышленных штаммов успешно испытаны

процедуры глубинного культивирования, моделирующие технологические схемы и позволяющие изучать влияние мутаций, делеций и структурных вариаций в геноме продуцентов на биосинтез физиологически активных веществ (Fernandez-Vodega et al., 2009; Wang et al., 2014). Предпринимались попытки предложить субстраты-аналоги для гигиенического контроля пищевых продуктов (Kokkonen et al., 2005), однако найти оптимальные подходы к оценке природных популяций *Penicillium* оказалось сложной задачей. Из-за неоднозначности биохимического ответа грибов на условия культивирования (способ подготовки инокулюма, питательную среду, температуру, влажность, аэрацию, продолжительность роста) проблема, по общему мнению, так и остается нерешенной.

В начале 80-х годов прошлого столетия датские исследователи предложили методику скрининга токсинов и других вторичных метаболитов *Penicil-*

lium при краткосрочном культивировании штаммов на коммерческих агаровых средах с последующим визуальным или инструментальным выявлением компонентов экстрактов (Filtenborg, Frisvad, 1980) и использовали ее в полифазной таксономии тервертициллиарных видов (Frisvad, Filtenborg, 1983; 1989). Другие авторы для тех же целей применяли глубинное культивирование в жидких минеральных средах (Kozlovsky et al., 2009). Такое профилирование метаболитов оказалось вполне информативным для систематики, но носило лишь условный и формальный характер при оценке экологической опасности этих грибов (Kačergius et al., 2005; Bragulat et al., 2008; Koteswara Rao et al., 2011). Прогнозирование угроз, связанных с пораженностью объектов окружающей среды, предполагало поиск принципиально другого подхода, ориентированного на наиболее полную реализацию токсигенного потенциала грибов. За последние годы для нескольких видов *Penicillium* проведена расшифовка участков геномов, ответственных за синтез ряда специфических метаболитов и показана важная роль внекластерных регуляторов (Van den Berg et al., 2008). К факторам, оказывающим опосредованное влияние на совокупность биосинтетических процессов, отнесены температура, активность воды по Скотту, pH и биохимические характеристики питательной среды (Geisen et al., 2018). Опыт тестирования грибов *Penicillium*, выделенных из разных биообъектов, показал, что *in vitro* на увлажненном стерилизованном зерне риса происходит более интенсивное накопление токсинов в сравнении с агаровыми средами (Burkin et al., 2019). Причины этого эффекта остаются неясными, однако известно, что структурированные природные субстраты значительно различаются не только составом и качеством основных ингредиентов (аминокислот, липидов и углеводов, главным образом, крахмала), но и химической природой низкомолекулярных экстрактивных веществ. Систематических исследований характера их влияния на функционирование регуляторных механизмов биосинтеза микотоксинов грибами не проводилось, а доступные сведения весьма ограничены, недостаточны и фрагментарны.

Целью данной работы было изучение интенсивности метаболического ответа штаммов токсигенных видов *Penicillium*, выделенных из растительных объектов с частой контаминацией PR-токсином (PR) и микофеноловой кислотой (МФК), при культивировании на нескольких твердых зерновых субстратах.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использовали штаммы *Penicillium roqueforti* Thom, *P. brevicompactum* Dierckx, *P. chrysogenum* Thom из исследовательской коллекции лабори-

ратории микотоксикологии и санитарии кормов ВНИИВСГЭ – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН, выделенные из семян подсолнечника после поверхностной дезинфекции, из побочного продукта их промышленной переработки (шрота), а также из подвяленных и высушенных луговых травянистых растений. Для получения моноконидиальных культур грибов готовили суспензию в 0.1%-м водном стерильном растворе Твин-80, содержащую не более 1–2 конидий в капле бактериологической петли диаметром 0.4 см. В стерильные чашки Петри на дно с помощью той же бактериологической петли вносили на удалении друг от друга 3–4 капли полученной взвеси и заливали тонким слоем осветленного агара Чапека–Докса (ЧДА), расплавленного и затем охлажденного до 35°C. После культивирования (одни сутки, 23–25°C) под микроскопом отмечали удаленные участки агара с проросшими конидиями, вырезали их микологическим крючком и переносили в пробирки со скошенным ЧДА. После 10 сут культивирования штаммы регистрировали в коллекции и помещали на хранение. Видовую идентификацию выполняли по культурально-морфологическим признакам согласно таксономической системе (Raper et al., 1949) с использованием видового эпитета *P. brevicompactum* (“*P. brevi-compactum*”) в соответствии с номенклатурной базой данных MycoBank (<http://www.mycobank.org/>). По результатам предварительного тестирования на суловом агаре (7 сут, 25°C) были выбраны 12 токсигенных штаммов (табл. 1).

Инокулом готовили путем выращивания штаммов на скошенном ЧДА в течение 7–10 суток при температуре 23–25°C. Далее фрагмент мицелия переносили в стеклянные флаконы вместимостью 10 мл и диам. дна 18 мм, содержащие по 1 г зернового субстрата, увлажненного 1 мл воды перед автоклавированием. В качестве субстратов использовали рис (шлифованный круглозерный), овес (овсяные хлопья) и просо, кукурузу, ячмень, пшеницу в виде круп.

После посева флаконы, закрытые ватно-марлевыми пробками и слоем пленки Parafilm “M”[®] (PM-996, “Pechiney Plastic Packing”, США), выдерживали в темноте при 25°C в течение 7 суток. Каждый вариант опыта выполняли в трех повторностях. По окончании культивирования во флаконы добавляли по 3 мл смеси ацетонитрила и воды в объемном соотношении 84 : 16 и интенсивно встряхивали в начале и конце 14-часовой стационарной экстракции. Определение микофеноловой кислоты (МФК) и PR-токсина (PR) проводили после 100-кратного разведения экстрактов буферным раствором методом непрямого конкурентного иммуноферментного анализа с помощью аттестованных тест-систем по процедуре (Burkin et al., 2019). Результаты выражали как средние арифме-

Таблица 1. Штаммы грибов рода *Penicillium*, используемые в исследовании

Вид гриба, продуцируемый токсин	Рег. № штамма	Объект выделения культуры	Происхождение, область	Год
<i>P. brevicompactum</i> , МФК	39/2	семена подсолнечника	Курская	2016
	296/2	луговые травы	Московская	2013
	317/4	луговые травы	“ ”	2013
	602/1	тимофеевка луговая <i>Phleum pratense</i> L.	“ ”	2013
	631/4	злаковые травы	“ ”	2013
<i>P. chrysogenum</i> , PR	52/3	шрот подсолнечный	Воронежская	2006
	592/1	луговые травы	Московская	2013
<i>P. roqueforti</i> , PR, МФК	3/5	луговые травы	“ ”	2013
	88/2	луговые травы	“ ”	2013
	184	костер безостый <i>Bromus inermis</i> Leys.	“ ”	2013
	648/5	луговые травы	“ ”	2013
	650	луговые травы	“ ”	2013

Таблица 2. Продукция PR-токсина (PR) и микофеноловой кислоты (МФК) штаммами *Penicillium roqueforti* на различных зерновых субстратах

№ штамма	токсин	Количества PR и МФК, мкг/г субстрата ($M \pm SEM$)					
		рис	овес	просо	кукуруза	ячмень	пшеница
3/5	PR	1048 ± 56	272 ± 20	731 ± 13	303 ± 17	1199 ± 34	396 ± 29
	МФК	216 ± 10	908 ± 28	431 ± 6	60 ± 0	1615 ± 185	886 ± 22
648/5	PR	53 ± 2	594 ± 17	143 ± 4	60 ± 2	236 ± 22	12 ± 2
	МФК	2 ± 0.3	560 ± 6	19 ± 1	13 ± 0.6	73 ± 3	40 ± 2
650	PR	293 ± 4	360 ± 19	347 ± 14	342 ± 14	982 ± 30	1093 ± 54
	МФК	2 ± 0.3	19 ± 0.9	19 ± 2	3 ± 0.3	74 ± 2	142 ± 6
88/2	PR	17 ± 1	4 ± 0.7	86 ± 3	65 ± 0.7	13 ± 0.9	2 ± 0.3
184	PR	104 ± 4	53 ± 2	428 ± 76	161 ± 10	33 ± 6	303 ± 47

тические полученных значений (M) с ошибкой выборочной средней ($\pm SEM$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Все штаммы *P. roqueforti* значительно различались по интенсивности накопления PR на зерне риса — от десятков до более тысячи мкг/г (табл. 2). На это неоднократно указывалось и другими авторами, в том числе и для агаризованных сред — для 5 штаммов (Fernandez-Bodega et al., 2009), а также для 55 штаммов, различающихся по генетическому статусу и происхождению (Hidalgo et al., 2017).

Три из пяти тестируемых штаммов *P. roqueforti* на всех зерновых субстратах образовывали PR совместно с МФК (табл. 2). На рисе и кукурузе количества первого токсина были на один—два порядка выше, чем второго. Однако категоричное утверждение о том, что преобладание PR над МФК свойственно виду *P. roqueforti* (Frisvad, Samson, 2004) нашло подтверждение только для одного из них — № 650. Остальные штаммы проявляли индивидуальные реакции, соотношение количеств метаболитов практически достигало равновесия или изменялось на обратное в сторону большего накопления МФК у № 3/5 на четырех субстратах (овес, просо, ячмень, пшеница) и у № 648/5 — на овсе и пшенице.

Таблица 3. Продукция PR-токсина штаммами *Penicillium chrysogenum* на различных зерновых субстратах

№ штамма	Количество PR-токсина, мкг/г субстрата ($M \pm SEM$)					
	рис	овес	просо	кукуруза	ячмень	пшеница
52/3	2.2 ± 0.2	2.6 ± 0.1	7.4 ± 0.1	3.8 ± 0.4	4.2 ± 0.6	2.9 ± 0.1
592/1	2.8 ± 0.1	0.7 ± 0.03	9.3 ± 0.2	0.9 ± 0.1	2.0 ± 0.2	0.8 ± 0.1

Таблица 4. Продукция микофеноловой кислоты штаммами *Penicillium brevicompactum* на различных зерновых субстратах

№ штамма	Количество микофеноловой кислоты, мкг/г субстрата ($M \pm SEM$)					
	рис	овес	просо	кукуруза	ячмень	пшеница
39/2	264 ± 26	733 ± 72	390 ± 8	127 ± 15	449 ± 49	512 ± 48
296/2	653 ± 60	2192 ± 151	1673 ± 68	1392 ± 39	2885 ± 106	2259 ± 63
317/4	1579 ± 164	3086 ± 405	3017 ± 408	2050 ± 166	7344 ± 124	4240 ± 258
602/1	535 ± 47	2921 ± 70	878 ± 43	320 ± 26	2240 ± 62	2252 ± 156
631/4	428 ± 43	294 ± 6	406 ± 38	125 ± 11	342 ± 21	1023 ± 87

В целом ответная реакция штаммов на тип среды была по PR вполне умеренной с индивидуальными колебаниями его количеств в пределах одного порядка, но по МФК оказалась заметно более выраженной с широтой варьирования в два порядка.

Долгое время считалось, что пути образования этих двух метаболитов независимы, но теперь на молекулярном уровне между ними уже доказана связь — перекрестное взаимовлияние генов (Hidalgo et al., 2014). Подобные генные отношения были показаны и на примере синтеза PR и пенициллина при сравнении типового штамма *P. chrysogenum* и его модификаций (Wang et al., 2014). Выявленная в нашем эксперименте разная направленность и изменчивость ответных метаболических реакций *P. roqueforti* с участием двух токсинов, по-видимому, отражает сложный характер влияния субстрата на функционирование всего биосинтетического комплекса. В последние годы для этого вида завершено подробное изучение механизма биосинтеза МФК (Del-Cid et al., 2016; Gillot et al., 2016) и начаты исследования генов, участвующих в образовании PR (Hidalgo et al., 2017).

У двух штаммов *P. roqueforti* (№ 88/2 и № 184) МФК не была найдена, но способность к биосинтезу PR сохранялась. Колебания интенсивности накопления токсина по субстратам не превышали одного порядка с наибольшими значениями на вариантах с просом (табл. 2). Штаммы *P. chrysogenum* также продуцировали PR, но с меньшей интенсивностью и в сопоставимых количествах на зерне риса (табл. 3). Недавно установлено, что у

этого вида биосинтез PR на рисовом субстрате происходит при участии кластера, включающего гены *P. roqueforti* (*prx1–prx4*) и мембранный антипортер 14-TMS drug/H⁺ (Hidalgo et al., 2014). В нашем эксперименте оба штамма *P. chrysogenum*, как и штаммы *P. roqueforti* (№ 88/2 и 184), демонстрировали его преимущественное накопление на просе, и логично предположить, что подобная реакция может быть связана с экспрессией этого участка генома компонентами данной питательной среды.

У пяти штаммов *P. brevicompactum* различия в количествах МФК на рисе и остальных субстратах не превышали одного порядка (табл. 4). В целом ослабленное продуцирование этого метаболита отмечалось на рисе и кукурузе — субстратах с высоким содержанием крахмала, для двух штаммов — на рисе, у остальных — на кукурузе.

Ранее для штамма *P. brevicompactum* ATCC 9056 также было отмечено пониженное накопление МФК на рисе и кукурузе, а наибольшее — на овсе и пшенице (Bartman et al., 1981). Важно заметить, что у штаммов *P. roqueforti*, синтезирующих МФК наряду с PR, наименьшие количества этого токсина также найдены в вариантах с рисовым и кукурузным субстратами (табл. 2). Очевидно, что при лабораторной оценке активности потенциальных продуцентов МФК среди *Penicillium* предпочтение следует отдавать субстратам на основе зерна пшеницы, овса и ячменя.

