

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 582.284.5 : 577.152.1

© Н. В. Белова, Н. В. Псурцева, А. А. Кияшко

ФАКТОРЫ РЕГУЛЯЦИИ ЛАККАЗНОЙ АКТИВНОСТИ
БАЗИДИОМИЦЕТОВBELOVA N. V., PSURTSEVA N. V., KIYASHKO A. A.
BASIDIOMYCETES LACCASE ACTIVITY REGULATION FACTORS

Многочисленные исследования лигнинразрушающих грибов показали их способность синтезировать лакказы (benzenediol:oxygen oxidoreductase, EC 1.10.3.3) — гликозилированные медьсодержащие белки (окислительные ферменты вторичного обмена). Наличие лакказ отмечено в основном у базидиальных грибов класса *Basidiomycetes*, хотя эти ферменты также обнаружены в некоторых группах аскомицетов и несовершенных грибов. По имеющимся на сегодня данным (Miklashvili et al., 2004; Baldrian, 2006; Belova et al., 2006; Yamac et al., 2007), синтез лакказ характерен для представителей более чем 50 родов 27 семейств агарикоидных и афиллофороидных базидиомицетов (см. таблицу). Сведения о присутствии лакказ у этих организмов используются в качестве таксономически значимых признаков (Nobles, 1965; Stalpers, 1978; Magt, 1979; Hutchison, 1990). Место активных продуцентов окислительных ферментов в современной системе грибов обсуждается в работе И. В. Змитровича с соавторами (2007). Наибольшей активностью лакказ среди базидиомицетов характеризуются ксилотрофы и подстилочные сапротрофы, которые осуществляют гумификацию органических веществ, образующихся в результате разрушения растительного опада, и продуктов ферментативной деструкции древесины (Мухин 1993; Sethurama. et al., 1999; Ghosh et al., 2003). Одним из возможных объяснений высокой активности перечисленных трофических групп может быть экспериментально установленная новая физиологическая функция лакказы — участие в образовании гуминоподобных веществ, которые по своим физико-химическим характеристикам оказались близки к природным гуминовым кислотам почв (Королева, 2006; Королева и др., 2007).

Лакказы способны, используя молекулярный кислород, окислять не только фенольные, но и разнообразные неароматические соединения. Они являются перспективной группой ферментов для широкого практического применения в текстильном, бумажном и деревоперерабатывающем производствах (Гаврилова и др., 2002; Duran et al., 2002; Артемов и др., 2006). О перспективах использования лакказ говорит ряд отечественных и зарубежных запатентованных разработок (Скоробогатко и др., 1992; Nattakka et al., 2003; Попов и др., 2005). Большое внимание, уделяемое в настоящее время охране окружающей среды и здоровью человека, вызвало развитие направления, именуемого «зеленая химия», которое сосредоточено на решении проблемы эффективной утилизации растительных отходов и обеззараживании сточных вод, а также на контроле применения химических реактивов и создании возможности их вторичного использования. Особое значение при этом получили исследования, связанные с применением биокатализа, и в частности окислительных ферментов (Ran et al., 2008; Sheldon, 2008). В связи с биотехнологической значимостью грибных лакказ широко

**Таксономическая принадлежность базидиомицетов,
характеризующихся лакказной активностью**
[по: Koroljeva (Skorobogat'ko) et al., 1998; Koroleva et al., 2002;
Mikiashvili, 2004; Baldrian, 2006; Belova et al., 2006; Мясоедова и др., 2008, и др.]

Порядки	Семейства	Виды
<i>Agaricales</i>	<i>Agaricaceae</i>	<i>Agaricus altipes</i> [= <i>A. aestivalis</i>], <i>A. arvensis</i> , <i>A. bisporus</i> , <i>A. blazei</i> , <i>Chlorophyllum rhacodes</i> [= <i>Macrolepiota rhacodes</i>], <i>Coprinus congregatus</i> , <i>Leucoagaricus naucinus</i> [= <i>Lepiota naucina</i>], <i>Macrolepiota procera</i>
	<i>Bolbitiaceae</i>	<i>Agrocybe dura</i> , <i>A. praecox</i> , <i>Panaeolus papilionaceus</i> , <i>P. sphinctrinus</i>
	<i>Coprinaceae</i>	<i>Coprinopsis cinerea</i> [= <i>Coprinus cinereus</i>], <i>C. friesii</i> [= <i>Coprinus friesii</i>]
	<i>Marasmiaceae</i>	<i>Armillaria mellea</i> , <i>Lentinula edodes</i> , <i>Rhodocollybia butyracea</i> [= <i>Collybia butyracea</i>], <i>Oudemansiella mucida</i>
	<i>Pleurotaceae</i>	<i>Pleurotus eryngii</i> , <i>P. floridanus</i> , <i>P. ostreatus</i> , <i>P. pulmonarius</i>
	<i>Pluteaceae</i>	<i>Volvariella volvacea</i>
	<i>Schizophyllaceae</i>	<i>Schizophyllum commune</i>
	<i>Strophariaceae</i>	<i>Kuehneromyces mutabilis</i> [= <i>Pholiota mutabilis</i>], <i>Pholiota aurivella</i> , <i>P. highlandensis</i> , <i>P. nameko</i> , <i>Stropharia coronilla</i> , <i>S. rugosoannulata</i>
	<i>Tricholomataceae</i>	<i>Clitocybe nebularis</i> [= <i>Lepista nebularis</i>], <i>Gymnopus dryophilus</i> [= <i>Collybia dryophila</i>], <i>Macrocybe gigantea</i> [= <i>Tricholoma giganteum</i>], <i>Mycena galopus</i> , <i>Pseudohiatula ohshimae</i>
	<i>Auriculariales</i>	<i>Auriculariaceae</i>
<i>Cantharellales</i>	<i>Cantharellaceae</i>	<i>Cantharellus cibarius</i>
<i>Hymenochaetales</i>	<i>Hymenochaetaeaceae</i>	<i>Phellinus noxius</i> , <i>Phylloporia ribis</i> [= <i>Phellinus ribis</i>]
<i>Polyporales</i>	<i>Ganodermataceae</i>	<i>Ganoderma applanatum</i> , <i>G. lucidum</i>
	<i>Hapalopilaceae</i>	<i>Bjerkandera adusta</i> , <i>Ceriporiopsis subvermispora</i>
	<i>Meripilaceae</i>	<i>Abortiporus biennis</i> , <i>Rigidoporus microporus</i> [= <i>R. lignosus</i>], <i>Fomes lignosus</i>], <i>R. ulmarius</i>
	<i>Meruliaceae</i>	<i>Merulius tremellosus</i> [= <i>Phlebia tremellosa</i>], <i>Phlebia radiata</i>
	<i>Phanerochaetaeaceae</i>	<i>Phanerochaete chrysosporium</i> , <i>Ph. flavidopalba</i>
	<i>Polyporaceae</i>	<i>Dichomitus squalens</i> [= <i>Polyporus anceps</i>], <i>Cerrena unicolor</i> , <i>Corioloopsis caperata</i> [= <i>C. fulvocinnerea</i>], <i>C. gallica</i> , <i>C. floccosa</i> [= <i>Corioloopsis rigida</i>], <i>Fomes fomentarius</i> , <i>Funalia trogii</i> [= <i>Trametes trogii</i>], <i>Lentinus sajor-caju</i> [= <i>Pleurotus sajor-caju</i>], <i>L. strigosus</i> , <i>L. tigrinus</i> [= <i>Panus tigrinus</i>], <i>Polyporus arcularius</i> [= <i>Polyporus anisoporus</i>], <i>P. ciliatus</i> , <i>Pycnoporus cinnabarinus</i> , <i>P. coccineus</i> , <i>P. sanguineus</i> [= <i>Trametes sanguinea</i>], <i>Trametes gibbosa</i> , <i>T. hirsuta</i> [= <i>Coriolus hirsutus</i>], <i>T. maxima</i> [= <i>Cerrena maxima</i>], <i>T. ochracea</i> [= <i>T. multicolor</i>], <i>T. pubescens</i> [= <i>Coriolus pubescens</i>], <i>Trametes</i> sp. strain AH28-2, <i>T. versicolor</i> [= <i>Coriolus versicolor</i>], <i>T. villosa</i> [= <i>Polyporus pinsitus</i>], <i>Trichaptum abietinum</i>
	<i>Steccherinaceae</i>	<i>Junghuhnia lacera</i> [= <i>J. separabilima</i>], <i>Steccherinum ochraceum</i>
<i>Russulales</i>	<i>Hericiaceae</i>	<i>Hericium erinaceus</i>
	<i>Russulaceae</i>	<i>Lactarius piperatus</i>
	<i>Stereaceae</i>	<i>Xylobolus frustulatus</i>
<i>Thelephorales</i>	<i>Thelephoraceae</i>	<i>Thelephora terrestris</i>

Примечание. Таксоны расположены в соответствии с системой, принятой в 9-м издании Словаря грибов Айнсворта и Бисби (Kirk et al., 2001).

изучаются их структурные особенности, биохимические и каталитические свойства (Baldrian, 2006). К значительным достижениям последних лет можно отнести исследования по расшифровке пространственных структур некоторых лакказ (Ребриков и др., 2006; Lyashenko et al., 2006). Однако анализ отечественных и зарубежных публикаций показал, что круг вопросов, связанных с регуляцией биосинтеза ферментов данной группы у базидиомицетов, получил активное изучение лишь в последнее десятилетие. В этот период были проведены многочисленные исследования по индукции синтеза и увеличению активности лакказ у разных видов базидиальных грибов под влиянием как химических соединений, так и условий культивирования.

В настоящей работе предпринята попытка обобщить и систематизировать имеющиеся в литературе данные о влиянии различных факторов — регуляторов биосинтеза лакказ у базидиомицетов при культивировании.

Фенольные соединения и аналоги структурных производных лигнина

Многочисленные эксперименты по культивированию базидиомицетов с использованием лигнина, его аналогов и производных показали, что эти соединения оказывают неодинаковое воздействие на активность оксидаз у разных видов грибов. Нативный лигнин, по-видимому, не является необходимым индуктором для синтеза лакказ. Кроме того, некоторые грибы белой гнили неспособны использовать его как единственный источник питания. Так, при культивировании *Trametes versicolor* на «голодном» агаре с добавлением лигнина было обнаружено полное отсутствие роста гриба, несмотря на позитивную реакцию этой культуры в тестах на фенол оксидазы (Fausto-Guerra et al., 2002). Однако продукты деградации лигнина могут существенно стимулировать синтез окислительных ферментов базидиомицетов (Рипачек, 1967). В 90-е годы прошлого и в начале нынешнего столетия было доказано, что внесение ароматических веществ — низкомолекулярных аналогов природных лигнинов — во время роста грибов белой гнили на жидких средах вызывает индукцию лакказы. Изучение лакказной индукции выявило значительные отличия в отклике на внесение фенольных соединений у различных видов и штаммов базидиомицетов. Например, продукцию лакказы у *Trametes* sp. 1—62 стимулировали девять фенольных соединений: *p*-кумаровая, феруловая, 3,5-дигидробензойная кислоты, гваякол, сирингол, *p*-метоксифенол, пирокатехол, флороглюцинол и сирингалдазин в различных концентрациях. Лучшими индукторами из них были *p*-кумаровая кислота и гваякол, дающие многократное увеличение активности лакказы (Tegton et al., 2004). Вератриловый спирт и вератровая кислота оказывали избирательный эффект на ферментативную активность у разных видов базидиомицетов. Так, у штаммов *Cerrena unicolor* эти вещества повышали активность лакказы до 10 nkat/ml^{-1} , тогда как у изолятов *Abortiporus biennis*, *Funalia trogii* [= *Trametes trogii*] и *Trametes gibbosa* она оставалась невысокой, в пределах $1.0\text{--}0.5 \text{ nkat/ml}^{-1}$ (Vares, Hattaka, 1997). У штаммов *Pycnoporus sanguineus* синтез лакказ индуцировали феруловая и *p*-оксибензойная кислоты, а также вератриловый и конифероловый спирты, однако наивысший эффект давала добавка 2,5-ксилидина, увеличившая активность вдвое, а продуктивность более чем в 30 раз (Lomascolo et al., 2002). Для культуры *Trametes versicolor* в одних исследованиях наиболее эффективными индукторами были катехол и фенол, причем последний в концентрации 10 мг/л повышал активность лакказы более чем в 12 раз по отношению к контролю (Pazalhoglu et al., 2005). В других работах наилучший результат показали 1-оксибензотриазол и 2,5-ксилидин, тогда как ни феруловая, ни вератровая кислоты не вызывали индукции лакказы (Collins, Dobson, 1997). У *Grifola frondosa* наибольший положительный эффект был отмечен при добавлении ванилиновой кислоты. Значительную индукцию также оказывали феруловая, вератровая, 4-гидроксибензойная кислоты и 4-гидроксибензальдегид (Xing et al., 2006). Хорошим индуктором для штаммов *Trametes hirsuta* [= *Coriolus hirsutus*] оказался сирингалдазин, при добавлении которого в концентрации 0.10 мкМ активность фермента повысилась в 10 раз. Относительно высокий эф-

фект отмечен также у *о*-толуидина и комплексонов из лигнинов, увеличивших активность на 310 и 450 % соответственно (Скоробогатько и др., 1996). Свыше 40 ароматических соединений индуцировали синтез лакказы у штаммов *Lentinus tigrinus* [= *Panus tigrinus*]. В качестве наиболее действенных веществ среди них были отмечены кониферилловый спирт, диаминобензидин и ванилилацетон (Леонтьевский и др., 1991; Леонтьевский, 2002). Для *Lentinus sajor-caju* [= *Pleurotus sajor-caju*] стимулирующий эффект был достигнут при внесении во время ферментации 2,5-ксилидина, феруловой и вератровой кислот и гидроксисбензотриазола (Soden, Dobson, 2001; Murugesan et al., 2006). Для подстилочного сапротрофа *Mycena galopus*, также как для ксилотрофов *Pycnoporus sanguineus* и *Trametes versicolor*, среди ряда фенольных производных — вератровой, гомовератровой, ванилиновой и анисовой кислот, вератрилового спирта, вератрилового альдегида и 2,5-ксилидина, — наиболее эффективным индуктором лакказ оказался последний (Ghosh et al., 2003).

Наблюдаемые различия в характере действия фенольных веществ объясняются прежде всего индивидуальными свойствами лакказ, синтезируемых разными видами грибов, и их предпочтительностью к определенным структурным изомерам фенольных производных (Baldrian, 2006). Стимулирующее влияние таких соединений, как вератриловый альдегид, вератриловый спирт, 2,5-ксилидин, гомовератровая и *p*-анисовая кислоты, зависело также от их используемых концентраций (Muñoz et al., 1997). Лакказы, как правило, представлены несколькими изозимами, по-разному откликающимися на присутствие конкретных фенольных соединений. Это может приводить как к изменению спектра, так и к увеличению титров ферментов без каких-либо изменений лакказных паттернов (Xing et al., 2006). Даже структурно близкие фенольные соединения оказывают различное влияние на *lcc* генную экспрессию. Как было показано для грибов рода *Trametes*, гваякол и *p*-кумаровая кислота индуцировали *lcc1* и *lcc2*, в то время как феруловая кислота усиливала экспрессию *lcc3* (Tetton et al., 2004). У *Lentinus sajor-caju* [= *Pleurotus sajor-caju*] под влиянием различных фенольных соединений был отмечен разный уровень экспрессии всех изозимных генов (Soden, Dobson, 2001).

Ионы металлов

Наиболее эффективным индуктором лакказ среди ионов металлов оказался Cu[II] (Леонтьевский и др., 1991; Koroljeva et al., 1998). В ростовых экспериментах с внесением в среду ионов двухвалентной меди убедительно показана индукция активности лакказ у таких видов, как *Grifola frondosa*, *Lentinus tigrinus*, *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius*, *Pleurotus* sp., *Trametes hirsuta*, *T. pubescens*, *T. versicolor*, *Volvariella volvacea*. При этом индукционный эффект оказался видоспецифичным и зависел от вносимых концентраций Cu[II]. Так, в опытах с *Pleurotus* sp. добавка меди в количестве 1 мМ увеличивала активность лакказы в 9 раз (Baldrian, Gabriel, 2002), у грибов рода *Trametes* активность лакказ заметно повышалась при добавлении в среду культивирования 2.0 мМ Cu[II] (Galhaup et al., 2002). В экспериментах с *Volvariella volvacea* наиболее эффективной оказалась концентрация 150 мМ (Chen et al., 2004), тогда как для *Grifola frondosa* внесение 300 мМ привело к возрастанию активности в 7 раз (Xing et al., 2006). В процессе твердофазной ферментации *Pleurotus pulmonarius* добавка 25 мМ меди вызывала увеличение активности лакказы в 5 раз (Tychanowicz et al., 2006).

Как правило, положительная регуляция синтеза лакказного белка двухвалентной медью происходит на уровне транскрипции генов лакказы, что было продемонстрировано в экспериментах с *P. ostreatus* и видами рода *Trametes* (Collins, Dobson, 1997; Palmieri et al., 2000; Colao et al., 2004). При добавлении Cu[II] в питательную среду исследователи наблюдали заметное увеличение транскрипционных уровней лакказы, длившееся в случае с *Trametes trogii* в течение 15 мин. При этом экспрессия проходила избирательно как для отдельных (например, *lcc1* и *lcc3* у *Trametes trogii*), так и для всех имеющихся генов *lcc* (в случае с *Pleurotus ostreatus*).

Внесение в среду культивирования ионов других металлов, таких как Ag[1], Hg[II], Pb[II] и Zn[II], напротив, вело к снижению активности лакказ. Исключение составили Cd [II], который в количестве 2 мМ увеличивал активность фермента у штамма *P. ostreatus* в 18.5 раза, и Mn[II], стимулировавший лакказную активность у *P. pulmonarius* при твердофазной ферментации. Добавка ионов Mg[II] при твердофазном культивировании *P. pulmonarius* влияния не оказала (Baldrian, Gabriel, 2002; Tychanowicz et al., 2006).

Субстратный азот

Влияние содержания азота в различных растительных субстратах на скорость их делигнификации базидиальными грибами давно привлекало внимание исследователей.

Экспериментально доказана способность дереворазрушающих грибов к существованию в широком диапазоне содержания азота в субстрате. При этом в условиях азотного голодания грибы образуют мицелий с низким содержанием азота (менее 0.2 %), предпочтительно расходуя его на синтез нуклеиновых кислот и метаболитических продуктов, участвующих в утилизации древесных компонентов (Levi, Cowling, 1969). Исследование продукции лакказ у таких грибов белой гнили, как *Lentinus tigrinus* [= *Panus tigrinus*], *Irpex lacteus*, *Pycnoporus cinnabarinus*, *Trametes hirsuta* [= *Coriolus hirsutus*] и других, показало чувствительность синтеза лакказ к содержанию азота в субстрате. Доказано, что для индукции этого фермента у изучаемых грибов требуются среды, лимитированные по азоту (Леонтьевский, 2002). Однако у *Trametes pubescens* увеличение активности лакказы (до 330 U/ml⁻¹) было достигнуто при росте на оптимизированной среде с большим содержанием пептона — до 10 г/л⁻¹ (Galhaup et al., 2002). У *Ganoderma lucidum* высокая лакказная активность также отмечена на богатой азотом среде (D'Souza et al., 1999). Таким образом, влияние содержания азота в субстрате на активность биосинтеза лакказ может различаться даже у таких близких видов, как *Trametes hirsuta* и *T. pubescens*. В исследованиях по предобработке аммиаком соломы, опилок осины и ряда сельскохозяйственных отходов, используемых для выращивания грибов белой гнили, обогащение азотом приводило к значительному усилению деградации растительных субстратов и увеличению грибной биомассы (Борзаковская и др., 1982). Однако имеются данные, говорящие о том, что при выращивании штаммов на обогащенных азотом средах возрастает только грибная биомасса, при этом увеличение лакказной активности не происходит (Elisashvili et al., 2002). Интересно отметить, что в условиях высокой концентрации азота в среде у эктомикоризного гриба *Piloderma byssinum* экспрессия генов, подобных лакказным генам лигнотрофных грибов, приводила к шестикратному увеличению уровня транскрипции (Chen et al., 2003).

Способ ферментации

Как показали многочисленные эксперименты, способ ферментации (глубинный, поверхностный, на жидких, твердых или полутвердых средах) оказывает существенное влияние на синтез лакказ у базидиомицетов.

В условиях глубокой ферментации на жидких средах базидиомицеты продуцируют голубые лакказы. При твердофазном культивировании штаммов *Agaricus bisporus*, *Lentinus tigrinus* [= *Panus tigrinus*], *Merulius tremellosus* [= *Phlebia tremellosa*], *Phlebia radiata* было обнаружено образование желтых лакказ (Leontievsky et al., 1997).

Активность лакказы у *Syathus stercoreus* при культивировании на жидких средах была выше в условиях стационарной поверхностной культуры, нежели глубокой (Sethuraman et al., 1999). Интересно отметить, что образование внеклеточной лакказы у эктомикоризного гриба *Thelephora terrestris* было отмечено только на жидкой среде.

При этом добавка индукторов не вела к увеличению активности фермента (Kanunfre, Zancan, 1998).

Использование для культивирования твердых сред часто давало неоднозначные результаты. По данным одних авторов (Pickard et al., 1999), даже добавка 2 % соломы в фосфатном буфере к полутвердой среде повышала продукцию лакказы у штамма *Corioliopsis gallica*. Эти результаты согласовывались с наблюдениями других исследователей (D'Souza et al., 1999) для изолятов *Ganoderma lucidum*. При твердофазной ферментации на цитрусовых отходах (мандариновые корки) штаммов *Pleurotus ostreatus* и *Trametes versicolor* также было отмечено повышение лакказной активности по сравнению с погруженным культивированием, достигшее у *T. versicolor* почти 40 % (Mikishvili et al., 2004). Однако при выращивании штамма *Mycena galopus* на зерновой полутвердой среде и на твердой среде из хвойных иголок продукция лакказы не увеличивалась по сравнению с культивированием на жидкой среде (Ghosh et al., 2003).

Способ культивирования также влияет на степень варибельности лакказной активности у разных штаммов одного вида. При выращивании изолятов *Pleurotus ostreatus* на жидких средах диапазон активности лакказы варьировал от 80 до 100 %. Однако в условиях твердофазной ферментации на соломе или на нестерильной почве варибельность активности лакказы значительно снижалась и не превышала 20 % (Baldrian, Gabriel, 2002).

Изучение активности лакказ и транскрипционной регуляции лакказных генов у *Agaricus bisporus* и *Lentinula edodes* [= *Lentinus edodes*] на твердых субстратах (соломенный компост и опилки) показало, что степень экспрессии зависит также от онтогенетической стадии гриба. Максимальная экспрессия была отмечена ко времени полной колонизации субстрата, в то время как фаза развития плодовых тел характеризовалась значительным уменьшением экспрессии (Ohga et al., 1999, 2006; Ohga, Royse, 2001).

Органические растворители

Многие биотехнологические процессы ведутся с использованием органических растворителей, таких как этанол и диметилсульфоксид (ДМСО). Их влияние на ферментативную активность можно рассматривать в качестве значимых регулирующих факторов. Действительно, у *Pycnoporus cinnabarinus* в присутствии этилового спирта наблюдали высокую активность лакказы. В процессе роста штамма этого вида на среде с этанолом (40 г/л⁻¹) экспрессия *lcc1* его собственным промотором или специфической дегидрогеназой (GPD) приводила к значительному увеличению лакказной активности, что отвечало содержанию лакказы 1—1.2 г/л (Alves et al., 2004). Изучение влияния ДМСО на ферментативную активность *Pleurotus ostreatus* показало, что присутствие этого соединения в среде культивирования увеличивало активность лакказы у исследуемого базидиомицета до 29 % (Shar et al., 2006).

Межвидовые взаимодействия организмов

Изучение влияния межвидовых взаимодействий некоторых лакказопозитивных грибов, таких как *Hypholoma fasciculare*, *Phanerochaete velutina*, *Phlebia radiata*, *P. rufa*, *Trametes hirsuta* [= *Coriolus hirsutus*], *Stereum hirsutum*, на продукцию их ферментов показало пространственно-временную гетерогенность лакказной активности. Конфронтация при совместном попарном культивировании штаммов перечисленных видов в ряде случаев сопровождалась изменением их фенолоокислительной активности, вызывающим ограничение роста одного из исследуемых штаммов, например ограничение *Trametes versicolor* в паре с *Phlebia rufa* (White, Boddy, 1992). Совместная ферментация *Trametes hirsuta* [= *Coriolus hirsutus*] и *Trametes maxima* [= *Cerrena maxima*] на овсяной соломе и березовых опилках приводила к индукции активности лакказ в

субстрате (Koroleva et al., 2002). Многократное увеличение (от 2 до 40 раз) лакказной активности наблюдали у ксилотрофных базидиомицетов *Trametes versicolor* и *Pleurotus ostreatus* при их совместном выращивании с некоторыми почвенными грибами, бактериями и дрожжами. При этом наибольшее влияние на активность фермента оказывал почвенный гриб *Trichoderma harzianum* (Baldrian, 2004).

Протеолитическая активность

В связи с оценкой роли факторов, регулирующих биосинтез лакказы, интересны данные об уровне протеолитической активности у лигнотрофов из различных таксономических групп. В последние десятилетия были высказаны предположения о наличии корреляции между уровнями протеолитической и лакказной активности у некоторых агарикондных и афиллофоронидных грибов (Денисова, 1991).

На большом экспериментальном материале, охватывающем 479 штаммов афиллофоронидных и 496 штаммов агарикондных базидиомицетов, было показано, что преобладающее большинство штаммов с высоким уровнем протеолитической активности являлось дереворазрушающими грибами белой гнили. Среди агарикондных базидиомицетов активность протеаз была выше у напочвенных сапротрофов, приуроченных к богатым органикой субстратам, чем у представителей других эколого-трофических групп. Значительная протеолитическая активность была отмечена у штаммов базидиомицетов из семейств *Coprinaceae*, *Pleurotaceae*, *Polyporaceae*, *Tricholomataceae* и подсемейства *Corioloideae* (Денисова, 1982, 1991). Большинство базидиальных грибов, синтезирующих лакказы, относится к перечисленным выше семействам (см. таблицу).

Изучение активности протеаз в процессе роста *Trametes versicolor* на лимитированных средах с добавками специфических ингибиторов показало, что как внеклеточные, так и внутриклеточные протеазы вовлечены в регуляцию окислительных ферментов — лакказы и пероксидазы (Staszczak et al., 2000). Исследования по влиянию менадиона, вызывающего окислительный стресс, подтвердили прямую корреляцию активности лакказы и протеаз как у *T. versicolor*, так и у *Abortiporus biennis*. По мнению авторов, играя существенную роль в защите организма от окислительного стресса, протеолиз может регулировать ферментативную активность лакказы. При этом лакказа также рассматривается как важный элемент антистрессовой защиты (Jaszek, Grzywnowicz, 2004). Механизм регуляции лакказной активности протеазами требует дальнейшего исследования.

Таким образом, анализ экспериментальных работ последних десятилетий позволил выделить группы факторов, наиболее значимых для регуляции биосинтеза лакказ. Каждый из перечисленных индукторов нередко оказывает видоспецифичное влияние, а механизмы действия большинства из них изучены недостаточно. В настоящий момент универсальный фактор положительной регуляции биосинтеза лакказ у базидиомицетов не обнаружен. Однако дальнейшее детальное изучение различных аспектов этого процесса позволит упростить процедуру оптимизации условий культивирования каждого нового вида, обладающего высоким лакказным потенциалом. Можно ожидать, что применение различных факторов, регулирующих лакказную активность, наряду с использованием молекулярно-генетических подходов также позволит создать штаммы — продуценты, отвечающие биотехнологическим запросам «зеленой химии».

Работа выполнена при финансовой поддержке INTAS (грант № 03-51-5889) и РФФИ (гранты № 06-04-49043, 08-04-01558 и 08-04-01612).

Артемов А. В., Попов В. О., Королева О. В., Шубина Е. В., Кудрявцева Т. Н. Перспективы использования ферментативного катализа в текстильной промышленности // Катализ в промышленности. 2006. № 1. С. 42—47.

Борзаковская В. С., Леванова В. П., Болотова А. К., Сивочуб О. А., Кузубова И. А., Иванова Л. Я. Культивирование дереворазрушающих грибов на различных растительных отходах // Сб. трудов ВНИИ гидролиза растительных материалов. 1982. № 32. С. 102—105.

Гаврилова В. П., Шамолина И. И., Белова Н. В. Возможности нетрадиционного использования базидиомицетов в кожевенном и текстильном производстве // Биотехнология. 2002. № 5. С. 74—80.

Денисова Н. П. Протеолитическая активность культур высших грибов // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, вып. 5. С. 458—466.

Денисова Н. П. Протеолитические ферменты базидиальных грибов, таксономические и экологические аспекты их изучения: Дис. ... докт. биол. наук. Л., 1991. 400 с.

Змитрович И. В., Псурцева Н. В., Белова Н. В. Эволюционно-таксономические аспекты поиска и изучения лигнинразрушающих грибов — активных продуцентов окислительных ферментов // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 57—78.

Королева О. В. Лакказы базидиомицетов: свойства, структура, механизм действия и практическое применение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2006. 50 с.

Королева О. В., Куликова Н. А., Алексеева Т. Н., Степанова Е. В., Давидчик В. Н., Беляева Е. Ю., Цветкова Е. А. Сравнительная характеристика грибного меланина и гуминоподобных веществ, синтезируемых *Serpema maxima* 0275 // Прикл. биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 1. С. 69—76.

Леонтьевский А. А. Лигниназы базидиомицетов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пушино, 2002. 29 с.

Леонтьевский А. А., Мясоедова Н. М., Коломиец Э. И., Головлева Л. А. Индукция лигнолитических ферментов гриба *Panus tigrinus* 8/18 // Биохимия. 1991. Т. 56, вып. 9. С. 1665—1675.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.

Мясоедова Н. М., Черных А. М., Псурцева Н. В., Белова Н. В., Головлева Л. А. Новые эффективные продуценты грибных лакказ // Прикл. биохимия и микробиология. 2008. Т. 44, № 1. С. 84—89.

Попов В. О., Королева О. В., Степанова Е. В., Шубина Е. В. Раствор для обработки льняных волокон: Заявка на патент № 040211. 21 11 2005.

Ребриков Д. Н., Степанова Е. В., Королева О. В., Бударина Ж. И., Захарова М. В., Юркова Т. В., Солонин А. С., Белова О. В., Пожидаева З. А., Леонтьевский А. А. Лакказа лигнолитического гриба *Trametes hirsuta*: очистка и характеристика фермента, клонирование гена и первичная структура гена // Прикл. биохимия и микробиология. 2006. Т. 42, № 6. С. 645—653.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 258 с.

Скоробогатько О. В., Гиндилис А. Л., Троицкая Е. Н., Шустер А. М., Ярополов А. И. Конъюгат для иммуноферментного анализа и метод иммуноферментного анализа: Патент № 5020557. 27 05 1992.

Скоробогатько О. В., Степанова Е. В., Гаврилова В. П., Ярополов А. И. Влияние индукторов на синтез внеклеточной лакказы базидиомицетом *Coriolus hirsutus* // Прикл. биохимия и микробиология. 1996. Т. 32, № 5. С. 524—528.

Alves A. M. C. R., Record E., Lomascolo A., Scholtmeijer K., Asther M., Wesels J. G. H., Wosten H. A. B. Highly efficient production of laccase by the basidiomycete *Pycnoporus cinnabarinus* // Appl. Environ. Microbiol. 2004. Vol. 70, N 11. P. 001—006.