Таким образом, ингредиенты твердых зерновых субстратов способны к опосредованному участию в регуляции основных путей биосинтеза ми-

котоксинов, возможно, оказывая влияние как на промежуточные, так и на конечные стадии, а также на перекрестные контакты между ними. Связано ли это с одной или несколькими группами низкомолекулярных веществ, комплексами компонентов разной химической природы или их совокупностью, предстоит выяснить в будущем. Накопление таких сведений важно не только для перспективных молекулярных исследований механизмов биосинтеза микотоксинов, но и в практическом аспекте. Поиск условий, при которых токсигенные грибы наиболее полно проявляют потенциальные возможности образования особо опасных метаболитов, открывает путь к формированию эффективных приемов оценки реальных рисков, связанных с контаминацией агропродукции.

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг. (тема 0579-2014-0009, регистрационный номер НИОКР в ФГБНУ «ЦИТИС» 114121150149 от 11.12.2014 г.)

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bartman C.D., Doerfler D.L., Bird B.A. et al. Mycophenolic acid production by *Penicillium brevicompactum* on solid media. *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. V. 41 (3). P. 729–736.
- Bragulat M.R., Martínez E., Castellá G. et al. Ochratoxin A and citrinin producing species of the genus *Penicillium* from feedstuffs. *Inter. J. Food Microbiol.* 2008. V. 126. P. 43–48.
<https://doi.org/10.1016/j.jfoodmicro.2008.04.034>
- Brock N.L., Dickschat J.S. PR-toxin biosynthesis in *Penicillium roqueforti*. *Chem. Bio. Chem.* 2013. V. 14. P. 1189–1193.
<https://doi.org/10.1002/cbic.201300254>
- Burkin A.A., Kononenko G.P., Piryazeva E.A. Toxin-producing fungi of the genus *Penicillium* in coarse fodders. *Agric. Biol.* 2019. V. 54 (3). P. 616–625.
<https://doi.org/10.15389/agrobiol.2019.3.616eng>
- Del-Cid A., Gil-Durán C., Vaca I. et al. Identification and functional analysis of the mycophenolic acid gene cluster of *Penicillium roqueforti*. *PLOS One.* 2016. V. 11 (1). e0147047.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147047>
- Fernández-Bodega M.A., Mauriz E., Gómez A. et al. Proteolytic activity, mycotoxins and andrastin A in *Penicillium roqueforti* strains isolated from Cabrales, Valdeón and Bejes-Tresvito local varieties of blue-veined cheeses. *Inter. J. Food Microbiol.*, 2009. V. 136. P. 18–25.
<https://doi.org/10.1016/j.jfoodmicro.2009.09.014>
- Filtenborg O., Frisvad J.C. A simple screening method for toxigenic moulds in pure cultures. *Lebensm. Wiss. Technol.* 1980. V. 13. P. 128–130.
- Frisvad J.C., Filtenborg O. Classification of terverticillate penicillia based on profiles of mycotoxins and other secondary metabolites. *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46 (6). P. 1301–1310.
- Frisvad J.C., Filtenborg O. Terverticillate penicillia: chemotaxonomy and mycotoxin production. *Mycologia.* 1989. V. 81. P. 837–861.
<https://doi.org/10.2307/3760103>
- Frisvad J.C., Samson R.A. Polyphasic taxonomy of *Penicillium* subgenus *Penicillium*. A guide to identification of food and air-borne terverticillate *Penicillia* and their mycotoxins. *Stud. Mycol.* 2004. V. 49. P. 1–174.
- Frisvad J.C., Smedsgaard J., Larsen T.O. et al. Mycotoxins, drugs and other extrolites produced by species in *Penicillium* subgenus *Penicillium*. *Stud. Mycol.* 2004. V. 49. P. 201–241.
- Geisen R., Schmidt-Heydt M., Touhami N. et al. New aspects of ochratoxin A and citrinin biosynthesis in *Penicillium*. *Curr. Opin. Food Sci.* 2018. V. 23. P. 23–31.
<https://doi.org/10.1016/j.cofs.2018.04.001>
- Gillot G., Jany J.-L., Dominguez-Santos R. et al. Genetic basis for mycophenolic acid production and strain-dependent production variability in *Penicillium roqueforti*. *Food Microbiol.* 2016. V. 62. P. 239–250.
<https://doi.org/10.1016/j.fm.2016.10.013>
- Hidalgo P.I., Poirier E., Ullán R.V. et al. *Penicillium roqueforti* PR toxin gene cluster characterization. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2017. V. 101. P. 2043–2056.
<https://doi.org/10.1007/s00253-016-7995-5>
- Hidalgo P.I., Ullán R.V., Albillos S.M. et al. Molecular characterization of the PR toxin gene cluster in *Penicillium roqueforti* and *Penicillium chrysogenum*: cross talk of secondary metabolite pathways. *Fungal Genet. Biol.* 2014. V. 62. P. 11–24.
<https://doi.org/10.1016/j.fgb.2013.10.009>
- Hymery N., Vasseur V., Coton M. et al. Filamentous fungi and mycotoxins in cheese: A review. *Compr. Rev. Food Sci. Food Saf.* 2014. V. 13. P. 437–456.
<https://doi.org/10.1111/1541-4337.12069>
- Kačergius A., Lugauskas A., Levinskaitė L. et al. Screening of micromycetes producing toxic substances under various conditions. *Botanica Lithuanica.* 2005. Suppl. 7. P. 65–75.
- Kokkonen M., Jestoi M., Rizzo A. The effect of substrate on mycotoxin production of selected *Penicillium* strains. *Inter. J. Food Microbiol.* 2005. V. 99 (2). P. 207–214.
<https://doi.org/10.1016/j.jfoodmicro.2004.08.014>
- Koteswara Rao V., Shilpa P., Girisham S. et al. Incidence of mycotoxigenic penicillia in feeds of Andhra Pradesh, India. *Inter. J. Biotechnol. Mol. Biol. Res.* 2011. V. 2 (2). P. 46–50.
- Kozlovsky A.G., Zhelifonova V.P., Antipova T.V. Secondary metabolites in the taxonomy of fungi of the subgenus *Penicillium*. *Microbiol.* 2009. V. 78 (5). P. 618–623.
<https://doi.org/10.1134/S0026261709050142>
- Raper K.B., Thom C., Fennell D.I. A manual of the *Penicillia*. The Williams and Wilkins Comp., Baltimore, 1949.
- Wang F.-Q., Zhong J., Zhao Y. et al. Genome sequencing of high-penicillin producing industrial strain of *Penicillium chrysogenum*. *BMC Genomics.* 2014. V. 15. Suppl. 1. P. S11.
<https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-S1-S11>

Toxin-producing ability of *Penicillium roqueforti*, *P. brevicompactum*, *P. chrysogenum* on grain substrates

G. P. Kononenko^{a,#}, E. A. Piryazeva^a, and A. A. Burkin^a

^a All-Russia Research Institute of Veterinary Sanitation, Hygiene, and Ecology of Skryabin and Kovalenko Federal Scientific Center of All-Russia Research Institute of Experimental Veterinary Medicine, Moscow, Russia

[#]e-mail: kononenkogp@mail.ru

In recent years, the study of molecular and genetic mechanisms of the synthesis of specific metabolites in fungi of the genus *Penicillium* revealed variations in gene expression when changing external factors, such as the composition of the nutrient substrate, humidity, illumination, and others. In this work, a comparative assessment of the toxin-producing ability of *P. roqueforti*, *P. brevicompactum*, and *P. chrysogenum* strains isolated from plant objects with frequent contamination with PR-toxin (PR) and mycophenolic acid (MPA), was performed on a panel of six grain substrates under other equal experimental conditions using indirect solid-phase competitive enzyme immunoassay. It is shown that in *P. roqueforti* strains that form PR and MPA together, the amounts of the first toxin are one or two orders of magnitude higher in rice and maize while their ratio reaches equilibrium in wheat, millet, oats, and barley, or reverses in the direction of greater accumulation of MPA. Thus, there is no reason to consider the predominant accumulation of PR in comparison with MPA in vitro as a distinctive feature of *P. roqueforti*. It was found that the most favorable substrates for the biosynthesis of the MPA of *P. brevicompactum* are wheat, oat and barley grains, and for the accumulation of PR by *P. roqueforti* strains that do not form MPA and by *P. chrysogenum* – millet. It is confirmed that the components of solid structured grain substrates are involved in regulatory mechanisms and are able to influence the intensity of biosynthesis of these toxins. The possible connection of such reactions with the expression of responsible genome regions in producing fungi is discussed.

Keywords: ELISA, grain substrates, mycophenolic acid, PR-toxin

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 582.244.2 : 632.26 : 632.4

УСТОЙЧИВОСТЬ ООМИЦЕТА *PHYTOPHTHORA INFESTANS* К ФУНГИЦИДУ МАНДИПРОПАМИД

© 2021 г. А. Б. Грекова^{1,*}, М. А. Побединская^{2,**}, Е. М. Чудинова^{1,***}, С. Н. Еланский^{1,2,****}

¹ Российский университет дружбы народов, 117198 Москва, Россия

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

*e-mail: ab_grekoff@mail.ru

**e-mail: mpobedinskaa1@gmail.com

***e-mail: chudinova_em@pfur.ru

****e-mail: snelansky@gmail.com

Поступила в редакцию 10.01.2021 г.

После доработки 10.02.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Оомицет *Phytophthora infestans* – возбудитель фитофтороза, одной из самых опасных и экономически значимых болезней картофеля и томата. Эффективная защита этих культур от фитофтороза невозможна без использования химических фунгицидов. В начале 2000-х гг. компания Syngenta выпустила системный фунгицид мандипропамид, относящийся к классу САА (carboxylic acid amides, амиды карбоновых кислот) фунгицидов. Он оказался высокоэффективным фунгицидом против мильдью винограда, пероноспороза табака и лука, фитофтороза картофеля и томата. В работе исследована устойчивость к мандипропамиду 32 штаммов *Ph. infestans* разных типов спаривания, выделенных в 2004–2019 гг. в регионах России (Московская, Костромская, Астраханская, Рязанская области и республика Марий Эл) из пораженных органов картофеля и томата. Оценка устойчивости к мандипропамиду проводилась в лабораторных условиях на питательной среде (овсяный агар). Для тестов использовали препарат Ревус, КС, который добавляли в питательную среду. На среде с концентрацией мандипропамида 0.1 мг/л выросли 15 штаммов из 32 исследованных, причем рост их был сильно замедлен. На среде с концентрацией 1 мг/л не вырос ни один штамм. Показатель ЕС₅₀ всех исследованных штаммов не превышал 0.07 мг/л. Таким образом, впервые проведенный анализ российских штаммов *Ph. infestans* показал, что все они чувствительны к мандипропамиду. До настоящего времени в мире не обнаружено штаммов, устойчивых к мандипропамиду. По-видимому, риск появления в агроценозах конкурентоспособных и устойчивых к мандипропамиду штаммов минимален.

Ключевые слова: амиды карбоновых кислот, болезни картофеля, болезни томата, диметоморф

DOI: 10.31857/S0026364821040048

ВВЕДЕНИЕ

Фитофтороз – одна из самых опасных и экономически значимых болезней картофеля и томата практически во всех производящих эти культуры странах. При эпифитотийном развитии фитофтороза потери картофеля от преждевременного отмирания ботвы и потери клубней при хранении могут превышать 50%. При подходящих погодных условиях и отсутствии химической защиты фитофтороз может полностью уничтожить ботву картофеля за 15–20 дней (Ivanjuk et al., 2005). Все крупноплодные сорта томата восприимчивы к фитофторозу. Потери урожая плодов в случае эпифитотийного развития и массового поражения созревающих плодов могут достигать 100%. Борьба с фитофторозом осложняется очень высокой изменчивостью его возбудителя – оомицета *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, позволяющей ему

быстро приспосабливаться к новым сортам растений и к новым фунгицидам.

Основой защиты всех возделываемых сортов картофеля и томата является использование химических фунгицидов. Однако мероприятия химической защиты могут быть эффективны только в том случае, если в популяциях возбудителей нет (или очень небольшая доля) устойчивых к используемым фунгицидам штаммов. Проблема устойчивости патогенов к химическим препаратам в последнее время приобрела особую значимость в связи с широким использованием препаратов моносайтового действия. Такие препараты имеют очень малую токсичность в отношении животных, растений, нецелевых микроорганизмов, но в то же время к ним легко развивается устойчивость фитопатогенных микроорганизмов. Так, после начала широкого применения металаксила в конце

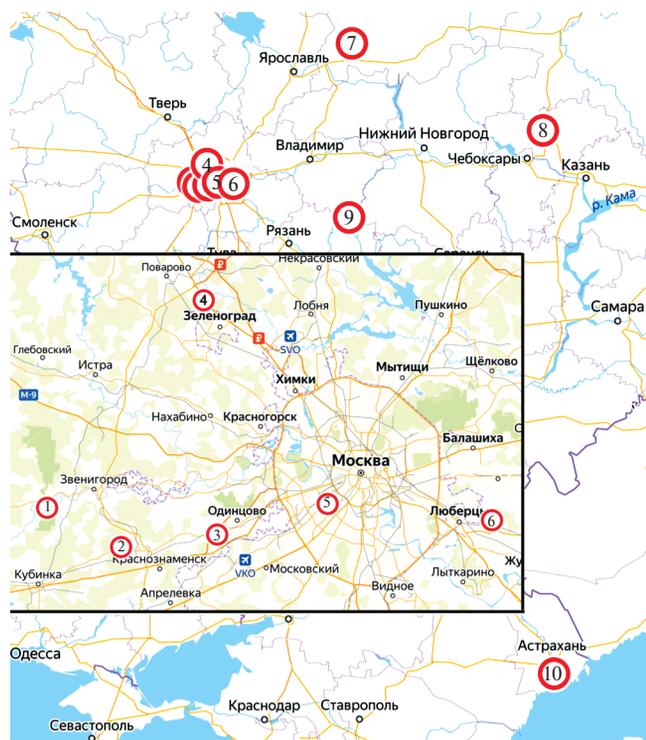


Рис. 1. Места сбора пораженных фитофторозом образцов.

1980-х гг. во многих популяциях стали доминировать устойчивые к нему штаммы (Goodwin et al., 1998; Elansky et al., 2007, 2015). Для эффективной защиты растений от фитофтороза потребовалась разработка других высокоэффективных препаратов. Были созданы такие фунгициды, как цимоксанил, азоксистробин, мандипропамид, циазофамид и другие, причем практически все они также были моносайтовыми (Gisi et al., 2011). Это помогло обеспечить эффективную защиту: в большинстве стран мира штаммы *Ph. infestans*, даже устойчивые к металаксилу, были восприимчивы к этим фунгицидам.

Высокоэффективными фунгицидами показали себя препараты из группы амидов карбоновых кислот (carboxylic acid amide, САА), к которым относятся широко используемые в России диметоморф и мандипропамид. Мандипропамид – сравнительно недавно зарегистрированный в России системный препарат, разрешенный к применению на картофеле, томате, луке против фитофтороза и пероноспороза. Также мандипропамидсодержащие препараты разрешены к применению на винограде против мильдю. Несмотря на то, что мандипропамид применяется сравнительно недавно, к нему уже обнаружены высокоустойчивые ($EC_{50} > 300$ мг/л) штаммы возбудителя мильдю винограда *Plasmopara viticola* (Nanni et al., 2016).

Работ по изучению устойчивости штаммов *Phytophthora infestans* к мандипропамиду очень мало. В России оценку устойчивости штаммов *Ph. infestans* к мандипропамиду никто не проводил. В данной статье мы оценили устойчивость к мандипропамиду штаммов *Ph. infestans* разных типов спаривания, выделенных с картофеля и томата в разные годы в регионах России. Оценка проводилась в лабораторных условиях на питательной среде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Происхождение изолятов. Изоляты *Ph. infestans* были выделены авторами с пораженных растений картофеля и томата, произраставших в Московской, Костромской, Астраханской, Рязанской областях и в республике Марий Эл в 2004–2019 гг. (рис. 1, табл. 1). В Московской обл. пораженные образцы были взяты с опытной не обрабатываемой фунгицидами делянки Звенигородской биостанции МГУ имени М.В. Ломоносова (точка 1 на рис. 1), не обрабатываемой фунгицидами делянки экспериментального поля ВНИИ фитопатологии (2), экспериментального поля ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур (3), делянки Учебно-опытного почвенно-экологического центра МГУ “Чашниково” (4), Ботанического сада МГУ (5), экспериментального поля ВНИИ картофельного хозяйства имени А.Г. Лорха (6). Также образцы были взяты с коммерческих обрабатываемых фунгицидами полей в Костромской (7), Рязанской (9), Астраханской (10) областях, республике Марий-Эл (8). На поле ВНИИССОК (3) проведено выделение из мелкоплодного сорта томата “Оттава”, имеющего ген *T1* устойчивости к фитофторозу. Во всех остальных случаях для выделения “томатных” изолятов использовали плоды восприимчивых к фитофторозу крупноплодных сортов томата.

Выделение и культивирование изолятов. Пораженные фитофторозом образцы собирали с растений (1–2 образца на одно растение), отстоящих друг от друга на расстояние не менее 2 (огороды) или 5 м (крупные поля). Собранные образцы доставляли в лабораторию, отмывали и высушивали. Отрезанные ломтики клубней и плодов раскладывали во влажные камеры и инкубировали в течение 1–2 суток до появления спороношения. Из фитофторозного пятна препаративной иглой с кусочком агара на конце, под бинокуляром, брали, не касаясь субстрата, зооспорангии *Ph. infestans*, переносили их на чашку Петри с агаризованной овсяной средой с добавлением пенициллина (бензилпенициллина натриевая соль 1000 ед./мл) и инкубировали 7–12 суток при 18°C. Затем с края растущей колонии вырезали агаровый блок с мицелием и переносили его на чистую чашку со средой. Если рост мицелия через 7–10 дней не пока-

Таблица 1. Устойчивость штаммов *Phytophthora infestans* к мандипропамиду

Штамм	Место сбора на карте	Год, место сбора (область, республика), растение и орган, сорт	ТС	Диаметр колонии на среде с добавлением мандипропамида в концентрации, мг/л		
				0	0.1	1.0
04МСЛКлуг 26	1	2004, Московская, КЛ, Луговской	A1	49	6.1	0
07ТП 40/1	8	2007, Марий Эл, ТП	A1	80	0	0
08 МКК 19/1	6	2008, Московская, КК, гибрид	A1	85	0	0
08 ККЛ 16b	7	2008, Костромская, КК, Удача	A1	53	10.0	0
08 АТП 24	10	2008, Астраханская, ТП	A1	29	0	0
09 ККЛ 7/2	7	2009, Костромская, КЛ, Санте	–	85	7.2	0
09 ККЛ 14	7	2009, Костромская, КЛ, Санте	A1	48	0	0
11МГРК 1	2	2011, Московская, КЛ, Санте	A1	29	8.3	0
11МГРК 17	2	2011, Московская, КЛ, Санте	A1	50	8.5	0
12 МГВК 22	2	2012, Московская, КЛ, Санте	A2	58	2.1	0
12 МГВК 24	2	2012, Московская, КЛ, Санте	A2	53	15.3	0
12 РКЛСКэ 38/1	9	2012, Рязанская, КЛ, Скарб	A1	90	18.0	0
13 МГРКз 7/2	2	2013, Московская, КЛ, Санте	A1	53	2.2	0
17МChК 7	4	2017, Московская, КЛ, Удача	A1	37	4.2	0
19MOVTSot 2	3	2019, Московская, ТС, Оттава	A1	16.0	0	0
19MOVTFot 1	3	2019, Московская, ТС, Оттава	A1	32.5	0	0
19MOVTFot 2	3	2019, Московская, ТП, Оттава	A1	42.3	4.0	0
19MOVTFot 10	3	2019, Московская, ТП, Оттава	A1	28.5	0.0	0
19MOVTFot 11	3	2019, Московская, ТП, Оттава	A1	28.6	3.0	0
19MOVTF 10	3	2019, Московская, ТП, Дубрава	A1	18.0	3.3	0
19MOVTF 11/2	3	2019, Московская, ТП, Дубрава	A1	28	0	0
19MOVTF 12	3	2019, Московская, ТП, Дубрава	A1	19.0	0	0
19MOVTL 1	3	2019, Московская, ТЛ, Дубрава	–	28.5	0	0
19MOVTL 2	3	2019, Московская, ТЛ, Дубрава	A1	20.5	0	0
19MOVTL 14	3	2019, Московская, ТЛ, Дубрава	A1	36.5	0	0
19MOVTS 13	3	2019, Московская, ТС, Дубрава	A1	18.6	0	0
19MOVTS 21	3	2019, Московская, ТС, Дубрава	A1	20.5	0	0
19MOVnPL 3	2	2019, Московская, КЛ, Санте	A2	26.5	0	0
19MOVnPL 3/1	2	2019, Московская, КЛ, Санте	A2	24.0	0	0
19MOVnPL 9	2	2019, Московская, КЛ, Санте	A1	19.0	5.1	0
ВНИИФ 3-1	2	2019, Московская, КЛ, Санте	A2	85	2.0	0
P13MSd1/2	5	2013, Москва, SdЛ	A1	80	0	0

Примечание. КЛ – листья картофеля; КК – клубни картофеля; ТЛ – листья томата; ТП – плоды томата; ТС – стебли томата; SdЛ – листья паслена сладко-горького (*Solanum dulcamara*).

зывает признаков контаминации, то агаровый блок с края колонии переносили на скошенный овсяный агар-агар в пробирке. После инкубации в течение 7–10 суток при 18°C пробирку переносили в холодильник (4°C) для хранения.

Определение типа спаривания. Для определения типа спаривания использовали тестерные штаммы с типами спаривания А1 и А2. Исследуемый изолят сеяли блоками агара попарно с каждым из тестеров в чашки Петри с овсяным агаром на рас-

стоянии 4–5 см друг от друга. Эти чашки инкубировали в темноте при 18°C в течение 14 суток, после чего определяли наличие или отсутствие ооспор в месте контакта гиф между штаммами с помощью светового микроскопа. Если исследуемый изолят образовывал обильные ооспоры только с тестером А1 и не образовывал их с тестером А2, то его относили к типу спаривания А2. Если наоборот, то его относили к А1. В случае, если исследуемый штамм образовывал ооспоры с обоими тестерами, его учитывали как А1А2, а если в моно-

культуре – то его считали самофертильным. Штаммы, не образующие ооспор ни с одним тестером, учитывали как 00.

Оценка устойчивости к мандипропамиду. Устойчивость к мандипропамиду (использовали препарат Ревус, КС, производитель Syngenta) оценивали на агаризованной овсяной питательной среде с добавлением соответствующего фунгицида в концентрациях 0.1 и 1 мг/л. В качестве контроля использовали среду без добавления фунгицида. Учет диаметров колоний вели в тот день, когда диаметр колонии на контроле составлял около 75% диаметра чашки. Все тесты проводили в трех повторностях. Для каждого изолята определяли показатель EC_{50} (50% эффективной концентрации), равный концентрации фунгицида, необходимого для замедления скорости радиального прироста колонии в 2 раза относительно бесфунгицидного контроля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В работе исследована устойчивость 32 изолятов *Ph. infestans*, выделенных в разные годы в удаленных регионах России с пораженных органов картофеля и томата (листья, плоды, стебли, клубни). Определение типов спаривания показало присутствие среди них различий по типу спаривания: 5 изолятов определены как А2, остальные – как А1. Изучение устойчивости к мандипропамиду показало, что на среде с концентрацией фунгицида 0.1 мг/л выросли 15 штаммов из 32 исследованных, причем рост их был сильно замедлен (табл. 1). На среде с концентрацией 1 мг/л не вырос ни один штамм. Штаммы, выделенные с мелкоплодного сорта томата Оттава, имеющего ген устойчивости к фитофторозу T1, из пораженного фитофторозом листа паслена сладко-горького, и штаммы разных типов спаривания не отличались по устойчивости от других изученных штаммов. Показатель EC_{50} всех исследованных штаммов не превышал 0.07 мг/л. Таким образом, все исследованные штаммы можно считать чувствительными к мандипропамиду.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенной работы показано, что концентрация мандипропамида в питательной среде 1 мг/л полностью блокировала рост мицелия всех изолятов *Ph. infestans*. Можно ли это соотнести с эффективностью полевых обработок содержащими мандипропамид препаратами? В России на картофеле и томате зарегистрированы препараты Ревус, КС (мандипропамид 250 г/л) и Ревус Топ, СК (мандипропамид 250 г/л + дифеноконазол 250 г/л) (State catalog., 2020). Разрешенная доза применения 0.5–0.6 л/га (томат) и 0.6 л/га (картофель). При расходе рабочей жидкости 300 л/га концентрация мандипропамида в рабочей жидкости составит 417–500 мг/л для томата и 500 мг/л

для картофеля. В наших экспериментах концентрация мандипропамида 1 мг/л в питательной среде полностью подавляла рост *Ph. infestans*. Таким образом, концентрация мандипропамида в рабочей жидкости достаточна для эффективного подавления роста всех исследованных штаммов.

Полученные нами данные по устойчивости изолятов *Ph. infestans* к мандипропамиду схожи с результатами других исследователей. Так, в работе Коэна с соавторами (Cohen et al., 2007) были проанализированы 259 изолятов, выделенных из пораженных органов картофеля и томата в 1989–2005 гг. в Израиле и 9 европейских странах. В том числе были проанализированы 25 изолятов с обрабатываемых мандипропамидом полей. Единичные изоляты в этой работе были способны к росту на среде, содержащей более 1 мг/л мандипропамида. Максимальный выявленный уровень EC_{50} был равен 2.98 мг/л.

Аналогичные результаты получили и исследователи из США (Saville et al., 2015). Были протестированы 8 штаммов, принадлежащих к разным клональным линиям, выделенные с картофеля и томата. Все проверенные штаммы были восприимчивы к мандипропамиду ($EC_{50} < 0.04$ мг/л).

В некоторых работах сделана попытка проанализировать возможность появления устойчивых к мандипропамиду изолятов с помощью мутагенеза или обработки делянок растений сублетальными дозами фунгицида. Так, в работе Рубина и соавторов (Rubin et al., 2008) предпринята попытка получить устойчивые к мандипропамиду мутанты обработкой зооспорангиев УФ-излучением и этилметансульфонатом. В результате были получены изоляты с повышенной устойчивостью, способные расти на листьях, обработанных мандипропамидом в концентрации 50 мг/л. Однако все мутанты оказались нестабильными и вернулись к исходной устойчивости после 1–8 пассажей на листьях. В работе Коэна с соавторами (Cohen et al., 2007) была предпринята попытка получить устойчивые к мандипропамиду изоляты *Ph. infestans* с помощью обработки искусственно зараженных растений в теплице сублетальными дозами препарата. Все выделенные в чистую культуру после обработки изоляты оказались высокочувствительными к мандипропамиду. Их показатель EC_{50} не превышал 0.05 мг/л, что соответствовало устойчивости популяции, используемой для инокуляции растений.

В работе Гизи и соавторов (Gisi et al., 2007) показана кросс-резистентность между устойчивостью к мандипропамиду и другими САА фунгицидами, включая диметоморф. Поэтому целесообразно рассмотреть возможность появления устойчивых к другим САА-фунгицидам штаммов.