Baldrian P. Increase of laccase activity during interspecific interactions of white-rot fungi // FEMS Microbiol. Ecol. 2004. Vol. 50. P. 245—253.

Baldrian P. Fungal laccases — occurrence and properties // *FEMS Microbiol. Rev.* 2006. Vol. 30. P. 215—242.

Baldrian P., Gabriel J. Variability of laccase activity in the white-rot basidiomycete *Pleurotus ostreatus* // *Folia Microbiol.* 2002. Vol. 47, N 4. P. 385—390.

Baldrian P., Gabriel J., Nerud F., Zadrazil F. Influence of cadmium and mercury on activities of ligninolytic enzymes and degradation of polycyclic aromatic hydrocarbons by *Pleurotus ostreatus* in soil // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66. P. 2471—2478.

Belova N., Psurtseva N., Yakovleva N., Kiyashko A., Lundell T., Hatakka A. Laccase production by Basidiomycetes under various fermentation conditions // 3rd Europ. Meeting in Oxizymes: Oeiras, Portugal, September 7—9: Abstract book. Amadora: Instituto de Tecnologia Quimica e Biologica Universidade Nova de Lisboa, 2006. P. 64.

Chen D. M., Bastias B. A., Taylor A. F. S., Carney W. G. Identification of laccase-like genes in ectomycorrhizal basidiomycete and transcriptional regulation by nitrogen in *Piloderma byssinum* // *New Phytologist.* 2003. Vol. 157. P. 547—554.

Chen S., Ge W., Buswell J. A. Biochemical and molecular characterization of a laccase from the edible straw mushroom, *Volvariella volvacea* // *Europ. J. Biochem.* 2004. Vol. 271, N 2. P. 318—328.

Colaio M., Lupino S., Garzillo A. M. G., Ruzzi M., Buonocore V. Laccase from *Trametes trogii* // Oxizymes in Naples: 2nd Europ. meeting. [Naples]: Universita di Napoli Federico II, 2004. P. 29.

Collins P. J., Dobson A. D. W. Regulation of laccase gene transcription in *Trametes versicolor* // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. Vol. 63, N 9. P. 3444—3450.

D'Souza T. M., Merritt C. S., Reddy C. A. Lignin-modifying enzymes of the white-rot basidiomycete *Ganoderma lucidum* // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. Vol. 65. P. 5307—5313.

Duran N., Rosa M. A., D'Annibale A., Gianfreda I. Applications of laccases and tyrosinases (phenoloxidases) immobilized on different supports: a review // *Enzyme Microb. Technol.* 2002. Vol. 30. P. 907—931.

Elisashvili V., Kachlishvili E., Tsiklauri N., Khardziani T., Bakradze M. Physiological regulation of edible and medicinal higher basidiomycetes lignocellulolytic enzyme activity // *Internat. J. Medic. Mushrooms.* 2002. Vol. 4. P. 159—166.

Fausto-Guerra S., Guzman-Davalos L., Velazquez-Huezo J. C. Cultural studies of *Gymnopilus* species (Cortinariaceae, Agaricales) // *Mycotaxon.* 2002. Vol. 84. P. 429—444.

Galhaup C., Wagner H., Hinterstoisser B., Haltrich D. Increased production of laccase by the wood-degrading basidiomycete *Trametes pubescens* // *Enzyme Microb. Technol.* 2002. Vol. 30. P. 529—536.

Ghosh A., Frankland J. C., Thurston C. F., Robinson C. H. Enzyme production by *Mycena galopus* mycelium in artificial media and in *Picea sitchensis* F₁ horizon needle litter // *Mycol. Res.* 2003. Vol. 107. P. 996—1008.

Hatakka A., Maijala P., Hakala T., Hauhio L., Ellmun G. A new white-rot fungus and its use in the pretreatment of wood: Finnish patent. 2003. FI 112 248.

Hutchison L. J. Studies on the systematics of ectomycorrhizal fungi in axenic culture. III. Patterns of polyphenol oxidase activity // *Mycologia.* 1990. Vol. 82, N 4. P. 424—435.

Jaszek M., Grzywnowicz K. Induction of laccase activity in selected strains of wood-degrading basidiomycetes by menadione-caused oxidative stress // Oxizymes in Naples: 2nd Europ. meeting. [Naples]: Universita di Napoli Federico II, 2004. P. 66.

Kanunfre C. C., Zangan G. T. Physiology of exolaccase production by *Thelephora terrestris* // *FEMS Microbiol. Lett.* 1998. Vol. 161. P. 151—156.

Kirk P. M., Cannon P. F., David J. C., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. N. Y.: Oxford Univ. Press, 2001. 672 p.

Koroleva O. V., Gavrilova V. P., Stepanova E. V., Lebedeva V. I., Sverdlova N. I., Landesman E. O., Yavmetdinov I. S., Yaropolov A. I. Production of lignin modifying enzymes by co-cultivated white-rot fungi *Cerrena maxima* and *Coriolus hirsutus* and characterization of laccase from *Cerrena maxima* // *Enzyme Microb. Technol.* 2002. Vol. 30, N 4. P. 573—580.

- Koroljeva (Skorobogat'ko) O., Stepanova E., Gavrilova V., Morosova O., Lubimova N., Dzchafarova A., Yaropolov A., Makower A. Purification and characterization of the constitutive form of laccases from basidiomycete *Coriolus hirsutus* and effect of inducers on laccase synthesis // *Biotechnol. Appl. Biochem.* 1998. Vol. 28. P. 47—54.
- Leontievsky A. A., Vares T., Lankinen P., Shergill J. K., Pozdnyakova N. N., Myasoedova N. M., Kalkkinen N., Golovleva L. A., Cammack R., Thurston C. F., Hatakka A. Blue and yellow laccases of ligninolytic fungi // *FEMS Microbiol. Lett.* 1997. Vol. 156. P. 9—14.
- Levi M. P., Cowling E. B. Role of nitrogen in wood deterioration. VII. Physiological adaptation of wood-destroying and other fungi to substrates deficient in nitrogen // *Phytopathology.* 1969. Vol. 59, N 4. P. 460—469.
- Lomascolo A., Coyol J., Roche M., Guo L., Robert J.-L., Record E., Lesage-Messen L., Ollivier B., Sigoillot J.-C., Asther M. Molecular clustering of *Pycnoporus* strains from various geographic origins and isolation of monokariotic strains for laccase hyper production // *Mycol. Res.* 2002. Vol. 106. P. 1193—1203.
- Lyashenko A., Zhukova Yu., Zhukhlistova N., Zaitsev V., Stepanova E., Kachalova G., Koroleva O., Voelter W., Betzel Ch., Tishkov V., Bento I., Gabdulkhakov A., Morgunova E., Lindley P., Mikhailov A. Three-dimensional structure of laccase from *Coriolus zonatus* at 2.6 Å resolution // *Crystallography Rep.* 2006. Vol. 51, N 5. P. 817—823.
- Marr C. D. Laccase and tyrosinase oxidation of spot test reagents // *Mycotaxon.* 1979. Vol. 9. P. 244—276.
- Mikiashvili N., Wasser S. P., Nevo E., Chichua D., Elisashvili V. Ligninocellulolytic enzyme activities of medicinally important basidiomycetes from different ecological niches // *Intemat. J. Medic. Mushrooms.* 2004. Vol. 6. P. 63—71.
- Muñoz C., Guilen F., Martinez A. T., Martinez M. J. Induction and characterization of laccase in the ligninolytic fungus *Pleurotus eryngii* // *Curr. Microbiol.* 1997. Vol. 34. P. 1—5.
- Murugesan K., Arulmani M., Nam I.-H., Kim Y.-M., Chang Y.-S., Kalaichelvan P. T. Purification and characterization of laccase produced by a white rot fungus *Pleurotus sajor-caju* under submerged culture condition and its potential in decolorization of azo dyes // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2006. Vol. 72, N 5. P. 939—946.
- Nobles M. K. Identification of cultures of wood-inhabiting Hymenomycetes // *Can. J. Bot.* 1965. Vol. 43. P. 1097—1139.
- Ohga S., Cho N. S., Thurston C. F., Wood D. A. Transcriptional regulation of laccase and cellulase in relation to fruit body formation in the mycelium of *Lentinula edodes* on a sawdust-based substrate // *Mycoscience.* 2006. Vol. 41, N 2. P. 149—153.
- Ohga S., Royle D. I. Transcriptional regulation of laccase and cellulase genes during growth and fruiting of *Lentinus edodes* on supplemented sawdust // *FEMS Microbiol. Lett.* 2001. Vol. 201, N 1. P. 111—115.
- Ohga S., Smith M., Thurston C. F., Wood D. A. Transcriptional regulation of laccase and cellulase genes in the mycelium of *Agaricus bisporus* during fruit body development on a solid substrate // *Mycol. Res.* 1999. Vol. 103, N 12. P. 1557—1560.
- Palmieri G., Giardina P., Bianco C., Fontanella B., Sanna G. Copper induction of laccase isoenzymes in the ligninolytic fungus *Pleurotus ostreatus* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 66, N 3. P. 920—924.
- Pazalhoglu N. K., Sariisik M., Telefoncu A. Laccase production by *Trametes versicolor* and application to denim washing // *Proc. Biochem.* 2005. Vol. 40. P. 1673—1678.
- Pickard M., Roman A. R., Tinoco R., Vazquez-Duhalt R. Polycyclic aromatic hydrocarbon metabolism by white-rot fungi and oxidation by *Coriolopsis gallica* UAMH 8260 laccase // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. Vol. 65. P. 3805—3909.
- Ran N., Zhao L., Chen Z., Tao J. Recent applications of biocatalysis in developing green chemistry for chemical synthesis at the industrial scale // *Green Chemistry.* 2008. Vol. 10. P. 361—372.

Sethuraman A., Akin D. E., Eriksson K. E. Production of ligninolytic enzymes and synthetic lignin mineralization by the bird's nest fungus *Cyathus stercoreus* // *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 1999. Vol. 52, N 5. P. 3805—3809.

Shar V., Baldrian P., Eichlerova I., Dave R., Madamwar D., Nerud F., Gross R. Influence of dimethylsulfoxide on extracellular enzyme production by *Pleurotus ostreatus* // *Biotechnol. Lett.* 2006. Vol. 28, N 9. P. 651—697.

Sheldon R. A. Green and sustainable chemistry: challenges and perspectives // *Green Chemistry.* 2008. Vol. 10. P. 359—360.

Staszczak M., Zdunek E., Leonowicz A. Studies on the role of proteases in the white-rot fungus *Trametes versicolor*. Effect of PMSF and chloroquine on ligninolytic enzymes activity // *J. Basic Microbiol.* 2000. Vol. 40, N 1. P. 51—63.

Soden D. M., Dobson A. D. W. Differential regulation of laccase gene expression in *Pleurotus sajor-caju* // *Microbiology.* 2001. Vol. 147. P. 1755—1763.

Stalpers J. A. Identification of wood-inhabiting fungi in pure culture. Baarn: Institute of the Royal Netherlands, Academy of Arts and Sciences, 1978. 248 p. (Studies in mycology; N 16).

Terron M. C., Gonzales T., Carbajo J. M., Yague S. M., Arana-Cuenca A., Tellez A., Dobson A. D. W., Gonzales A. E. Structural close-related aromatic compounds have different effects on laccase activity and on *lcc* gene expression in the ligninolytic fungus *Trametes* sp. 1—62 // *Fungal Gen. Biol.* 2004. Vol. 41. P. 954—962.

Tychanowicz G. K., D'Sousa D. F., Sousa C. G. M., Kadowaki K., Peralta R. M. Copper improves the production of laccase by the white-rot fungus *Pleurotus pulmonarius* in solid state fermentation // *Braz. Arch. Biol. Technol.* 2006. Vol. 49, N 5. P. 1—8.

Vares T., Hatakka A. Lignin-degrading activity and ligninolytic enzymes of different white-rot fungi: effects of manganese and malonate // *Can. J. Bot.* 1997. Vol. 75. P. 61—71.

White N. A., Boddy L. Extracellular enzyme localization during interspecific fungal interactions // *FEMS Microbiol. Lett.* 1992. Vol. 98, N 1/3. P. 75.

Xing Z. T., Cheng J. H., Tan Q., Pan Y. J. Effect of nutritional parameters on laccase production by the culinary and medicinal mushroom, *Grifola frondosa* // *Microbiol. Biotechnol. J.* 2006. Vol. 22. P. 1215—1221.

Yamac M., Cabruk A., Kolonkaya N., Unal A. Laccase activity of white rot fungi strains from Turkey // *Abstracts of XV Congr. of Europ. Mycologists.* Saint Petersburg, Russia, 2007. P. 208.

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

Поступила 25 I 2008

SUMMARY

Various factors of laccase regulation in the course of basidiomycetes cultivation have been reviewed. Influence of organic and non-organic substances, methods of fermentation, media composition, and interactions with microorganisms on laccase activity in basidiomycetes are evaluated. Examples of the most active laccases inducer and the most inducible fungal species are given. Possible mechanisms of laccases induction as well as correlation of laccases and proteases synthesis in basidiomycetes are considered.

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ**

УДК 582.284.21 (5-012)

© З. М. Азбукина, Х. Б. Гьерум

**НОВЫЙ ТАКСОН ИЗ ВОСТОЧНОЙ АЗИИ
AECIDIUM LYTHRI VAR. *ASIATICUM* (UREDINALES)**AZBUKINA Z. M., GJAERUM H. B. NEW TAXON FROM EAST ASIA
AECIDIUM LYTHRI VAR. *ASIATICUM* (UREDINALES)

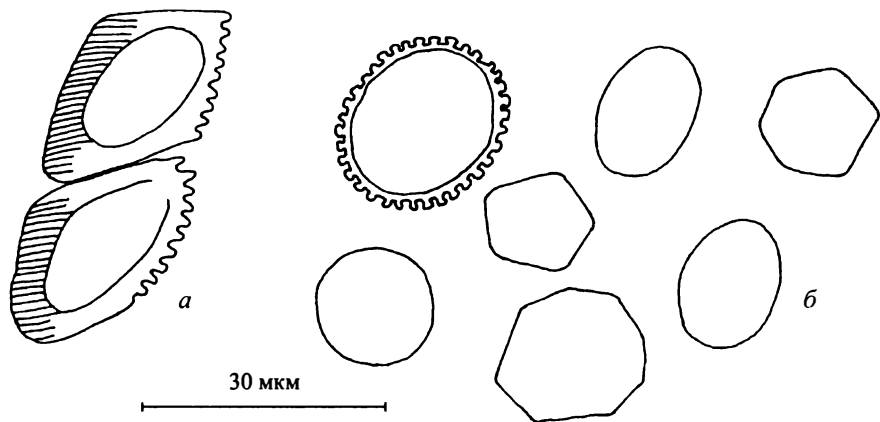
В июне 1896 г. В. Л. Комаров собрал ржавчинный гриб на *Lythrum salicaria* L. [subgen. *Salicaria* (Mill.) Peterm.] в Северо-Восточном Китае (бывшая Маньчжурия). Два образца (№ 110751 и 110752) хранятся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН, Санкт-Петербург, LE). В. Г. Траншель (1939) описал его как «*Aecidium lythri* Tranzschel», но не дал диагноза. Кроме того, это название оказалось омонимом *Aecidium lythri* Dietel et Neger, 1899 (1900), описанного на *Lythrum hyssopifolia* L. (subgen. *Lythrum*) из окрестностей Сантьяго, Чили (голотип S-F 35428).

Гриб, сходный с китайским, был обнаружен в 1959 г. Б. А. Томилиным на *Lythrum salicaria* в России в окрестностях станции Архара Амурской обл. Материал хранится в гербарии БИН РАН, а его дубликат под № 5586 — в гербарии Биолого-почвенного института ДВО РАН (БПИ ДВО РАН, Владивосток, VLA). В том же году гриб был найден Е. С. Нелен (1966) на *L. salicaria* близ станции Архара и в окрестностях с. Воскресеновка Амурской обл. Эти образцы (№ 5587—5589) хранятся в гербарии БПИ ДВО РАН. Сообщение Е. С. Нелен о нахождении гриба на *Lythrum virgatum* L. сомнительно, так как это растение не произрастает на российском Дальнем Востоке. Возможно, она спутала его с *Lythrum intermedium* Ledeb. [*L. salicaria* ssp. *intermedium* (Ledeb.) Nara, subgen. *Salicaria*], часто встречающимся в Амурской обл. К сожалению, образцы этого гриба отсутствуют в гербарии БПИ ДВО РАН.

В 1966 г. гриб был собран З. М. Азбукиной в окрестностях Хабаровска также на *L. salicaria* (VLA-5585). Поиски ржавчины на занесенном в Южное Приморье *L. hyssopifolia* не увенчались успехом.

Номенклатура восточноазиатского гриба несколько запутана. В. Г. Траншель (1939) назвал его *Aecidium lythri* Tranzschel, в то время как Е. С. Нелен (1966) и З. М. Азбукина (1974) использовали в качестве названия *A. lythri* Dietel et Neger. Позже Азбукина (2005) определила его как новый вид — *A. lythri* Azbukina. Однако видовые эпитеты, предложенные В. Г. Траншелем и З. М. Азбукиной, являлись омонимами *A. lythri* Dietel et Neger, а самостоятельность гриба вызывала сомнение.

Нами было проведено сравнительное изучение *A. lythri* Dietel et Neger с использованием типового образца и материалов, имеющих в гербариях БИН РАН и БПИ ДВО РАН. Установлено, что образцы сходны по морфологии спор, но отличаются по некоторым признакам. У восточноазиатского гриба сорусы намного мельче (84(105)×70 мкм), чем у чилийского (140(170)×126 мкм), и обычно расположены группами вдоль жилок листа.



Aecidium lythri Dietel et Neger var. *asiaticum* Azbukina et Gjaerum, var. nov. на *Lythrum salicaria* L. (VLA-5589).

а — клетки перидия, б — аскоспоры.

Ржавчинный гриб идентифицирован Е. С. Нелен (1966) как имеющий одноклеточные, округло-многогранные споры размером $24\text{--}27 \times 18\text{--}23$ мкм. По нашим данным, споры почти шаровидные, округло-угловатые или эллипсоидные, $15\text{--}20 \times 13\text{--}16$ мкм. Изображение спор (Нелен, 1966) также вызывает сомнение: по форме и размерам они более сходны с перидиальными клетками; данные по их морфологии не приводятся. Вероятно, Е. С. Нелен ошиблась и приняла перидиальные клетки за споры. Растения-хозяева обоих грибов — *Lythrum salicaria* L. и *L. hyssopifolia* L. — относятся к различным под родам рода *Lythrum*: *Salicaria* (Mill.) Peterm. и *Lythrum* соответственно.

На основании перечисленных различий мы сочли возможным признать восточно-азиатскую ржавчину новой разновидностью *Aecidium lythri* Dietel et Neger — var. *asiaticum* Azbukina et Gjaerum.

Aecidium lythri Dietel et Neger var. *asiaticum* Azbukina et Gjaerum, var. nov. (см. рисунок). — *Aecidium lythri* Tranzschel, Consp. Ured. URSS: 283, 1939 (ined. and homonym). — *A. lythri* Nelen, Syst. Pl. non Vasc.: 186, 1966 (homonym). — *A. lythri* Azbukina, Lower Pl., Fungi and Mosses of the Russian Far East. Fungi (Uredinales), 5: 426, 2005 (homonym).

Спермогонии незаметны. Эции на нижней стороне листьев, в плотных группах, обычно расположены вдоль жилок, $85(105) \times 70$ мкм. Перидий короткий, белый, по краю расщепленный. Клетки перидия ромбовидные или удлинненно-ромбовидные, $22\text{--}34 \times 16\text{--}20$ мкм; наружная оболочка $5\text{--}7$ мкм толщ., поперечно-полосатая, внутренняя — $3\text{--}4$ мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры почти шаровидные, угловато-округлые или эллипсоидные, $15\text{--}20 \times 13\text{--}16$ мкм; оболочка около 1 мкм толщ., бесцветная, тонкобородавчатая; поры незаметны; рефрактивные гранулы отсутствуют.

Тип: Россия, Амурская обл., вблизи ст. Архара, на листьях *Lythrum salicaria* L. (*Lythraceae* J. St.-Hill.), 1 VIII 1959, Е. С. Нелен; хранится в гербарии БПИ ДВО РАН (VLA-5589).

Описываемая разновидность сходна с типовой, но отличается от нее более мелкими сорусами, $84(105) \times 70$ мкм, по сравнению с сорусами второй разновидности, имеющей сорусы $140(170) \times 120$ мкм, и расположением их обычно в плотных группах вдоль жилок листа (а не рассеянно, как у второй), а также развитием на другом растении-хозяине.

Выражаем глубокую благодарность куратору гербария Шведского музея истории природы в Стокгольме Dr. A. L. Anderberg и куратору гербария БИН РАН О. В. Морозовой за предоставленные типовые образцы *Aecidium lythri* Dietel et Neger и *A. lythri* Tranzschel соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Азбукина З. М. Ржавчинные грибы Дальнего Востока. М.; Л.: Наука, 1974. 525 с.
- Азбукина З. М. Ржавчинные грибы // Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы. Владивосток: Дальнаука, 2005. Т. 5. С. 1—616.
- Нелен Е. С. Два вида ржавчинных грибов, новых и интересных для флоры грибов СССР // Новости сист. низш. раст. 1966. С. 186—188.
- Траншель В. Г. Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л.: Наука, 1939. 426 с.
- Dietel P., Neger F. W. Uredinaceae chilenses III // Engl. Bot. Jahrb. 1899 (1900). Bd 27. S. 14.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Владивосток

botany@castnet.fcbras.ru

Норвежский институт сельскохозяйственных
и природоохранных исследований

v-stem@online.no

Поступила 28 III 2008

S U M M A R Y

The results of comparative morphological studies of *Aecidium lythri* Dietel et Neger, 1899 (1900) described from Chile on *Lythrum hyssopifolia* L., and *A. lythri* Tranzschell, 1939, found in East Asia on *L. salicaria*, are presented. It is shown that they are similar by spore morphology but can be easily differentiated by sorus size and situation on leaf surface as well as by their development on plants from different *Lythrum* subgenera. On the base of these features the East Asia fungus was attributed to the new variety of *Aecidium lythri* Dietel et Neger — var. *asiaticum* Azbukina et Gjaerum.

УДК 582.28:57.083,12 (265.4)

© Л. В. Зверева

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ МИЦЕЛИАЛЬНЫХ ГРИБОВ В КУЛЬТУРЕ

ZVEREVA L. V. CONSERVATION OF MYCELIAL MARINE FUNGI BIODIVERSITY IN CULTURE

Ухудшающееся состояние морских прибрежных вод в результате хозяйственной деятельности человека приводит к обеднению биологического разнообразия, исчезновению наиболее чувствительных, как правило, редких видов с узкой экологической валентностью. Кроме того, таксономическое и физиолого-биохимическое изучение морских микроскопических грибов невозможно без выделения данных микроорганизмов из природной среды в культуру. Традиционным способом сохранения биоразнообразия морских микроскопических грибов, как и других микроорганизмов, является культивирование и хранение их в искусственных условиях, создание коллекции чистых культур микромицетов.

В настоящее время Дальневосточный регион России, в частности Дальневосточное отделение РАН, становится центром международного научного сотрудничества в Азиатско-Тихоокеанском регионе, где ожидается широкое развитие фундаментальных и прикладных исследований Мирового океана, и в том числе морской микологии.

Для сохранения генофонда морских мицелиальных грибов Дальневосточного региона России, а также использования штаммов грибов в фундаментальных и прикладных исследованиях в Институте биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН (ИБМ) создана коллекция культур морских микромицетов. Большое таксономическое и эколого-биологическое разнообразие морских микроскопических грибов требует использования различных методов их сбора, выделения из природной среды в культуру, методов культивирования в искусственных условиях и длительного хранения культур.

Первый блок задач коллекционной работы включает разработку и усовершенствование методов сбора и выделения грибов из морской среды в культуру, методов культивирования штаммов грибов в оптимальных температурных и соленостных режимах, оптимизацию состава питательных сред и получение чистых культур, а также анализ «разрешающей способности» апробированных методов.

Второй блок задач состоит в идентификации полученных штаммов мицелиальных грибов традиционными методами с использованием морфолого-анатомических и культуральных таксономических признаков и методов биохимического анализа (хемотаксономии) и др.

Третий блок задач включает освоение и усовершенствование методов хранения чистых культур морских мицелиальных грибов (Методы..., 1982).

Создается электронная база данных коллекции культур морских мицелиальных грибов ИБМ.

Морские грибы из коллекций культур ИБМ ДВО РАН

Таксон гриба	Древесные субстраты		Донные осадки		Двустворчатые моллюски		Водоросли-макрофиты	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Анаморфные грибы								
<i>Acremonium</i> Link	—	—	1	5	1	7	—	—
<i>Alternaria</i> Nees	2	10	2	11	2	8	3	14
<i>Aspergillus</i> P. Micheli ex Link	—	—	11	41	15	132	7	53
<i>Asteromyces</i> Moreau et M. Moreau ex Hennebert	1	2	1	2	1	1	1	1
<i>Aureobasidium</i> Viala et G. Boyer	—	—	1	17	1	12	1	3
<i>Cirrenalia</i> Meyers et R. T. Moore	1	2	—	—	—	—	1	2
<i>Cladosporium</i> Link	2	21	3	24	4	34	2	17
<i>Scolecobasidium</i> Abb.	2	8	1	—	—	—	2	7
<i>Epicoccum</i> Link	1	3	1	—	—	—	1	3
<i>Fusarium</i> Link	—	—	—	—	—	—	2	5
<i>Trichocladium</i> Harz	1	3	—	—	—	—	1	4
<i>Penicillium</i> Link	—	—	29	189	11	83	7	88
<i>Phoma</i> Fr.	1	4	—	—	—	—	1	2
<i>Stachybotrys</i> Corda	—	—	1	4	1	3	1	3
<i>Trichoderma</i> Pers.	—	—	3	19	3	22	2	11
<i>Zalerion</i> R. T. Moore et Meyers	2	9	—	—	—	—	2	—
Ascomycota								
<i>Ceriosporopsis</i> Linder	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Chaetomium</i> Kunze	2	11	3	12	5	37	2	6
<i>Corollospora</i> Werderm.	1	5	—	—	—	—	—	—
<i>Eurotium</i> Link	—	—	—	—	1	1	—	—
<i>Halosphaeriopsis</i> T. W. Johnson	1	2	—	—	—	—	—	—
<i>Myxotrichum</i> Kunze	—	—	1	6	1	2	—	—
Zygomycota								
<i>Mortierella</i> Coem.	—	—	—	—	3	8	—	—
<i>Mucor</i> P. Micheli	—	—	2	7	2	7	—	—
<i>Rhizopus</i> Ehrenb.	—	—	1	6	1	4	—	—
Всего	18	81	61	343	52	361	36	219

Примечание. 1 — количество видов, 2 — штаммов.

Представлены таксоны, наиболее часто выделяемые нами из морских местообитаний в культуру, — сумчатые, анаморфные грибы и зигомицеты из различных морских биотопов и субстратов: песчаных и илистых донных осадков, морской воды, с поверхности водорослей и морских трав, с поверхностных тканей и из внутренних органов морских беспозвоночных, из древесных субстратов — плавника (см. таблицу). Микологические исследования в ИБМ позволили выделить мицелиальные грибы из морских местообитаний в чистую культуру и определить область применения штаммов морских грибов в фундаментальных и прикладных исследованиях (Зверева, 2005).

В таксономических исследованиях штаммов сумчатых и анаморфных грибов, выделенных из различных морских местообитаний на твердые питательные среды, изучали морфологию и строение органов полового (аскокарпов, аскоспор и их придатков) и бесполого (конидий и особенностей их онтогенеза) спороношений морских мицелиальных грибов. Данные таксономические признаки позволили установить систематическое положение выделенных облигатно морских грибов. Описан новый

для науки анаморфный гриб *Ulocladium lioreum* Pivkin et Zvereva, выделенный с поверхности морской водоросли *Ulva fenestrata* в чистую культуру, и изучены его морфолого-анатомические и культуральные особенности (Пивкин, Зверева, 2000).

Культуральные признаки штаммов морских мицелиальных грибов, описанные по предложенным схемам (Tubaki, 1966; Артемчук, 1979), использовались в диагностике морских грибов как дополнительные к морфолого-анатомическим. Выявлены стабильные и варьируемые культуральные признаки и пределы их изменчивости у штаммов облигатно морских грибов *Corollospora maritima*, *Cirrenalia macrocephala*, *Humicola alopallonella*, *Zalerion maritimum* и др. (Рындина, Дудка, 1986). Кроме того, при культивировании на питательных средах получены разные стадии развития морских грибов: сумчатая (телеоморфа) *Halosphaeriopsis mediosetigera* (Ascomycota) и ее конидиальная стадия (анаморфа) *Trichocladium achrasporum* (анаморфные грибы), телеоморфа *Eurotium herbariorum* и анаморфа *Aspergillus mangini* (Зверева, Высоцкая, 2005а).

Изучение физиологических особенностей и динамики линейного роста морских микромицетов (*Corollospora maritima*, *Zalerion maritimum*, *Humicola alopallonella*, *Trichocladium achrasporum* и др.) в условиях различной солености питательной среды выявило различную галотолерантность изученных штаммов и позволило охарактеризовать первые два вида как типично морские, *Humicola alopallonella* — как солоноватоводный, *Trichocladium achrasporum* как эвригалинный (Рындина, Дудка, 1986).

Биохимические исследования состава жирных кислот были проведены на штаммах зигомиецетов *Mortierella longicollis* Dixon-Stewart, *M. vinacea* Dixon-Stewart, *Mortierella* sp., *Mucor circinelloides* Tiegh. и анаморфных грибов *Penicillium atramentosum* Thom, *Trichoderma aureoviride* Rifai, *T. hamatum* (Bon.) Bainier, выделенных из солоноватоводного двустворчатого моллюска *Corbicula japonica* (Высоцкий и др., 2003). Основными жирными кислотами во всех исследованных штаммах были пальмитиновая (8.8—22.9 % от суммы жирных кислот), стеариновая (0.5—9.1 %), олеиновая (18.1—48.1 %) и линолевая (3.0—59.4 %). Практическую ценность представляет обнаружение повышенных концентраций важного для человека физиологически активного вещества — гамма-линоленовой кислоты в штаммах *Mucor circinelloides* (9.1—12.6 %), учитывая пониженное содержание в этих пробах кислот, затрудняющих выделение данного компонента. В заметных количествах гамма-линоленовая кислота была также обнаружена в штамме *Mortierella longicollis* (8.4 %). В нескольких штаммах были обнаружены изомеры гексадеценовой кислоты (сумма изомеров — 1—6 %) и миристиновая кислота (до 3 %).

Интересной особенностью состава жирных кислот в штаммах *M. circinelloides* явилось наличие компонента, возможно, представляющего собой октадекадиеновую кислоту с неметиленразделенными двойными связями (9.4—14.6 %). На сегодняшний день известно несколько десятков полиненасыщенных жирных кислот с неметиленразделенными двойными связями, причем физиологическая активность некоторых из них представляется весьма интересной. Подобные кислоты были найдены в некоторых растительных маслах, в ряде микроорганизмов и в некоторых морских организмах, в частности в губках. Другие неидентифицированные кислоты в сумме составляли до 1.2 %, и только в штамме *M. vinacea* их содержание достигло 2.9 % (Высоцкий и др., 2003).

Изучено биоразнообразие мицелиальных грибов — ассоциантов ресурсных видов двустворчатых моллюсков *Mytilus trossulus*, *Mizuhopecten yessoensis*, *Crenomytilus grayanus*, *Anadara broughtoni*, *Modiolus modiolus* и др., установлены взаимоотношения в системе «двустворчатый моллюск—мицелиальные грибы», а также выявлен грибной патогенез гидробионтов. Из внутренних органов двустворчатых моллюсков выделено около 600 штаммов мицелиальных грибов, идентифицировано 53 вида, из них 7 видов — сумчатые грибы, 41 — анаморфные и 5 видов — зигомиецеты (Зверева, Высоцкая, 2005а, 2005б, 2007; Vysotskaya, Zvereva, 2004). Дальнейшие исследования полученных штаммов грибов — ассоциантов моллюсков включают следующие этапы:

изучение биохимических особенностей штаммов мицелиальных грибов — ассоциантов двустворчатых моллюсков, в том числе микотоксинов; определение патогенных и токсикогенных свойств штаммов грибов и характер воздействия при заражении ими молоди моллюсков или клеточных культур; цитологический контроль зараженных грибами молоди моллюсков или клеточных культур; установление роли грибов в патологическом процессе у гидробионтов.

При проведении микобиотического мониторинга нефтезагрязненных грунтов, а также для установления способности грибов к биодеструкции нефти и нефтепродуктов и степени их участия в процессах микробного самоочищения морских вод из морских нефтезагрязненных грунтов залива Восток выделено около 500 штаммов мицелиальных грибов, идентифицировано 59 видов микромицетов, из них 5 видов — зигомицеты, 3 — сумчатые и 51 вид — анаморфные грибы (Зверева, 2002а; Зверева, Высоцкая, 2007). Задачи этапа исследований выделенных штаммов заключались в следующем: культивирование штаммов мицелиальных грибов на средах с углеводородами нефтепродуктов в качестве единственного источника углерода; изучение динамики роста и развития и накопления биомассы штаммами грибов на средах с углеводородами нефти; адаптация штаммов грибов к условиям повышенной концентрации нефтепродуктов в среде путем частых пересевов на свежую питательную среду; отбор наиболее активных углеводородсваивающих штаммов морских грибов.

Данные исследования инициируют развитие перспективных направлений в области прикладной морской микологии: микобиотическую индикацию прибрежных вод в Дальневосточном регионе России, биотехнологию грибной деструкции нефти и нефтепродуктов в морских экосистемах.

При изучении таксономического состава мицелиальных грибов, колонизирующих гидробиотехнические установки марикультуры для выращивания приморского гребешка *Mizuhopecten yessoensis* (Jay) и бурой водоросли *Laminaria japonica* Aresch. в Приморье, выделено в чистую культуру около 100 штаммов морских грибов, идентифицировано 40 видов сумчатых, анаморфных грибов и зигомицетов (Зверева, 2002б). В обрастании установок марикультуры доминировали виды родов *Corollospora*, *Lulworthia*, *Halosphaeria*, *Chaetomium* (*Ascomycota*), *Alternaria*, *Cladosporium*, *Dendryphella*, *Stachybotrys*, *Trichocladium*, *Zalerion*, *Penicillium*, *Aspergillus*, *Phoma* и др. (анаморфные грибы), *Mucor*, *Rhizopus* (*Zygomycota*).

Перспективным направлением является использование штаммов грибов как объекта биотехнологических исследований с целью выяснения специфики грибов — продуцентов биологически активных веществ (ферментов, антибиотиков, витаминов) (Пивкин и др., 2006).

Таким образом, коллекция культур морских грибов необходима для решения фундаментальных и прикладных задач морской биологии и сохранения их биоразнообразия.

Исследования морских грибов выполнены при финансовой поддержке гранта ДВО РАН «Биоразнообразие», ЦПК ДВО РАН «Микроорганизмы Дальнего Востока России: систематика, экология, биотехнологический потенциал», фонда APN ARCP2006-FP 14-Adrianov.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артемчук Н. Я. Грибы Черного моря. II. Новые для СССР виды // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13, вып. 6. С. 455—457.

Высоцкий М. В., Зверева Л. В., Высоцкая М. А. Жирные кислоты мицелиальных грибов, ассоциированных с двустворчатым моллюском *Corbicula japonica* Prime // Успехи медицинской микологии: Матер. I Всерос. конгр. по мед. микологии. Т. 1. М.: Национальная академия микологии, 2003. С. 323—324.

Зверева Л. В. Микобиота загрязненных акваторий залива Петра Великого (Японское море) // Морская экология — 2002. Междунар. науч.-практ. конф. Владивосток: Морск. гос. ун-т, 2002а. С. 153—159.

Зверева Л. В. Высшие морские грибы в обрастании установок и объектов марикультуры в Японском море (Россия) // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: I Междунар. конф. 26—30 августа 2002. М.; Голицыно, 2002б. С. 49.

Зверева Л. В. Сохранение биоразнообразия морских мицелиальных грибов в культуре // VII Дальневост. конф. по заповедному делу. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2005. С. 112—114.

Зверева Л. В., Высоцкая М. А. Мицелиальные грибы — ассоцианты двустворчатых моллюсков из загрязненных биотопов Уссурийского залива Японского моря // Биология моря. 2005а. Т. 31, № 6. С. 443—446.

Зверева Л. В., Высоцкая М. А. Микобиота ресурсных видов двустворчатых моллюсков российских вод Японского моря // Морские прибрежные экосистемы: водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки: II Междунар. конф. Архангельск, 5—7 октября 2005 г. М.: ВНИРО, 2005б. С. 45—47.

Зверева Л. В., Высоцкая М. А. Биоразнообразие мицелиальных грибов залива Петра Великого Японского моря и его динамика под действием природных и антропогенных факторов // Реакция морской биоты на изменение природной среды и климата. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 104—129.

Методы экспериментальной микологии. Справочник / Под ред. В. И. Билай. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.

Пивкин М. В., Зверева Л. В. Грибы родов *Alternaria* и *Ulocladium* в акватории залива Петра Великого (Японское море) // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 6. С. 38—43.

Пивкин М. В., Кузнецова Т. А., Сова В. В. Морские грибы и их метаболиты. Владивосток: Дальнаука, 2006. 247 с.

Рындина Л. В., Дудка И. А. Культуральные особенности высших морских грибов в условиях различной солености // Укр. бот. журн. 1986. Т. 43, № 1. С. 54—58.

Tubaki K. Marine fungi from Japan. Lignicolous. 1 // Trans. Mycol. Sci. Japan. 1966. Vol. 7. P. 73—87.

Vysotskaya M. A., Zvereva L. V. Filamentous fungi associated with bivalve mollusks from Peter the Great Bay (Sea of Japan, Russia) // Abstracts of the Conference Mollusks of the North-eastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History. October 4—6, 2004. Vladivostok, Russia. Vladivostok: Dalnauka, 2004. P. 166—167.

Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН
Владивосток
inmarbio@mail.primorye.ru

Поступила 6 VII 2007

SUMMARY

A pure cultures collection of the filamentous marine fungi in A. V. Zhirmunsky Institute of Marine Biology FEB RAS is being created. The purpose of its creation is conservation of the higher marine fungi biodiversity and employment of fungal strains in fundamental and applied investigations.

УДК 582.28 (471.24/.25)

© В. А. Мельник, Е. С. Попов, Д. А. Шабунин

МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ МИКОБИОТЫ НОВГОРОДСКОЙ И ПСКОВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ. IV. ХИТРИДИЕВЫЕ, ПЕРОНОСПОРОВЫЕ, МУЧНИСТОРОСЯНЫЕ, РЖАВЧИННЫЕ, ЭКЗОБАЗИДАЛЬНЫЕ, ГОЛОВНЕВЫЕ, АНАМОРФНЫЕ ГРИБЫ

MEL'NIK V. A., POPOV E. S., SHABUNIN D. A. CONTRIBUTIONS TO THE STUDIES OF MYCOBIOTA IN NOVGOROD AND PSKOV REGIONS. IV. *CHYTRIDIOMYCOTA*, *PERONOSPORALES*, *ERYSIPHALES*, *UREDINALES*, *EXOBASIDIALES*, *USTILAGINALES* AND ANAMORPHIC FUNGI

Приводим аннотированный список видов хитридиевых, пероноспоровых, мучнисторосяных, ржавчинных, экзобазидальных и головневых грибов Новгородской и Псковской областей, который продолжает начатый ранее цикл публикаций (Мельник и др., 2007, 2008; Попов и др., 2008). В основу списка легли собственные материалы, собранные в период с 1996 по 2007 г., а также материалы, любезно предоставленные Г. Ю. Конечной, которой авторы выражают глубокую благодарность. Кроме того, список дополнен новыми данными об анаморфных грибах этих регионов, не вошедшими в предыдущие статьи.

Грибы указанных групп изучены в Новгородской и Псковской областях неравномерно. Сравнительно хорошо выявлен видовой состав порядков *Peronosporales* (Черепанова, 1987; Черепанова и др., 1989) и *Erysiphales* (Александров, 1977; Черепанова и др., 1989; Иванов 2001), а также *Uredinales* (Гоби, Траншель, 1891; Черепанова и др., 1989; Иванов, 2001; Попов, 2005) в Псковской обл. Отрывочные сведения о ржавчинных и головневых грибах Новгородской обл. содержатся в работе В. Г. Траншеля (1901). Хитридиомицеты и экзобазидальные грибы специально в этих регионах не изучались. Имеются лишь скудные данные о нахождении здесь нескольких видов (Голубева, 1995; Каратыгин, 2002).

Список составлен по уже принятой ранее схеме (Мельник и др., 2007). При характеристике каждого образца указывается субстрат, на котором он обнаружен, место (принято условное обозначение) и время сбора, номер, под которым образец депонирован в гербарии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Имена коллекторов и идентификаторов не указаны, они на этикетках соответствующих гербарных образцов.

Для мест сбора приняты следующие условные обозначения.

Новгородская обл.

Боровичский район: 1 — г. Боровичи (Раздолье I); 2 — оз. Пелено; 3 — оз. Дуденево; 4 — оз. Люто; 5 — дер. Нальцы; 6 — пос. Опеченский Посад; 7а — 10-й км шоссе Боровичи — Любытино; 7б — 12-й км шоссе Боровичи — Любытино; 7в — 20-й км шоссе Боровичи — Любытино; 7г — Плужинские гряды.

Валдайский район: 8 — окрестности Иверского монастыря.

Окуловский район: 9 — окрестности дер. Заречная.

Псковская обл.

Куньинский район: 10 — дер. Груздово; 10а — западный берег оз. Жижицкое у дер. Ластовка; 11 — дер. Новый Поселок.

Локнянский район: 12 — окрестности дер. Башово; 13 — урочище Исаково.

Невельский район: 14 — ж.-д. разъезд 51-й км.

Новосокольнический район: 15 — ж.-д. станция Недомерки.

Опочецкий район: 16 — близ дер. Шерехово; 17 — 1 км на восток от дер. Рясино; 18 — 436-й км Киевского шоссе.

Островский район: 19 — дер. Заньково.

Печорский район: 20 — пос. Старый Изборск; 21 — оз. Велье; 22 — ж.-д. станция Ливимяз; 23 — оз. Утиное между деревнями Подлесье и Кошельки.

Плюсский район: 24 — 194-й км Киевского шоссе.

Псковский район: 25 — в 10 км южнее Пскова; 26 — погост Выбуты.

Пустошкинский район: 27 — дер. Середеево; 28 — дер. Щучье; 28а — окрестности дер. Вербилово.

Пушкиногорский район: 29 — оз. Волхво.

Себежский район: 30 — г. Себеж; 31 — дер. Аннинское; 32 — 2 км на восток от дер. Березки; 33 — между пос. Идрица и оз. Белое; 34 — окрестности дер. Долосцы; 35 — карьеры в Мальково. Национальный парк «Себежский» (36—53): 36 — дер. Осыно; 36а — урочище Панский двор; 37 — окрестности дер. Забелье у оз. Белое; 38 — окрестности дер. Чернея; 38а — окрестности дер. Рудня; 39 — оз. Анисимово; 40 — дер. Илово; 41 — оз. Озерявки; 42 — дер. Лодиво; 43 — 2 км на восток от дер. Песчанка, край болота Копоты; 44 — южный берег Себежского озера; 45 — дер. Глубочицы; 46 — между дер. Жуки и дер. Бондари; 47 — между дер. Морское и дер. Глембочино; 48 — северный берег оз. Глубокое у дер. Глембочино; 49 — к северу от дер. Букатино; 50 — восточный берег оз. Бронье; 51 — оз. Зеленец; 52 — Мидинское лесничество, кв. 17; 53 — у бывшей дер. Припешки.

При характеристике субстрата использованы следующие сокращенные названия: живой, живые — жив.; лист, листья — л., сухой, сухие — сух., стебель, стебли — ст. Названия Новгородской и Псковской областей даны как Новг. обл. и Псков. обл.

В общей сложности выявлено 2 вида хитридиомицетов, 26 видов пероноспорových, 36 видов мучнисторосяных, 80 видов ржавчинных, 3 вида экзобазидиальных и 10 видов головневых грибов, 43 вида гифомицетов, 57 видов целомицетов и один вид из группы *Mucelia sterilia*. Общее число видов анаморфных грибов, отмеченных в Псковской и Новгородской областях, с учетом ранее опубликованных данных (Мельник и др., 2007, 2008), составило 395 видов.

CHYTRIDIOMYCOTA

CHYTRIDIALES

CLADOCHYTRIACEAE

Cladochytrium menyanthis (de Bary) de Bary — на жив. л. *Menyanthes trifoliata*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246469).

SYNCHYTRIACEAE

Synchytrium anemones de Bary et Woronin — на жив. л. *Anemonoides nemorosa*, Псков. обл., 13, 14 05 2000 (LE 235943).

. OOMYCOTA

PERONOSPORALES

ALBUGINACEAE

Albugo bliti (Biv.) Kuntze — на жив. л. *Amaranthus retroflexus*, Псков. обл., 12, 08 06 2001 (LE 247293).

A. candida (Pers.: Fr.) Link var. *candida* — на жив. л. *Capsella bursa-pastoris*, Псков. обл., 36, 12 07 2006 (LE 246401).

PERONOSPORACEAE

Bremia lactucae Regel — на жив. л. *Sonchus oleraceus*, Новг. обл., 1, луг, 24 06 2007 (LE 232285).

B. tulasnei (Hoffm.) Syd. — на жив. л. *Senecio vulgaris*, Новг. обл., 1, огород, 20 08 2007 (LE 232366).

Hyaloperonospora brassicae (Gäum.) Göker, Riethm., Voglmayr, Weiss et Oberw. — на жив. л. *Sinapis alba*, Новг. обл., 1, огород, 24 06 2007 (LE 232389).

H. lunariae (Gäum.) Constant. — на жив. л. *Lunaria rediviva*, Псков. обл., 28а, берег р. Великой, 11 05 2008 (LE 255788).

H. parasitica (Pers.: Fr.) Constant. — на жив. л. *Capsella bursa-pastoris*, Новг. обл., 1, огород, 10 08 2006 (LE 246406).

H. thlaspeos-arvensis (Gäum.) Göker, Riethm., Voglmayr, Weiss et Oberw. — на жив. л. *Thlaspi arvensis*, Псков. обл., 36, 18 7 2006 (LE 246408).

Peronospora alta Fuckel — на жив. л. *Plantago major*, Новг. обл., 1, луг, 20 06 2007 (LE 232286); на жив. л. *P. major*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232414).

P. arborescens (Berk.) Casp. — на жив. л. *Rapum sp.* (с сизыми цветками), Псков. обл., 36, огород, 18 08 2006 (LE 246402).

P. chenopodii Schildl. — на жив. л. *Chenopodium album*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 246403); на жив. л. *Ch. album*, Новг. обл., 1, огород, 10 08 2006 (LE 230857).

P. digitalidis Gäum. — на жив. л. *Digitalis purpurea*, Новг. обл., 1, огород, 24 06 2007 (LE 232287).

P. erythraeae J. G. Kühn ex Gäum. — на жив. л. *Centaureum erythraea*, Псков. обл., 36, 20 07 2007 (LE 232299).

P. ficariae Tul. — на жив. л. *Ficaria verna*, Псков. обл., 13, 05 05 2004 (LE 235945).

P. lepidioni Fuckel — на жив. л. *Spergularia rubra*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 246404).

P. myosotidis de Bary — на жив. л. *Myosotis micrantha*, Псков. обл., 37, сухой склон, 04 05 1998 (LE 230856); на жив. л. *M. arvensis*, Новг. обл., 1, огород, 20 06 2007 (LE 232289); на жив. л. *M. arvensis*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232288).

P. obovata Bonord. — на жив. л. *Spergula arvensis*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 246405).

P. parva Gäum. — на жив. л. *Stellaria holostea*, Псков. обл., 37, 13 07 2006 (LE 246407).

P. viciae (Berk.) Casp. — на жив. л. *Lathyrus sylvestris*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246409).

Plasmopara angelicae (Casp.) Trott. — на жив. л. *Angelica sylvestris*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232290).

P. chaerophylli (Casp.) Trott. — на жив. л. *Anthriscus sylvestris*, Псков. обл., 12, 15 06 1999 (LE 222910).

P. nivea (Unger) J. Schröt. — на жив. л. *Aegopodium podagraria*, Псков. обл., 12, 01 06 1998 (LE 247292); на жив. л. *A. podagraria*, Новг. обл., 1, берег р. Быстрицы, 24 06 2007 (LE 230899).

P. pusilla (de Bary) J. Schröt. — на жив. л. *Geranium pratense*, Новг. обл., **1**, 17 08 2003, материал определен д-ром О. Константинеску (Dr. O. Constantinescu, Uppsala, Sweden). Образец депонирован в гербарии UPS (Uppsala, Sweden); на жив. л. *G. pratense*, Новг. обл., **1**, 23 06 2007 (LE 232292); на жив. л. *G. pratense*, Псков. обл., **38a**, 22 09 2007 (LE 232371).

Plasmoverna pygmaea (Unger) Constant., Voglmayr, Fatehi et Thines — на жив. л. *Anemonoides ranunculoides*, Псков. обл., **12**, 09 05 1997 (LE 247291).

Pseudoperonospora humuli (Miyabe et Takah.) G. W. Wils. — на жив. л. *Humulus lupulus*, Псков. обл., **39**, 15 08 2006 (LE 246410).

P. urticae (Lib.) E. S. Salmon et Ware — на жив. л. *Urtica dioica*, Псков. обл., **36**, 14 07 2006 (LE 255807).

ASCOMYCOTA

ERYSIPHALES

ERYSIPHACEAE

Erysiphe adunca (Wallr.) Fr. — на жив. л. *Salix myrsinifolia*, Псков. обл., **12**, 13 08 1997 (LE 222320); на жив. л. *Populus tremula*, Псков. обл., **12**, 25 08 1997 (LE 222319); на жив. л. *S. myrsinifolia*, Псков. обл., **39**, 15 08 2006 (LE 246795); на жив. л. *S. rosmarinifolia*, Псков. обл., **40**, 19 09 2006 (LE 246807); на жив. л. *S. rosmarinifolia*, Псков. обл., **40**, 24 08 2007 (LE 232381).

E. alphitoides (Griffon et Maubl.) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Quercus robur*, Псков. обл., **36**, 16 07 2006 (LE 246806).

E. aquilegiae DC. var. *aquilegiae* — на жив. л. и ст. *Aconitum napellus*, Псков. обл., **12**, приусадебный участок, 29 07 1996 (LE 222329); на жив. л. *Delphinium* sp., Псков. обл., **12**, приусадебный участок, 14 08 1996 (LE 222327); на жив. л. *Caltha palustris*, Псков. обл., **37**, 13 07 2006 (LE 246776); на жив. л. *C. palustris*, Псков. обл., **41**, 15 08 2006 (LE 246779); на жив. л. *C. palustris*, Псков. обл., **21**, 18 07 2007 (LE 232284).

E. astragali DC. — на жив. л. *Astragalus glycyphyllos*, Псков. обл., **35**, 19 07 2007 (LE 232294).

E. convolvuli DC. var. *convolvuli* — на жив. л. *Convolvulus arvensis*, Псков. обл., **36**, 18 08 2006 (LE 246792).

E. depressa (Wallr.) Schldt. — на жив. л. *Arctium tomentosum*, Новг. обл., **1**, луг, 14 07 2007 (LE 232297).

E. heraclei DC. — на жив. л. *Heracleum sphondylium*, Псков. обл., **15**, у переезда, 27 07 2005 (LE 23202); на жив. л. *Peucedanum oreoselinum*, Псков. обл., **35**, луг на опушке, 19 07 2006 (LE 232301); на жив. л. *Heracleum sosnowskyi*, Новг. обл., **1**, у р. Быстрицы, 10 08 2006 (LE 246794); на жив. л. *H. sosnowskyi*, Псков. обл., **36**, 14 08 2006 (LE 246774); на жив. л. *Anthriscus sylvestris*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232303); на жив. л. *H. sphondylium*, Псков. обл., **34**, 24 08 2007 (LE 232304).

E. knautiae Duby — на жив. л. *Knautia arvensis*, Псков. обл., **38**, 14 07 2006 (LE 246777).

E. lonicerae (DC.) U. Braun — на жив. л. *Lonicera caerulea*, Новг. обл., **1**, сад, 10 08 2006 (LE 246778).

E. lycopsidis Zheng et Chen — на живых *Anchusa officinalis*, Псков. обл., **42**, сухой луг, 23 08 2007 (LE 232428).

E. ornata (U. Braun) U. Braun et S. Takam. var. *europaea* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. поросли *Betula pubescens*, Псков. обл., **43**, 28 07 2007 (LE 232306).

E. palczewskii (Jacq.) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Caragana arborescens*, Псков. обл., **12**, 26 08 1997 (LE 222321); на жив. л. *C. arborescens*, Новг. обл., **6**,

16 08 2003 (LE 246804); на жив. л. *C. arborescens*, Псков. обл., **36**, 17 08 2006 (LE 246820).

E. pisi DC. var. *pisi* — на жив. л. *Trifolium montanum*, Псков. обл., **36**, 17 08 2006 (LE 230862).

E. polygoni DC. — на жив. л. и ст. *Polygonum aviculare*, Псков. обл., **12**, 26 07 1997 (LE 222326).

E. trifolii Grev. var. *intermedia* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Lupinus polyphyllus*, Псков. обл., **36**, 18 08 2006 (LE 246814); на жив. л. *L. polyphyllus*, Псков. обл., **27**, 07 09 2006 (LE 246824).

E. trifolii Grev. var. *trifolii* — на жив. л. *Trifolium medium*, Псков. обл., **12**, 20 08 1997 (LE 222322); на жив. л. *Melilotus albus*, Псков. обл., **36**, 15 07 2006 (LE 246781).

E. urticae (Wallr.: Fr.) S. Blumer — на жив. л. *Urtica dioica*, Псков. обл., **36**, 18 08 2006 (LE 246823); на жив. л. *U. dioica*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232307).

E. vanbruntiana (W. R. Gerard) U. Braun et S. Takam. var. *sambuci-racemosa* (U. Braun) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Sambucus racemosa*, Новг. обл., **6**, 16 08 2003 (LE 230839); на жив. л. *S. racemosa*, Псков. обл., **36**, 19 08 2006 (LE 246827).

Golovinomyces artemisiae (Grev.) V. P. Heluta — на жив. л. *Artemisia vulgaris* совместно с *Puccinia chrysanthemi*, Псков. обл., **12**, 21 08 1998 (LE 222324); на жив. л. *A. vulgaris*, Псков. обл., **40**, 19 09 2006 (LE 246796).

G. biocellatus (Ehrenb.) V. P. Heluta — на жив. л. *Lycopus europaeus*, Псков. обл., **12**, 19 08 1998 (LE 222325); на жив. л. *Stachys palustris*, Псков. обл., **41**, 15 08 2006 (LE 246801); на жив. л. *Lycopus europaeus*, Новг. обл., **7в**, луг справа от дороги, 20 08 2007 (LE 232296); на жив. л. *L. europaeus*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232323).

G. cichoracearum (DC.) V. P. Heluta — на жив. л. *Cirsium helenioides*, Псков. обл., **12**, 25 08 1997 (LE 247286); на жив. л. *Tragopogon pratensis*, Новг. обл., **9**, 15 08 2003 (LE 232394); на жив. л. *Cichorium intybus*, Псков. обл., **36**, 18 07 2006 (LE 246788); на жив. л. *Senecio paludosus*, Псков. обл., **36а**, 18 08 2006 (LE 246797); на жив. л. *Sonchus arvensis*, Псков. обл., **36**, 18 08 2006 (LE 246793); на жив. л. *Eupatorium cannabinum*, Псков. обл., **37**, 27 08 2006 (LE 246799); на жив. л. *Tagaxacum officinale*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232295).

G. cynoglossi (Wallr.: Fr.) V. P. Heluta — на жив. л. *Pulmonaria obscura*, Псков. обл., **13**, 25 07 1998 (LE 222328); на жив. л. *P. obscura*, Псков. обл., **36**, 16 07 2006 (LE 246791).

G. magnicellulatus (U. Braun) V. P. Heluta — на жив. л. *Polemonium caeruleum*, Новг. обл., **1**, у р. Быстрицы, 08 10 2006 (LE 246784).

G. sordida (L. Junell) V. P. Heluta — на жив. л. *Plantago major*, Псков. обл., **36**, 18 07 2006 (LE 246808).

G. ulmariae (Desm.) V. P. Heluta — на жив. л. *Filipendula ulmaria*, Псков. обл., **44**, 15 08 2006 (LE 246821).

G. valerianae (Jacz.) V. P. Heluta — на жив. л. *Valeriana officinalis*, Псков. обл., **13**, 17 08 1997 (LE 247287) и 20 08 1997 (LE 236142); на жив. л. *V. officinalis*, Новг. обл., **1**, 09 08 2006 (LE 246825, LE 232308); на жив. л. *V. officinalis*, Псков. обл., **45**, 15 08 2006 (LE 230866, LE 232309).

Neoeerysiphe galeopsidis (DC.) U. Braun — на жив. л. *Galeobdolon luteum*, Псков. обл., **12**, 20 08 1996 (LE 247290); на жив. л. *Galeopsis* sp., Псков. обл., **12**, огород, 11 08 1997 (LE 222323); на жив. л. *Geleopsis tetrahit*, Новг. обл., **1**, огород, 10 08 2006 (LE 246789); на жив. л. *Lamium hybridum*, Новг. обл., **1**, огород, 10 08 2006 (LE 246805); на жив. л. *L. hybridum*, Псков. обл., **39**, 18 09 2000 (LE 232298).

Podosphaera aphanis (Wallr.: Fr.) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Geum rivale*, Псков. обл., **12**, 17 08 1997 (LE 247289); на жив. л. *Alchemilla vulgaris* s. lato, Псков. обл., **13**, 15 08 1998 (LE 222330); на жив. л. *A. vulgaris* s. lato, Новг. обл., **2**, 09 08 2006 (LE 246786); на жив. л. *Agrimonia eupatoria*, Псков. обл., **21**, 18 07 2007

(LE 232279); на жив. л. *Alchemilla vulgaris* s. lato, Псков. обл., 20, 17 07 2007 (LE 232280); на жив. л. *A. vulgaris* s. lato, Псков. обл., 22, сухой луг, 11 08 2007 (LE 232407).

P. balsaminae (Kari ex U. Braun) U. Braun — на жив. л. *Impatiens noli-tangere*, Псков. обл., 12, 18 08 1998 (LE 22233); на жив. л. *I. parviflora*, Новг. обл., 3, 16 08 2003 (LE 246783); на жив. л. *I. noli-tangere*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232305); на жив. л. *I. parviflora*, Псков. обл., 36, дорога к урочищу Панский Двор, 17 08 2008 (LE 246782).

P. claudestina (Wallr.: Fr.) Lév. — на жив. л. *Padus avium*, Псков. обл., 12, 26 08 2000 (LE 247288) и 14 07 2004 (LE 247296).

P. fusca (Fr.) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Lepidotheca suaveolens*, Псков. обл., 36, 15 07 2006 (LE 246772); на жив. л. *L. suaveolens*, Новг. обл., 1, огород, 09 08 2006 (LE 246790); на жив. л. *Euphrasia* sp., Псков. обл., 36, дорога к урочищу Панский Двор, 17 08 2006 (LE 232308); на жив. л. *Odontites vulgaris*, Псков. обл., 36, 19 08 2006 (LE 246773).

P. maculans (Wallr.: Fr.) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. *Humulus lupulus*, Псков. обл., 38, 15 08 2006 (LE 246803).

P. myrtilina (C. Schub.: Fr.) Kunze — на жив. л. *Vaccinium myrtilus*, Новг. обл., 3, 16 08 2003 (LE 230861); на жив. л. *V. myrtilus*, Псков. обл., 38, 13 07 2006 (LE 232309).

P. pannosa (Wallr.: Fr.) de Bary — на жив. л. *Rosa* sp., Псков. обл., 12, 14 07 2004 (LE 247297); на жив. л. *Rosa* sp., Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 255770).

P. spiraeae (Sawada) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. и ст. *Filipendula ulmaria*, Псков. обл., 13, 25 07 1998 (LE 222332).

P. thalictri (L. Junell) U. Braun et S. Takam. — на жив. л. и ст. *Thalictrum aquilegifolium*, Псков. обл., 12, 25 08 1997 (LE 222331).

TELIOMYCETES

UREDINALES

CRONARTIACEAE

Cronartium flaccidum (Alb. et Schwein) G. Winter, III — на жив. л. *Vincetoxicum hirsundinaria*, Псков. обл., 33, у железной дороги, 21 07 2007 (LE 232358).

COLEOSPORACEAE

Chrysomyxa abietis (Wallr.) Unger, III — на хвое *Picea abies*, Новг. обл., 6, 16 08 2003 (LE 246443).

Coleosporium pulsatillae (S. Strauss) Lév., II, III — на жив. л. *Pulsatilla patens*, Псков. обл., 32, сосняк, 21 07 2007 (LE 232372); на жив. л. *P. pratense*, Псков. обл., 22, 11 08 2007 (LE 232410, LE 232411).

C. tussilaginis (Pers.) Lév., II, III — на жив. л. *Sonchus arvensis*, Псков. обл., 12, 27 07 1997 (LE 222374); на жив. л. *S. oleraceus*, Псков. обл., 12, 27 07 1997 (LE 222375); на жив. л. *Inula helenium*, Псков. обл., 12, 27 07 1997 (LE 222376); на жив. л. *Sampanula garunculoides*, Псков. обл., 12, 17 08 1997 (LE 222377); на жив. л. *Tussilago farfara*, Псков. обл., 13, 12 06 1998 (LE 222378); на жив. л. *Melampyrum nemorosum*, Псков. обл., 12, 15 07 2004 (LE 247295); на жив. л. *Sampanula patula*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246442); на жив. л. *Petasites spurius*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246463); на жив. л. *Sonchus arvensis*, Псков. обл., 36, 14 07 2006 (LE 255785); на жив. л. *Sampanula garunculoides*, Псков. обл., 21, 17 07 2007 (LE 232282); на жив. л. *M. nemorosum*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 246439); на жив. л. *Inula*

helenium, Псков. обл., **38**, 15 08 2006 (LE 246441); на жив. л. *Melampyrum nemorosum*, Псков. обл., **36a**, 17 08 2006 (LE 246440); на жив. л. *Campanula rapunculoides*, Псков. обл., **46**, 23 07 2007 (LE 232312); на жив. л. *Melampyrum nemorosum*, Псков. обл., **22**, сосняк, 11 08 2007 (LE 232408); на жив. л. *M. pratense*, Псков. обл., **22**, сосняк, 11 08 2007 (LE 232409); на жив. л. *Tussilago farfara*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232291); на жив. л. *Sonchus oleraceus*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232291); на жив. л. *S. oleraceus*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 255830); на жив. л. *Melampyrum nemorosum*, Новг. обл., **7a**, 20 08 2007 (LE 255831).