Ранее нами была исследована устойчивость к САА-фунгициду диметоморф у 419 изолятов *P. infestans*, выделенных в 1993–2003 и в 2007–2009 гг. из пораженных фитофторозом растений картофе-

ля и томата в 12 регионах России: Московская, Тульская, Костромская, Брянская, Вологодская, Ленинградская, Рязанская, Мурманская, Омская, Смоленская, Астраханская области, республики Марий Эл, Мордовия, Ингушетия, Ставропольский и Хабаровский края. В исследование были включены изоляты с посадок картофеля на о. Сахалин и в Костромской обл., где применяли содержащий диметоморф препарат Акробат-МЦ. Кроме того, были изучены 34 штамма, выделенные из пораженных органов картофеля в Беларуси.

Устойчивость изучали в лабораторных условиях на агаризованной овсяной среде. Развитие большей части изолятов в значительной степени было подавлено уже при концентрации диметоморфа в среде равной 0.5 мг/л. Десять изолятов из всех исследованных (менее 2%) (Московская обл. – 5, Брянская обл. – 1, Рязанская обл. – 2, Ставропольский край – 2) были способны расти при концентрации диметоморфа 1 мг/л, при этом диаметры их колоний составляли 15–40% от бесфунгицидного контроля. Единственный штамм, способный расти при концентрации фунгицида 2 мг/л, был выявлен в 1993 году в Московской области. Таким образом, можно заключить, что все исследованные изоляты были чувствительны к диметоморфу (Elansky et al., 2007, 2012).

Мутантов с повышенной устойчивостью к диметоморфу, способных к росту на среде с концентрацией фунгицида 8 мг/л, удалось получить в лабораторных условиях обработкой инцистировавшихся зооспор дикого изолята 0.005% р-ром нитрозометилмочевины. Однако они имели частое, неправильное ветвление гиф и единичные зооспорангии неправильной формы. Скорость роста устойчивых мутантов на агаризованной питательной среде (овсяный агар) также падала. Через 2 года культивирования на овсяной среде без фунгицидов устойчивость части мутантов была утрачена. При этом скорость роста возросла до исходной и восстановилась структура мицелия. У другой части мутантов, устойчивость которых снизилась, скорость роста увеличилась, но не достигла исходной (Bagirova et al., 2001).

На полевых делянках, обработанных диметоморфом, были выявлены изоляты *Ph. infestans* с повышенной устойчивостью. При оценке в лабораторных условиях оказалось, что на питательной овсяной среде скорость роста устойчивых изолятов была меньше, чем чувствительных. После нескольких последовательных пересевов на овсяной среде устойчивость терялась, а скорость роста возрастала. Тест на листьях картофеля выявил меньшую агрессивность устойчивых штаммов по сравнению с чувствительными (Derevyagina et al., 1999).

В работе Штейна и Кёрка (Stein, Kirk, 2004) была предпринята попытка получить устойчивые к диметоморфу мутантные изоляты *Ph. infestans* с помощью обработки чашек с мицелием бромистым этидием и УФ радиацией. В результате были

получены штаммы, устойчивость которых превышала устойчивость дикого типа в 1.97–23.17 раза. Самые устойчивые росли на среде с концентрацией фунгицида 10 мг/л. Однако появление устойчивости к диметоморфу сопровождалось снижением скорости роста на не содержащей фунгицид среде, снижением частоты заражения листовых дисков и целых клубней.

Еще один препарат из группы САА-фунгицидов – флуморф – был проанализирован в работе Юаня с соавторами (Yuan et al., 2006). В работе было проверено 127 природных изолятов и все они оказались восприимчивыми к фунгициду ($EC_{50} < 0.32$ мг/л). Обработка диких штаммов УФ излучением позволила получить изоляты с повышенным в 1.5–3.2 раза уровнем устойчивости к флуморфу, причем показана кросс-резистентность устойчивости к флуморфу и диметоморфу. Однако даже столь слабое повышение устойчивости приводило к снижению скорости роста на бесфунгицидной питательной среде и уменьшению споруляции как на питательной среде, так и на отчужденных листьях.

Таким образом, впервые проведенное исследование устойчивости российских штаммов *Ph. infestans* к мандипропамиду дополняет ранее проведенные нашей группой исследования устойчивости к диметоморфу и согласуется с данными, полученными другими исследователями. С высокой долей вероятности можно предположить, что устойчивые к САА фунгицидам штаммы *Ph. infestans* имеют пониженную жизнеспособность и неконкурентоспособны в агроценозах. В этом случае САА фунгициды, в том числе мандипропамид и диметоморф, способны длительно сохранять свою эффективность; риск появления в природных популяциях высокоустойчивых и в то же время агрессивных штаммов минимален.

Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 20-016-00139).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bagirova S.F., Li A.Z., Dolgova A.V. et al. Mutants of *Phytophthora infestans* resistant to dimethomorph fungicide. J. Russian Phytopathol. 2001. V. 2. P. 19–24.
- Cohen Y., Rubin E., Hadad T. et al. Sensitivity of *Phytophthora infestans* to mandipropamid and the effect of enforced selection pressure in the field Plant Pathology. 2007. V. 56. P. 836–842.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01625.x>
- Derevyagina M.K., Elansky S.N., Dyakov Yu.T. Resistance of *Phytophthora infestans* to the dimethomorph fungicide. Mikologiya i fitopatologiya. 1999. V. 33 (3). P. 208–213 (in Russ.).
- Elansky S., Apryshko V., Milyutina D. et al. Resistance of Russian strains of *Phytophthora infestans* to fungicides metalaxyl and dimethomorph. Vestnik Moskovskogo universiteta. Seriya 16 (Biologiya). 2007. V. 62 (1). P. 11–14 (in Russ.).

- Elansky S.N., Pobedinskaya M.A., Mita E.D. et al. Resistance of potato and tomato late blight pathogens to fungicides. Mikologiya i fitopatologiya. 2012. V. 46 (5). P. 340–344 (in Russ.).
- Elansky S.N., Pobedinskaya M.A., Kokaeva L.Y. et al. *Phytophthora infestans* populations from the European part of Russia: genotypic structure and metalaxyl resistance. J. Plant Pathol. 2015. V. 97 (3). P. 449–456. <https://doi.org/10.4454/JPP.V97I3.020>
- Gisi U., Waldner M., Kraus N. et al. Inheritance of resistance to carboxylic acid amide (CAA) fungicides in *Plasmopara viticola*. Plant Pathol. 2007. V. 56. P. 199–208.
- Gisi U., Walder F., Resheat-Eini Z. et al. Changes of genotype, sensitivity and aggressiveness in *Phytophthora infestans* isolates collected in European countries in 1997, 2006 and 2007. J. Phytopathol. 2011. V. 159. P. 223–232.
- Goodwin S.B., Smart C.D., Sandrock R.W. et al. Genetic change within populations of *Phytophthora infestans* in the United States and Canada during 1994 to 1996: Role of migration and recombination. Phytopathology. 1998. V. 88. P. 939–949.
- Ivanyuk V.G., Banadysev S.A., Zhuromsky G.K. Protection of potato from diseases, pests and weeds. Belprint, Minsk, 2005 (in Russ.).
- Nanni I.M., Pirondi A., Contaldo N. et al. Screening of sensitivity to mandipropamid of *Plasmopara viticola* populations from Italian vineyards by molecular and biological methods. Lett. Appl. Microbiol. 2016. V. 63. P. 268–273. <https://doi.org/10.1111/lam.12613>
- Rubin A.E., Gotlieb D., Gisi U. et al. Mutagenesis of *Phytophthora infestans* for resistance against carboxylic acid amide and phenylamide fungicides. Plant Dis. 2008. V. 92. P. 675–683. <https://doi.org/10.1094/PDIS-92-5-0675>
- State catalogue of pesticides and agrochemicals approved for usage on the territory of Russian Federation. Part 1. Pesticides. Ministry of Agriculture, Moscow, 2020 (in Russ.).
- Stein J.M., Kirk W.W. The generation and quantification of resistance to dimethomorph in *Phytophthora infestans*. Plant Dis. 2004. V. 88. P. 930–934.
- Saville A., Graham K., Grünwald N.J. et al. Fungicide Sensitivity of U.S. genotypes of *Phytophthora infestans* to six oomycete-targeted compounds. Plant Dis. 2015. V. 99 (5). P. 659–666. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-14-0452-RE>
- Yuan S.K., Liu X.L., Si N.G. et al. Sensitivity of *Phytophthora infestans* to flumorph: in vitro determination of baseline sensitivity and the risk of resistance. Plant Pathol. 2006. V. 55. P. 258–263.
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации (State catalogue) Часть I. Пестициды. М.: Минсельхоз. Официальное издание. 2020. 800 с.
- Деревягина М.К., Еланский С.Н., Дьяков Ю.Т. (Derevyagina et al.). Резистентность *Phytophthora infestans* к фунгициду диметоморфу. Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 3. С. 208–213.
- Еланский С.Н., Побединская М.А., Мыца Е.Д. и др. (Elansky et al.) Устойчивость возбудителя фитофтороза картофеля и томата к фунгицидам. Микология и фитопатология. 2012. Т. 46 (5). С. 340–344.
- Еланский С.Н., Апрышко В.П., Милютин Д.И. и др. (Elansky et al.) Устойчивость российских штаммов *Phytophthora infestans* к фунгицидам металаксил и диметоморф. Вестник Московского университета. Серия 16: Биология. 2007. Т. 1. С. 14–18.
- Иванюк В.Г., Банадьсев С.А., Журомский Г.К. (Ivanyuk et al.) Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. Минск: Белпринт, 2005. 696 с.

Resistance of *Phytophthora infestans* to Fungicide Mandipropamid

A. B. Grekova^a, M. A. Pobedinskaya^b, E. M. Chudinova^a, and S. N. Elansky^{a,b,#}

^a Peoples Friendship University of Russia, Moscow, Russia

^b Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

[#]e-mail: snelansky@gmail.com

Oomycete *Phytophthora infestans* is the causative agent of late blight, one of the most dangerous and economically significant diseases of potatoes and tomatoes. Effective protection of these crops from late blight is impossible without the use of chemical fungicides. In the early 2000s, the Syngenta launched the systemic fungicide mandipropamid from a group of CAA (carboxylic acid amides) fungicides. It was a highly effective fungicide against mildew of grapes, peronospora of tobacco and onions, late blight of potatoes and tomatoes. The resistance to mandipropamid of 32 *Ph. infestans* strains of different mating types isolated in 2004–2019 in the regions of Russia (Moscow, Kostroma, Astrakhan, Ryazan regions and the Republic of Mari El) from affected organs of potato and tomato was investigated. Assessment of resistance to mandipropamid was carried out in laboratory conditions on a nutrient medium (oat agar). For the tests, the drug Revus, SC, was used, which was added to the culture medium. On a medium with a concentration of 0.1 mg/l of mandipropamid, 15 strains out of 32 studied grew, and their growth was greatly slowed down. No one strain grew on a medium with a concentration of 1 mg/L. The EC₅₀ index of all studied strains did not exceed 0.07 mg/L. Thus, the analysis of Russian *Ph. infestans* strains for the first time showed that they are all sensitive to mandipropamid. Until now, no strains resistant to mandipropamid have been found in the world. Apparently, the risk of emergence in agrocenoses of strains that are highly competitive and resistant to mandipropamid is minimal.

Keywords: carboxylic acid amide fungicides, dimethomorph, potato diseases, tomato diseases

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4.01/08 : 632.952 : 632.95.025.8

ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ КРАСНОДАРСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ *VENTURIA* *INAEQUALIS* К ДИФЕНОКОНАЗОЛУ, ИНГИБИТОРУ ДЕМЕТИЛИРОВАНИЯ СТЕРИНОВ

© 2021 г. А. И. Насонов^{1,*}, Г. В. Якуба^{1,**}, И. Л. Астапчук^{1,***}

¹ Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Краснодар, Россия

*e-mail: nasoan@mail.ru

**e-mail: galyayaku@gmail.com

***e-mail: irina_astapchuk@mail.ru

Поступила в редакцию 16.12.2020 г.

После доработки 29.01.2021 г.

Принята к публикации 27.04.2021 г.

Исследована чувствительность к дифеноконазолу трех популяций возбудителя парши яблони – *Venturia inaequalis* из Краснодарского края. Одна из популяций являлась исходной, никогда не испытывавшей воздействия фунгицидов, собранной в естественных произрастаниях яблони восточной (*Malus orientalis*) в предгорьях Северского р-на, две другие – из промышленных насаждений Renet Simirenko в Красноармейском и Динском р-нах, в которых имела место программа фунгицидных обработок, в том числе препаратами, с действующим веществом дифеноконазол. Моноспоровые изоляты возбудителя болезни выделяли из свежих листьев с симптомами болезни или листового опада с плодовыми телами гриба. В серии *in vitro* экспериментов на 120 изолятах оценена эффективная 50%-я концентрация (ЭК₅₀), при которой происходит двукратное уменьшение роста колонии. Использовали шесть концентраций дифеноконазола (препарат Скор КЭ, 250 мг/л, ООО “Сингента”): 0.005; 0.01; 0.025; 0.05; 0.5 и 1 мг д.в./л. Среднее значение ЭК₅₀ для исходной популяции составило 0.0078, для садовых – 0.12 и 0.25 мг д.в./л. В обеих обрабатываемых популяциях наблюдалось снижение чувствительности к фунгициду, их факторы резистентности составили 16 и 32. Садовые популяции различались соотношением и долей чувствительных изолятов и изолятов со сниженной чувствительностью. Предложена дискриминационная доза или единичная оценочная концентрация в 0.01 мг д.в./л для упрощенного лабораторного мониторинга чувствительности *V. inaequalis* к дифеноконазолу на основе анализа относительного роста (Relative Growth – RG) мицелия. Получены сопоставимые результаты с использованием значений ЭК₅₀ и RG при этой дискриминационной дозе. Для одной из садовых популяций доля изолятов выше порогового значения RG > 70% составила 97%. Полученные результаты свидетельствуют о развитии резистентности к дифеноконазолу в популяциях возбудителя парши из промышленных садов Краснодарского края.

Ключевые слова: дискриминационная доза, исходная чувствительность, парша яблони, резистентность к фунгицидам, ЭК₅₀, *Malus orientalis*

DOI: 10.31857/S0026364821040103

ВВЕДЕНИЕ

Парша является основным экономически значимым заболеванием промышленных насаждений яблони в мире. Вызывающий ее гриб *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter, анаморфа – *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuckel, поражает только эту культуру и ее диких сородичей и характеризуется высокой внутривидовой изменчивостью и адаптивностью, обусловленной ежегодным половым процессом, приводящим к рекомбинации признаков. После заражения растения-хозяина патоген развивается в субкутикулярном пространстве листа или некоторых других наземных органов яблони (Nasonov, Surgun, 2015). Краснодарский

край характеризуется благоприятными погодноклиматическими условиями для эпифитотийного развития парши яблони. С 2004 г. отмечено возрастание агрессивности популяции *V. inaequalis* и усиление ее паразитической активности в регионе (Yakuba, 2013). Потери от заболевания весьма значительны. Так, в Краснодарском крае увеличение поражения плодов на сорте Ренет Симиренко на каждые 10% приводило к снижению урожая на 8.00–8.82 кг на каждое дерево (Yakuba, 2013). Современная защита яблони от парши представляет собой комплекс мероприятий, включающих как использование устойчивых к заболеванию сортов, так и применение химических и биологических пестицидов. Эффективность химического метода

контроля возбудителя по-прежнему остается самой высокой, но требует строгого соблюдения регламентов использования фунгицидов, включающих норму расхода препарата, сроки и кратность опрыскивания, количество инфекционной нагрузки возбудителя, особенности погодных условий и другие. Количество обработок фунгицидами, необходимых для контроля парши яблони, может составлять от 10 до 20 за вегетационный период в зависимости от уровня относительной устойчивости сорта-хозяина, возраста сада, количества первичного инокулюма, температуры воздуха и продолжительности периода увлажнения листьев и плодов (MacHardy et al., 2001). Однако в некоторых случаях все же отмечается снижение эффективности программы защиты, причиной чего является возникновение у патогена практической резистентности к фунгициду.

Первые случаи резистентности к системным фунгицидам, обладавшим лечебными свойствами, зафиксированы в конце 1960-х гг., спустя примерно десять лет после начала их использования. Додин стал первым фунгицидом, у которого было отмечено снижение эффективности в борьбе с паршой яблони (Сох, 2015). Однако к следующему классу фунгицидов – метилбензимидазолакарбатам – резистентность развилась быстрее, уже спустя пять лет после регистрации препарата (Сох, 2015). При этом фунгициды многосайтового токсического действия на грибы, то есть связанного с нарушением многих биосинтетических процессов у патогенов (Туутев, 2010), не снижали своей эффективности в течение длительного времени. Стало понятно, что возникновение резистентности к моносайтовым, имеющим одну мишень действия (один фермент), фунгицидам является их “ахиллесовой пятой”, обусловленной высокоспецифическим механизмом действия.

Фунгициды – ингибиторы деметилирования (DMI), в частности, триазолы, к которым относится дифеноконазол, широко используются для борьбы с *V. inaequalis* из-за их лечебного действия. Согласно классификации FRAC, по механизму действия они относятся к группе G: вещества, нарушающие биосинтез стерола в мембранах клеток гриба (sterol biosynthesis in membranes), и в системе кодов этой организации они обозначаются цифрой 3 (FRAC Code List, 2018). Поскольку фунгициды DMI представляют собой специфические ингибиторы, препятствующие С-14-деметилированию 24-этилендигидроланостерола в биосинтезе эргостерина, существует риск развития к ним устойчивости (Köller, Scheinpflug, 1987). FRAC определяет такой риск для этих фунгицидов как средний (FRAC Code List, 2018).

В Краснодарском крае применять дифеноконазол в промышленных садах яблони начали с 1991 г., на основной площади насаждений – с 1993 г. Вплоть до 1998 г. препарат с этим действующим

веществом – Скор, КЭ (250 г/л) – обеспечивал биологическую эффективность защиты от парши на уровне 91–99%. После 5–6-летнего применения дифеноконазола, в большинстве садов произошло резкое снижение его эффективности: до 70–80% (Smolyakova, 2000). В полевых опытах были получены аналогичные результаты. При применении дифеноконазола в фенофазы яблони “окончание цветения”, “величина плода лещина”, “величина плода грецкий орех” в течение первых трех лет биологическая эффективность защиты от парши была на уровне 99–100% при продолжительности защитного действия до 15 суток. На четвертый год биологическая эффективность снижалась до 89%, на пятый – до 82%, на шестой – до 77%, на седьмой – до 70%. С каждым годом отмечалось уменьшение продолжительности периода защитного действия – на пятый–шестой год до 8–10 суток, что приводило к необходимости сокращения интервалов между обработками (Yakuba, 2013). В настоящее время дифеноконазол по-прежнему широко применяется в насаждениях яблони региона в программах защиты от парши, но высокая эффективность его обеспечивается (при условии соблюдения регламентов применения) за счет сокращения интервалов между опрыскиваниями до 5–6 суток.

Развитие резистентности к фунгицидам из класса триазолов описано: для миклобутанила и флутриафола в США (Сох, 2015), для флутриафола (препарат Импакт) в России (Yakuba, 2013) и др. Для дифеноконазола известны данные М.М. Левитина и Т.Ю. Гакаевой о ее развитии в Краснодарском крае (2000). В другом исследовании, проведенном в 2000 г. на изолятах патогена из четырех точек краснодарской популяции, показано отсутствие сдвига чувствительности к этому действующему веществу у возбудителя парши яблони (Smolyakova, 2000). В целом изоляты *V. inaequalis* с пониженной чувствительностью к фунгицидам DMI были зарегистрированы в различных частях обширного ареала патогена: в США (Chapman et al., 2011; Pfeufer, Ngugi, 2012; Villani et al., 2015), Чехии (Stevic et al., 2010), Италии (Fiaccadori, 2017), Уругвае (Mondino et al., 2015), Марокко (Lahlali et al., 2019), России (Lobodina et al., 2019) и др.

Феномен устойчивости связан с изменением чувствительности мишени, проницаемости мембран клеток патогена для фунгицида или активацией его детоксицирующих механизмов. Устойчивость формируется под воздействием фунгицида в процессе выживания и размножения изначально редких форм гриба со сниженной чувствительностью к нему. В результате такого селективного преимущества устойчивые клоны в популяции патогена начинают преобладать над чувствительными. Некоторое количество устойчивых к фунгициду биотипов гриба может присутствовать и случайно распределяться в нативной, не контактирующей с

Таблица 1. Характеристика исследованных популяций *Venturia inaequalis*

Название	Тип популяции	Кол-во изолятов	Район***	Геолокация	Схема и год посадки сада, высота деревьев
Pop1	исходная (дикая)*	34	Северский	44°44'55.8" с.ш., 38°59'28.3" в.д.	—
Pop2	промышленная**	33	Динской	45°08'18.1" с.ш., 39°12'34.3" в.д.	5 × 3 м, 2000 г., 2.5–3.0 м
Pop3	промышленная**	53	Красноармейский	45°13'01.6" с.ш., 38°31'46.4" в.д.	5 × 2 м, 2010 г., 2.0–2.5 м

Примечание. *Популяция представлена на лесных полянах и вырубках на дикой яблоне *Malus orientalis*. **Отбор проводили в промышленных насаждениях сорта Ренет Симиренко четырехкратно обрабатываемых дифеноконазолом. ***Все районы являются частью Краснодарского края, максимальное расстояние между точками отбора составило 50 км.

фунгицидом, популяции, вследствие мутационного процесса (Дуаков, 1998). Сравнение уровня чувствительности исходной популяции с той, которая контактирует с химическим препаратом, позволяет проследить развитие резистентности в последней (Сох, 2015). Как показано в ряде исследований, исходная чувствительность в региональных популяциях *V. inaequalis* мира может различаться (Henríquez et al., 2011; Mondino et al., 2015; Fiaccadori, 2017).

Цель работы – оценка чувствительности к дифеноконазолу краснодарских популяций *V. inaequalis* из промышленных садов или древостоев яблони, различающихся историей контактирования с фунгицидом, а также определение дискриминационной концентрации дифеноконазола для упрощенного метода мониторинга чувствительности к нему патогена.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Характеристика мест отбора проб фитопатогена.

Для исследования чувствительности к дифеноконазолу в 2019–2020 гг. в Краснодарском крае было отобрано 3 популяции возбудителя парши яблони, представлявшие собой моноспоровые изоляты патогена (получение из листьев яблони описано ниже). Всего было получено 120 изолятов, наибольшей выборкой была представлена популяция Pop3 – 53 моноспоровые культуры, объем двух других популяций был представлен чуть более 30 изолятами в каждой (табл. 1). Популяции различались местом отбора, видом растения-хозяина, типом древостоя и историей применения фунгицидов (табл. 1). Pop1 была выделена из естественных произрастаний яблони восточной (*Malus orientalis*), широко распространенной в лесах Западного Предкавказья, в двух километрах от станицы Калужская, Северский район Краснодарского края. Pop2 и Pop3 получены из промышленных насаждений яблони домашней (*Malus domestica*) сорта Ренет Симиренко, расположенных в Динском и Красноармейском р-нах края.

Различия популяций по истории использования фунгицидов, имевших принципиальное значение для исследования, были следующими. Популяция Pop1 являлась исходной или базовой, так как никогда не имела контакта с фунгицидами. При этом исследованные участки леса находились на расстоянии свыше 5 км от промышленных насаждений яблони и на 1.5–2 км от приусадебных участков с плодовыми культурами, в которых могли быть использованы эти вещества. Ранее было показано, что различные пропагулы патогена не распространяются на расстояние свыше 50 м (MacHardy et al., 2001; Holb et al., 2004). Сады, в которых отобраны популяции *V. inaequalis* Pop2 и Pop3, многократно обрабатывали против патогена фунгицидами, в том числе и препаратами дифеноконазола. Количество обработок за сезон препаратами, содержащими дифеноконазол, составляло 4.

На вероятность развития резистентности к фунгициду у возбудителя парши могут оказывать влияние высота, возраст и плотность посадки деревьев (Yakuba, 2013). Возраст насаждения опосредованно определяет, насколько долго популяция патогена могла контактировать с фунгицидом. Чем больше возраст, тем более длительным был отбор устойчивых форм патогена. Высота деревьев зависит не только от возраста, но и от схемы посадки: чем она плотнее, тем ниже растение, что определяет большую технологичность при обработке деревьев меньшего размера.

В годы проведения исследований – 2019 и 2020 – на динамику парши яблони в течение вегетации оказали влияние экстремальные погодные условия, прежде всего, – повышенный температурный режим и выпадение за короткие промежутки времени (1–4 суток) аномального количества осадков.

В 2019 г. средняя температура воздуха выше нормы была зафиксирована: в апреле – на 1.5°C, в мае – на 2.0–2.8°C, в июне – на 3.8–5.3°C, в июле – на 1.2°C, в августе – на 3.1°C, в сентябре – на 2.5°C. Осадки, существенно превышающие норму, прошли во второй декаде апреля (186% от нор-

мы), во второй (361%) и третьей (395%) декадах июля, в первой (105%) и во второй (136%) декадах августа, в первой декаде сентября (108%). Периоды резкого возрастания распространения и интенсивности развития болезни на листьях были отмечены после аномального повышения температуры воздуха: с 5 по 11 мая (показатели возросли соответственно в 6 и 4.8 раза), с 28 мая по 4 июня (в 8.7 и 9.8 раза), с 11 по 19 июня (соответственно в 1.7 и 1.3 раза). Количество пораженных завязей и интенсивность их поражения возросли с 25 по 27 мая соответственно в 1.5 и 2 раза, с 28 мая по 4 июня — соответственно в 4.0 и 3.5 раза, с 5 по 11 июня соответственно в 1.4 и 1.6 раза. Осадки июля вызвали эпифитотийное развитие заболевания: в первой декаде августа было поражено более половины листового аппарата и около половины плодов. К началу сентября было поражено 74% листьев с интенсивностью 54.4% и 53.0% плодов с интенсивностью 31.8%.

В 2020 г. превышение значений температуры воздуха над среднемесячными показателями отмечалось в июне (на 1.2–2.8°C), июле (на 4.2°C), августе (на 1.4–1.5°C), сентябре (на 3.0–4.3°C). Значительным недобором осадков или их отсутствием характеризовались апрель (0–18% от нормы), а также вторая декада мая (0%), третья декада июня (3%), август (0–30%). Аномально сухие периоды чередовались с периодами выпадения осадков ливневого характера, значительно превышающих среднемесячную норму: в мае (149–212% от нормы), июне (118–175%), июле (163–359%). Осадки мая вызвали резкое нарастание парши: на контрольных деревьях с 5 по 16 мая количество пораженных листьев и интенсивность их поражения возросли более чем в 10 раз, с 26 мая по 3 июня — соответственно в 1.7 и 1.5 раза. После резкого повышения температуры воздуха в июне и выпадения осадков, существенно выше нормы, количество пораженных листьев и интенсивность их поражения возросли с 3 по 11 июня соответственно в 1.3 и 1.7 раза, с 11 по 22 июня соответственно еще в 1.5 и 1.8 раза. Во второй декаде июня в контроле было поражено 63% листьев с интенсивностью 53.2%. Далее в третьей декаде месяца в условиях аномальной жары и очень незначительного количества осадков парша развивалась слабо: количество пораженных листьев, интенсивность развития болезни возросли незначительно. После ливней в первой, а затем в третьей декадах июля с 30 июля по 11 августа интенсивность развития парши возросла в 1.4 раза. Поражение плодов в контрольном варианте нарастало после аномального количества осадков: с 21 по 26 мая распространение болезни на плодах увеличилось в 6 раз, а интенсивность их поражения — в 11 раз, с 30 июня по 9 июля, соответственно, в 2.7 и 2.5 раза, с 16 по 30 июля, соответственно в 1.5 и 1.9 раза. В первой декаде сентября было поражено 80% листьев при

интенсивности развития болезни 71.9% и 70% плодов при интенсивности развития болезни 43.6%.