MELAMPSORACEAE

Melampsora caprearum Thüm., II, III — на жив. л. *Salix caprea*, Псков. обл., **36**, 16 08 2006 (LE 230864).

M. lini (Schum.) Lév., II — на жив. л. *Linum catharticum*, Новг. обл., **1**, луг, 24 06 2007 (LE 232321).

M. magnusiana G. H. Wagner, I — на жив. л. *Chelidonium majus*, Псков. обл., **12**, 01 06 1998 (LE 222363).

M. populnea (Pers.) P. Karst., I — на жив. л. и ст. *Mercurialis perennis*, Псков. обл., **13**, 05 05 2004 (LE 235939).

PHRAGMIDIACEAE

Arthuriomyces peckianus (Howe) Cummins et Y. Hirats., I — на жив. л. *Rubus saxatilis*, Псков. обл., **12**, 15 07 2006 (LE 247240).

Phragmidium mucronatum (Pers.) Schltdl., II, III — на жив. л. *Rosa* sp., Псков. обл., **36**, 16 07 2006 (LE 246436).

Ph. potentillae (Pers.) P. Karst., II, III — на жив. л. и ст. *Potentilla argentea*, Псков. обл., **12**, 17 08 1997 (LE 222372); на жив. л. *P. intermedia*, Псков. обл., **36a**, 17 08 2008 (LE 246446).

P. rubi-idaei (DC.) P. Karst., II, III — на жив. л. *Rubus idaeus*, Псков. обл., **12**, 18 08 1998 (LE 222364); на жив. л. *R. idaeus*, Псков. обл., **39**, 15 08 2006 (LE 246449).

Ph. tuberculatum J. Müll., I, II, III — на жив. л. *Rosa* sp., Псков. обл., **21**, 18 07 2007 (LE 232283).

Trachyspora intrusa (Grev.) Arthur, II, III — на жив. л. *Alchemilla* sp., Псков. обл., **12**, 17 2008 1998 (LE 222368).

PUCINIACEAE

Gymnosporangium juniperi Link, 0, I — на жив. л. *Sorbus aucuparia*, Псков. обл., **12**, 15 08 1997 (LE 222901); на жив. л. *S. aucuparia*, Псков. обл., **38**, 14 07 2006 (LE 246444), а также во многих других местах национального парка «Себежский» и в целом по всей территории Псковской и Новгородской областей.

Puccinia aegopodii (Schumach.) Mart., III — на жив. л. *Aegopodium podagraria*, Псков. обл., **12**, 24 06 1998 (LE 222903).

P. arenariae (Schumach.) G. Winter, III — на жив. л. *Melandrium album*, Псков. обл., **12**, 23 07 1996 (LE 222904); на жив. л. *Stellaria nemorum*, Псков. обл., **12**, 24 07 1996 (LE 222905); на жив. л. *S. holostea*, Псков. обл., **38**, 14 07 2006 (LE 246448).

P. argentata (Schultz) G. Winter, III — на жив. л. *Impatiens noli-tangere*, Псков. обл., **12**, 15 08 1997 (LE 236141).

P. asarina Kunze, III — на жив. л. *Asarum europaicum*, Псков. обл., **12**, 29 07 1996 (LE 222906); на жив. л. *A. europaicum*, Псков. обл., **47**, ельник с лещиной, 23 08 2007 (LE 232425).

- P. bistortae* (F. Strauss) DC., II, III — на жив. л. *Persicaria bistorta*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232318).
- P. calcitrapae* DC., III — на жив. л. *Arctium tomentosum*, Псков. обл., **12**, 24 07 1997 (LE 222907).
- P. caricina* DC., 0, I — на жив. л. *Urtica dioica*, Псков. обл., **36**, 14 07 2006 (LE 246450).
- P. carthami* Corda, II — на жив. л. *Centaurea jacea*, Псков. обл., **36**, 18 07 2006 (LE 246447).
- P. chaerophylli* Purton, 0, I — на жив. л. *Chaerophyllum aromaticum*, Псков. обл., **19**, 14 06 1999 (LE 232325).
- P. chrysanthemi* Roze, III — на жив. л. *Artemisia vulgaris*, Псков. обл., **12**, 01 08 1996 (LE 222382); на жив. л. *A. vulgaris* совместно с *Golovinomyces artemisiae*, Псков. обл., **12**, 21 08 1998 (LE 222324).
- P. cirsii* Lasch, III — на жив. л. *Cirsium arvense*, Псков. обл., **36**, 13 07 2006 (LE 246420); на жив. л. *C. arvense*, Новг. обл., **2**, 09 08 2006 (LE 246431).
- P. cnicio-oleracei* Mart., III — на жив. л. *Ptar mica vulgaris*, Псков. обл., **12**, 31 07 1997 (LE 222384); на жив. л. *Cirsium heterophyllum*, Новг. обл., **7в**, луг справа от дороги, 20 08 2007 (LE 232317).
- P. commutata* Syd., III — на жив. л. *Valeriana officinalis*, Псков. обл., **13**, 20 08 1997 (LE 236142).
- P. convolvuli* (Pers.) Castagne, II — на жив. л. *Calystegia sepium*, Новг. обл., **8**, 18 08 2007 (LE 232320).
- P. coronata* Corda, 0, I — на жив. л. *Frangula alnus*, Псков. обл., **38**, 14 07 2006 (LE 246432).
- P. dietliana* P. Syd. ex Dietel, 0, I — на жив. л. *Lysimachia vulgaris*, Псков. обл., **49**, 17 07 2006 (LE 246433).
- P. fergussonii* Berk. et Broome, II, III — на жив. л. *Viola epipsila*, Псков. обл., **12**, 13 06 1999 (LE 222929); на жив. л. *V. palustris*, Новг. обл., **4**, 23 06 2007 (LE 232315).
- P. gentianae* Röhl., II, III — на жив. л. *Gentiana cruciata*, Псков. обл., **20**, 17 07 2007 (LE 232274).
- P. glechomatis* DC., III — на жив. л. *Glechoma hederacea*, Псков. обл., **12**, 03 09 1999 (LE 222357).
- P. hieracii* (Röhl.) H. Mart. var. *hieracii*, II, III — на жив. л. *Taraxacum officinale*, Псков. обл., **36**, 13 07 2006 (LE 246417); II, III — на жив. л. *Hieracium umbellatum*, Псков. обл., **12**, 23 08 1999 (LE 222371).
- P. hieracii* (Röhl.) H. Mart. var. *hypochaeridis* (Oudem.) Jørst., II, III — на жив. л. *Hypochaeris radicata*, Псков. обл., **29**, 25 08 2006 (LE 246434).
- P. iridis* Wallr., II, III — на жив. л. *Iris germanica* (in cult.), Псков. обл., **12**, 29 07 1997 (LE 236143); на жив. л. *I. sibirica*, Псков. обл., **36**, 16 08 2006 (LE 246437). Этот вид был также отмечен в 1997 г. на приусадебном участке в дер. Башово на листьях *Crococsmia* × *crococsmiiflora*.
- P. lapsanae* Fockel, III — на жив. л. *Lapsana communis*, Псков. обл., **12**, 24 07 1998 (LE 222935).
- P. luzulae* Lib., III — на жив. л. *Luzula pilosa*, Псков. обл., **12**, 28 07 1997 (LE 235829); на жив. л. *L. pilosa*, Новг. обл., **9**, 18 10 2006 (LE 246882).
- P. magnusiana* Körtm., II, III — на жив. л. *Phragmites australis*, Псков. обл., **12**, 10 05 2006 (LE 226215).
- P. malvacearum* Bertero ex Mont., III — на жив. л. *Malva* sp. (cult.), Псков. обл., **12**, приусадебный участок, 18 08 2006 (LE 235937).
- P. menthae* Pers., II, III — на жив. л. *Mentha arvensis*, Псков. обл., **12**, 15 08 1996 (LE 222373); на жив. л. *M. arvensis*, Псков. обл., **36**, 18 07 2006 (LE 246426); на жив. л. *M. longifolia*, Псков. обл., **36а**, 17 08 2006 (246427).
- P. perplexans* Plowg., II, III — на жив. л. *Alopecurus pratensis*, Псков. обл., **36**, 18 08 2006 (LE 246514).

Puccinia persistens Plowr. ssp. *triticina* (Erikss.) Z. Urb. et J. Marková, 0, I — на жив. л. *Thalictrum lucidum*, Псков. обл., 14, 05 06 1999 (LE 230865).

P. phragmitis (Schumach.) Körn., II, III — на жив. л. *Phragmites australis*, Псков. обл., 12, 08 08 1996 (LE 222920); на жив. л. *Ph. australis*, Псков. обл., 36, 12 07 2006 (LE 246428); на жив. л. *Ph. australis*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246429); на жив. л. *Ph. australis*, Псков. обл., 16, 26 08 2006 (LE 232313).

P. pimpinellae (F. Strauss) Link, 0, I, II, III — на жив. л. *Pimpinella saxifraga*, Псков. обл., 13, 24 08 1997 (LE 235831); на жив. л. *P. saxifraga*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246425); на жив. л. *P. saxifraga*, Псков. обл., 12, 14 07 2006 (LE 232324).

P. poarum E. Nielsen, I — на жив. л. *Tussilago farfara*, Псков. обл., 13, 29 06 1998 (LE 235832); на жив. л. *T. farfara*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246424); на жив. л. *T. farfara*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 246419).

P. polygoni-amphibii Pers. var. *convolvuli* Arthur, II, III — на жив. л. *Polygonum convolvulus*, Псков. обл., 36, 23 08 2006 (LE 235938).

P. polygoni-amphibii Pers. var. *polygoni-amphibii*, II, III — на жив. л. *Polygonum amphibium*, Псков. обл., 12, 01 08 1996 (LE 222367); на жив. л. *P. amphibium*, Новг. обл., I, берег р. Мсты, у моста, 08 08 2006 (LE 246412); на жив. л. *P. amphibium*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246413); на жив. л. *P. amphibium*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232319).

P. pulverulenta Grev. II, III — на жив. л. *Epilobium hirsutum*, Псков. обл., 12, 12 08 1998 (LE 222365); на жив. л. *E. hirsutum*, Псков. обл., 20, 17 07 2007 (LE 232274).

P. punctata Link, III — на жив. л. и ст. *Galium* sp., Псков. обл., 12, 12 08 2006 (LE 247241).

P. recondita Dietel et Holw., I — на жив. л. *Pulmonaria obscura*, Псков. обл., 13, 24 06 1998 (LE 222908); на жив. л. *P. obscura*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 230868); на жив. л. *Aquilegia vulgaris*, Псков. обл., 36, кладбище, 19 07 2006 (LE 246414).

P. rugulosa Tranzschel, II, III — на жив. л. *Peucedanum oreoselinum*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246415).

P. sessilis J. Schröt. var. *sessilis*, 0, I — на жив. л. *Polygonatum multiflorum*, Псков. обл., 12, 24 06 1997 (LE 222925).

P. tanacetii DC., II, III — на жив. л. *Tanacetum vulgare*, Псков. обл., 12, 13 08 1997 (LE 222926); на жив. л. *T. vulgare*, Псков. обл., 36, 18 08 2006 (LE 246416).

P. urticae-acutiformis Kleb., II, III — на жив. л. *Carex acutiformis*, Псков. обл., 48, 23 08 2007 (LE 232382).

P. veronicarum DC., III — на жив. л. *Veronica longifolia*, Псков. обл., 12, 13 08 1997 (LE 232353).

P. violae (Schum.) DC., II, III — на жив. л. *Viola mirabilis*, Псков. обл., 13, 20 08 1997 (LE 222355); *V. hirta*, Новг. обл., 6, 02 08 2001 (LE 232316); на жив. л. *V. collina*, Псков. обл., 28, 08 09 2006 (LE 246423); на жив. л. *V. collina*, Псков. обл., 10, дубрава, 26 07 2007 (LE 232314).

Tranzschelia fusca (Pers.) Dietel, III — на жив. л. *Anemonoides nemorosa*, Псков. обл., 12, 08 05 1998 (LE 222919).

T. pruni-spinosae (Pers.) Dietel, III — на жив. л. *Prunus domestica*, Псков. обл., 12, приусадебный участок, 18 08 1996 (LE 236147).

T. pulsatillae (Opiz) Dietel, II, III — на жив. л. *Pulsatilla patens*, Псков. обл., 22, сосняк, 11 08 2007 (LE 232404).

Uromyces anthyllidis J. Schröt., II, III — на жив. л. *Anthyllis vulneraria*, Псков. обл., 20, 18 07 2007 (LE 232278).

U. dactylidis G. H. Otth, III — на жив. л. *Dactylis glomerata*, Псков. обл., 13, 13 08 1997 (LE 222370).

U. geranii (DC.) Fr., II, III — на жив. л. *Geranium palustre*, Псков. обл., 13, 20 08 1997 (LE 222366); на жив. л. *G. pratense*, Псков. обл., 13, 20 08 1997 (LE 222354); на жив. л. *G. sylvaticum*, Псков. обл., 36, 15 07 2006 (LE 246462); на

жив. л. *G. sylvaticum*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246461); на жив. л. *G. pratense*, Псков. обл., 20, 17 07 2007 (LE 232277).

U. minor J. Schröt., III — на жив. л. *Trifolium montanum*, Псков. обл., 13, 13 08 1997 (LE 222381); на жив. л. *T. montanum*, Псков. обл., 12, 31 07 2006 (LE 230871); на жив. л. *T. montanum*, Псков. обл., 22, сосняк, 11 08 2007 (LE 232427).

U. polygoni-avicularis (Pers.) P. Karts., III — на жив. л. и ст. *Polygonum aviculare*, Псков. обл., 12, 27 08 1997 (LE 247239); на жив. л. *P. aviculare*. Псков. обл., 50, 17 07 2006 (LE 246459); на жив. л. *P. aviculare*, Новг. обл., 1, берег р. Мсты у моста, 08 08 2006 (LE 246412).

U. rumicis (Schum.) G. Winter, 0, I — на жив. л. *Ficaria verna*, Псков. обл., 12, 11 06 1999 (LE 222914); II, III — на жив. л. *Rumex obtusifolius*, Псков. обл., 36, 14 07 2006 (LE 246458).

U. scrophulariae Fockel, 0, I, II, III — на жив. л. *Scrophularia nodosa*, Псков. обл., 44, 15 08 2006 (LE 246457).

U. valerianae Fockel, II, III — на жив. л. *Valeriana officinalis*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246456); на жив. л. *V. officinalis*; Новг. обл., 1, пансионат комбината огнеупоров, 08 08 2006 (LE 246455); на жив. л. *V. officinalis*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246454).

U. verruculosus J. Schröt., II — на жив. л. *Melandrium album*, Псков. обл., 30, у дороги, 18 09 2000 (LE 230869).

U. viciae-fabae (Pers.) J. Schröt., II, III — на жив. л. *Vicia faba*, Псков. обл., 12, 26 08 1999 (LE 222361); на жив. л. *V. cracca*, Псков. обл., 12, 28 08 1999 (LE 222362); на жив. л. *V. sepium*, Псков. обл., 12, 28 08 1999 (LE 222356); на жив. л. *V. sepium*, Псков. обл., 50, 17 07 2006 (LE 246453); на жив. л. *Lathyrus vernus*, Псков. обл., 17, 26 08 2006 (LE 246452); на жив. л. *L. vernus*, Псков. обл., 21, 18 07 2007 (LE 232276); на жив. л. *L. vernus*, Новг. обл., 76, луг справа от дороги, 20 08 2007 (LE 232323).

PUCCINIASTRACEAE

Melampsorium alni (Thüm.) Dietel, II — на жив. л. *Alnus incana*, Псков. обл., 12, 17 07 2001 (LE 247285).

M. betulinum Kleb., II, III — на жив. л. *Betula pubescens*, Псков. обл., 12, 23 08 1998 (LE 222379); на жив. л. *B. pubescens*, Псков. обл., 40, 19 09 2006 (LE 246445).

Pucciniastrum areolatum (Fr.) G. H. Otth, II, III — на жив. л. *Padus avium*, Псков. обл., 38, 14 07 2006 (LE 246418).

P. circaeae (G. Winter) De Toni, III — на жив. л. *Circaea alpina*, Псков. обл., 50, 17 07 2006 (LE 246411).

P. epilobii G. H. Otth, II, III — на жив. л. *Epilobium adenocaulon*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246421); Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232322).

P. vaccinii (G. Winter) Jørst., II, III — на жив. л. *Vaccinium vitis-idaea*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232416).

Thekopsora sparsa (G. Winter) Magnus, III — на жив. л. *Arctostaphylos uva-ursi*, Псков. обл., 12, 24 08 2003 (LE 236148).

SPHAEROPHRAGMIACEAE

Triphragmium filipendulae (Lasch) Pass., II, III — на жив. л. *Filipendula vulgaris*, Псков. обл., 22, 11 08 2007 (LE 232405).

T. ulmariae (Schumach.) Link, II, III — на жив. л. *Filipendula ulmaria*, Псков. обл., 13, 15 08 1997 (LE 222383); на жив. л. *F. ulmaria*, Псков. обл., 36, 13 07 2006 (LE 246435); на жив. л. *F. ulmaria*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246451).

USTOMYCETES

EXOBASIDIALES

EXOBSIDIACE

Exobasidium rostrupii Nannf. — на жив. л. *Oxycoccus palustris*, Псков. обл., 50, 17 07 2006 (LE 246465); на жив. л. *O. palustris*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246464).

E. cassandrae Peck — на жив. л. *Chamaedaphne calyculata*, Псков. обл., 51, 15 07 2006 (LE 246466); на жив. л. *Ch. calyculata*, Новг. обл., 2, 09 08 2006 (LE 246467).

E. vaccinii (Fuckel) Woronin — на жив. л. *Vaccinium vitis-idaea*, Псков. обл., 51, 15 07 2006 (LE 246468).

USTILAGINALES

ANTHRACOIDEACEAE

Anthracoidea buxbaumii Kukk. — в завязях *Carex hartmanii*, Псков. обл., 25, 10 06 2002, опр. И. В. Каратыгин (LE 231010).

A. irregularis (Liro) Voidol et Poelt — в завязях *Carex digitata*, Псков. обл., 13, липняк снытевый, 17 06 2001 (LE 247284).

MICROBOTRYACEAE

Bauhinus reticulatus (Liro) Denchev — в завязях *Persicaria lapathifolia*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 232364).

B. scabiosae (Vánky) Denchev et R. T. Moore — в пыльниках *Knautia arvensis*, Псков. обл., 36, на лугу у обочины полевой дороги, 24 06 2000 (LE 247282).

Microbotryum dianthorum (Liro) H. Scholz et I. Scholz — в пыльниках *Dianthus arenarius*, Псков. обл., 36, опушка сосняка, 25 08 2000 (LE 247283); в пыльниках *D. deltoides*, Псков. обл., 12, 15 07 2007 (LE 235763).

M. lychnidis-dioicae (DC. ex Liro) G. Deml et Oberw. — в пыльниках *Melandrium album*, Псков. обл., 36, 14 07 2006 (LE 232310).

M. stellariae (Sowerby) G. Deml et Oberw. — в пыльниках *Stellaria holostea*, Псков. обл., 12, 29 05 2000 (LE 235944).

TILLETIACEAE

Doassansia sagittariae (Westend.) J. C. Fisch. — на жив. л. *Sagittaria sagittifolia*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232363).

Urocystis trientalis (Berk. et Broome) V. Lindeb. — на жив. л. *Trientalis europaea*, Псков. обл., 41, 15 08 2006 (LE 246470).

USTILAGINACEAE

Sporisorium neglectum (Niessl) Vánky — на колосе *Setaria pumila*, Псков. обл., 18, 06 09 2006, совместно с *Phoma crastophila* (Sacc.) Punith. (LE 246713).

HYPHOMYCETES

MONILIACEAE

Botrytis globosa A. Raabe — на жив. л. *Allium ursinum*, Псков. обл., 28а, берег р. Великой, 11 05 2008 (LE 255800).

Cercospora virgaureae (Thüm.) Allesch. — на жив. л. *Solidago virgaurea*, Новг. обл., 1, 23 07 2006 (LE 232291).

Cladobotryum mycophilum (Oudem.) W. Gams et Hooz. — на *Inonotus obliquus* (Ach. ex Pers.) Pilát на мертвой древесине *Betula pendula*, Новг. обл., 7г, 20 08 2002 (LE 255834).

Fusicladium pyrorum (Lib.) Fuckel — на жив. л. *Pyrus communis*, Псков. обл., 12, 17 07 2008 (LE 232269).

Pseudocercospora filipendulae (Melnik) U. Braun et Melnik — на жив. л. *Filipendula ulmaria*, Псков. обл., 22, 11 08 2007 (HAL 2167 F и LE 232213).

P. gei (Farl.) U. Braun — на жив. л. *Geum rivale*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232419); на жив. л. *G. urbanum*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232337).

Ramularia agrimoniae Sacc. — на жив. л. *Agrimonia eupatoria*, Псков. обл., 23, 11 08 2007 (LE 232403).

R. aplospora Speg. — на жив. л. *Alchemilla vulgaris*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 255753).

R. cylindroides Sacc. var. *cylindroides* — на жив. л. *Pulmonaria angustifolia*, Псков. обл., 37, 21 07 2007 (LE 255778).

R. heraclei (Oudem.) Sacc. — на жив. л. *Cicuta virosa*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232335).

R. inaequale (Preuss) U. Braun — на жив. л. *Taraxacum officinale*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232422); на жив. л. *T. officinale*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232380).

R. lactea (Desm.) Sacc. — на жив. л. *Viola* sp., Псков. обл., 21, 18 07 2007 (LE 232277).

R. lysimachiae Thüm. — на жив. л. *Lysimachia vulgaris*, Псков. обл., 12, 26 07 2007 (LE 232423).

R. plantaginis Ellis et G. Martin — на жив. л. *Plantago major*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232420).

R. primulae Thüm. — на жив. л. *Primula veris*, Псков. обл., 20, 18 07 2007 (LE 232271); на жив. л. *P. veris*, 25 07 2006 (LE 232415).

R. rosea (Fuckel) Sacc. — на жив. л. *Salix fragilis*, Новг. обл., 1, берег р. Быстрицы, 20 08 2007 (LE 232365).

R. rubella (Bonord.) Nannf. — на жив. л. *Rumex longifolia*, Новг. обл., 1, 20 06 2007 (LE 255762).

Spermosporina sagittariae (Bres.) U. Braun — на жив. л. *Sagittaria sagittifolia*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232356).

Tretovularia villiana (Magnus) Deighton — на жив. л. *Vicia cassubica*, Псков. обл., 33, склон полотна железной дороги, 21 07 2007 (LE 255752).

DEMATIACEAE

Cercospora epipactidis C. Massal. — на жив. л. *Epipactis helleborine*, Псков. обл., 32, сосняк, 21 07 2007 (LE 232354).

C. radiata Fuckel — на жив. л. *Anthyllis vulneraria*, Новг. обл., 5, обочина дороги, 21 06 2007 (LE 232395).

Chalara affinis Sacc. et Berl. — на обратной стороне коры валежного ствола *Betula pendula*, Новг. обл., 9, 07 09 2001 (LE 232210).

Cladosporium cladosporioides (Fresen.) G. A. de Vries — на усохших л. *Betula pendula*, Псков. обл., 52, 21 09 1998 (LE 230782).

C. herbarum (Pers.: Fr.) Link — на сух. л. *Thlaspi arvense*, Псков. обл., 36, 18 07 2006 (LE 232413); на сух. л. *Festuca rubrum*, Псков. обл., 36, 14 08 2006 (LE 232412).

- Телеоморфа: *Davidiella tassiana* (De Not.) Crous et U. Braun.
Cladosporium macrocarpum Preuss — на листьях *Eriophorum vaginatum*, Новг. обл., 2, 09 08 2006, опр. U. Braun (HAL 2094 F).
- Телеоморфа: *Davidiella macrocarpa* Crous, K. Schub. et U. Braun.
Menispora glauca (Link) Pers. — на обратной стороне отслоившейся коры на стволе *Betula pendula*, Новг. обл., 1, 16 08 2006 (Мельник и др., 2007).
- Телеоморфа: *Chaetosphaeria ovoidea* (Fr.) Constant., K. Holm et L. Holm.
Epicoctum purpurascens Ehrenb. ex Schldtl. — на сух. л. *Acorus calamus*, Псков. обл., 41, 15 08 2006 (LE 255789).
- Fusicladium pyrorum* (Lib.) Fuckel — на жив. л. *Pyrus communis*, Псков. обл., 12, 17 07 2006 (LE 232269).
- Myrothecium roridum* Fr.: Fr. — на отмершем листе прикорневой розетки *Myosotis arvense*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232396).
- Passalora angelicae* (Ellis et Everh.) U. Braun — на жив. л. *Angelica sylvestris*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232397).
- P. depressa* (Berk. et Broome) Sacc. — на жив. л. *Angelica sylvestris*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232326).
- P. bellynckii* (Westend.) U. Braun — на жив. л. *Vincetoxicum hirundinaria*, Псков. обл., 33, луг около полотна железной дороги, 21 07 2007 (LE 232359).
- P. graminis* (Fuckel) Höhn. — на жив. л. *Helictotrichon pubescens*, Новг. обл., 1, бер-пер р. Быстрицы, 20 06 2007 (LE 232398).
- P. murina* (Ellis et Kellerm.) U. Braun et Crous — на жив. л. *Viola palustris*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 232399).
- P. pastinacae* (Sacc.) U. Braun — на жив. л. *Pastinaca sativa*, Псков. обл., 53, 23 08 2007 (LE 232360).
- P. punctum* (Delacr.) S. Petzoldt — на жив. л. *Anethum graveolens*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 232400).
- P. rosicola* (Pass.) U. Braun — на жив. л. *Rosa pimpinellifolia*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 232410); на жив. л. *R. pimpinellifolia*, Псков. обл., 20, 03 10 2007 (LE 232374).
- Phacellium episphaerium* (Desm.) U. Braun — на жив. л. *Stellaria nemorum*, Псков. обл., 36, 13 08 2006 (LE 255781).
- Phaeoramularia punctiformis* (Schldtl.) U. Braun — на жив. л. *Chamaenerion angustifolium*, 5, обочина дороги, 21 06 2007 (LE 232386).
- Sporidesmium leptosporum* (Sacc. et Roum.) S. Hughes — на коре валежного ствола *Alnus incana*, Новг. обл., 9, 09 09 2007 (LE 232360).
- Torula herbarum* (Pers.) Link. — на побеге *Rubus idaea*, Псков. обл., 12, 15 04 2007 (LE 230881).
- Trimmatostroma scutellare* (Berk. et Broome) M. B. Ellis — на сух. ветви *Pinus sylvestris*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 232402).
- Verticicladium trifidum* Preiss — на гниющей хвое *Pinus sylvestris*, Новг. обл., 3, 18 08 2002 (LE 255832).

COELOMYCETES

- Amerosporium concinnum* Petr. — на влагилицах усыхающих л. *Acorus calamus*, Псков. обл., 41, 15 08 2006 (LE 255766).
- Ampelomyces quisqualis* Ces. ex Schldtl. — на колониях *Golovinomyces sordidus* с жив. л. *Plantago major*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 246471).
- Apio carpella anisomera* (Kabát et Bubák) Melnik — на жив. л. *Stellaria nemorum*, Новг. обл., 8, лес справа от дороги к монастырю, 18 08 2007 (LE 255820).
- Aschochyta cytisi* Lib. — на жив. л. *Lathyrus vernus*, Новг. обл., 7а, слева от дороги, 20 08 2007 (LE 255776).
- A. dolomitica* Kabát et Bubák — на жив. л. *Hepatica nobilis*, Псков. обл., 20, 18 07 2007 (LE 232273).

- A. majalis* C. Massal. — на жив. л. *Convallaria majalis*, Псков. обл., 32, сосняк, 21 07 2007 (LE 255772).
- A. necans* (Ellis et Everh.) Davis — на жив. л. *Pteridium aquilinum*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 232332).
- A. savulescui* Rădul. et Negru — на жив. л. *Thalictrum (flavum?)*, Новг. обл., 1, огород, 22 06 2007 (LE 255761).
- A. violae-hirtae* Bubák — на жив. л. *Viola palustris*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 232332).
- Asteroma frondicola* (Fr. ex Ficinus et C. Schub.) M. Morelet — на жив. л. *Populus tremula*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 232335).
- Asteromella convallariae* (Cavara) Petr. — на жив. л. *Convallaria majalis*, Псков. обл., 32, сосняк, 21 07 2007 (LE 255777).
- A. lathyri-silvestri* H. Ruppr. — на жив. л. *Lathyrus vernus*, Новг. обл., 76, луг справа от дороги, 20 08 2007 (LE 255760).
- A. trollii* (Trail.) H. Ruppr. — на жив. л. *Trollius europaeus*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232362).
- Camarosporium macrosporum* Sacc. — на сух. ветвях *Philadelphus coronarius*, Псков. обл., 12, приусадебный участок, 12 04 2007 (LE 230898).
- Coryneum depressum* Schmidt ex Steudel — на коре жив. ветвей *Quercus robur*, Псков. обл., 12, 15 04 2007 (LE 230878).
- C. neesii* B. Sutton — на коре жив. ветвей *Quercus robur*, Псков. обл., 12, 16 04 2007 (LE 230879).
- Diploceras kriegerianum* (Bres.) Nag Raj — на жив. л. *Chaetaenerium angustifolium*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 232328).
- Diplodia coryli* Fuckel — на сух. ветв. *Corylus avellana*, Новг. обл., 1, огород, 21 08 2002 (LE 255837).
- Gloeosporidiella ribis* (Lib.) Petr. — на жив. л. *Grossularia reclinata*, Новг. обл., 1, огород, 20 06 2007 (LE 255767).
- Marssonina potentillae* (Desm.) Magnus f. *comari* Karak. — на жив. л. *Comarum palustre*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 232331).
- Microsphaeropsis olivacea* (Bonord.) Höhn. — на жив. л. *Euonymus verrucosa*, Псков. обл., 47, 23 08 2007 (LE 255805).
- Phloeospora ulmi* (Fr.) Wallr. — на жив. л. *Ulmus laevis*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 255769).
- Phloeospora padi* (Lib.) Arx — на жив. л. *Padus avium*, Новг. обл., 4, 23 06 2007 (LE 255775).
- Phoma cucurbitacearum* (Fr.: Fr.) Sacc. — на гниющем плоде *Echinocystis lobata*, Псков. обл., 30, на городской свалке, 17 04 2001 (LE 255839); на жив. л. *Cucumis sativus*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 255765).
- Ph. exigua* Desm. var. *exigua* — на жив. л. *Sinapis alba*, Новг. обл., 1, огород, 24 06 2007 (LE 255757); на жив. л. *Impatiens noli-tangere*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 232333).
- Phomopsis*-стадия *Diaporthe teres* Nitschke — на жив. л. *Fraxinus excelsior*, Псков. обл., 31, парк, 24 08 2007 (LE 232387).
- Ph. dianthina* Sacc. — на прошлогодних стеблях *Dianthus barbatus*, Новг. обл., 9, 02 06 2007 (LE 232344).
- Ph. heraclei* Lebedeva — на жив. л. *Heracleum sphondylium*, Псков. обл., 34, 24 08 2007 (LE 232391).
- Ph. prunorum* (Cooke) Grove — на усохших ветвях *Prunus domestica*, Новг. обл., 9, 03 06 2007 (LE 232346).
- Ph. stellariae* (Oudem.) Petr. — на сух. л. *Stellaria holostea*, Псков. обл., 24, 02 10 2007 (LE 232211).
- Phyllosticta digitalis* Belynyck — на жив. л. *Digitalis purpurea*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 255768).
- Ph. dulcamarae* Sacc. — на жив. л. *Solanum dulcamara*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232338).