Испытания в полевых опытах в 2019 и 2020 гг. фунгицидов с действующим веществом дифеноконазол — Скор, КЭ (250 г/л) и Фарди, КЭ (250 г/л) — показали, что в условиях повышенного температурного режима (при средней температуре воздуха на 1.5–2.8°C выше нормы) и выпадении осадков биологическая эффективность этих препаратов против парши обеспечивалась на уровне 97.2–99.3%, период их защитного действия составлял 6–7 суток. В условиях сухой погоды, неблагоприятной для развития парши, при повышенной температуре (на 1.5–2.9°C выше нормы) эффективность на уровне 98.8–99.0% сохранялась в течение 8–10 суток. При температуре воздуха на уровне среднемесячных значений, или незначительно их превышающей (на 0.9°C выше нормы), эффективность дифеноконазола составляла 90.0–92.9%, продолжительность защитного действия не превышала 5–6 суток. Таким образом, в настоящее время в Краснодарском крае существенно сократилась продолжительность защитного действия дифеноконазола.

Получение моноспоровых изолятов. Моноспоровые изоляты патогена выделяли из листьев яблони по следующей схеме. В каждой точке отбирали случайным образом 50 листовых образцов с симптомами заболевания: либо прошлогодний опад с плодовыми телами гриба, либо свежие листья с хорошо спорующими конидиальными поражениями. Отбор опада проводили в период начала интенсивного лёта аскоспор и до его окончания, с середины апреля до середины мая. Из листового опада моноспоровые изоляты выделяли согласно оригинальной методике Насонова (Nasonov, 2019). Суть метода заключается в эмиссии аскоспор из плодовых тел на поверхность агаризованной среды. Прошлогодний листовой опад яблони последовательно стерилизовали в 70%-м р-ре этилового спирта и 3%-м р-ре перекиси водорода, и отмывали стерильной водой. Дезинфицированные листья закладывали в перевернутые вверх дном чашки Петри с 2%-м водным агаром и инкубировали ночь при 20°C. Далее под контролем стереомикроскопа при 40× увеличении с поверхности среды с помощью заостренной энтомологической иглы осуществляли перенос единичных проросших аскоспор на свежую питательную среду КГА (картофельно-глюкозный агар), содержащую 25 мг/л тетрациклина. Среду КГА готовили следующим образом: картофельный отвар (200 г очищенных клубней варили 1 ч на медленном огне), 20 г глюкозы, 20 г агар-агара на 1 литр воды. Спиртовой раствор тетрациклина (Sigma Aldrich) добавляли после стерилизации среды, когда она остывала до 50°C.

Моноспоровые изоляты из конидиальных поражений получали, как описано в работе Кёллера

(Köller et al., 2004). С каждого дерева отбирали один лист с поражениями, с каждого листа вырезали одно спорулирующее пятно и помещали в пробирку Эппендорф объемом 1.5 мл. В пробирку добавляли стерильную воду и осуществляли смыв конидий, полученную суспензию наносили на поверхность 2%-й водной агаровой среды в чашке Петри и инкубировали ночь при 20°C. Далее осуществляли перенос единичных проросших конидий на свежую питательную среду КГА с тетрациклином, как описано выше. Моноспоровый посев инкубировали в течение 30 сут при 20°C в темноте и оценивали на штаммовую чистоту по морфолого-культуральным признакам. Изоляты, имевшие неоднородности в культуре, выражавшейся в наличии секторов, отличавшихся как макроскопическими, так и микроскопическими признаками от основной части колонии, исключали из исследования. С каждого листового образца получали 3 изолята. Различающиеся морфолого-культуральными характеристиками изоляты отдельных образцов получали индивидуальную маркировку.

Оценка чувствительности изолятов к дифеноконазолу. Чувствительность изолятов *V. inaequalis* определяли в лабораторных условиях в чашках Петри на КГА, содержащей различные концентрации дифеноконазола: 0.005; 0.01; 0.025; 0.05; 0.5 и 1 мг д.в./л. В качестве источника действующего вещества использовали коммерческий препарат Скор КЭ, 250 мг/л, производства ООО “Сингента”, Швейцария. Во все варианты опыта, включая контроль, добавляли тетрациклин — 25 мг/л. Препарат фунгицида и раствор антибиотика вносили после стерилизации в остывшую до 50°C питательную среду в стерильных условиях. Контрольный вариант питательной среды не содержал фунгицида. Полученные среды инокулировали чистыми культурами патогена следующим образом: из каждого моноспорового изолята вырезали стерильным пробковым сверлом блок мицелия с агаром диаметром 5 мм и переносили на среду с фунгицидом или без него. Повторность двукратная. Посевы инкубировали при 20°C в темноте. Через 30 суток измеряли диаметр роста мицелия культуры в двух взаимно перпендикулярных направлениях и выражали его в процентах от среднего диаметра контрольного образца (Köller et al., 2004). В расчетах не учитывали размер посевного блока.

С помощью пробит-регрессионного анализа (Finney, 1971) определяли 50% эффективную концентрацию — ЭК₅₀, представляющую собой концентрацию дифеноконазола в мг/л, которая ингибировала радиальный рост чистой культуры патогена в два раза. Фактор резистентности (RF) популяции рассчитывали путем деления средних значений ЭК₅₀ агроценотических популяций на среднее значение ЭК₅₀ исходной популяции. Рас-

считываемый показатель определяет уровень развития устойчивости (резистентности) к фунгициду в регулярно обрабатываемой им популяции относительно исходной (чувствительной к нему) популяции.

Поиск и апробация единичной оценочной концентрации. Проводилась отработка упрощенного теста на чувствительность к фунгицидам, основанного на относительном росте (RG) чистых культур при единичной оценочной концентрации фунгицида (SAC; Mondino et al., 2015). Для получения значения этой концентрации вычисляли линейные регрессии между ЭК₅₀ и RG исходной популяции (Pop1) при каждой оцениваемой концентрации. Единичная концентрация выбиралась путем визуальной оценки линейного соответствия регрессий и сравнения их коэффициентов детерминации (R²). Концентрация, показавшая самое высокое значение корреляции (R²) между ЭД₅₀ и относительным ростом, считалась наиболее подходящей в качестве SAC. Три популяции *V. inaequalis* были дополнительно проанализированы на чувствительность к дифеноконазолу с использованием значений RG в выбранном SAC. Для этого агаровый блок чистой культуры патогена диаметром 5 мм переносили на среду КГА с внесенной в нее SAC дифеноконазола. Посев инкубировали при 20°C в темноте. Через 30 суток измеряли диаметр роста мицелия культуры в двух взаимно перпендикулярных направлениях и выражали его в процентах от среднего диаметра контрольного образца (Köller et al., 2004). В дальнейшем вместо SAC мы стали использовать более употребляемый термин “дискриминационная концентрация”.

Статистическая обработка результатов. Все лабораторные анализы проводили не менее чем в двукратной повторности. Поскольку размеры выборки отдельных популяций были меньше 50 и не соблюдалось условие нормальности распределения и однородности (гомоскедастичности) дисперсий во всех сравниваемых группах, для сравнения средних значений ЭК₅₀ и RG применяли непараметрическую статистику: тест Краскала—Уоллиса (Kruskal—Wallis rank sum test) для трех отдельных популяций и U-критерий Манна—Уитни (Mann—Whitney U-test) для попарного сравнения популяций в программе Stat. Soft. inc., Statistica Base. Различия считали достоверными при уровне значимости $p \leq 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Оценка чувствительности изолятов к дифеноконазолу. Общепринято, что изменение чувствительности фитопатогенов к фунгицидам определяют путем установления доли изолятов в популяции, которые проявляют нечувствительность к ним, превышающую показатели, характерные для чувствительных изолятов.

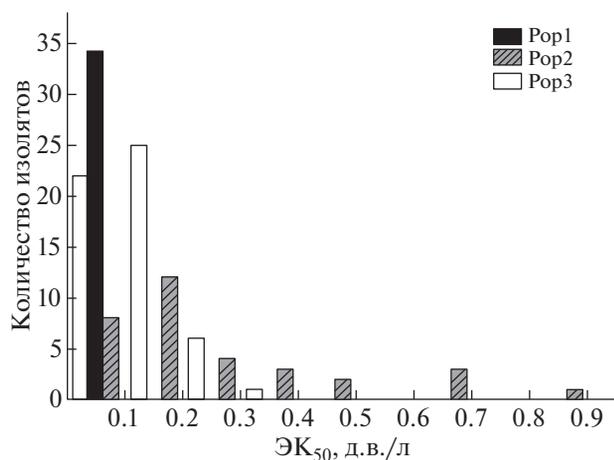


Рис. 1. Распределение значений ЭК₅₀ для дифеноконазола среди изолятов *Venturia inaequalis* различных популяций.

В проведенном исследовании частотное распределение значений ЭК₅₀ (EC₅₀) было логонормальным для всех изученных популяций (рис. 1). На основе теста Краскела–Уоллиса различия между средними значениями ЭК₅₀ для трех исследованных популяций оказались существенными на высоком уровне значимости ($P < 0.001$). Парная оценка значимости различий между популяциями с помощью U-критерия Манна–Уитни показала, что среднее значение ЭК₅₀ для первой исходной популяции патогена, никогда не контактировавшей с фунгицидами (Pop1), значительно ниже ($P < 0.001$), чем средние значения этого показателя для обрабатываемых фунгицидом популяций. При этом различия между популяциями Pop2 и Pop3 оказались значимы на более низком уровне ($P < 0.05$), что указывает на их большее сходство между собой в чувствительности к исследованному препарату.

Ожидаемо наименьшее значение среднего ЭК₅₀ было характерно для более чувствительной исходной популяции Pop1, никогда не контактировавшей с фунгицидами (табл. 2). На гистограмме видно, что вся выборка изолятов дикой популяции компактно представлена в левой части рис. 1. Две другие популяции патогена, испытывавшие

влияние дифеноконазола, имели более высокие значения показателя. При этом уровень этих значений различался. Так, фактор резистентности для популяции Pop2 был в 2 раза выше, чем в популяции Pop3.

Размах варьирования показателя ЭК₅₀ позволяет оценить структуру популяции патогена по восприимчивости к фунгициду. Чувствительность исходной популяции (Pop1) к дифеноконазолу варьировала в широком диапазоне значений ЭК₅₀ с фактором разделения 14 (соотношение между наименее и наиболее чувствительным изолятом популяции). Для популяций из агроценозов (Pop2 и Pop3) наблюдалось увеличение амплитуды коэффициента разделения, но в разной степени (табл. 2). Так, для Pop3 происходило почти десятикратное увеличение фактора, что отражает накопление новых менее чувствительных изолятов, отсутствующих в исходной популяции патогена, в то время как для популяции Pop2 — только в два раза. При этом нижняя и верхняя границы диапазона этой популяции были выше, чем у популяции Pop3. В Pop2 отмечено не только возрастание количества относительно устойчивых изолятов, которое было характерно и для предыдущей популяции, но и значительное уменьшение доли чувствительных, чем и обусловлен более низкий уровень фактора разделения, по сравнению с Pop3. Это особенно четко проявляется в сравнении крайних численных значений диапазона ЭК₅₀. Так, сравнивая крайние значения диапазона ЭК₅₀ Pop3 с исходной популяцией, можно увидеть, что разница между нижними значениями была всего в 3 раза, в то время как в верхних значениях — уже 14. Сравнение популяций Pop3 и Pop2 показывает несколько другую картину изменения структуры их чувствительности. Если разница между самыми высокими значениями диапазона ЭК₅₀ в двух промышленных популяциях была в 2.7 раза, то между наименьшими — 111 раз. На гистограмме это проявляется в увеличении доли изолятов популяции Pop2 в правой ее части (рис. 1).

Определение и апробация дискриминационной концентрации. В рамках проведенного исследования также определена дискриминационная концентрация дифеноконазола для оценки чувствительности *V. inaequalis*.

Таблица 2. Чувствительность популяций *Venturia inaequalis*, оцененная на основе ЭК₅₀, мг д.в./л

Популяция	Обработка фунгицидом	Среднее ЭК ₅₀ **	Диапазон ЭК ₅₀	RF***
Pop1	—	0.0078	0.0015–0.0210	—
Pop2	+*	0.2500	0.03–0.81	32
Pop3	+*	0.1242	0.0027–0.300	16

Примечание. *Кратность обработок дифеноконазолом в комплексной программе защиты сада за сезон составляла 4. **Различия между средними значениями ЭК₅₀ на основе теста Краскела–Уоллиса значимы при $p < 0.0001$. ***Resistance factor — фактор резистентности, показывающий разницу между средними ЭК₅₀ исходной популяции и ЭК₅₀, обрабатываемой фунгицидом.