Phyllosticta hepaticae Brunaud — на жив. л. *Hepatica nobilis*, Псков. обл., 47, ельник с лещиной, 23 08 2007 (LE 255806).

Ph. lamii Sacc. — на жив. л. *Lamium album*, Новг. обл., 1, огород, 20 06 2007 (LE 232384).

Ph. polygonorum Sacc. — на жив. л. *Polygonum lapathifolium*, Новг. обл., 1, огород, 19 08 2007 (LE 232334).

Ph. ulmi Westend. — на жив. л. *Ulmus laevis*, Новг. обл., 8, слева от дороги, 18 08 2007 (LE 232340).

Ph. verbasci Sacc. — на жив. л. *Verbascum lychnitis*, Псков. обл., 33, у железной дороги, 21 07 2007 (LE 232329).

Rhabdospora inaequalis (Sacc. et Roum.) Sacc. — на сухой ветви *Sorbus aucuparia*, Псков. обл., 12, 24 04 2007 (LE 230876).

Rh. pulsatillae Syd. — на черешке засохшего листа *Pulsatilla patens*, Псков. обл., 12, 16 04 2007 (LE 230876).

Seimatosporium lichenicola (Corda) Shoemaker et E. Müll. — на сухой ветви *Sorbus aucuparia*, Псков. обл., 12, 04 05 2007 (LE 232390); на некротических пятнах на жив. л. *Malus domestica*, Новг. обл., 9, 03 06 2007 (LE 255754); на усохших ветвях *Prunus domestica*, Новг. обл., 9, 03 06 2007 (LE 232345); на некротических пятнах на жив. л. *M. domestica*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232418).

Septoria aegopodii Desm. — на жив. л. *Aegopodium podagraria*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 255759).

S. chelidonii (Lib.) Dem. — на жив. л. *Chelidonium majus*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 255779).

S. convolvuli (Lib.) Desm. — на жив. л. *Convolvulus arvensis*, Новг. обл., 1, огород, 20 06 2007 (LE 232336).

S. erigerontis Peck — на жив. л. *Erigeron acris*, Новг. обл., 5, 23 06 2007 (LE 232330).

S. galiorum Ellis — на жив. л. *Galium* sp., Новг. обл., 1, луг на берегу р. Быстрицы, 24 06 2007 (LE 232367).

S. inconspicua Berk. et M. A. Curtis — на жив. л. *Plantago major*, Новг. обл., 1, луг, 24 06 2007 (255763); на жив. л. *P. lanceolata*, Псков. обл., 12, 25 07 2007 (LE 232421).

S. kaznovskii M. I. Nikol. — на жив. л. *Lupinus polyphyllus*, Псков. обл., 11, залежь, 26 07 2007 (LE 255773); на жив. л. *L. polyphyllus*, Псков. обл., 26, 03 10 2007 (LE 232383).

S. lychnidis Desm. — на жив. л. *Melandrium album*, Псков. обл., 30, у дороги, 18 09 2007 (LE 230834).

S. matricariae Hollós — на жив. л. *Lepidotheca suaveolens*, Новг. обл., 1, обочина дороги, 24 06 2007 (LE 255756); на жив. л. *L. suaveolens*, Новг. обл., 8, 18 08 2007 (LE 255755).

S. polemonii Thüm. — на жив. л. *Polemonium caeruleum*, Новг. обл., 1, огород, 20 08 2007 (LE 255764).

S. salicis Westend. — на жив. л. *Salix caprea*; Новг. обл., 8, 18 08 2007, опр. О. Константинеску (LE 255771).

S. succisicola Sacc. var. *intermedium* Sacc. — на жив. л. *Succisa pratense*, Новг. обл., 7в, луг справа от дороги, 20 08 2007 (LE 255758).

S. tanacetii Niessl — на жив. л. *Tanacetum vulgare*, Новг. обл., 1, огород, 22 06 2007 (LE 232339).

S. ulmariae Sacc. — на жив. л. *Filipendula vulgaris*, Псков. обл., 22, 11 08 2007 (LE 232406).

S. viciicola Jørst. — на жив. л. *Vicia sepium*, Новг. обл., 1, 22 06 2007 (LE 255751).

Sporonema punctiforme (Fuckel) Höhn. — на жив. л. *Galium boreale*, Псков. обл., 12 (LE 232417).

Stagonosporopsis aquilegiae (Rabenh.) Boerema, Gruyter et Noordel. — на жив. л. *As-taea spicata*, Псков. обл., 31, парк, 24 08 2007 (LE 232424).

S. lupini (Boerema et R. Schneid.) Boerema, Gruyter et P. Graaf — на жив. л. *Lupinus polyphyllus*, Псков. обл., 11, залежь, 26 07 2007 (LE 255774).

MYCELLA STERILIA

Ectostroma iridis Fr. — на жив. л. *Iris pseudacorus*, Псков. обл., 36, 23 09 2007 (LE 232370).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты № 04-04-49813-а, 04-04-81027-Бел2004_а, 06-04-49426-а и 07-04-01408-а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров И. Н. Мучнисторосяные грибы Псковской области // Тр. Латв. СХА. 1977. Вып. 12. С. 14—15.

Гоби Х. Я., Траншель В. А. О ржавчинных грибах (Uredineae) Санкт-Петербургской губернии и некоторых частей соседних с нею Эстляндии, Выборгской и Новгородской губерний // Бот. записки. 1891. Т. 3, вып. 2. С. 65—128.

Голубев А. О. Определитель грибов России. Класс Хитридиомицеты. Вып. 1: Порядок Хитридиевые. СПб.: Мир и семья, 1995. 168 с.

Иванов И. С. Грибы (Fungi): облигатные паразитические микромицеты // Тр. Санкт-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 2001. Сер. 6. Т. 4. (Биоразнообразие и редкие виды национального парка «Себежский»). С. 44—47.

Каратыгин И. В. Определитель грибов России. Порядки Taphirinales, Exobasidiales, Microstromatales. СПб.: Наука, 2002. 135 с.

Мельник В. А., Попов Е. С., Шабунин Д. А. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. I. Гифомицеты // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41, вып. 6. С. 515—525.

Мельник В. А., Попов Е. С., Шабунин Д. А. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. II. Целомицеты // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 1. С. 41—50.

Попов Е. С., Шабунин Д. А., Мельник В. А. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. III. Пиренокарпные аскомицеты // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 2. С. 137—151.

Попов Е. С. Редкие виды ржавчинных грибов (Basidiomycota: Uredinales) из Псковской области // Природа Псковского края. 2005. Вып. 19. С. 7—9.

Траншель В. Г. Список грибов, собранных в Валдайском уезде Новгородской губернии // Тр. пресноводн. биол. ст. Санкт-Петербургского общ-ва естествоиспытателей. 1901. Т. 1. С. 160—203.

Черепанова Н. П. Виды *Peronospora* — паразиты высших растений. Л.: ЛГУ, 1987. 124 с.

Черепанова Н. П., Кочетков В. В., Черепанов П. С. Материалы к микобиоте Псковской области // Вест. ЛГУ. 1989. Сер. 3. Вып. 3 (№ 24). С. 33—40.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Санкт-Петербург

Санкт-Петербургский НИИ лесного хозяйства

vadim.melnik@mail.ru

Поступила 19 V 2008

S U M M A R Y

Data on 258 species from *Chytridiomycota* (*Chytridiales*), *Oomycota* (*Peronosporales*), *Ascomycota* (*Erysiphales*), *Teliomycetes* (*Uredinales*), *Ustomycetes* (*Exobasidiales* and *Ustilaginales*), and anamorphic fungi which had been recorded in Novgorod and Pskov regions are presented.

УДК 582.288:574.47

© Н. И. Чигинева, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, А. В. Тиунов

**ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ МИКРОМИЦЕТОВ
НА РАСТИТЕЛЬНОМ ОПАДЕ ПРИ РАЗНЫХ УРОВНЯХ
ДОСТУПНОСТИ УГЛЕРОДА**CHIGINOVA N. I., ALEKSANDROVA A. V., SIDOROVA I. I., TIUNOV A. V.
TAXONOMIC STRUCTURE OF MICROMYCETES COMPLEXES
FROM VEGETATION LITTER UNDER DIFFERENT LEVELS OF CARBON AVAILABILITY

Деструкция лесной подстилки является одним из важнейших вопросов лесной биоценологии. Ведущую роль в этом процессе играют высшие базидиальные грибы (Частухин, Николаевская, 1969; Мирчинк, 1988; Tanesaka et al., 1993), однако не следует недооценивать и роль микромицетов, являющихся пионерной группировкой организмов, заселяющих свежий опад. Кроме того, имеются сведения о том, что сообщества гифомицетов лесной подстилки способны осуществлять весь процесс деструкции от начала до конца (Борисова, 1988). Для полного понимания механизмов деструкции опада и круговорота веществ и энергии в лесных экосистемах необходимы сведения о микроорганизмах, участвующих в этих процессах. Несмотря на большое количество работ у нас и за рубежом (Kendrick, 1959; Hudson, 1968; Мирчинк, Демкина, 1977; Озерская, Мирчинк, 1981; Бугакова, 1985; Osono, Takeda, 2002, и др.), посвященных изучению роли микромицетов и выявлению видов, характерных для разных стадий деструкции лесной подстилки, вопросы видового разнообразия и экологии микофлоры растительного опада остаются до сих пор актуальными и не до конца раскрытыми.

Одним из важнейших факторов, определяющих активность и, вероятно, структуру сообществ почвенных сапротрофов, в том числе грибов, является доступность углерода — энергии (Daufresne, Loreau, 2001; Ekblad, Nordgren, 2002). Увеличение доступности углерода должно, по-видимому, привести к заметным изменениям в структуре микробного сообщества за счет конкуренции за ресурсы между различными функциональными группами микроорганизмов (Fontaine et al., 2003). Необходимо отметить, что в вегетационный период в почву поступает весьма значительное количество доступного углерода в виде корневых выделений (Кузьяков, 2001).

В настоящее время активно исследуются связи между разнообразием почвенной биоты и динамикой вещества и энергии в экосистемах, в частности процессами деструкции органического вещества (Loreau, 1998; Setälä, McLean, 2004; Hättenschwiler et al., 2005; Wardle, 2006). Как правило, при изучении влияния микроорганизмов-деструкторов на функционирование экосистем не проводится анализ таксономической структуры сообществ почвенных микроорганизмов, а исследуется только небольшое число видов (Mikola, Setälä, 1998; Osono et al., 2003; Tiunov, Scheu, 2005a).

Целью данной работы являлся анализ структуры комплекса микромицетов трех видов растительного опада на различных стадиях деструкции и изучение влияния легкодоступного источника углерода (сахарозы) на видовой состав грибных сообществ.

Материал и методы

В сентябре 2003 г. в мертвопокровном молодом ельнике (возраст около 50 лет) на территории биогеоценологической станции Института проблем экологии и эволюции РАН «Малинки» (Московская обл.) были заложены экспериментальные площадки, где на глубине примерно 2 см были прикопаны мешочки из нейлоновой сетки с отверстиями размером 110 мкм, содержащие по 1 г сухого веса свежего опада осины (*Porus tremula*), дуба (*Quercus robur*) и ели (*Picea abies*). В качестве источника легкодоступного углерода использовали 10%-й раствор сахарозы из расчета 50 г С на 1 м² каждые 2 недели с мая по ноябрь, поскольку ее применение более целесообразно в полевых экспериментах. Раствором сахарозы поливали 14 площадок, остальные 14 (контрольные) поливали чистой водой. Мешочки с опадом брали для анализа после 12 (сентябрь 2004 г.), 21 (июль 2005 г.) и 24 месяцев деструкции (октябрь 2005 г.). Для определения количественного и качественного состава микромицетов было использовано по восемь случайно отобранных мешочков из каждого варианта опыта.

Для оценки обилия почвенных микромицетов применяли метод посева из серийных разведений С. Ваксмана в модификации Д. Г. Звягинцева с использованием среды Чапека, сусло-агара, среды Гетчинсона (с фильтровальной бумагой) и голодного агара (Методы..., 1991). В данной работе подробно рассматриваются результаты, полученные при использовании среды Чапека и агаризованного сусла, так как на этих двух средах было выявлено наибольшее видовое разнообразие микромицетов.

Для всех изолированных микромицетов определяли относительное видовое обилие (% изолятов данного вида от общего числа выделенных). Для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона и показатель выровненности видового обилия; для сравнения видового состава — качественные и количественные коэффициенты Сёренсена (Мэргаран, 1992).

Статистическая обработка включала в себя дискриминантный анализ (Tiunov, Scheu, 2005b). Подробнее методика описана в нашей предыдущей статье (Чигинева и др., 2007).

Результаты и обсуждение

Всего из трех исследованных видов опада при использовании двух стандартных сред — Чапека и сусло-агара — было выделено 111 видов микромицетов, принадлежащих к 45 родам. Из них 12 видов из 8 родов относятся к отделу *Zygomycota*, 2 вида (2 рода) — к отделу *Ascomycota*, 92 вида (34 рода) — к анаморфным грибам. Кроме того, выделен стерильный светло- и темноокрашенный мицелий (2 и 5 форм соответственно). Большинство родов (32 из 45) представлено минимальным количеством — 1—2 видами, большее количество видов зафиксировано из родов *Penicillium* (25), *Acremonium* (9), *Trichoderma* (6) и по 4 вида из родов *Aspergillus* и *Fusarium*. Данные по относительному видовому обилию выделенных микромицетов представлены в табл. 1.

Отмечено значительное различие комплексов микромицетов на использованных типах опада (дискриминантный анализ; $p < 0.001$), что, очевидно, обусловлено его различным химическим составом. Для хвойных пород характерно значительное содержание в хвое фенольных соединений, токсичных для многих микроорганизмов, и высокая кислотность, а для лиственных — высокое содержание зольных элементов и низкое значение pH. Наибольшее число микромицетов (92 вида) было выделено из легкоразлагаемого опада осины. Более устойчивые дубовый опад и еловая хвоя характеризовались меньшим числом выделенных видов — 84 и 86 соответственно. Общими для всех трех видов опада были 66 видов гифомицетов — это представители родов *Absidia*, *Acremonium*, *Alternaria*, *Arthrinum*, *Aspergillus*, *Aureobasidium*, *Beauveria*, *Botrytis*, *Cladosporium*, *Colonostachys*, *Cylindrocarpon*, *Doratomyces*, *Geomyces*, *Humicola*, *Lecanicillium*, *Umbelopsis*, *Mucor*, *Myrothecium*, *Paecilomyces*, *Isaria*, *Penicillium*, *Tala-*

romyces, *Rhizopus*, *Stachybotrys*, *Thysanophora*, *Trichoderma* и стерильный мицелий. Остальные представители микобиоты были приурочены к разным типам опада. Для всех трех видов опада следует также отметить высокую численность темноокрашенных гифомицетов, их суммарное обилие достигало 92 %.

В основном опаде наиболее обильными видами после 12 месяцев деструкции, составляющими более 10 % от выделенных изолятов, были *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link, *C. cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries, *C. macrocarpum* Preuss, *Aureobasidium pullulans* (de Bary) G. Arnaud — типичные представители филлопланы листовенных деревьев. После 21 месяца деструкции преобладали *Thysanophora penicillioides* (Roum.) W. B. Kendr. и *Cladosporium herbarum*. После 24 месяцев деструкции по-прежнему наиболее обильными были *Thysanophora penicillioides* и *Cladosporium herbarum*, но наблюдалось заметное снижение обилия вида *Thysanophora penicillioides* при увеличении численности *Cladosporium herbarum*.

Наиболее обильными видами микромицетов в дубовом опаде после 12 месяцев деструкции были *C. herbarum*, *C. cladosporioides*, *Stachybotrys cylindrospora* C. N. Jensen. После 21 месяца деструкции, как и для опада осины, было отмечено высокое обилие *Thysanophora penicillioides*. Кроме того, большую долю от выделенных грибов составляли *Geomyces pannorum* (Link) Sigler et J. W. Carmich., *Trichocladium opacum* (Corda) S. Hughes, *Cladosporium herbarum*, *C. cladosporioides*. Спустя 24 месяца видовой состав доминантных видов не изменился, но были отмечены изменения в численности этих видов.

В еловой хвое на всех этапах проведения опыта было отмечено высокое обилие видов *Thysanophora penicillioides*, *Cylindrocarpon magnusianum* Wollenw., *Geomyces pannorum*. Кроме того, спустя 12 суток отмечена высокая доля *Aureobasidium pullulans* и стерильного темноокрашенного мицелия, а спустя 21 и 24 месяца наблюдалась высокая численность *Phialophora malorum* (Kidd et Beaumont) McColloch и *Trichocladium opacum*. Отмечено также сильное увеличение обилия *Stachybotrys chartarum* (Ehrenb.) S. Hughes после 24 месяцев деструкции.

Не только длительность периода деструкции и вид опада, но и добавление сахарозы влияет на структуру грибных сообществ (дискриминантный анализ: $F = 3.2$, $p = 0.0112$ и $F = 10.6$, $p < 0.0001$ после 21 и 24 месяцев деструкции соответственно).

Не всегда увеличение доступности углерода сопровождалось сменой доминантных видов. Для еловой хвои смена доминантов была отмечена при добавлении сахарозы: *Cylindrocarpon magnusianum* и *Phialophora malorum* заменялись *Thysanophora penicillioides*. После 12 месяцев деструкции наблюдалось значительное изменение количественного соотношения видов доминантного для опада осины рода *Cladosporium*. Кроме того, помимо смены доминантов, во всех случаях произошли существенные изменения в качественной и количественной представленности многих субдоминантных видов (табл. 1).

Изменения в доминантной структуре микромицетного сообщества в зависимости от срока деструкции и добавления сахарозы отчетливо проявляются при вычислении индексов разнообразия и выровненности (табл. 2). Значения индекса Шеннона, являющегося мерой разнообразия, укладываются в пределах 1.66—3.09; значения показателя выровненности — в пределах 0.45—0.78. Для всех трех видов опада отмечено явное снижение индексов видового разнообразия и выровненности при внесении сахарозы. Особенно четко эта тенденция прослеживается после 12 месяцев деструкции, причем в некоторых случаях (опад осины после 12 и 21 месяца) значения индекса Шеннона и выровненности в условиях повышенной доступности углерода уменьшаются, несмотря на довольно значительное увеличение видового богатства — числа выделенных видов. Снижение индексов разнообразия и выровненности может объясняться преимущественным развитием немногих видов, в основном сахаролитических грибов.

Для оценки сходства комплексов микромицетов использованы индексы Сёренсена, рассчитанные по качественным данным, и индекс Сёренсена—Чекановского, учи-

Список видов и относительное обилие (%) микромрицетов, выделенных из опада осины, дуба и ели при различном уровне доступности углерода в контроле и в опыте с внесением сахарозы

Виды	Опад осины						Опад дуба						Опад ели						
	12 месяцев		21 месяц		24 месяца		12 месяцев		21 месяц		24 месяца		12 месяцев		21 месяц		24 месяца		
	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	
<i>Zygomycota</i>																			
<i>Mucorales</i>																			
<i>Cunninghamellaceae</i>																			
<i>Cunninghamella blakesleeana</i> Lcndn.			0.11			0.06													
<i>Mucoraceae</i>																			
<i>Absidia coerulea</i> Bainier	0.05																		
<i>A. glauca</i> Hagem			1.40		0.09	0.14			0.24		0.87	0.03					0.17	0.30	2.03
<i>Mucor hiemalis</i> Wehmer	2.43	3.10	2.28	1.36	1.33	0.61	2.09	3.85	1.04	0.28	1.53	0.35	0.28	1.73	0.12	0.05	3.06	1.09	
<i>M. plumbeus</i> Bonord.					0.11						0.21								
<i>M. racemosus</i> Bull.	0.97	1.14	0.03	0.19	0.04	0.51	1.43	4.17	0.25	0.15	0.67	0.13	1.18	0.04	0.48		1.59	0.66	
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.) Vuill.				0.12	0.41				0.51	0.48		0.02			0.58	0.35	0.55	0.32	
<i>Mortierellales</i>																			
<i>Mortierellaceae</i>																			
<i>Mortierella</i> sp.					0.09					0.04	0.50	0.14			0.55	0.57	0.88	0.45	
<i>Umbelopsis isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	0.21	0.85		0.38				1.10	0.23	0.21	0.24	0.33	0.14			0.11		0.08	
<i>U. ramanniana</i> (A. Møller) W. Gams					1.56														
<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx				0.05		0.09			0.25	0.06		0.08							
<i>Anamorphic fungi (Deuteromycota)</i>																			
<i>Hyphomycetes</i>																			
<i>Acremonium berkeleyanum</i> (P. Karst.) W. Gams		0.18	0.24	0.38	0.28	0.45	0.13	0.29			0.43	1.75	0.36	0.11		1.06	1.36	0.53	
<i>A. cereale</i> (P. Karst.) W. Gams				0.03	0.38				0.18	0.13									
<i>A. chrysogenum</i> (Thurum. et Sukapure) W. Gams																	0.56	1.00	

Виды	Опад осины						Опад дуба						Опад ели					
	12 месяцев		21 месяц		24 месяца		12 месяцев		21 месяц		24 месяца		12 месяцев		21 месяц		24 месяца	
	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт	кон- троль	опыт
<i>Acremonium furcatum</i> (Morcau et V. Morcau) W. Gams				0.07	0.11	0.06			0.42	2.16		0.21			1.50	2.04	2.05	2.26
<i>A. fusidioides</i> (Nicot) W. Gams				0.10		0.09	0.16			0.09		0.15			1.44	0.54	0.25	
<i>A. kiliense</i> Grütz	0.49	0.09						0.67					0.04					
<i>A. luzulae</i> (Fuckel) W. Gams				0.03											0.13		0.86	0.11
<i>A. murorum</i> (Corda) W. Gams	1.53	0.06					0.19											
<i>A. rutilum</i> W. Gams				0.07			0.09	0.41			0.09	0.29	1.52		0.48	0.47	2.19	1.17
<i>A. strictum</i> W. Gams	0.07					0.86	1.17		0.24		0.41	0.80	3.04				0.98	0.82
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	9.74	2.31	3.01	2.68	0.11	0.19	1.37			0.24	1.02	2.13			0.33	0.19	0.40	1.10
<i>Arthrimum phaeospermum</i> (Corda) M. B. Ellis					0.21							0.03			0.25	0.88		0.38
<i>Aspergillus flavus</i> Link													0.32	0.04				
<i>A. niger</i> Tiegh.							0.08											
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church		0.03						0.13					0.11					
<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.		0.03					0.07											
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud	10.13	2.66	0.97	0.54	0.75	0.29	1.00	7.74	0.68	2.33	0.28	1.48	10.08	2.36	2.76	6.48	0.63	2.79
<i>Beauveria bassiana</i> (Bals.-Criv.) Vuill.	1.06	0.28	0.14		0.96	0.45	1.88			0.26	0.33	0.07	0.18	2.53	1.54	0.68	0.11	
<i>Botryotrichum piluliferum</i> Sacc. et Marchal						0.01								0.05				
<i>Botrytis cinerea</i> Pers.		0.06			0.32	0.03					0.08						0.65	
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G. A. de Vries	9.93	55.48	2.48	6.96	0.22	1.16	17.92	3.64	11.52	10.57	1.43	5.70	0.19	0.04	1.46	0.62	2.78	0.90
<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	23.22	17.49	17.99	23.35	31.46	35.12	25.77	53.70	10.33	13.10	13.21	26.85	0.58	0.04	3.30	6.86	0.51	0.07
<i>C. macrocarpum</i> Preuss	12.23	5.75	1.53	0.04			6.40	2.70	0.44	1.38			0.37		1.82	1.81		
<i>Clonostachys rosea</i> f. <i>catenulata</i> (J. C. Gilman et E. V. Abbott) Schroers		0.03	0.36	0.07	3.08		0.17		0.22	0.40		0.44			0.13	0.08	0.07	
<i>Cylindrocarpon magnusianum</i> Wollenw.			1.25	0.28	0.70	0.16	0.32		2.20	1.15	5.80	0.69	16.41	2.12			11.37	3.46
<i>Cylindrocladiella parva</i> (P. J. Anderson) Boesew.		0.05			0.10								0.04					
<i>Doratomyces microsporus</i> (Sacc.) F. J. Morton et G. Sm.															1.05	0.39		
<i>D. nanus</i> (Ehrenb.) F. J. Morton et G. Sm.			0.36	0.17	0.41	8.56				0.39	0.32	1.03			0.11	0.68	0.34	1.99
<i>Epicoccum nigrum</i> Link			2.16		4.82					0.13	0.66						0.26	

<i>Fusarium oxysporum</i> Schldl.																			0.04					
<i>F. sambucinum</i> Fuckel			1.10									0.05	1.00										0.94	0.51
<i>F. solani</i> (Mart.) Sacc.			0.48																					
<i>Geomyces pannorum</i> (Link) Sigler et J. W. Carmich.	1.27	1.44	9.08	7.45	0.81	0.54	5.46	0.79	15.14	13.62	22.08	9.68	9.43	10.80	14.21	14.69	8.69	7.58						
<i>Gliocladium viride</i> Matr.																							0.08	
<i>Humicola grisea</i> Traaen		0.02	0.05	0.21			1.03	0.69					0.79	0.04										
<i>Isaria farinosa</i> (Holmsk.) Fr.		0.36				0.04		0.43	0.48	2.24					0.24	0.05								
<i>Lecanicillium muscarium</i> (Petch) Zare et W. Gams		0.23	0.16	0.42	0.17		1.13	0.34	1.41		0.05		1.40	7.21									0.20	
<i>L. psalliotae</i> (Treschew) Zare et W. Gams		0.17		0.00	0.18	0.01			0.07	0.05	0.07		0.32		1.11	4.15								
<i>Myrothecium verrucaria</i> (Alb. et Schwein.) Ditmar				0.12	0.25	0.27					0.09	0.26	0.04		0.14									
<i>Paecilomyces carneus</i> (Duché et R. Heim) A. H. S. Br. et G. Sm.			1.45		0.70	0.29	1.51		3.00	0.05	3.40	0.11		0.19								3.09	1.16	
<i>P. lilacinus</i> (Thom) Samson						0.01						0.11					0.34	0.18	0.09					
<i>P. marquandii</i> (Massec) S. Hughes							3.95		0.10															
<i>Penicillium albidum</i> Sopp																0.09	0.16							
<i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx	0.96	0.19	0.64		0.29	0.16	0.32	1.18	0.07		0.42	0.68	5.32	0.27	3.75	1.63	0.34	0.17						
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	2.46					0.10	0.44			0.04				0.02	0.13	0.32	0.09	0.12						
<i>P. canescens</i> Sopp		0.34		0.17			0.86		0.27	0.26	0.15			2.03										
<i>P. chrysogenum</i> Thom	2.76	0.06	0.70	0.24	0.62	0.37	0.33	0.21	0.30	0.13	0.69	0.28	1.30	0.58			0.10	0.09						
<i>P. citrinum</i> Thom			0.98		0.03				0.07		0.14	0.03			0.19									
<i>P. corylophilum</i> Dierckx			0.34	0.06	0.23	0.01					0.50											0.12	0.07	
<i>P. expansum</i> Link				0.07												0.05						0.07	0.07	
<i>P. funiculosum</i> Thom																	0.09							
<i>P. glandicola</i> (Oudem.) Seifert et Samson	1.99	0.05	0.64	0.22	1.36	0.05	0.71	0.44	6.74	1.36	1.88	0.26	0.31	3.02	0.18		0.79	0.40						
<i>P. implicatum</i> Biourge											0.88				1.28	0.05								
<i>P. janczewskii</i> K. M. Zalesky	2.38	0.47	2.87	0.21	0.63	0.44	1.13	0.84	1.60	0.86	5.64	0.77		0.04	1.24	0.47	0.76	0.34						
<i>P. melinii</i> Thom	0.05	0.04											0.14											
<i>P. oxalicum</i> Currie et Thom	0.28											0.06										0.31	0.17	
<i>P. purpurogenum</i> Stoll					0.04						1.78				0.09	0.12	0.94	0.36						
<i>P. restrictum</i> J. C. Gilman et E. V. Abbott															0.08									
<i>P. rugulosum</i> Thom		0.13	0.03							0.06														
<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	6.78	2.66	0.60	0.90	0.98	0.22	6.29	6.73	3.20	2.47	2.19	0.85	4.01	0.37	3.97	0.75	0.93	0.75						
<i>Penicillium</i> sp. 1			0.09																					
<i>Penicillium</i> sp. 2				0.13																				
<i>P. spinulosum</i> Thom					0.30							0.03										0.11	2.20	0.17
<i>P. thomii</i> K. M. Zalesky		0.03							1.57			0.15												

Светлоокрашенный 1	0.03	0.17	0.57	0.05	1.73	0.17	2.35
Светлоокрашенный 2	2.01	1.09	0.03	0.72	12.11	2.32	0.72
Темноокрашенный 1	0.03	1.19	0.11	0.26			
Темноокрашенный 2							
Темноокрашенный 3							
Темноокрашенный 4							
Темноокрашенный 5							
<i>Mycelia sterilia</i>							
	0.03	0.17					
<i>Ascomycota</i>							
	1.09						
<i>Ascomycetes</i>							
	2.01						
<i>Sordariales</i>							
	0.03						
<i>Chaetomiaceae</i>							
	1.19						
			0.11	0.26			0.08
<i>Chaetomium globosum</i> Kunze: Fr.							
	0.62	0.92	0.31	0.05	0.50	0.01	0.33
<i>Talaromyces flavus</i> (Klöcker) Stolk et Samson							
					0.34	0.00	0.56
					1.31	0.63	0.08
							0.48
							0.03
<i>Eurotiomycetes</i>							
<i>Eurotiales</i>							
<i>Trichocomaceae</i>							

тывающий и обилие представленных видов (табл. 3). Во всех типах опада наибольшее сходство выявлено на одинаковых стадиях деструкции вне зависимости от добавления сахара. Кроме того, большое сходство между собой имеют комплексы микромицетов после 21 и 24 месяцев деструкции. В целом значения количественного коэффициента были несколько ниже, чем качественного, что свидетельствует о перестройке структуры микобиоты при сходных списках присутствующих видов.

Таким образом, несмотря на существенное отличие состава микромицетов на различных видах опада, можно выделить некоторые общие тенденции при увеличении уровня доступного углерода: положительное влияние на обилие темноокрашенных гифомицетов, принадлежащих родам *Alternaria*, *Cladosporium*, *Phialophora*, *Doratomyces*, *Trichocladium* и видов рода *Acremonium*; снижение обилия *Paecilomyces carneus*, *Geomyces pannorum*, *Epicoccum nigrum* и представителей рода *Penicillium*; снижение выровненности в комплексах микромицетов.

На основании анализа состава микромицетов в изученных видах опада можно сделать вывод о значительном влиянии на формирование грибных сообществ уровня доступности углерода. Как показано в предыдущей публикации (Чигинева и др., 2007), увеличение доступности углерода повлекло существенное замедление темпов деструкции растительного опада. Замедление деструкционных процессов могло быть связано с перестройкой структуры комплекса сапротрофных грибов, но этот вопрос требует дальнейшего исследования.

В заключение следует отметить, что другие компоненты почвенной биоты принимают активное участие в регуляции структуры сообщества почвенных микромицетов через трофические, конкурентные и синергические взаимодействия (Wardle, 2006). Уровень доступности почвенного углерода оказывает влияние как на общую микробную биомассу в почве и подстилке, так и на обилие отдельных групп многоклеточных животных (Scheu, Schae-

Таблица 2

**Число выделенных видов, значения индекса Шеннона
и выровненности в различных типах опада и вариантах опыта**

Вид опада	Время проведения опытов, месяцы	Внесение сахарозы	Число видов	Индекс Шеннона	Выровненность
Осина	12	Контроль	34	2.65	0.75
		Опыт	40	1.71	0.46
	21	Контроль	36	2.16	0.60
		Опыт	41	1.66	0.45
	24	Контроль	49	2.14	0.55
		Опыт	42	1.68	0.45
Дуб	12	Контроль	38	2.54	0.69
		Опыт	31	2.01	0.58
	21	Контроль	43	2.55	0.68
		Опыт	42	2.30	0.62
	24	Контроль	48	2.66	0.69
		Опыт	46	2.40	0.63
Ель	12	Контроль	34	2.74	0.78
		Опыт	34	1.79	0.51
	21	Контроль	44	2.67	0.70
		Опыт	45	2.58	0.68
	24	Контроль	53	3.09	0.78

Таблица 3

**Значения индексов сходства Сёренсена (верхняя половина)
и Сёренсена—Чекановского (нижняя половина) между
различными вариантами опыта в изученных типах опада**

Время проведения опытов, месяцы	Внесение сахарозы	12 месяцев		21 месяц		24 месяца	
		контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт

Осиновый опад

12	Контроль		0.68	0.49	0.45	0.43	0.53
	Опыт	0.50		0.58	0.52	0.47	0.49
21	Контроль	0.36	0.31		0.80	0.66	0.62
	Опыт	0.38	0.33	0.62		0.66	0.67
24	Контроль	0.33	0.25	0.59	0.60		0.78
	Опыт	0.29	0.23	0.56	0.60	0.73	

Дубовый опад

12	Контроль		0.63	0.59	0.52	0.55	0.54
	Опыт	0.50		0.57	0.44	0.51	0.44
21	Контроль	0.40	0.24		0.80	0.66	0.63
	Опыт	0.38	0.27	0.73		0.61	0.67
24	Контроль	0.33	0.24	0.64	0.60		0.72
	Опыт	0.45	0.39	0.62	0.66	0.61	

Таблица 3 (продолжение)

Время проведения опытов, месяцы	Внесение сахарозы	12 месяцев		21 месяц		24 месяца	
		контроль	опыт	контроль	опыт	контроль	опыт

Еловая хвоя

12	Контроль		0.71	0.46	0.46	0.46	0.52
	Опыт	0.35		0.43	0.43	0.48	0.54
21	Контроль	0.38	0.32	0.78	0.78	0.62	0.63
	Опыт	0.36	0.39			0.92	0.67
24	Контроль	0.35	0.20	0.49	0.49		0.87
	Опыт	0.34	0.39	0.61	0.61	0.66	

fer, 1998; Joergensen, Scheu, 1999). Для полного понимания роли доступного углерода в регуляции структуры микробных сообществ почвы и динамики трансформации органического вещества требуется дальнейшее изучение данного вопроса с учетом всех компонентов почвенной биоты.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 07-04-00698а и 05-04-48429а), программы «Научные школы» (НШ № 5189.2008.4) и программы президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова В. Н. Гифомицеты лесной подстилки в различных экосистемах. Киев: Наук. думка, 1988. 252 с.
- Бугакова Т. М. Микроорганизмы подстилок сосновых биоценозов // Биологическая активность лесных почв. Красноярск: ИЛ и Д, 1985. 122 с.
- Кузяков Я. В. Изотопно-индикаторные исследования транслокации углерода растениями из атмосферы в почву // Почвоведение. 2001. Вып. 1. С. 36—51.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: МГУ, 1991. 304 с.
- Мирчинк Т. Г., Демкина Т. С. Экология темноокрашенных грибов подстилки // Вест. МГУ, сер. 17. Почвоведение. 1977. № 2. С. 59—64.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: МГУ, 1988. 220 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Озерская С. М., Мирчинк Т. Г. Смена видов грибов микромицетов по мере разложения березового опада // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, вып. 2. С. 97—101.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. М.: Наука, 1969. 324 с.
- Чигинева Н. И., Александрова А. В., Сидорова И. И., Тиунов А. В. Влияние легкодоступного углерода на состав сообщества микромицетов и скорость деструкции растительного опада в почве // Микология и фитопатология. 2007. Т. 40, вып. 5. С. 428—435.
- Daufresne T., Loreau M. Ecological stoichiometry, primary producer-decomposer interactions, and ecological persistence // Ecology. 2001. Vol. 82. P. 3069—3082.
- Eklblad A., Nordgren A. Is growth of soil microorganisms in boreal forests limited by carbon or nitrogen availability? // Plant and Soil. 2002. Vol. 242. P. 115—122.
- Fontaine S., Mariotti A., Abbadie L. The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? // Soil Biol. Biochem. 2003. Vol. 35. P. 837—843.
- Hättenschwiler S., Tiunov A. V., Scheu S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems // Annu. Rev. Ecol. Syst. 2005. Vol. 36. P. 191—208.

- Hudson H. J. The ecology of fungi on plant remains above the soil // *New Phytol.* 1968. Vol. 67. P. 837—874.
- Joergensen R. G., Scheu S. Response of soil microorganisms to the addition of carbon, nitrogen and phosphorus in a forest rendzina // *Soil Biol. Biochem.* 1999. Vol. 31. P. 859—866.
- Kendrick B. The time factor in the decomposition of coniferous leaf litter // *Can. J. Bot.* 1959. Vol. 37. P. 907—912.
- Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: a mechanistic model // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. Vol. 95. P. 5632—5636.
- Mikola J., Setälä H. Relating species diversity to ecosystem functioning: mechanistic backgrounds and experimental approach with a decomposer food web // *Oikos.* 1998. Vol. 83. P. 180—194.
- Osono T., Takeda H. Comparison of litter decomposing ability among diverse fungi in a cool temperate deciduous forest in Japan // *Mycologia.* 2002. Vol. 94. P. 421—427.
- Osono T., Fukasawa Y., Takeda H. Roles of diverse fungi in larch needle-litter decomposition // *Mycologia.* 2003. Vol. 95. P. 820—826.
- Scheu S., Schaefer M. Bottom-up control of the soil macrofauna community in a beechwood on limestone: manipulation of food resources // *Ecology.* 1998. Vol. 79. P. 1573—1585.
- Setälä H., McLean M. A. Decomposition rate of organic substrates in relation to the species diversity of soil saprotrophic fungi // *Oecologia.* 2004. Vol. 139. P. 98—107.
- Tanaka E., Masuda H., Kinugawa K. Wood degrading ability of basidiomycetes that are wood decomposers, litter decomposers or mycorrhizal symbionts // *Mycologia.* 1993. Vol. 85. P. 347—354.
- Tiunov A. V., Scheu S. Facilitative interactions rather than resource partitioning drive diversity-functioning relationships in laboratory fungal communities // *Ecology Letters.* 2005a. Vol. 8. P. 618—625.
- Tiunov A. V., Scheu S. Arbuscular mycorrhiza and Collembola interact in affecting community composition of saprotrophic microfungi // *Oecologia.* 2005b. Vol. 142. P. 636—642.
- Wardle D. A. The influence of biotic interactions on soil biodiversity // *Ecology Letters.* 2006. Vol. 9. P. 870—886.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
nadgya4igin@list.ru

Поступила 20 V 2008

SUMMARY

The analysis of the taxonomic structure of micromycetes complexes has been done in field experiment. These complexes were formed in the process of destruction of three types of vegetation litter (*Populus tremula*, *Quercus robur* и *Picea abies*) at different stages of destruction and at different level of availability of easy obtainable source of carbon. In total from three investigated sorts of litter 111 species of micromycetes, belonging to 45 genera were separated. In spite of essential difference of the micromycetes community composition on different litter groups, some general common features can be traced depending on the available level of carbon: addition of sugar positively influenced the abundance of the dark-colored Hyphomycetes, belonging to the genera *Alternaria*, *Cladosporium*, *Phialophora*, *Doratomyces*, *Trichocladium* and to species related to the genus *Acremonium*; decreasing of the abundance of *Paecilomyces carneus*, *Geomyces pannorum*, *Epicoccum nigrum* and *Penicillium* spp. was observed; decreasing of biodiversity index in micromycetes complexes was observed.

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 582.28:620.193.82

© А. М. Еремичева, В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов,
Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко

**БИОПОВРЕЖДЕНИЯ ПОЛИМЕРНЫХ ПЛЕНОЧНЫХ МАТЕРИАЛОВ
РАЗЛИЧНОЙ СТРУКТУРЫ ПЛЕСНЕВЫМИ ГРИБАМИ**

EREMEICHEVA A. M., MOKEEVA V. L., CHEKUNOVA L. N., KOPYLOV A. I.,
ANDRIANOVA G. P., KHOLODENKO B. V. FUNGAL BIODETERIORATION
OF POLYMER FILMS OF VARIOUS STRUCTURE

Биоповреждения полимерных изделий, наносимые микроорганизмами, проявляются в ухудшении их внешнего вида, потере массы, изменении физико-механических свойств и т. д. В настоящее время ассортимент биоповреждаемых полимерных материалов сильно возрос. Объясняется это тем, что с расширением номенклатуры выпускаемых материалов и изделий биологические агенты быстро приспосабливаются к новым условиям и могут приводить в негодность практически все, что создал человек. Помимо того что биодеструкция наносит огромный экономический ущерб, бесконтрольное развитие микроорганизмов на материалах представляет определенную опасность и для здоровья людей (Головина, Захарова, 1971).

Биоповреждение полимерных материалов и изделий плесневыми грибами происходит главным образом вследствие воздействия синтезируемых ими ферментов и органических кислот. Кроме того, степень повреждения полимерных материалов зависит от химического строения самого полимера, его физической структуры, молекулярной массы, молекулярно-массового распределения, надмолекулярной структуры полимера, наличия и состава пластификаторов, наполнителей, стабилизаторов, а также других добавок (Пехташева, 2002).

Биостойкость таких полимерных материалов, как искусственная кожа, зависит от их структуры — взаимного расположения основы, пленкообразующего вещества и структуры лицевого покрытия; химического состава структурных элементов кожи; вида и состава воздействующих микроорганизмов (Головина, Захарова, 1971; Пехташева, 2002).

Целью данной работы было оценить грибостойкость полимерных материалов различной природы и структуры путем заражения чистыми культурами грибов в оптимальных для их развития условиях и исследовать биоповреждения этих материалов под воздействием плесневых грибов в лабораторных условиях, проследив за изменениями их механических свойств.

Материал и методы

В работе были исследованы пленочные системы монолитной и пористой структуры, полученные из полиэфируретана (ПЭУ) марки Санпрен Q-18 и пленки из поливинилхлорида эмульсионного (ПВХ-Е) с различными пластификаторами: диоктил-

себацинатов (ДОС), диоктилфталатом (ДОФ), дибутилфталатом (ДБФ) в соотношении 100:70 соответственно. Данные системы используются для получения синтетических кож, которые в свою очередь находят применение в производстве обуви, верха одежды, обивочных и галантерейных материалов и т. д.

Испытания изделий на грибостойкость проводили по ГОСТу 9.049—91 (Единая система защиты от коррозии и старения. Материалы полимерные и их компоненты. Методы лабораторных испытаний на стойкость к воздействию плесневых грибов. Метод 1). Сущность метода заключается в том, что материал заражают спорами плесневых грибов в воде и грибы растут только за счет питательных веществ, содержащихся в материале. Этот метод позволяет ответить на вопрос: является ли испытуемый материал источником питания для грибов. Для этого вырезали образцы полимерных пленок размером 7×7 см и с помощью пульверизатора обрабатывали их водной суспензией спор плесневых грибов. Были взяты следующие виды грибов: *Aspergillus niger* Tiegh., *A. terreus* Thom, *Chaetomium globosum* Kunze, *Penicillium chrysogenum* Thom, *P. funiculosum* Thom, *P. cyclopium* Westling, *Paecilomyces variotii* Bainier, *Trichoderma viride* Pers.: Fr.

Опытные и контрольные (незараженные) образцы экспонировали в темноте в камере при температуре 29±2 °С и относительной влажности воздуха 98±2 %.

Испытание образцов на грибостойкость по ГОСТу 9.049—91 (Метод 1) длилось 28 суток, после чего оценивалась степень развития на них плесневых грибов. В нашей работе испытание полимерных пленок по истечении этого времени не заканчивалось, а продолжалось до 60 суток. Степень устойчивости испытуемых образцов оценивалась по интенсивности развития грибов на поверхности материалов в соответствии с ГОСТом 9.048—89 визуально и под микроскопом (56×) по 6-балльной системе: 0 — прорастания спор и конидий под микроскопом не видно; 1 — под микроскопом видны проросшие споры и незначительно развитый мицелий; 2 — под микроскопом виден развитый мицелий, возможно спороношение; 3 — мицелий и спороношение едва заметны невооруженным глазом, но отчетливо видны под микроскопом; 4 — отчетливо видно невооруженным глазом развитие грибов, покрывающее менее 25 % поверхности; 5 — отчетливо видно невооруженным глазом развитие грибов, покрывающее более 25 % поверхности.

О степени воздействия плесневых грибов на пленочные системы судили по изменению деформационно-прочностных характеристик при растяжении. Испытания проводили на разрывной машине РТ-250М, оборудованной тензометрической системой регистрации усилий на образце. В результате испытаний путем расчетов и преобразований получены кривые зависимости относительного удлинения при разрыве (%) от напряжения при разрыве (МПа) (Копылов, 2004). Статистическая обработка результатов проводилась по стандартной методике с помощью программ Excel 7.0 и Basic Statistics 6.0.

Результаты и обсуждение

Результаты испытаний на грибостойкость представлены в таблице. Отмечено, что пленочные системы на основе полиэфируретана как монолитной, так и пористой структуры имеют максимальную степень биообрастания, оцениваемую 5 баллами.

На основании визуальной оценки можно отметить, что мицелиальный налет на опытных образцах был хорошо заметен уже через 4 недели. Спустя 8 недель от начала испытания внешний вид образцов изменился еще сильнее. Плесневые грибы покрыли практически всю поверхность образца. Так как интенсивность развития грибов на поверхности пленочных систем на основе полиэфируретана оценивается в 5 баллов, можно заключить, что эти материалы являются хорошим источником питания для плесневых грибов и должны быть признаны негрибостойкими. В основном проросли споры *Chaetomium globosum* и *Penicillium* spp., которые дали хорошо развитый мицелий, появилось спороношение.

**Оценка грибостойкости пленочных систем
по интенсивности развития на них плесневых грибов**

Материал	Степень развития плесневых грибов, баллы		Примечание
	через 4 недели	через 8 недель	
ПЭУ монолитной структуры	4	5	Сильное биообрастание свидетельствует о том, что данные материалы, несмотря на свой высокомолекулярный состав, содержат функциональные группы, которые могут служить источником питания для некоторых культур плесневых грибов
ПЭУ пористой структуры	4	5	
ПВХ-Е+ДБФ	0	0	Данные системы не подвергались биообрастанию. Однако присутствие в их составе низкомолекулярных компонентов позволяет предположить, что для получения более достоверной информации о биостойкости данных материалов 60 сут испытания недостаточно
ПВХ-Е+ДОФ	0	0	
ПВХ-Е+ДОС	0	0	

Даже контрольные образцы этих систем, находясь в аналогичных условиях, хотя и в меньшей степени, самопроизвольно инфицировались спорами грибов, которые, как правило, присутствуют в воздухе помещений.

На поверхности всех полимерных пленок на основе ПВХ-Е и содержащих пластификатор споры тест-грибов не проросли. Степень развития грибов на них оценивается нулевым баллом.

Данные по механическим свойствам опытных и контрольных образцов полимеров после испытания на грибостойкость представлены в виде деформационных кривых на рис. 1 и 2.

В результате биоповреждения у пленок из полиэфируретана монолитной структуры наблюдалось падение прочности по сравнению с контролем. Напряжение при разрыве снизилось с 37.3 до 5.6 МПа, а относительное удлинение при разрыве — с 781 до 191 % (рис. 1, а). У пленок такого же химического состава, но имеющих пористую структуру, показатели прочности изменились незначительно (рис. 1, б). У пленочных систем на основе ПВХ-Е, имеющих пластификаторы ДОФ, ДБФ и ДОС, показатели прочностных свойств практически не изменились (рис. 2).

Итак, биоповреждения могут наносить полимерным материалам весьма серьезный ущерб, который проявляется в снижении физико-механических прочностных показателей. В случае с полиуретаном монолитной структуры последствия биоповреждения наиболее сильные. Образец, полностью покрытый плесенью, при незначительных нагрузках буквально рассыпается на части. Что касается ПВХ-Е, то, возможно, для получения более достоверных сведений о его грибостойкости сроки воздействия плесневых грибов необходимо продлить, так как ни 28, ни даже 60 суток оказалось недостаточно для развития на пленках микромицетов.

Таким образом, показано, что полимерные пленки на основе ПВХ не являются благоприятным субстратом для развития плесневых грибов (степень развития равна 0), в то время как пленки на основе полиэфируретана имеют в своем составе вещества, которые могут служить для них хорошим источником питания (интенсивность развития плесневых грибов — 5 баллов). Это означает, что пленки, изготовленные на

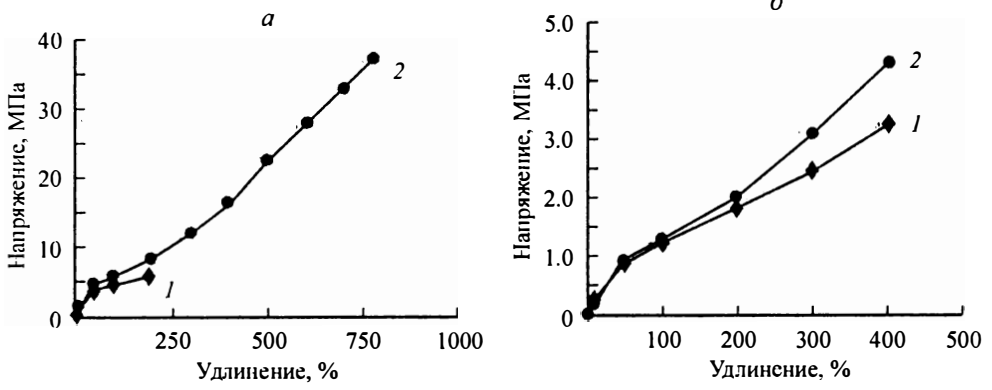


Рис. 1. Зависимость относительного удлинения при разрыве от напряжения при разрыве для плёнок из полиэфируретана монолитной (а) и пористой (б) структуры.

1 — опыт, 2 — контроль.

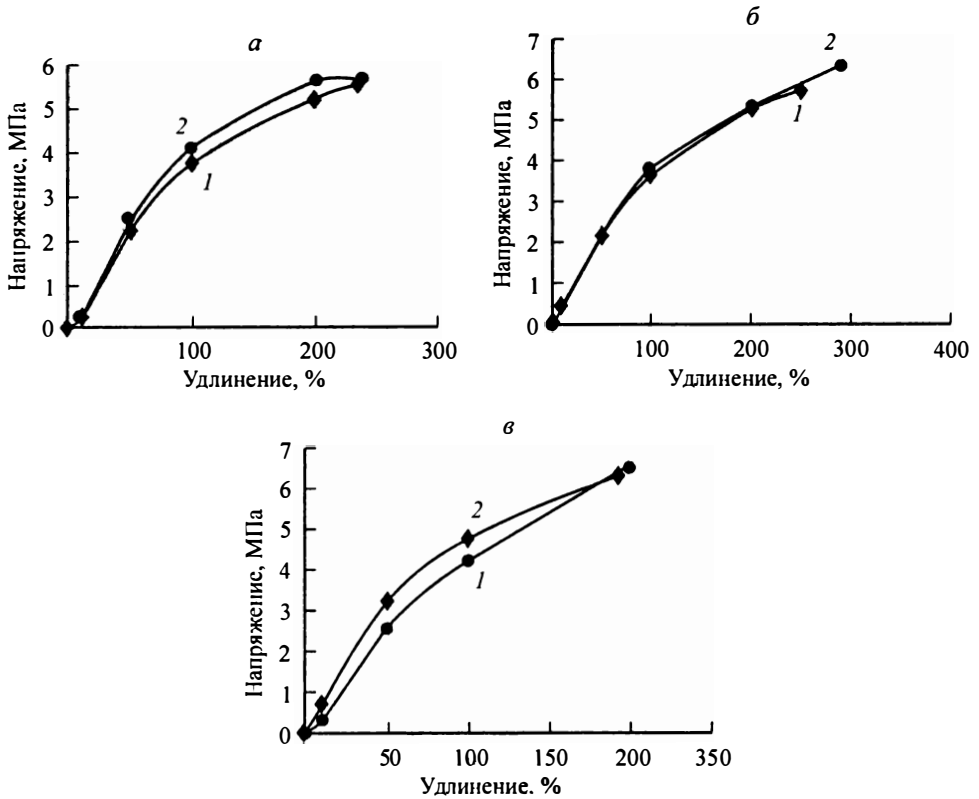


Рис. 2. Зависимость относительного удлинения при разрыве от напряжения при разрыве для плёночных систем: ПВХ-Е + ДБФ (а), ПВХ-Е + ДОФ (б), ПВХ-Е + ДОС (в).

1 — опыт, 2 — контроль.

основе ПВХ, обладают сопротивлением к поражению плесневыми грибами, а на основе полиуретана — не обладают.

В зависимости от этого отмечены различия и в изменении механических свойств пленок. Так, напряжение и относительное удлинение при разрыве у ПВХ-пленок практически не изменились. У полиэфируретановых пленок монолитной структуры показатели прочности снизились на 31.7 МПа и 590 % соответственно. Что касается ПЭУ-пленок пористой структуры, то здесь мы видим меньшее падение прочности и относительного удлинения по сравнению с монолитной структурой. Возможно, что на степень биодеструкции данного материала оказывает влияние именно пористость полимерного пленочного материала, так как его химический состав одинаковый. Чтобы подтвердить это предположение, необходимо продлить экспонирование данного пористого образца в камере до 90 и более суток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Головина Д. А., Захарова Ю. П. Испытания изделий и материалов на устойчивость к воздействию плесневых грибов // *Обзоры по межотраслевой тематике*. 1971. № 2/8. 42 с.

Копылов А. И. Определение прочностных свойств ИК на разрывной машине РТ-250М с тензометрическим датчиком // *Методические указания к лабораторной работе*. МИИЦ МГУДТ, 2004. 16 с.

Пехташева Е. Л. Биоповреждения и защита непродовольственных товаров. М.: Мастерство, 2002. 358 с.

Московский государственный университет дизайна и технологии
Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
veramokceva@mail.ru

Поступила 20 V 2008

SUMMARY

Polymeric film materials of various structure and composition were tested for resistance to fungi. Polyether urethane and polyvinylchloride (with different plasticizers) film materials were used in work. It was shown that polyether urethane film materials were not resistant to fungal deterioration. Deformation and durability properties of the investigated materials were deteriorated under the influence of micromycetes.

УДК 582.284.51:575.858

© А. В. Шнырева

**ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ХОЛОДОВОМУ ШОКУ
КАК ФАКТОР ДИВЕРГЕНЦИИ МЕЖДУ
БЛИЗКОРОДСТВЕННЫМИ ВИДАМИ
РОДА *PLEUROTUS***

SHNYREVA A. V. LOW TEMPERATURE SHOCK SENSITIVITY AS A DIVERGENCE FACTOR
BETWEEN CLOSELY RELATED *PLEUROTUS* SPECIES

Виды рода *Pleurotus* — вешенка легочная (*P. pulmonarius*) и вешенка устричная (*P. ostreatus*), принадлежащие отделу базидиальных грибов, широко распространены в лесных биоценозах средней полосы России. Они встречаются в одних и тех же экотопах и на одних и тех же субстратах. Оба вида, особенно вешенка устричная, культивируются и фактически занимают второе после шампиньона место среди съедобных грибов по объему производства. Жизненный цикл вешенки состоит из двух чередующихся фаз: гаплоидной и дикариотической (функционально диплоидной). Для формирования фертильного дикариона, на котором впоследствии будут сформированы плодовые тела, необходимо слияние гаплоидных мицелиев, различающихся аллелями локусов половой совместимости. Таким образом, существование репродуктивных барьеров (нескрещиваемости) между видами легко продемонстрировать, скрещивая монобазидиоспоровые (монокариотические) гаплоидные штаммы между собой или с монокариотическими тестерными штаммами, имеющими уже охарактеризованные аллели локусов половой совместимости (Eger, 1978; Шнырева и др., 1998).

В экспериментах по скрещиванию была показана полная репродуктивная изоляция между видами *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*, т. е. природные изоляты, принадлежащие к данным видам, не были способны формировать фертильное потомство при скрещивании (Шнырева и др., 1998). Во многих источниках указывалось также, что для инициации плодообразования у штаммов вида *P. ostreatus* в естественных экотопах необходимо понижение температуры до 10—12 °С (так называемый холодовый шок), в то время как вид *P. pulmonarius* способен образовывать плодовые тела в отсутствие холодового шока (Zadrazil, 1976; Stamets, Chilton, 1983; Гарибова, Сидорова, 1997; Шнырева, 2003; Pavlik, 2005).

Целью данной работы было исследовать признак чувствительности к холодовому шоку у штаммов вешенки и показать, как влияют колебания суточных температур, и в частности понижение ночных температур, на преобладание того или иного вида *Pleurotus* в естественных экотопах. В задачу исследования входило также показать, существует ли связь признака холодочувствительности с репродуктивной изоляцией между близкородственными видами *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*.

Материал и методы

Природные штаммы вешенки были собраны на территории Московской и Воронежской областей летом и ранней осенью в 1996, 1998, 2000 и 2001 гг. Для исследования выборочно было взято 19 природных изолятов, а также семь культивируемых коммерческих сортов вешенки из коллекции Лаборатории субстратного мицелия ЗАО Заречье, которые были любезно предоставлены Л. И. Мартыненко (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика природных и культивируемых коммерческих штаммов вешенки

Источник происхождения/сбора	Штамм, сорт	Природный субстрат	Особенности штамма, тип морфологии
Природные штаммы			
ЗБС МГУ, июль 1996 г.	# 14	Осина	Летний
	# 27	Липа	»
	# 34	Осина	»
	# 36	Липа	»
ЗБС МГУ, сентябрь, 1996 г.	# 38	Осина	Осенний
	# 41	Липа	»
	# 43	Осина	»
Москва, сентябрь 1996 г.	# 55	»	»
	# 56	»	»
ЗБС МГУ, июль 1998 г.	A7-1	Береза	Летний
	A11-2	Рябина	»
	A14-1	»	»
Москва, сентябрь 1998 г.	M1-1	»	Осенний
	M2-3	Береза	»
ЗБС МГУ, июль 2000 г.	O6-1	»	Летний
	O8-1	Рябина	»
Москва, сентябрь 2000 г.	O13-1	Осина	Осенний
	Воронеж, сентябрь 2001 г.	B1-4	Липа
		B7-2	Осина
Коммерческие сорта			
Фирма Duna, Венгрия	Florida		<i>P. ostreatus</i> var. <i>florida</i> , бесшоковый
Лаборатория Korona Spawn, Венгрия	HK-35		Гибрид <i>P. ostreatus</i> × <i>P. ostratus</i> var. <i>florida</i> , бесшоковый
Кооператив Dieskau, Германия	Sommer		Гибрид <i>P. ostreatus</i> × <i>P. ostratus</i> var. <i>florida</i> , бесшоковый
Лаборатория по производству мицелия, Львов, Украина Донецкий государственный университет, Украина	LV		Бесшоковый
	Дон 112		Шоковый
Лаборатория Окница, Молдавия	БП-8	Ель	Природный изолят, еловая форма, бесшоковый
	Мичиган		Бесшоковый

Культивирование штаммов вешенки и все манипуляции по выделению чистых мицелиальных дикариотических культур и монобазидиоспоровых штаммов, а также скрещивание штаммов проводили на сусло-агаре (150 мл пивного сусла, 850 мл воды, 20 г агара) в чашках Петри при 25 °С. При скрещивании монобазидиоспоровых штаммов с гаплоидными тестерами (мон-мон скрещивание) использовали монокариотические тестерные штаммы рода *Pleurotus*, полученные нами и хранящиеся в коллекции культур на кафедре микологии и альгологии МГУ. Половую совместимость монобазидиоспоровых штаммов с гаплоидными тестерами определяли по формированию пружек на дикариотическом мицелии, образующемся в результате скрещивания.

При тестировании чувствительности штаммов вешенки к холодовому шоку чашки Петри, заросшие 10-суточным дикариотическим мицелием, инкубировали параллельно в течение 7 суток в термостате при температуре 25° в темноте и в холодильнике при 4°. После этого чашки Петри помещали в ламинарный бокс и инкубировали при 22—24 °С с 12-часовым периодом освещения, что стимулировало плодообразование. Контроль плодообразования осуществляли спустя 10 суток инкубирования по формированию узелков и зачаточных плодовых тел. Эксперименты проводили в трехкратной повторности.

Результаты и обсуждение

Во время сбора природных штаммов вешенки отмечали особенности макроморфологических признаков плодовых тел грибов. Культурально-морфологические признаки плодовых тел близкородственных видов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* не всегда были четко дифференцированы, и в некоторых случаях были сходными. Типичными для вида *P. pulmonarius* являлись оветлоокрашенные плодовые тела мягкой консистенции, 4—9 см в диам.; шляпки — языковидные, выпукло распростертые, белые, иногда с сероватым оттенком; мякоть тонкая, упругая, белая; ножка, скорее, эксцентрическая нежели боковая, 1—2 см дл. Плодовые тела вида *P. ostreatus* были более крупными; шляпки до 17 см в диам., округлые, широковоронковидные, темно-бурой окраски с мощными ножками; мякоть плотная, белая. Оба вида характеризовались широкой субстратной приуроченностью и соответствовали типовому описанию видов (Гарибова, Сидорова, 1997).