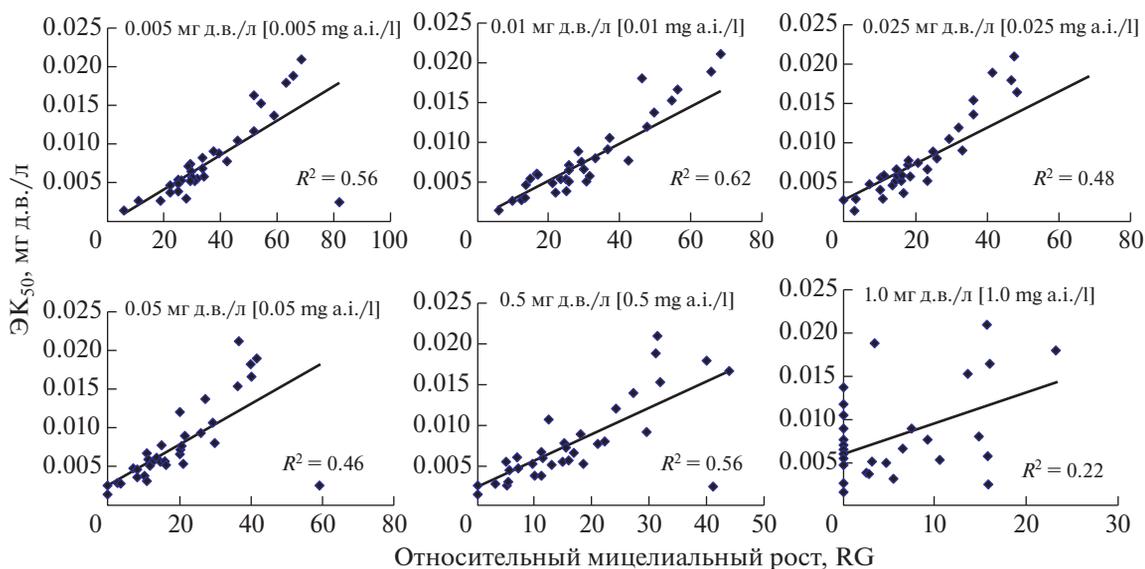


Рис. 2. Линейные регрессионные зависимости между ЭК₅₀ и относительным ростом мицелия (RG) изолятов базовой популяции *Venturia inaequalis*, оцененные для шести концентраций дифеноконазола.

Все шесть проверенных концентраций дифеноконазола обеспечивали линейное соответствие между ЭК₅₀ и относительным ростом изолятов (RG) первой исходной популяции (рис. 2). Однако концентрация 0.01 мг д.в./л показала самое высокое значение R² (0.62), поэтому эта концентрация была выбрана в качестве единичной оценочной концентрации. R² – это показатель качества регрессионной модели и чем он выше, тем лучше прогностические свойства модели. R² не может быть больше 1, однако при его значениях меньше 0.5 адекватность такой модели следует ставить под вопрос.

Полученные на основе подобранной в нашем исследовании диагностической концентрации значения RG статистически значимо различались ($P < 0.001$) среди трех изученных популяций (табл. 3). Изоляты с RG ≥ 70% присутствовали только в популяциях патогена Pop2 и Pop3, выделенных из садов с использованием дифеноконазола. Причем уровень устойчивых изолятов по этому показателю был выше в популяции Pop2, по сравнению с Pop3, в 1.8 раза. По средним значениям RG исходная популяция отличалась от популяций Pop2 и

Pop3 в 2.8 и 2.4 раза, а между собой они различались только в 1.2 раза. В целом, ранжирование популяций по чувствительности к дифеноконазолу, оцененное с помощью диагностической концентрации и ЭК₅₀, совпало. Исходная популяция была наиболее чувствительной к дифеноконазолу, популяция Pop2 – наименее, в то время как Pop3 заняла промежуточное положение. Таким образом, концентрация дифеноконазола в 0.01 мг/л может быть использована для мониторинга развития к нему устойчивости возбудителя парши яблони в садах Краснодарского края.

ОБСУЖДЕНИЕ

Практика использования фунгицидов DMI, показала, что полевая устойчивость к ним может развиваться и возрастать после нескольких лет их интенсивного использования (Kuck, 2002). По данным Г.В. Якубы, использование препарата Скор, КЭ в течение семи лет для обработки яблони в фазы “окончание цветения”, “величина плода лещина” и “величина плода грецкий орех” приводило к постепенному снижению биологиче-

Таблица 3. Чувствительность популяций *Venturia inaequalis*, оцененная с использованием относительного роста мицелия (RG) на фоне дискриминантной концентрации фунгицида (0.01 мг/л)

Популяция	Среднее RG **	Max RG	Min RG	RG ≥ 70, %
Pop1	31	68	6	0
Pop2	88	100	61	97
Pop3*	73	100	50	54.7

Примечание. *Кратность обработок дифеноконазолом в программе защиты сада за сезон составляла 4 раза. **Различия между средними значениями RG на основе теста Краскела–Уоллиса значимы при $p < 0.001$.

ской эффективности защиты от парши до 70%, а препарата Импакт, КЭ (д.в. флутриафол) – до 30% (Yakuba, 2013).

В основе резистентности к пестицидам лежит общебиологический принцип приспособления живых организмов. Развитие устойчивости происходит под воздействием фунгицида в результате отбора им резистентных фенотипов и элиминации чувствительных; чем сильнее воздействие токсиканта на патоген, тем интенсивнее протекает отбор. Постепенно происходит снижение его действия на объект борьбы. Как только частота встречаемости таких фенотипов в популяции достигнет достаточно высокой величины, наблюдается потеря эффективности препарата или снижение длительности его токсического действия (Дуаков, 1998). Проследить развитие резистентности к фунгициду в контактирующей с ним популяции можно, оценив ее чувствительность относительно исходной популяции патогена (Сох, 2015).

В нашем исследовании в качестве исходной использовалась популяция *V. inaequalis*, паразитирующая на дикой яблоне восточной в естественных ее произрастаниях в предгорьях Западного Кавказа. Полученное в текущей работе среднее значение ЭК₅₀ для не испытывавшей воздействие дифеноконазола популяции составило 0.0078 мг/л. Это значение было выше полученного для такого типа популяции из Восточного побережья США – 0.002 мг/л (Villani et al., 2015), но ниже значений для чилийской, уругвайской и немецкой популяций – 0.017, 0.0286, 0.090 мг/л (Kunz, 1998; Henríquez et al., 2011; Mondino et al., 2015). Наиболее близким к полученному результату было среднее ЭК₅₀ для итальянской исходной популяции патогена – 0.0075 мг/л (Fiaccadori, 2017). Как отмечали Виллани и соавторы (Villani et al., 2015), частота изолятов с пониженной чувствительностью к фунгициду в исходной популяции может иметь значение для скорости развития устойчивости к дифеноконазолу в регионе. Изоляты со значением ЭК₅₀ выше среднего для популяции должны иметь более высокую вероятность выживания при применении фунгицида, по сравнению с чувствительными к нему изолятами.

Фактор разделения, показывающий размах вариации значений ЭК₅₀ для оцененной нами исходной популяции, составил 14 и был ниже этого показателя в популяциях из США и Чили (Henríquez et al., 2011; Villani et al., 2015). При этом нами было отмечено увеличение разброса значений ЭК₅₀ в популяциях, контактировавших с дифеноконазолом. Анализ результатов показал, что увеличение размаха этих значений в популяции Pop3 происходило, в основном, за счет возрастания доли устойчивых изолятов, тогда как в популяции Pop2 – за счет снижения количества чувствительных. Такие же особенности были отмечены для двух уругвайских популяций патогена (Mondino

et al., 2015). В другой работе фактор разделения в исходной популяции, наоборот, был выше, чем в обрабатываемых популяциях (Henríquez et al., 2011).

В целом, нами было выявлено повышение средних значений ЭК₅₀ в обрабатываемых популяциях, по сравнению с исходной, показывающее снижение чувствительности к фунгициду. Так, для популяции Pop2 оно составило 0.2500 мг/л, а для Pop3 – 0.1242 мг/л. Степень снижения или сдвиг чувствительности популяции, испытывающих фунгицидный прессинг, относительно исходной, выражают в виде показателя резистентности (RF). Ожидаемо он для второй популяции оказался выше, чем для третьей, составив 32 и 16 соответственно. Сдвиг чувствительности в популяциях, контактировавших с фунгицидом, был показан во многих исследованиях. Показанные нами RF оказались на уровне или выше продемонстрированных в ряде работ: 4.7 (Henríquez et al., 2011); 6.6 и 11.74 (Mondino et al., 2015); 9.2 и 24.0 (Fiaccordi, 2017).

Какие-то конкретные величины RF не являются условием того, что популяция будет устойчива. Для выявления такой величины в каждом случае для определенного фунгицида необходимо сопоставление реальной его эффективности в саду с показателем RF. В исследованных нами садах ранее проведенная оценка эффективности дифеноконазола в течение семи лет использования показала снижение его токсического действия с 15 суток до пяти–шести суток (Yakuba, 2013), что проявилось в полученных нами значениях коэффициента резистентности, показывающего значительное увеличение доли устойчивых фенотипов в краснодарской популяции *V. inaequalis*. Между тем, сокращение интервалов между опрыскиваниями фунгицидом позволяет поддерживать его эффективность на достаточном уровне для контроля заболевания: около 90%. В опытном саду Нью-Йоркской сельскохозяйственной экспериментальной станции, который характеризовался стабильной практической устойчивостью к миклобутанилу, дифеноконазол обеспечивал высокий уровень контроля парши (> 90%) после четырех ежегодных применений фунгицида в течение семи лет (Сох et al., 2008). Смит и соавторы (Smith et al., 1991) сообщали, что потеря активности фунгицидов группы деметилирования стерinov в популяциях возбудителя парши яблони происходила при RF более 3, однако это не касалось дифеноконазола. Предполагается, что устойчивость некоторых ДМ1-фунгицидов является количественной или дозозависимой, например, дифеноконазол и фенбуконазол обладают более высокой внутренней активностью в отношении *V. inaequalis*, чем флутриафол или миклобутанил (Сох, 2015).

Отличия в значениях RF полученные нами для двух “фунгицидных” популяций, могут быть обусловлены различиями в агротехнических характеристиках садов, в которых они отбирались. Так популяция Pop2, которая имела наибольший сдвиг чувствительности, была отобрана из более старого сада с менее плотной схемой посадки. Такие характеристики сада могут иметь более высокие риски развития резистентности патогена к фунгициду в силу более длительного контакта его популяции с ним и меньшей технологичности при обработке препаратом деревьев большего размера. В исследованиях американских ученых была показана зависимость между возрастом сада и уровнем сдвига чувствительности возбудителя парши яблони к фунгицидам DMI (Pfeufer, Ngugi, 2012).

Мониторинг устойчивости к фунгицидам на основе значений $ЭК_{50}$ очень трудоемок и предполагает проверку чувствительности большого количества изолятов к нескольким концентрациям пестицида, что затрудняет использование данного подхода для широкого скрининга признака в промышленных садах. В связи с этим в ряде исследований был использован упрощенный тест на чувствительность, основанный на относительном росте мицелия (RG) на дискриминантной дозе фунгицида (Köller et al., 1991; Smith et al., 1991; Seyran et al., 2010). Величина RG позволяет оценивать чувствительность к фунгицидам у штаммов *V. inaequalis* с использованием всего одной концентрации антимикотика. На данный момент не существует определенного стандартизированного метода выбора подходящей единичной концентрации (дискриминантной дозы) для выявления устойчивых штаммов в популяции. В первых исследованиях с использованием дискриминантной концентрации таковой считали концентрацию, близкую, но немного превышающую, среднее значение $ЭК_{50}$ базовой популяции (Köller et al., 1991; Smith et al., 1991). В работе Мондино и соавторов (Mondino et al., 2015) единичная оценочная концентрация (SAC) определялась путем подбора линейной регрессии между $ЭК_{50}$ и RG изолятов при каждой концентрации и оценки соответствия линий регрессии. С использованием второго подхода нами была определена концентрация 0.01 мг д.в./л, имевшая самый высокий показатель качества регрессионной модели — R^2 . Полученная концентрация была близка к среднему значению $ЭК_{50}$ изученной нами исходной популяции, немного его превышая. Таким образом, она соответствовала величине при эмпирическом подборе в первом подходе.

В научной литературе сообщается о более высоких значениях дискриминационной концентрации, чем были получены нами. Так, Хенрикес и соавторы (Henriquez et al., 2011) предложили концентрацию 0.04 мг д.в./л, а Мондино и соавторы (Mondino et al., 2015) — 0.05 мг д.в./л. Разные авто-

ры называют описанную выше дозировку для оценки чувствительности к фунгицидам: дискриминационной дозой (DD), единичной оценочной (SAC) или мониторинговой концентрациями (Köller et al., 1991; Smith et al., 1991; Seyran et al., 2010; Henriquez et al., 2011). Как резонно отмечают Мондино и соавторы (Mondino et al., 2015), этот подход не позволяет определить критические значения чувствительности, обусловленные нарушением контроля патогена, и используемые концентрации не являются по сути дискриминационными. Однако сопоставление результатов чувствительности *in vitro* с данными полевой устойчивости дает необходимую информацию для выбора дискриминационного порога. В качестве такого порога нами было выбрано значение RG в 70%. Это значение позволило разделить изученные популяции по чувствительности к фунгициду. В исходной популяции изоляты с $RG > 70\%$ не встречались, тогда как доля таких изолятов в “фунгицидных” популяции составила 97% для популяции Pop2 и 54.7% для популяции Pop3 (табл. 3). Сходные результаты при этом пороге получили уругвайские исследователи: доля изолятов с $RG > 70\%$ в двух коммерческих садах составляла 39.4 и 63.6% (Mondino et al., 2015). То же пороговое значение ранее использовали Пфейфер и Нгуги (Pfeufer, Ngugi, 2012). Кёллер и соавторы (Köller et al., 1997), используя более высокий функциональный порог ($RG = 80\%$), наблюдали увеличение доли устойчивых изолятов в садах с практической резистентностью к DMI фунгицидам в сравнении с эффективно контролируемой популяцией.