В природных условиях в наших широтах *P. pulmonarius* образует плодовые тела в основном летом, в то время как *P. ostreatus* плодоносит осенью при более низких температурах. Нами было доказано, что вид *P. pulmonarius* встречается на территории Московской обл. преимущественно летом, и для прорастания (появления) плодовых тел необходимы влажность и среднесуточная температура в пределах 18—24 °С. Вид *P. ostreatus* преобладает на данной территории в основном осенью, хотя может прорасти и летом, когда наблюдаются колебания суточных и понижение ночных температур до 10—12 °С (Шнырева и др., 1998). Иными словами, как было отмечено во многих работах, инициация плодообразования у вида *P. ostreatus* в природе и при культивировании в теплицах стимулируется холодовым шоком (Eugenio, Anderson, 1968; Eger, 1978; Hajdu, 2000). С другой стороны, нами было обнаружено, что на территории Воронежской обл. в конце сентября преобладали массивные плодовые тела вешенки с морфологическими признаками, характерными для вида *P. ostreatus*, но анализ половой совместимости данных природных изолятов с тестерными штаммами в мон-мон скрещиваниях убедительно показал их принадлежность к виду *P. pulmonarius* (табл. 2). И это неудивительно, так как климатические условия в Воронежской обл. ранней осенью (среднесуточная температура 22—24, а ночная — не ниже 18°) соответствуют температурному режиму летнего периода в Московской обл. Подробный анализ воронежской популяции вешенки представлен ранее (Шнырева, Штаер, 2006). Был сделан вывод о роли эколого-географической изоляции в процессе дивергенции видов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus*. Роль географического фактора в изоляции близкородственных видов вешенки была подтверждена нами анализом при-

**Мон-мон скрещивания природных изолятов и коммерческих сортов вешенки
с гаплоидными тестерными штаммами**

Штамм, сорт	Гаплоидные тестеры <i>P. ostreatus</i>		Гаплоидные тестеры <i>P. pulmonarius</i>		Гаплоидные тестеры сорта Sommer	
	38m1 (A _x B _x)	38m15 (A _y B _y)	14m1 (A _z B _z)	14m6 (A _w B _w)	Sm1 (A _p B _p)	Sm11 (A _r B _r)
<i>P. ostreatus</i>						
# 38	–	–	–	–		
# 41	+	+	–	–		
# 43	+	+	–	–		
# 55	+	+	–	–		
# 56	+	+	–	–		
A14-1	+	+	–	–		
O13-1	+	+	–	–		
M1-1	+	+	–	–		
M2-3	+	+				
<i>P. pulmonarius</i>						
# 14	–	–	–	–		
# 27	–	–	+	+		
# 36	–	–	+	+		
# 34	–	–	+	+		
O8-1	–	–	+	+		
A7-1	–	–	+	+		
A11-2	–	–	+	+		
B1-4	–	–	+	+		
B7-2	–	–	+	+		
<i>P. ostreatus</i>						
Florida	+	+	–	–	+	+
Sommer	+	+	–	–	+	+
Мичиган	+	+	–	–	+	+
Дон 112	+	+	–	–	+	+
НК-35	+	+	–	–	+	+
<i>P. pulmonarius</i>						
БП-8	–	–	+	+	–	–
LV	–	–	+	+	–	–

Примечание. «+» — половая совместимость с гаплоидным тестером и образование пружек на дикариотическом мицелии; «–» — половая несовместимость с тестером.

родных популяций вешенки с использованием молекулярных маркеров — RAPD и аллозимов (Шнырева и др., 2004; Шнырева, Штаер, 2006). Дивергенция природных популяций двух видов *P. ostreatus* и *P. pulmonarius* за счет временной изоляции в появлении плодовых тел вешенки в природе сопровождалась одновременно репродуктивной изоляцией между видами. Временные расхождения в появлении плодовых тел в разных регионах (например, в Московской и Воронежской областях) предотвращали генетический обмен между особями. Иными словами, экологические и сезонные факторы действовали вместе с другими изолирующими механизмами, такими

как репродуктивные барьеры, что значительно снижало поток генов в популяциях вешенки.

Целью данного исследования было изучить влияние признака чувствительности к холодовому шоку на плодообразование у природных изолятов и коммерческих сортов вешенки в лабораторных условиях. Чувствительность к холодовому шоку — это не только один из важных физиологических факторов, определяющих прорастание в естественных экотопах того или иного вида вешенки, но и один из наиболее значимых признаков при культивировании вешенки в теплицах. Холодовый шок необходим для инициации и синхронизации плодоношения у так называемых «зимних» штаммов, полученных из вешенки устричной *P. ostreatus* (например, сорта Sommer и Мичиган). Само плодоношение проходит успешно при температуре не выше 15 °С. Селекционеры стремятся получить гибридные штаммы вешенки, которые можно выращивать в теплицах круглый год при умеренной температуре в диапазоне от 10 до 20 °С без применения холодового шока (Imbeton et al., 1981; Roy et al., 1996; Тищенко, 2003). Преимущество гибридных штаммов вешенки состоит в сочетании высокой урожайности и хорошего качества плодовых тел на всех волнах плодоношения. К таким коммерческим штаммам можно отнести венгерский гибридный сорт НК-35. Плодовые тела гибридных штаммов имеют большей частью темно-серую или серую окраску при низкой температуре (10—15 °С) и светло-серую при более высокой температуре (Hajdu, 2000; Тищенко, 2003). Размер шляпок гибридного сорта НК-35 колеблется от 5 до 10 см; шляпки среднего размера при низкой температуре становятся более мясистыми. Коммерческие штаммы вешенки легочной *P. pulmonarius* относятся к группе «летних» вешенок, которые способны плодоносить при температуре выше 18 ° (например, сорт LV). Грибы данного вида растут быстро, и между волнами плодоношения проходит 7—10 суток (Тищенко, 2003).

В лабораторных испытаниях природных штаммов и коммерческих сортов на отзывчивость к холодовому шоку, проводимых нами в чашках Петри, появление «узелков» — зачатков плодовых тел — наблюдали спустя 10 суток. Некоторые штаммы были способны образовывать зрелые плодовые тела непосредственно в чашках Петри на 25—28-е сутки инкубирования, например природные штаммы # 27 и В1-4, а также сорта Sommer, Мичиган, БП-8 (табл. 3). Все природные штаммы вида *P. ostreatus*, а также коммерческие сорта, принадлежащие к этому виду, образовывали зачаточные плодовые тела как при воздействии холодом, так и при инкубировании при температуре 24 ° (табл. 3). Это свидетельствует о том, что плодоношение *P. ostreatus* не связано с обязательным понижением температурного режима, как это считали ранее, т. е. по сути не зависит от холодового шока. Иными словами, существенной стимуляции плодообразования *P. ostreatus* холодом в лабораторных испытаниях не наблюдали.

Иным образом вели себя штаммы *P. pulmonarius*. Плодоношение этих штаммов происходило только при стабильной температуре 22—24 ° (табл. 3). Все штаммы и сорта, принадлежащие к виду *P. pulmonarius*, не были способны плодоносить после воздействия холодом. Таким образом, плодоношение штаммов гриба *P. ostreatus* в лабораторных испытаниях не зависело от холодового шока и происходило как при стимулировании холодом, так и при стабильной температуре 22—24°. Штаммы и сорта *P. pulmonarius* были способны плодоносить только в условиях стабильной температуры 24°.

Полученные данные свидетельствуют о том, что, вероятно, дивергенция близкородственных видов *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* произошла недавно, и не исключено, что она вызвана адаптациями к разным погодным условиям. Однако генетическая изоляция, связанная с возникновением репродуктивных барьеров между видами, опережает морфолого-физиологическую, зависящую от условий окружающей среды. Как раз чувствительность к холодовому шоку и можно рассматривать как один из физиологических признаков, связанных с дивергенцией видов.

Если экстраполировать результаты лабораторных испытаний штаммов вешенки на ситуацию в природных экотопах, то фактически подобную картину можно наблю-

Чувствительность штаммов вешенки к холодовому шоку

Штамм, сорт	Образование узелков, инкубирование при температуре		Образование зачаточных плодовых тел, инкубиро- вание при температуре		Морфология колоний, характер мицелия
	22—24 °С	5 °С (холодовый шок)	22—24 °С	5 °С (холодовый шок)	

P. ostreatus

# 38	Есть	Есть	Есть	Есть	Гомогенный пушистый
# 41	»	»	»	»	Гомогенный паутинистый
# 43	»	»	»	»	Гомогенный пушистый
# 55	»	»	»	»	»
# 56	»	»	»	»	Неоднородный, с секторами
A14-1	»	»	»	»	Гомогенный пушистый
O13-1	»	»	»	»	»
M1-1	»	»	»	»	»
M2-3	»	»	»	»	»

P. pulmonarius

# 14	Есть	Нет	Есть	Нет	Гомогенный пушистый
# 27	»	»	»	»	»
# 36	»	»	»	»	»
# 34	»	»	»	»	»
O6-1	»	»	»	»	»
O8-1	»	»	»	»	»
A7-1	»	»	»	»	»
A11-2	»	»	»	»	»
B1-4	»	»	»	»	»
B7-2	»	»	»	»	»

Сорта

Florida	Есть	Есть	Есть	Есть	Гомогенный пушистый
Sommer	»	»	»	»	»
Мичиган	»	»	»	»	»
Дон 112	»	»	»	»	Гомогенный паутинистый
НК-35	»	»	»	»	Гомогенный пушистый
БП-8	»	Нет	»	Нет	Гомогенный паутинистый
LV	»	»	»	»	»

дать и в природе. Вид *P. pulmonarius* встречается преимущественно в условиях тепло-го влажного лета в Московской обл., а также в Воронежской обл. осенью с преобладанием летних температур. Вид *P. ostreatus* также может произрастать в экотопах в условиях стабильных летних температур, но все-таки преимущественно прорастает осенью, когда наблюдаются флуктуации суточных температур и даже кратковременные заморозки в ночное время суток. Это свидетельствует о том, что, несмотря на существование репродуктивных барьеров, *P. pulmonarius* и *P. ostreatus* — еще не окончательно дивергировавшие виды, о чем свидетельствуют и морфологические признаки, которые частично были сходными у данных видов.

Анализ природных популяций вешенки на данных территориях показал, что действие экологических и сезонных барьеров в формировании структуры популяций исследованных видов сочетается с действием основного изолирующего механизма — репродуктивной изоляции, снижающей поток генов в популяциях. Дивергенция попу-

лящий близкородственных видов вешенки, приведшая к симпатрическому видообразованию, обусловлена также и адаптациями к разным погодным условиям. Таким образом, репродуктивная изоляция сопровождается эколого-географической и опережает морфолого-физиологическую дивергенцию между видами. Анализ процессов видообразования, сочетающих репродуктивную изоляцию и эколого-географические факторы, необходим для понимания общих тенденций при симпатрическом видообразовании у базидиальных грибов, размножающихся в природе преимущественно половым путем.

Автор выражает искреннюю благодарность О. В. Штаер, А. Бондареву и И. С. Дружининой за сбор природных штаммов вешенки и проведение некоторых экспериментов по скрещиванию.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 06-04-08161).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гарибова Л. В., Сидорова И. И. Грибы. Энциклопедия природы России. М.: АБФ, 1997. 352 с.
- Тищенко А. Д. Характеристика культивируемых видов и штаммов вешенки производства фирмы *Sylvan* // Школа грибоводства. 2003. № 1. С. 10—12.
- Шнырева А. В., Дружинина И. С., Дьяков Ю. Т. Генетическая структура комплекса *Pleurotus ostreatus sensu lato* на территории Московской области // Генетика. 1998. Т. 34, № 12. С. 1610—1618.
- Шнырева А. В., Белоконь Ю. С., Белоконь М. М., Алтухов Ю. П. Внутривидовое генное разнообразие вешенки устричной, *Pleurotus ostreatus*, изученное по совокупности аллозимных генов // Генетика. 2004. Т. 40, № 8. С. 1068—1080.
- Шнырева А. В., Штаер О. В. Дифференциация близкородственных видов *Pleurotus pulmonarius* и *P. ostreatus* с помощью скрещиваний и молекулярных маркеров // Генетика. 2006. Т. 42, № 5. С. 667—674.
- Шнырева А. В. Род *Pleurotus* // Новое в систематике и номенклатуре грибов. М.: Медицина для всех, 2003. С. 418—441.
- Eger G. Biology and breeding of *Pleurotus ostreatus* // The Biology of Cultivation of Edible Mushrooms. N. Y.: Acad. Press, 1978. P. 497—519.
- Eugenio C. P., Anderson N. A. The genetics and cultivation of *Pleurotus ostreatus* // Mycologia. 1968. Vol. 60. P. 627—634.
- Hajdu C. New results in oyster mushroom breeding // Proc. of the 2nd Internat. Conf. on Mushroom Cultivation. Hungary, Budapest, 22—23 May, 2000. P. 27—32.
- Imbernon M., Brian C., Granit S. New strains of *Pleurotus* // Mushroom Sci. 1981. Vol. 11. P. 117—123.
- Pavlik M. Growing of *Pleurotus ostreatus* on woods of various deciduous trees // Mushroom Biology and Mushroom Products. Acta Edulis Fungi. Shanghai Xinhua Printing Co. Ltd., 2005. P. 306—312.
- Roy S., Anantheswaran R. C., Beelman R. B. Modified atmosphere and modified humidity packaging of fresh mushrooms // J. Food Sci. 1996. Vol. 61, N 2. P. 391—397.
- Stamets P., Chilton J. S. The mushroom cultivator: a practical guide to growing mushroom at home. Olympia, Washington: Agaricon Press, 1983. 415 p.
- Zadrazil F. The ecology and industrial production of *Pleurotus ostreatus*, *P. florida*, *P. cornucopiae*. and *P. eryngii* // Mushroom Sci. 1976. Vol. 9. P. 621—652.

SUMMARY

Basidiomycetous fungi *Pleurotus pulmonarius* and *P. ostreatus* are widely spread in forest biocoenoses in Central Russia. They are most popular cultivated species. These closely related species are very similar in morphology, in substrates' specificity, but at the same time they are reproductively isolated ones. Low temperature sensitivity of natural mushroom isolates and cultivated commercial strains were tested under laboratory conditions. In natural habitat, *P. ostreatus* isolates were shown to predominate under a fluctuation of day-time and night-time temperature. Nevertheless, under the laboratory conditions fruit bodies' production of *P. ostreatus* was not affected by low temperature treatment. On opposite, fructification of *P. pulmonarius* was shown to be stimulated only under constant temperature of 22—24 °C. Divergence of populations of the closely related *Pleurotus* species is more likely based on adaptation to changeable temperature conditions in natural habitats, reproductive isolation being ahead of morphological and physiological divergence between the species.

ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.42:582.635.1

© Г. В. Калько

ГОЛЛАНДСКАЯ БОЛЕЗНЬ ВЯЗОВ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

KALKO G. V. DUTCH ELM DISEASE IN St. PETERSBURG

В настоящее время в городах и природных местообитаниях большинства регионов России происходит массовое усыхание вязов. При этом причины могут быть разными: трахеомикозы, вызываемые грибами родов *Ophiostoma* (Gibbs, Brasier, 1973, и др.) и *Verticillium* (Fradin, Thomma, 2006), бактериозы — *Erwinia nimipressuralis* Carter (Гвоздяк, Яковлева, 1979; Линдеман, 2008), вирусные — Zonate canker и микоплазменные — Elm yellows болезни (Millikan, 1980).

Согласно литературным данным (Brasier, Mehrotra, 1995), увядание европейских вязов (*Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *U. procera* и др.) наиболее часто вызывают виды рода *Ophiostoma*. Гриб *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. [= *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau, = *Ceratostomella ulmi* Buisman] с анаморфой *Graphium ulmi* M. B. Schwarz, или *Pesotum ulmi* (M. B. Schwarz) J. L. Crane et Schokn., вызвал первую панфитотию голландской болезни вязов, продолжавшуюся с 1918 г. более 20 лет. В 70-х годах прошлого столетия в составе вида *O. ulmi* специалисты стали выделять агрессивные и неагрессивные штаммы. В 1991 г. агрессивный штамм этого вида был описан как новый вид *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier (Brasier, 1991). Отмечены различия между *O. ulmi* и *O. novo-ulmi* по степени патогенности в опытах с искусственным заражением видов и клонов вяза и ряду физиологических и молекулярно-биологических признаков (Brasier, 1991).

Микромицет *O. novo-ulmi* был причиной второй панфитотии, которая продолжается в северном полушарии до настоящего времени. Географическое происхождение *O. novo-ulmi* неизвестно, однако гриб распространяется из двух центров: восточно-европейского и североамериканского. С территории Румынии, Молдавии и Украины продвигается евразийская раса, или подвид EAN, а из южной части региона Великих озер — североамериканская раса, или подвид NAN (Brasier, Kirk, 2001). Фитопатогенный гриб *O. himal-ulmi* Brasier et M. D. Mehrotra был описан в 1995 г. Он не поражает азиатских вязов, однако является патогеном европейских видов (Brasier, Mehrotra, 1995). Как и предыдущие два, он гетероталличен, в его популяциях присутствуют штаммы двух типов спаривания (mating type) — А и В в приблизительно равных долях (1:1). Гриб *O. himal-ulmi* способен образовывать керемии на сусло-агаре, перитеции с длинным хоботком, он обладает высоким уровнем синтеза белкового токсина цератоульмина. Микромицет имеет мультилокусную систему вегетативной совместимости, сходную с таковой у *O. ulmi* и *O. novo-ulmi*. При межвидовом скрещивании *O. himal-ulmi* с совместимыми по типам спаривания изолятами *O. ulmi* и *O. novo-ulmi* отмечена строгая пре- и постзиготическая репродуктивная изоляция. Каждый из этих видов в гаплоидной стадии способен образовывать несколько типов конидиального спороношения. Зарубежные авторы (Brasier, 1991; Brasier, Mehrotra, 1995) описали сходные спороношения у видов *O. ulmi*, *O. novo-ulmi* и *O. himal-ulmi*: гифальное спо-

роношение, характерное для рода *Sporothrix*, и синнему (коремии), характерную для рода *Graphium*. Идентификацию возбудителей голландской болезни осложняет наличие таких же спороношений у грибов, относящихся к другим таксонам. Типичное для рода *Sporothrix* спороношение отмечено также у некоторых аскомицетов, эндомицетов и базидиомицетов (De Hoog, 1993). Отмечено сходство спороношения рода *Graphium* и грибов из порядков *Microascales* — *Microascus singularis* (Sacc.) Malloch et Cain, *Petriella guttulata* Barton et Cain и др. — и *Sphaeriales* — *Chaetosphaeria* sp. (Seifert, Okada, 1993).

В одной из монографий (Upadhyay, 1981) на основе онтогенеза конидий, пигментации коремий и септирования конидий коремияльные анаморфы *Ophiostoma* были разделены на 7 родов. На основании онтогенеза конидий эти роды были распределены в 4 группы: аннелидную (*Graphium*, *Graphilbum*), симподиальную (*Pesotum*, *Hyalopesotum*, *Graphiocladiella*), фиалидную (*Phialographium*) и голобластическую (*Pachnodium*). Другие специалисты (Seifert, Okada, 1993) подвергают сомнению эти три критерия. Они считают, что роды комплекса *Graphium* не могут быть разграничены только на основе одного онтогенеза конидий. Пигментация коремий у видов *Ophiostoma* является вариабельным признаком даже в разных частях одной колонии; септирование конидий также вариабельный признак. Эти авторы предлагают включить в род *Graphium* виды с темными или слегка пигментированными конидиеносцами, аннелидными, фиалидными или явно симподиальными пролиферирующими конидиогенными клетками, асептированными или септированными конидиями и слизистыми конидиальными массами. В этом случае все коремияльные анаморфы *Ophiostoma* (*Graphium*, *Graphilbum*, *Pesotum*, *Hyalopesotum*, *Graphiocladiella*, *Phialographium* и *Pachnodium*) будут включены в один род, а ранее предложенные роды могут быть использованы как секции или группы внутри рода *Graphium* (Seifert, Okada, 1993). Этого мнения придерживаются и другие исследователи (Mouton et al., 1993).

Морфологическое определение офиостомовых грибов некоторые специалисты проводят по ряду характеристик половой и бесполой стадий гриба (Wolfaardt et al., 1992). Идентификация видов *Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi* и *O. himal-ulmi* осуществляется по критериям, описанным авторами видов (Brasier, 1991; Brasier, Mehrotra, 1995). Определение возбудителей голландской болезни морфологическими методами трудоемко и требует больших затрат времени, поэтому целесообразно рассмотреть возможности молекулярно-биологических методов идентификации этих видов.

Виды *O. ulmi*, *O. novo-ulmi* и *O. himal-ulmi* и расы *O. novo-ulmi* различаются полиморфизмом фрагментов рестрикции ядерной ДНК (Brasier, 1991; Hintz et al., 1991; Bates et al., 1993a; Pipe et al., 2000) и митохондриальной ДНК (Hintz et al., 1991; Bates et al., 1993b; Gibb, Hausner, 2005), а также сиквенсами гена, кодирующего гидрофобный белковый токсин цератоульмин (Pipe et al., 1997). Еще больший полиморфизм отмечен у видов, рас и штаммов патогенов при использовании метода RAPD-PCR генной ДНК (Pipe et al., 1995; Brasier, Kirk, 2000; Temple et al., 2006).

Применение молекулярно-биологических методов позволяет проводить экспресс-идентификацию возбудителей заболевания в большом количестве образцов пораженных вязов.

Преимуществами молекулярных методов идентификации возбудителей голландской болезни являются: быстрота и точность определения вида возбудителя болезни и возможность различения рас патогена; возможность определения патогена без выделения в чистую культуру (выделение грибной ДНК непосредственно из древесины пораженных ветвей или из коремий, образовавшихся на фрагментах зараженных вязов в естественных или лабораторных условиях); принципиальная возможность идентификации сопутствующих грибных, вирусных, бактериальных и микоплазменных организмов.

В Советском Союзе и России голландскую болезнь ильмовых изучали многие специалисты (Потлайчук, 1957; Минкевич, 1962; Семенов, 1972; Кузьмичев, 1987).

По имеющимся в литературе данным (Дудина, 1938), эта болезнь была обнаружена на территории Украины, Молдавии, в Краснодарском крае и Саратовской обл.

Полный цикл развития ооцистомовых грибов (возбудителей трахеомикозов древесных пород), включающий конидиальную (бесполоую) и сумчатую (половую) стадии развития, из отечественных авторов изучала только В. И. Потлайчук (1957, 1976), которая отметила вариабельность роста, цвета и характера колонии в зависимости от питательной среды. Размер конидий варьировал на разных средах, отдельные штаммы были не образовывали коремияльную стадию. Большую изменчивость имел размер хоботка перитециев, особенно в зависимости от влажности. Работу проводили на изолятах конидиальной и сумчатой стадий, выделенных из вяза, дуба, клена, березы на территории Молдавии, Украины, Крыма, Адыгеи, Грузии (Потлайчук, 1957).

У фитопатогенных грибов рода *Ophiostoma* строгая специализация отсутствует. Гриб, выделенный с дуба и идентифицированный как *O. roboris*, при искусственном заражении поражал ильм, березу, яблоню, ольху, клен остролистный, боярышник, ель и сосну (Минкевич, 1962). В Ленинградской обл. изоляты *Graphium ulmi* неоднократно выделяли из усыхающих яблонь (Семенов, 1972).

Впервые массовое усыхание посадок вязов в Ленинградской обл. было отмечено в конце 1990-х годов в Пушкине. В начале 2000-х годов было опубликовано сообщение о выделении изолятов *G. ulmi* из усыхающих вязов в Санкт-Петербурге. Определение проводилось по морфологическим критериям гаплоидной стадии гриба. Почти у 70 % изолятов на картофельно-сахарозной среде форма колоний пушистая (Дорофеева, 2003). Хотя зарубежные авторы изначально и отмечали корреляцию морфологии колоний (пушистость, волокнистость) с агрессивностью штаммов (Gibbs, Brasier, 1973), в дальнейшем от этого критерия они отказались, поскольку морфология колоний *Ophiostoma ulmi* и *O. novo-ulmi* на большинстве сред (исключая 2 % Oxoid malt extract agar) оказалась сходной (Gibbs et al., 1979).

В настоящее время назрела необходимость точного определения вида патогена. Поскольку идентификация видов возбудителя морфологическими методами требует больших затрат времени для изучения характеристики спораношений конидиальных и сумчатой стадий, определения скорости роста чистых культур при различных температурах, а также патогенности изолятов на саженцах вязов клонов *U. procera* и *U. commelin* 2—4 м выс. (Brasier, 1991), то для целей оптимизации защитных мероприятий в городе наиболее целесообразно использовать молекулярные методы идентификации возбудителей голландской болезни, также позволяющих различать эти виды.

В 2007 г. из увядающих вязов *Ulmus laevis* и *U. pumila* нами было выделено несколько изолятов грибов, способных образовывать коремии на искусственных питательных средах. Для выделения чистых культур гриба с каждого обследованного дерева отбирали по 5—7 увядающих ветвей с характерным кольцом побуревших сосудов. С побега снимали кору, разрезали его на фрагменты 1—2 см длиной и помещали под проточную воду на 1—2 ч. Затем фрагменты побегов и щепки ксилемы стерилизовали в 5—9%-й перекиси водорода в течение 5 мин и фламбировали, предварительно смочив их в 95%-м спирте. Простерилизованные фрагменты помещали на поверхность стерильной среды со стрептомицином — картофельно-сахарозный агар или агар, приготовленный из побегов вяза, по прописи И. И. Минкевича (1962).

Экстракцию ДНК проводили октанол-хлороформным методом (Yli-Mattila et al., 1996; Kalko, Yli-Mattila, 2007) или с использованием ЦТАБ (СТАВ — цетилтриметиламмонийбромид, мол. вес 364.5) (O'Donnell, Cigelnik, 1997) из мицелия 4—6-суточных культур гриба.

Качество образцов ДНК каждого изолята проверяли, амплифицируя их с универсальными праймерами ITS1/ITS4 (White et al., 1990). Полученную ДНК использовали для идентификации выделенных изолятов грибов молекулярными методами.

Для определения рода *Ophiostoma* использовали анализ полиморфизма фрагментов рестрикции малой субъединицы ядерной рибосомальной ДНК (Kim et al., 1999). Малую субъединицу ядерной рибосомальной ДНК — приблизительно 1750 пн (пар нуклеотидов), — амплифицированную с парой праймеров NS1/NS8 (White et al.,

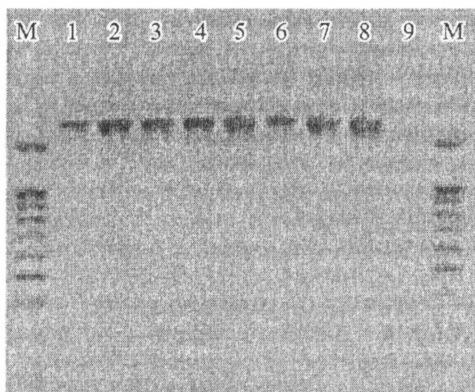


Рис. 1. Продукты амплификации фрагмента 18S SSrDNA (18S малой субъединицы рибосомальной ДНК) праймерами NS1/NS8 в 1%-м агарозном геле.

M — маркер молекулярной массы ДНК (1500, 1000, 900, 800, 700, 600, 500, 400, 300, 200 пп); 1—4 — изоляты, выделенные из *Ulmus laevis* (G1, G2, G3, G4); 5—8 — из *U. pumila* (P1, P2, P3, P4), 9 — контрольная амплификация в отсутствие ДНК.

1990), инкубировали с рестриктазами фирмы Fermentas RsaI, StyI (Eco130I) и TaqI в соответствии с инструкциями производителя ферментов. Согласно Киму и соавторам (Kim et al., 1999), в специфичном для рода *Ophiostoma* спектре фрагментов рестрикции ферментом RsaI имеются 3 четкие полосы ДНК размером от 490 до 590 пп. Родоспецифичные фрагменты рестрикции StyI имеют размеры около 230, 300 (2 четкие полосы) и 550 пп, рестриктазой TaqI — одиночные фрагменты размером около 200, 250, 490 и 800 пп. Электрофорез продуктов рестрикции проводили в 3%-м агарозном геле в однократном трис-боратном буфере (1×ТВЕ). Изображение геля фиксировали на жестком диске компьютера с помощью видеосистемы Gellmager 2 (ЗАО НПФ «ДНК-Технология», Россия) или фотографирования геля цифровой фотокамерой.

Идентификацию *Ophiostoma ulmi* и *O. novo-ulmi* осуществляли методом ПЦР MAT-2 гена (Paoletti et al., 2005). Для определения грибов комплекса *O. ulmi* использовали пару праймеров SC1/SC2 (Paoletti et al., 2005), с помощью которой амплифицируется фрагмент MAT-2 (MAT-B) гена, отличающийся по величине у видов *O. ulmi*, *O. novo-ulmi* и *O. himal-ulmi* (458, 516—534 и 574 пп соответственно). Смесь для ПЦР (объем реакции 30 мкл) содержала 1× буфер для Taq полимеразы, 2.5 мМ MgCl₂, по 100 мкмоль каждого из четырех дНТФ, SC1/ SC2. праймеров по 20 пмоль, Taq полимеразу (Лаборатория Медиген, Россия) — 1.5 ед., геномной ДНК — 100 нг. Амплификацию проводили в многоканальном амплификаторе «Терцик» (ЗАО НПФ «ДНК-Технология», Россия) в среднестенных пробирках объемом 0.6 мл под каплей минерального масла. Использовали следующий температурно-временной профиль: 95 °С — 5 мин, 35 циклов (95° — 30 с, 52° — 30 с, 74° — 1 мин 30 с), последний цикл — 74 °С в течение 7 мин. Электрофорез продуктов амплификации осуществляли в 1× ТВЕ (трис-боратном буфере) в 1%-м агарозном геле в присутствии этидиум бромидом.

Из увядающего вяза гладкого (*U. laevis*) в парке Сахарова (северная часть города) выделено 4 изолята, образующих коремии, и 4 изолята из двух деревьев увядающего вяза перистоветвистого (*U. pumila*). Коремии всех восьми изолятов рода *Ophiostoma* были очень сходными. Из *U. laevis* выделяли также грибы рода *Fusarium*.

Показаны результаты амплификации фрагмента ДНК малой субъединицы ядерной рибосомальной ДНК (18 S) размером около 1750 пп (рис. 1). Спектр фрагментов рестрикции, полученных при переваривании фрагмента малой субъединицы ядерной рибосомальной ДНК изолятов из *U. laevis* и *U. pumila* ферментами RsaI, StyI и TaqI, соответствует роду *Ophiostoma* (рис. 2).

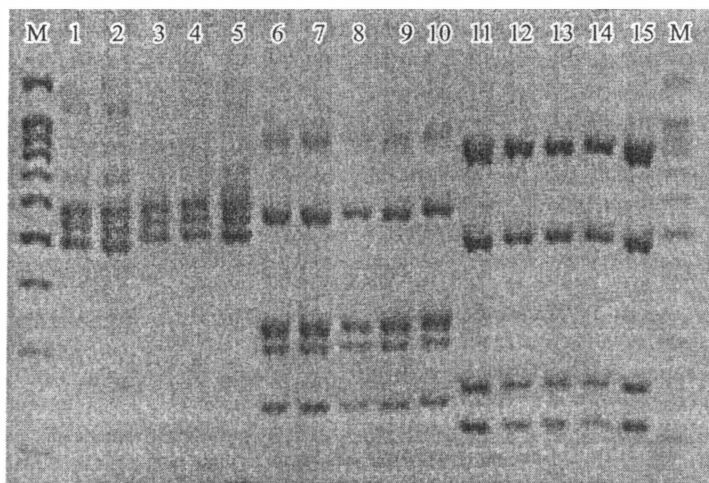


Рис. 2. Спектр продуктов рестрикции фрагмента 18S SSrDNA ферментами RsaI (1—5), StyI (6—10) и TaqI (11—15) в 3%-м агарозном геле.

M — маркер молекулярной массы ДНК (1500, 1000, 900, 800, 700, 600, 500, 400, 300, 200 пп). Порядок нанесения образцов: G1, G2 — изоляты, выделенные из *U. laevis*; P1, P2, P3 — из *U. pumila*.