Проведенное нами исследование показало снижение чувствительности популяций возбудителя парши из промышленных насаждений яблони в двух точках Краснодарского края, в сравнении с базовой чувствительностью дикой популяции патогена, собранной в предгорьях Западного Кавказа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые для Краснодарского края в экспериментах *in vitro* путем оценки показателя $ЭК_{50}$ была оценена чувствительность исходной популяции возбудителя парши яблони. В 2019–2020 гг. установлено развитие резистентности к дифеноконазолу в популяциях *V. inaequalis* из промышленных садов относительно исходной популяции, благодаря увеличению в них доли резистентных фенотипов. Предложена дискриминационная концентрация этого фунгицида, основанная на анализе относительного роста (RG) мицелия гриба, которая позволяет упростить мониторинг чувствительности *V. inaequalis* к дифеноконазолу в садах: 0.01 мг д.в./л. Получены сопоставимые результаты использования значений $ЭК_{50}$ и RG при этой дискриминационной дозе. Повышение доли изоля-

тов *V. inaequalis* со сниженной чувствительностью к дифеноконазолу согласуется с данными мониторинга его эффективности в саду, которая снизилась с 99 до 90% за семилетний период использования фунгицида. Также имеются данные об уменьшении периода его токсического действия до пяти–шести суток. Проведенное исследование показывает необходимость дальнейшего мониторинга чувствительности к дифеноконазолу более значительного объёма популяции возбудителя заболевания в садах Краснодарского края.

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ и администрации Краснодарского края, грант № 19-416-230070 p_a, в рамках государственного задания № АААА-А19-119051490016-9.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Chapman K.S., Sundin G.W., Beckerman J.L. Identification of resistance to multiple fungicides in field populations of *Venturia inaequalis*. *Plant Dis.* 2011. V. 95. P. 921–926.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-12-10-0899>
- Cox K.D. Fungicide resistance in *Venturia inaequalis*, the causal agent of apple scab, in the United States. *Fungicide Resistance in Plant Pathogens*. Springer, Tokyo, 2015. P. 433–447.
https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_27
- Cox K.D., Russo N.L., Villani S.M. et al. QoI qualitative resistance and CYP51A1 upstream anomalies in NY populations of the apple scab pathogen *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*. 2008. V. 98 (6). P. S42.
<https://apsjournals.apsnet.org/doi/pdf/10.1094/PDIS.2001.85.10.1036>
- Dyakov Yu.T. Population biology of phytopathogenic fungi. Muravey, Moscow, 1998.
- Fiaccadori R. Researches on methodologies to verify reduced sensitivities of *Venturia inaequalis* in field to difenoconazole and first indications of a survey in Italy. *Am. J. Plant Sciences*. 2017. V. 8 (09). P. 2056–2068.
<https://doi.org/10.4236/ajps.2017.89138>
- Finney D.J. Probit analysis. Cambridge, 1971.
- FRAC Code List. Fungicides sorted by mode of action (including FRAC Code numbering). 2018. P. 1–14.
<http://www.phi-base.org/images/fracCodeList.pdf>
- Gouot J.M. Characteristics and population dynamics of *Botrytis cinerea* and other pathogens resistant to dicarboximides. In: *Fungicide Resistance in North America*. St. Paul, Minnesota, 1994. P. 53–55.
- Henríquez Sáez J., Sarmiento O., Alarcón P. Sensitivity of *Venturia inaequalis* Chilean isolates to difenoconazole, fenarimol, mancozeb, and pyrimethanil. *Chilean J. Agric. Res.* 2011. V. 71 (1). P. 39–44.
<https://doi.org/10.4067/S0718-58392011000100005>
- Holb I.J., Heijne B., Withagen J.C.M. et al. Dispersal of *Venturia inaequalis* ascospores and disease gradients from a defined inoculum source. *J. Phytopathol.* 2004. V. 152. P. 639–646.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2004.00910.x>
- Köller W., Parker D.M., Reynolds K.L. Baseline sensitivities of *Venturia inaequalis* to sterol demethylation inhibitors. *Plant Dis.* 1991. V. 75. P. 726–728.
https://www.apsnet.org/publications/PlantDisease/BackIssues/Documents/1991Articles/PlantDisease75n07_726.PDF
- Köller W., Parker D.M., Turechek W.W. et al. A two-phase resistance response of *Venturia inaequalis* populations to the QoI fungicides kresoxim-methyl and trifloxystrobin. *Plant Dis.* 2004. V. 88. P. 537–544.
<https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.5.537>
- Köller W., Scheinpflug H. Fungal resistance to sterol biosynthesis inhibitors: A new challenge. *Plant Disease*. 1987. V. 71. P. 1066–1074.
- Köller W., Wilcox W.F., Barnard J. et al. Detection and quantification of resistance of *Venturia inaequalis* populations to sterol demethylation inhibitors. *Phytopathology*. 1997. V. 87. P. 184–190.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO.1997.87.2.184>
- Kuck K.H. DMI Fungicides: 20 Years of experience with resistance development and resistance management. In: *Modern fungicides and antifungal compounds III*. Verlag Th. Mann GmbH and Co. KG, Gelsenkirchen, 2002, pp. 21–28.
- Kunz S., Deising H., Mendgen K. Acquisition of resistance to sterol demethylation inhibitors by populations of *Venturia inaequalis*. *Phytopathology*. 1997. V. 87 (12). P. 1272–1278.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO.1997.87.12.1272>
- Lahlali R., Moinina A., Ezrari S. et al. Apple scab disease severity in the Sais Region of Morocco and its sensitivity to three commercial fungicides. *Notulae Scientia Biologicae*. 2019. Vol. 11 (2). P. 249–257.
<https://doi.org/10.15835/nsb11210434>
- Levitin M.M., Gagkaeva T.Yu. On the sensitivity of the fungus *Venturia inaequalis* to the fungicide Scor. In: *The current state of the problem of resistance of pests, pathogens and weeds to pesticides in Russia and neighboring countries at the turn of the XXI century: Proceedings of the 9th meeting*. SPb., 2000. P. 58–59 (in Russ.).
- Lobodina E.V., Astapchuk I.L., Nasonov A.I. The sensitivity of the population of the causative agent of apple scab *Venturia inaequalis* to difenoconazole. *Nauchnyye trudy Severo-Kavkazskogo federalnogo nauchnogo tsentra sadovodstva, vinogradarstva, vinodeliya*. 2019. V. 26. P. 165–169 (in Russ.).
https://www.kubansad.ru/media/uploads/files/nauchnye_trudy_skzniisiv/tom_26/31.pdf
- MacHardy W.E., Gadoury D.M., Gessler C. Parasitic and biological fitness of *Venturia inaequalis*: relationship to disease management strategies. *Plant Disease*. 2001. V. 85 (10). P. 1036–1051.
- Mondino P., Casanova L., Celio A. et al. Sensitivity of *Venturia inaequalis* to Trifloxystrobin and Difenoconazole in Uruguay. *J. Phytopathol.* 2015. Vol. 163 (1). P. 1–10.
<https://doi.org/10.1111/jph.12274>
- Nasonov A.I. New method of producing of *Venturia inaequalis* culture from ascospores. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2019. V. 53 (1). P. 46–48 (in Russ.).
<https://doi.org/10.1134/S0026364819010094>

- Nasonov A.I., Suprun I.I.* Apple scab: peculiarities of the causal agent and the pathogenesis. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2015. V. 49 (5). P. 275–285 (in Russ.).
- Pfeufer E.E., Ngugi H.K.* Orchard factors associated with resistance and cross resistance to sterol demethylation inhibitor fungicides in populations of *Venturia inaequalis* from Pennsylvania. *Phytopathology*. 2012. V. 102 (3). P. 272–282.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-11-0117>
- Seyran M., Brenneman T.B., Stevenson K.L.* A rapid method to monitor fungicide sensitivity in the pecan scab pathogen *Fusicladium effusum*. *Crop Prot.* 2010. V. 29. P. 1257–1263.
<https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.07.016>
- Smith F.D., Parker D.M., Köller W.* Sensitivity distribution of *Venturia inaequalis* to flusilazole: Baseline sensitivity and implications for resistance monitoring. *Phytopathology*. 1991. V. 81. P. 392–396.
- Stevic M., Vuksa P., Elezovic I.* Resistance of *Venturia inaequalis* to dimethylation inhibiting (DMI) fungicides. *Žemdirbystė=Agriculture*. 2010. V. 97. P. 65–72.
- Smolyakova V.M.* Diseases of fruit trees in the south of Russia. Krasnodar, 2000 (in Russ.).
- Tyuterev S.L.* Mechanisms of action of fungicides on phytopathogenic fungi. SPb., 2010 (in Russ.).
- Villani S.M., Biggs A.R., Cooley D.R. et al.* Prevalence of myclobutanil resistance and difenoconazole insensitivity in populations of *Venturia inaequalis*. *Plant Dis.* 2015. V. 99. P. 1526–1536.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-01-15-0002-RE>
- Yakuba G.V.* Ecologized protection of apple scab in the face of climate change: monografiya. Krasnodar, 2013 (in Russ.).
- Дьяков Ю.Т. (Dyakov)* Популяционная биология фитопатогенных грибов. Москва: Муравей, 1998. 381 с.
- Левитин М.М., Гагкаева Т.Ю. (Levitin, Gagkaeva)* О чувствительности гриба *Venturia inaequalis* к фунгициду скор // Материалы девятого совещания: Современное состояние проблемы резистентности вредителей, возбудителей болезней и сорняков к пестицидам в России и сопредельных странах на рубеже XXI века. СПб, 2000. С. 58–59.
- Лободина Е.В., Астапчук И.Л., Насонов А.И. (Lobodina et al.)* Чувствительность популяции возбудителя парши яблони *Venturia inaequalis* к дифеноконазолу // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019. Т. 26. С. 165–169.
- Насонов А.И. (Nasonov)* Новый способ получения культуры *Venturia inaequalis* из аскоспор. Микология и фитопатология. 2019. Т. 53. № 1. С. 46–48.
<https://doi.org/10.1134/S0026364819010094>
- Насонов А.И., Сунрун И.И. (Nasonov, Surgun)* Парша яблони: особенности возбудителя и патогенеза // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49. № 5. С. 275–285.
- Смолякова В.М. (Smolyakova)* Болезни плодовых пород юга России. Краснодар: Весть, 2000. 192 с.
- Тютерева С.Л. (Tyuterev)* Механизмы действия фунгицидов на фитопатогенные грибы. СПб., Нива, 2010. 172 с.
- Якуба Г.В. (Yakuba)* Экологизированная защита яблони от парши в условиях климатических изменений: Монография. Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013. 213 с.

Sensitivity of the Krasnodar Population of *Venturia inaequalis* to Difenoconazole, an Inhibitor of Sterol Demethylation

A. I. Nasonov^{a,#}, G. V. Yakuba^a, and I. L. Astapchuk^a

^a North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 350901 Krasnodar, Russia

[#]e-mail: nasoan@mail.ru

Apple scab is an economically significant disease of apple orchards, controlled mainly by monosite fungicides. Both in the world and in the region, there are cases of the emergence of resistance of *Venturia inaequalis* to sterol synthesis inhibitors (DMI-fungicides). The relevance of the work is associated with the relatively high risk of developing resistance in the pathogen to this group of fungicides and the lack of information on changes in the local population of the pathogen under the influence of difenoconazole. The sensitivity to difenoconazole of three populations of the causative agent of apple scab, *V. inaequalis*, from Krasnodar Territory, was studied. One of the populations was the baseline, which had never been exposed to the action of a fungicide collected in natural growths of the eastern apple tree (*Malus orientalis*) in the foothills of the Western Caucasus. The other two populations were selected from the commercial orchards of *M. domestica* Borkh. cultivars Renet Simirenko, in which a program of fungicidal treatments took place, including drugs with the active ingredient difenoconazole or its generics. All populations differed in the place of selection. Monoconidial or monoascospore isolates of the pathogen were isolated from fresh symptomatic leaves or leaf litter with fruiting bodies of the fungus. In a series of in vitro experiments, the effective 50% dose (ED₅₀ or EC₅₀) of monospore cultures of the pathogen was estimated, the dose at which a twofold decrease in mycelium growth occurs, at six concentrations of difenoconazole (the drug Score 250 EC, Syngenta, Switzerland): 0.005; 0.01; 0.025; 0.05; 0.5 and 1 mg of active ingredient per litre (a.i. per L). ED₅₀ was determined using probit regression analysis. The total number of studied isolates was 120. The discriminatory dose or a single-assessment concentration (SAC) was determined by fitting a linear regression between ED₅₀ and relative growth (RG) of isolates for each estimated fungicide concentration and comparing the quality of fit of the regression lines. The average ED₅₀ value for the baseline population was 0.0078, for

the orchard ones – 0.12 and 0.25 mg a.i. per L. All populations, according to ED₅₀ data based on the Kruskal–Wallis rank sum test, had differences at the P < 0.001 level. In both agroecotic populations, a decrease in sensitivity to the fungicide was observed, their resistance factors (RF) were 16 and 32. Orchard populations also differed in the ratio and proportion of susceptible isolates and isolates with reduced sensitivity. Also, in this work, a discriminatory dose for a simplified laboratory monitoring of the sensitivity of *Venturia inaequalis* to difenoconazole is proposed based on the analysis of the relative growth (Relative Growth – RG) of the mycelium, which was 0.01 mg a.i. per L. Comparable results were obtained using the ED₅₀ and RG values at this discriminatory dose. For one of the orchards populations, the proportion of isolates above the threshold value RG > 70% was 97%. This is the first study of the sensitivity of *V. inaequalis* to one of the DMI-fungicides, with the calculation of the average ED₅₀, in Russia. The obtained results show a significant deviation in the sensitivity to difenoconazole in populations of the scab pathogen from industrial orchards relative to the local baseline population.

Keywords: apple scab, baseline sensitivity, discriminatory dose, ED₅₀, fungicide resistance, *Malus orientalis*