На основании амплификации фрагмента MAT-2 гена изучаемых изолятов из вяза гладкого в парке Сахарова были выделены изоляты вида *O. ulmi* типа спаривания В, а из вяза перистоветвистого — изоляты вида *O. novo-ulmi* типа спаривания В. С помощью праймеров SC1/SC2 в образцах ДНК изолятов, выделенных из вязов на территории парка Сахарова, был амплифицирован фрагмент размером около 458 пп, характерный для вида *O. ulmi* (рис. 3). В образцах ДНК грибов, выделенных из вяза перистоветвистого, был амплифицирован фрагмент ДНК размером около 516 пп, видоспецифичный для *O. novo-ulmi*.

Таким образом, на территории северной части Санкт-Петербурга были обнаружены два вида возбудителя голландской болезни вязов — *O. ulmi* и *O. novo-ulmi*.

Выделение изолята *O. novo-ulmi* из вяза перистоветвистого (пр. Непокоренных, погибло 8 деревьев), устойчивого, по литературным данным (Линдеман, 2008), к возбудителям голландской болезни, позволяет сомневаться в перспективности массовых

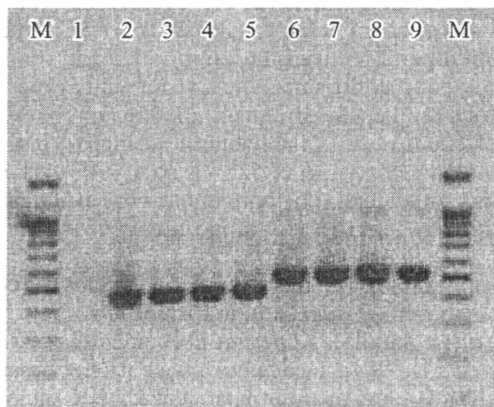


Рис. 3. Продукты амплификации фрагмента MAT-2 гена праймерами SC1/SC2 изолятов, выделенных из усыхающих вязов.

M — маркер молекулярной массы ДНК (1500, 1000, 900, 800, 700, 600, 500, 400, 300, 200 пп); 1 — контрольная амплификация в отсутствие ДНК, 2 — G1, 3 — G2, 4 — G3, 5 — G4 (из *U. laevis*), 6 — P1, 7 — P2, 8 — P3, 9 — P4 (из *U. pumila*).

посадок этого вида или гибридов, выведенных на его основе, в Санкт-Петербурге. Впрочем, известны единичные случаи заражения деревьев устойчивых видов вяза голландской болезнью. Так, в 1930-х годах в дендрарии Р. Холла, Великобритания (Ryston Hall, Norfolk, arboretum), погиб из-за заражения голландской болезнью вяз *U. pumila*, приобретенный в берлинском питомнике Спата (Späth nursery) до 1914 г. (http://en.wikipedia.org/wiki/Ulmus_pumila_var._arborea).

По всей видимости, логичнее использовать для новых посадок в городе другие устойчивые к голландской болезни виды вязов (*U. parvifolia*, *U. wilsoniana* и др.) или их гибриды.

Выделение из усыхающих вязов вида *O. ulmi* в комплексе с грибами рода *Fusarium*, считающимися в настоящее время непатогенными для вяза, позволяет поставить вопрос о причине ослабления деревьев. Не исключена вероятность, что здесь существенную роль играет произрастание вязов в неблагоприятных условиях города или их ослабление массовым повреждением насекомыми. В парке Сахарова были найдены деревья со стволами, заселенными вязовыми заболонниками.

Жуки-заболонники (род *Scolytus*) являются переносчиками возбудителей голландской болезни и, по всей видимости, бактериальной водянки вязов. В 1998 г. в центре Санкт-Петербурга были обнаружены локальные очаги размножения наиболее агрессивного вида заболонников *S. multistriatus*. В настоящее время они имеются в разных районах города. Вид *S. scolytus* был зарегистрирован в 2001 г. (Власов, Манделъштам, 2005).

Обнаруженные в Санкт-Петербурге виды *O. ulmi* и *O. novo-ulmi*, вызывающие офистомовый трахеомикоз, свидетельствуют о необходимости проведения более масштабных обследований усыхающих вязов, изучения видового и расового состава патогена, а также локализации очагов возбудителей и переносчиков болезни. Это особенно важно в связи с ежегодным нарастанием числа очагов усыхания вязов в Санкт-Петербурге (Дорофеева, 2007). Точная идентификация возбудителей массового усыхания вязов актуальна не только для детальной характеристики картины эпифитотии в черте Санкт-Петербурга, но и для стратегии защиты вязов. Вид *O. ulmi* в настоящее время считается непатогенным. Санитарным рубкам и обязательной дезинфекции порубочных остатков сжиганием должны подвергаться в первую очередь вязы, пораженные *O. novo-ulmi*, а также вязы, заселенные заболонниками.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гвоздяк Р. И., Яковлева Л. М. Бактериальные болезни лесных древесных пород. Киев: Наук. думка, 1979. 242 с.

Власов Д. В., Манделъштам М. Ю. Вязовые заболонники рода *Scolytus* Geoffroy, 1762 (Coleoptera: Scolytidae) — новые и опасные вредители парковых насаждений Ярославля и Санкт-Петербурга // II Всероссийск. съезд по защите растений: Матер. съезда. СПб., 2005. С. 262—264.

Дорофеева Т. Б. Графиоз на вязах // Защита и карантин растений. 2003. № 1. С. 34.

Дорофеева Т. Б. Эпифитотия офистомоза в насаждениях вязов Санкт-Петербурга и методы ее изучения // Вестн. защиты растений. 2007. № 4. С. 40—46.

Дудина В. С. Голландская болезнь ильмовых пород. М.: Сельхозгиз, 1938. 46 с.

Калько Г. В., Ули-Маттила Т. Выявление фитопатогенного гриба *Fusarium oxysporum* с помощью специфичной ПЦР // Микология и фитопатология. 2007. Т. 41, вып. 1. С. 79—88 (на англ. яз.).

Кузьмичев Е. П. Голландская болезнь ильмовых в городских насаждениях // Защита растений. 1987. № 7. С. 35—37.

Линдеман Г. В. Мокрый бактериоз ствола вяза мелколистного в культурах на юго-востоке Европейской России // Лесоведение. 2008. № 1. С. 23—33.

Минкевич И. И. Специализация и культуральные признаки гриба *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, I. Teodoru — возбудителя сосудистого микоза дуба // Бот. журн. 1962. Т. 47, № 4. С. 561—564.

Потлайчук В. И. К биологии возбудителя, вызывающего усыхание дуба // Тр. ВИЗР. 1957. Т. 8. С. 227—237.

Потлайчук В. И. Микозное усыхание плодовых культур. М.: Колос, 1976. 239 с.

Семенов А. Я. Грибы рода *Graphium* на яблоне // Микология и фитопатология. 1972. Т. 6, вып. 1. С. 34—39.

Bates M. R., Buck K. W., Brasier C. M. Molecular relationships between *Ophiostoma ulmi* and the NAN and EAN races of *O. novo-ulmi* determined by restriction fragment length polymorphisms of nuclear DNA // Mycol. Res. 1993a. Vol. 97, N 4. P. 449—455.

Bates M. R., Buck K. W., Brasier C. M. Molecular relationships of the mitochondrial DNA of *Ophiostoma ulmi* and the NAN and EAN races of *O. novo-ulmi* determined by restriction fragment length polymorphisms // Mycol. Res. 1993b. Vol. 97, N 9. P. 1093—1100.

Brasier C. M. *Ophiostoma novo-ulmi* sp. nov., causative agent of current Dutch elm disease pandemics // Mycopathologia. 1991. Vol. 115. P. 151—161.

Brasier C. M., Kirk S. A. Survival of clones of NAN *Ophiostoma novo-ulmi* around probable centre of appearance in North America // Mycol. Res. 2000. Vol. 104, N 11. P. 1322—1332.

Brasier C. M., Kirk S. A. Designation of the EAN and NAN races of *Ophiostoma novo-ulmi* as subspecies // Myc. Res. 2001. Vol. 105, N 5. P. 547—554.

Brasier C. M., Mehrotra M. D. *Ophiostoma himal-ulmi* sp. nov., a new species of Dutch elm disease fungus endemic to the Himalayas // Mycol. Res. 1995. Vol. 99, N 2. P. 105—115.

De Hoog G. S. Sporothrix-like anamorphs of *Ophiostoma* species and other fungi // *Ceratocystis* and *Ophiostoma*: taxonomy, ecology and pathogenicity / Eds M. J. Wingfield et al. St. Paul, Minnesota: APS Press, 1993. P. 53—60.

Gibb E. A., Hausner G. Optional mitochondrial introns and evidence for a homing endonuclease gene in the mtDNA *rnl* gene in *Ophiostoma ulmi* sensu lato // Mycol. Res. 2005. Vol. 109. P. 1112—1126.

Gibbs J. N., Brasier C. M. Correlation between Cultural Characters and Pathogenicity in *Ceratocystis ulmi* from Britain, Europe and America // Nature. 1973. Vol. 241. P. 381—383.

Gibbs J. N., Houston D. R., Smalley E. B. Aggressive and Non-aggressive Strains of *Ceratocystis ulmi* in North America // Phytopathology. 1979. Vol. 69, N 11. P. 1215—1219.

Fradin E. F., Thomma B. P. H. J. Physiology and molecular aspects of *Verticillium* wilt diseases caused by *V. dahliae* and *V. albo-atrum* // Molec. Plant Pathol. 2006. Vol. 7, N 2. P. 71—86.

Hintz W. E., Jeng R. S., Hubbers M. M., Horgen P. A. Identification of three populations of *Ophiostoma ulmi* (aggressive subgroup) by mitochondrial DNA restriction-site mapping and nuclear DNA fingerprinting // Experimental Mycology. 1991. Vol. 15. P. 316—325.

Kim S. H., Han A., Kronstad J., Breuil C. Differentiation of sapstain fungi by restriction fragment length polymorphism patterns in nuclear small subunit ribosomal DNA // FEMS Microbiol. Letters. 1999. Vol. 177, N 1. P. 151—157.

Millikan D. F. Virus and virus-like diseases of shade trees // J. Arboriculture. 1980. Vol. 6, N 9. P. 225—232.

Mouton M., Wingfield M. J., Van Wyk P. S. Conidium development in the synnematosus anamorphs of *Ophiostoma* // Mycotaxon. 1993. Vol. 46. P. 371—379.

O'Donnell K., Cigelnik E. Two divergent intragenomic rDNA ITS2 types within a monophyletic lineage of the fungus *Fusarium* are nonorthologous // Mol. Phylogenet. Evol. 1997. Vol. 7. P. 103—116.

Paoletti M., Buck K. W., Brasier C. M. Cloning and sequence analysis of the MAT-B (MAT-2) genes from the three Dutch elm disease pathogens *Ophiostoma ulmi* и *O. novo-ulmi*, and *O. himal-ulmi* // Mycol. Res. 2005. Vol. 109, N 9. P. 983—991.

Pipe N. D., Buck K. W., Brasier C. M. Molecular relationships between *Ophiostoma ulmi* and the NAN and EAN races of *O. novo-ulmi* determined by RAPD markers // Mycol. Res. 1995. Vol. 99, N 6. P. 653—658.

Pipe N. D., Buck K. W., Brasier C. M. Comparison of the cerato-ulmin (*cu*) gene sequences of the Himalayan Dutch elm disease fungus *Ophiostoma himal-ulmi* with those of *O. ulmi* and *O. novo-ulmi* suggests that the *cu* gene of *O. novo-ulmi* is unlikely to have been acquired recently from *O. himal-ulmi* // Mycol. Res. 1997. Vol. 101, N 4. P. 415—421.

Pipe N. D., Brasier C. M., Buck K. W. Evolutionary relationships of the Dutch elm disease fungus *Ophiostoma novo-ulmi* to other *Ophiostoma* species investigated by restriction fragment length polymorphism analysis of the rDNA region // J. Phytopathology. 2000. Vol. 148. P. 533—539.

Seifert K. A., Okada G. Graphium anamorphs of *Ophiostoma* species and similar anamorphs of other Ascomycetes // *Ceratocystis* and *Ophiostoma*: taxonomy, ecology and pathogenicity / Eds M. J. Wingfield et al. St. Paul, Minnesota: APS Press, 1993. P. 27—41.

Temple B., Pines F. A., Hintz W. E. A nine year genetic survey of the causal agent of Dutch elm disease, *Ophiostoma novo-ulmi* in Winnipeg. Canada // Mycol. Res. 2006. Vol. 110. P. 594—600.

Upadhyay H. P. A monograph of *Ceratocystis* and *Ceratocystiopsis*. Athens, Georgia: University of Georgia Press, 1981. 176 p.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // PCR Protocols: a guide to methods and applications / Eds M. A. Innis et al. New York: Acad. Press, 1990.

Wolfaardt J. F., Wingfield M. J., Kendrick W. B. Synoptic key and computer database for identification of species of *Ceratocystis* sensu lato // S. Afr. J. Bot. 1992. Vol. 58, N 4. P. 277—285.

Yli-Mattila T., Paavananen S., Hannukala A., Parikka P., Tahvonen R., Karjalainen R. Isozyme and RAPD-PCR analyses of *Fusarium avenaceum* strains from Finland // Plant Pathol. 1996. Vol. 45. P. 126—134.

Станция защиты зеленых насаждений ГУП «Спецтранс»
Санкт-Петербург
gkalko@yahoo.com

Поступила 26 II 2008

SUMMARY

The expansion of Dutch elm disease (DED) in Northern Hemisphere, in Russia and in Saint Petersburg region is observed. The classical and molecular methods of *Ophiostoma ulmi*, *O. novo-ulmi* and *O. himal-ulmi* identification are discussed. The casual agents of Dutch elm disease *Ophiostoma ulmi* and *O. novo-ulmi* isolated from wilting elms in Saint Petersburg were identified by molecular methods. The belonging of studied synnema forming isolates to genus *Ophiostoma* was confirmed by RFLP of 18S SSrDNA analysis. The species were identified by PCR of MAT-2 gene, so all isolates were of mating type B. Isolates of *O. novo-ulmi* were revealed from diseased *U. pumila* trees. The necessity of fuller studying of species and races composition of Dutch elm disease casual agents in Saint Petersburg is emphasized.

УДК 632.4:633.16

© О. К. Струнникова, Н. А. Вишневецкая, Е. В. Бородина, И. А. Тихонович

**ВЛИЯНИЕ ЦЕЛЛЮЛОЗЫ НА РАЗВИТИЕ *FUSARIUM CULMORUM*
В РИЗОСФЕРЕ И РИЗОПЛАНЕ ЯЧМЕНЯ
И ИНТЕНСИВНОСТЬ ПРОЯВЛЕНИЯ КОРНЕВОЙ ГНИЛИ**STRUNNIKOVA O. K., VISHNEVSKAYA N. A., BORODINA E. V.,
TIKHONOVICH I. A. INFLUENCE OF CELLULOSE ON *FUSARIUM CULMORUM* DEVELOPMENT
IN BARLEY RHIZOSPHERE AND RHIZOPLANE AND ROOT ROT INTENSITY

Широко распространенный в почве разных регионов мира гриб *Fusarium culmorum* (W. G. Sm.) Sacc. является возбудителем корневых и стеблевых гнилей зерновых культур и трав (Wagacha, Muthomi, 2007). Одним из эффективных приемов, приводящих к снижению заболеваемости растений почвообитающими фитопатогенными грибами, является внесение в почву органических добавок. Так, разные по составу добавки приводили к снижению развития болезней растений, вызываемых *Verticillium dahliae* Klebahn (Lazarovits et al., 1999; Shetty et al., 2000), *Rhizoctonia solani* Kuhn (Cohen et al., 2005) и грибами рода *Fusarium* Link (Jogev et al., 2006; Choi et al., 2007; Larkin, Griffin, 2007). Предполагается, что внесенные органические вещества активизируют почвенную, в том числе и антагонистическую, микрофлору, которая подавляет фитопатогенные грибы. В то же время некоторые исследователи отмечают и увеличение плотности популяции фитопатогенного гриба, вызывающего эту болезнь. Это было показано для *Fusarium solani* (Mart.) Appel, Wt. f. sp. *phaseoli* (Burk.) Snyd, Hans. при внесении в почву целлюлозы, соломы овса и других органических добавок (Maurer, Baker, 1965; Paravizas et al., 1968; Adams et al., 1969). Глюкоза, внесенная в почву, также вызывала увеличение количества спор фитопатогенного гриба (Maurer, Baker, 1965; Paravizas et al., 1968), однако ее влияние на снижение заболеваемости растений противоречиво. Так, глюкоза в концентрации 0.4 % в течение первого месяца после внесения защищала бобы от гнили, вызываемой *F. solani* f. sp. *phaseoli*, однако в следующем месяце развитие болезни усиливалось (Maurer, Baker, 1965). Как позднее показали Папавизас с сотрудниками (Paravizas et al., 1968), защитное действие глюкозы зависит от типа почвы. К сожалению, исследователи, проводившие эксперименты с целлюлозой и глюкозой, не объяснили факта увеличения численности спор фитопатогена при наблюдаемом снижении интенсивности проявления болезни.

Целью нашей работы явилось изучение влияния целлюлозы и глюкозы, внесенных в почву, на развитие *F. culmorum* в ризосфере и на корнях ячменя и интенсивность корневой гнили.

Материал и методы

Штамм *F. culmorum* 30 был выделен из больного растения ячменя, растущего в Ленинградской обл. В тепличных экспериментах этот штамм вызывал корневую и стеблевую гниль ячменя. Яровой ячмень сорта Инари выращивали в нестерильной

почве с добавлением *F. culmorum*. Развитие патогена в почве и на корнях ячменя было изучено в вариантах без внесения органических добавок и при добавлении целлюлозы и глюкозы. В контрольных вариантах ячмень выращивали в отсутствие *F. culmorum* с внесением целлюлозы и без органических добавок. Почва нестерильная дерново-подзолистая, легкосуглинистая (рН — 6.49, N_{общ.} — 0.21 %, N-NO₃ — 32.05 мг/кг, N-NH₄ — 0, P — 143.65 мг/кг, K — 105.75 мг/кг, C_{общ.} — 1:58 %, гумус — 2.73 %), увлажненная за три недели до начала опыта. Для устранения семенной инфекции зерна ячменя за сутки до начала эксперимента выдержали 30 мин в 0.1%-м растворе AgNO₃, многократно промыли стерильной водой и разложили в стерильные чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу. Такая процедура позволяла освободиться от семенной инфекции и отобрать для эксперимента уже проклюнувшиеся семена, обеспечивающие дружное появление всходов.

При закладке опыта в почву внесли сульфат аммония (0.5 г/кг) и *F. culmorum* для создания инфекционного фона (10⁵ макроконидий/г). Кристаллическая целлюлоза была внесена в концентрации 1 %, глюкоза — 0.2 %. Влажность почвы в течение всего эксперимента поддерживали на уровне 60 % от полной влагоемкости. Для оценки развития *F. culmorum* в почве на поверхность нитроцеллюлозного мембранного фильтра с диаметром пор 0.23 мкм нанесли 20 мкл суспензии макроконидий гриба в концентрации 10⁴/мл. Фильтры в мешочках из нейлона вертикально поместили в почву на глубину 2—3 см, сверху посеяли ячмень. Фильтры с грибом и растения ячменя извлекали одновременно через 2, 3, 5, 7, 10, 15, 20 и 30 суток после начала опыта. В каждый указанный день в каждом варианте извлекали по 4 фильтра и 5 растений (второй и третий дни — по 8 растений). У отобранных растений измеряли длину корней и учитывали симптомы проявления гнили (Экологический мониторинг..., 2002). Несколько раз в течение эксперимента определяли микробиологическую активность почвы по выделению CO₂ на газовом хроматографе ЦВЕТ-100.

Идентифицировали *F. culmorum* на фильтрах и корнях ячменя с помощью непрямого метода флуоресцирующих антител. Способы выделения водорастворимых белков *F. culmorum*, получения поликлональных антител, выделения иммуноглобулинов, проверки их специфичности, окрашивания гриба на мембранных фильтрах описаны ранее (Струнникова и др., 1998).

Окрашенные фильтры с грибом и образцы корней просматривали под люминесцентным микроскопом Axiolab (Carl Zeiss, Германия) при увеличении 400. На каждом фильтре оценивали не менее 30 полей зрения, взятых выборочно в разных частях фильтра. Плотность мицелия определяли по 5-балльной шкале, что соответствует следующему количеству мицелия на фильтрах: 1 балл — менее 1 м/см², 2 — от 1 до 2.3, 3 — 2.3—3.6, 4 — 3.6—5.5, 5 баллов — более 5.5 м мицелия на 1 см² фильтра. Отдельно учитывали количество конидий и хламидоспор *F. culmorum*.

Для оценки колонизации ризопланы патогеном корни мацерировали в воде, окрашивали нейтральным красным, затем использовали непрямой метод флуоресцирующих антител. Количество *F. culmorum* на корнях учитывали по частоте встречаемости колоний гриба в поле зрения люминесцентного микроскопа. Большую колонию, протяженностью 2—3 поля зрения микроскопа, считали как 2—3 колонии. Всего было просмотрено 10—20 см корней на 2-е и 3-и сутки и не менее 50 см корней ячменя в каждом последующем варианте. Статистическая обработка полученных данных была выполнена с использованием программы Stat Soft Statistica v6.0, 1995.

Влияние целлюлозы на развитие *F. culmorum* и интенсивность проявления болезни ячменя изучали в 2006 и 2007 гг. Интенсивность развития гриба, как и интенсивность проявления гнили, в экспериментах различались мало; в статье приведены средние данные. Изучение влияния глюкозы проводили только в одном эксперименте в течение 15 суток, извлечение фильтров и корней — через 3, 5, 7, 10 и 15 суток.

Результаты и обсуждение

В почве под ячменем нанесенные на фильтры макроконидии *F. culmorum* проросли, формировался мицелий, новые макроконидии и хламидоспоры (рис. 1). Сформированные в почве макроконидии также проросли. Таким образом, на фильтрах в ризосфере ячменя и на 30-е сутки можно было наблюдать все грибные структуры. Внесение в почву целлюлозы привело к существенному увеличению плотности мицелия и количества сформировавшихся в почве макроконидий и хламидоспор. Глюкоза, добавленная в почву, также вызвала увеличение плотности мицелия и хламидоспор *F. culmorum*, но кратковременное и не столь значительное, как целлюлоза. Количество образовавшихся макроконидий в почве с глюкозой по сравнению с контрольной не только не увеличилось, но даже снизилось.

Внесенная в почву целлюлоза привела к постепенному увеличению ее микробиологической активности, о чем свидетельствует постепенное увеличение интенсивности выделения CO_2 (рис. 2). Происходящее при добавлении целлюлозы увеличение

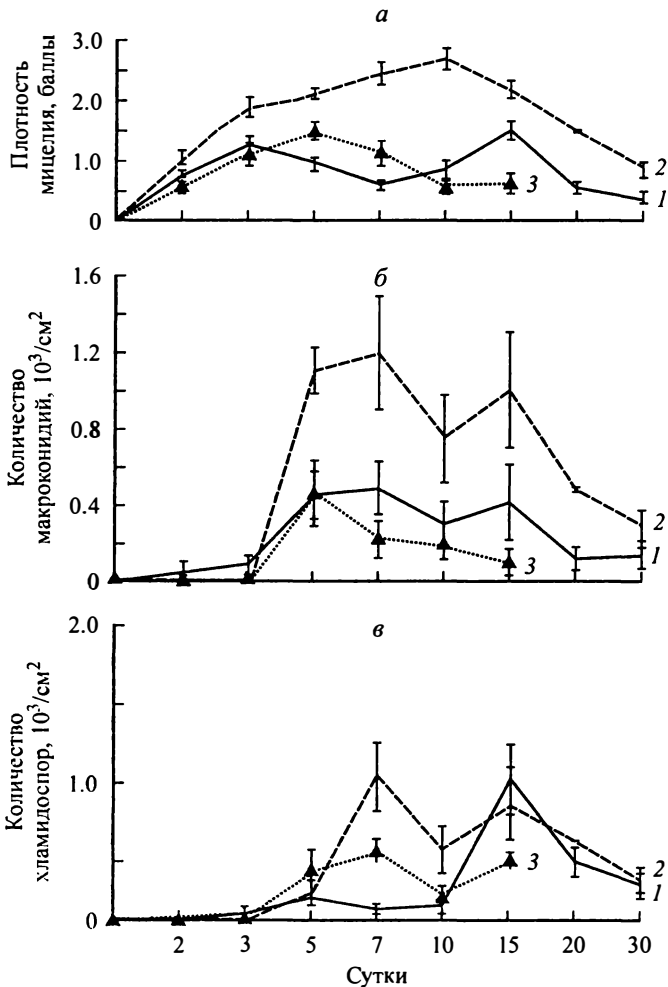


Рис. 1. Развитие мицелия (а), формирования макроконидий (б) и хламидоспор (в) *Fusarium culmorum* на фильтрах в ризосферной почве.

1 — без внесения в почву добавок, 2 — с внесением целлюлозы, 3 — с внесением глюкозы. То же для рис. 2--4.

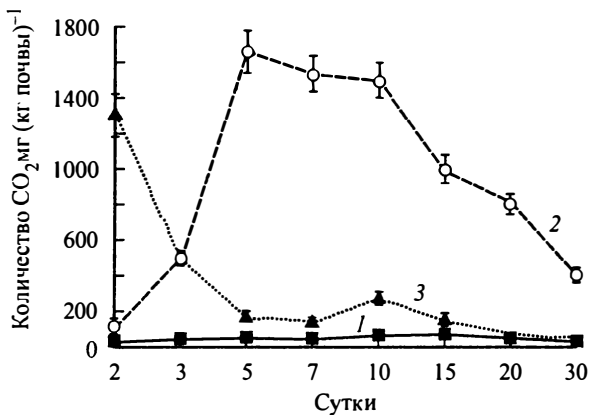


Рис. 2. Интенсивность образования CO_2 в ризосферной почве.

количества *F. culmorum* доказывает высокую конкурентную способность гриба за этот источник углерода в почве. Интенсивность дыхания в почве с добавлением глюкозы свидетельствует об активном развитии почвенной микрофлоры уже на 2-е сутки. Исходя из отсутствия различий в плотности гриба в почве без добавок и с добавлением глюкозы в начале эксперимента можно предположить, что в этот период преимущество в развитии получает микрофлора, сдерживающая рост *F. culmorum*. Тем не менее отмеченное увеличение плотности *F. culmorum* при добавлении глюкозы доказывает конкурентную способность гриба с почвенной микрофлорой и за этот углевод. Кратковременный результат действия внесенной глюкозы объясняется ее меньшим количеством, быстрым переходом в раствор и большей доступностью для другой почвенной микрофлоры по сравнению с целлюлозой.

При оценке роста штамма *F. culmorum* 30 на питательных средах в чистой культуре отмечена его высокая скорость роста на среде с глюкозой и более низкая на среде с целлюлозой. Патоген колонизировал двухсуточные проростки ячменя, однако плотность гриба на корнях была незначительной и представлен он был преимущественно мицелием (рис. 3). В интенсивности колонизации патогеном корней ячменя, растущего в почве без органических добавок, отмечены два пика — на 7-е и 20-е сутки. Количество *F. culmorum* на корнях, растущих в почве с целлюлозой, существенно ниже, чем на корнях контрольных растений. Количество гриба на корнях в почве с глюкозой в течение первых трех суток наблюдения было такое же, как и в контрольном варианте, и достоверно ниже контрольного лишь на 7 и 15-е сутки.

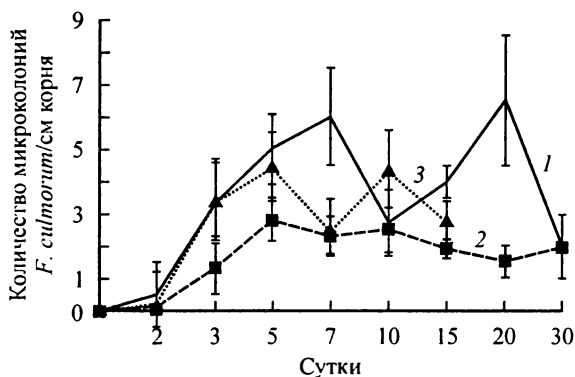


Рис. 3. Развитие *Fusarium culmorum* на корнях ячменя.

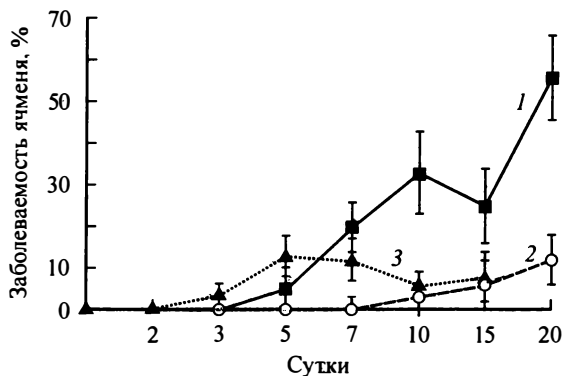


Рис. 4. Интенсивность развития корневой гнили ячменя.

Сопоставление развития гриба в ризосферной почве и ризоплане показало обратную зависимость. Интенсивное развитие *F. culmorum* в почве с целлюлозой не привело к такой же интенсивной колонизации корней. Напротив, в почве без органических добавок и в почве с глюкозой интенсивность развития гриба была не так высока, как например в почве с целлюлозой, однако плотность гриба на корнях увеличивалась.

Интенсивность проявления гнили ячменя в целом являлась прямым следствием уровня колонизации грибом корней (рис. 4). В почве без органических добавок заболеваемость ячменя была выше, чем в почве с добавлением целлюлозы. Положительный результат от внесения целлюлозы проявился и в ускорении появления всходов и увеличении длины корней (рис. 5). Растения ячменя, выращенные без инфекционного фона, не болели.

Итак, внесение в почву глюкозы и целлюлозы привело к увеличению плотности почвенной популяции факультативного фитопатогена *F. culmorum*. Подобный результат при внесении этих углеводов и других целлюлозосодержащих добавок был показан ранее и для *F. solani* f. sp. *phaseoli* (Maurer, Baker, 1965; Papavizas et al., 1968). Де Боер с сотрудниками (De Boer et al., 2003) показали кратковременное увеличение количества *F. culmorum* при внесении в почву глюкозы с сульфатом аммония. Увеличение плотности популяций патогена после внесения разных органических добавок было отмечено и другими исследователями (Alabouvette, Couteaudier, 1985; Oritsejor, Adeniji, 1990; Ocam, Kommedahl, 1994).

Несмотря на активное развитие *F. culmorum* в почве под ячменем, интенсивность проявления корневой гнили была минимальной. Подобный результат от внесения органических добавок отмечен и другими исследователями. Так, Дэвис с сотрудниками (Davis et al., 2001) показали, что внесенное органическое вещество может быть фактором, приводящим к снижению вертициллезного вилта картофеля без снижения плотности почвенной популяции *Verticillium dahliae*.

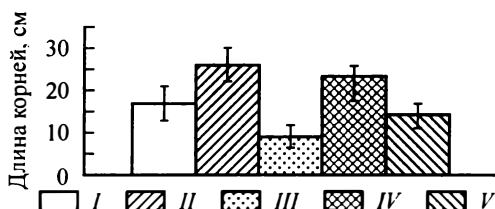


Рис. 5. Влияние условий на рост корней ячменя (15-е сутки).

I — контроль, II — целлюлоза, III — *Fusarium culmorum*, IV — *F. culmorum* + целлюлоза, V — *F. culmorum* + глюкоза.

Проведенная нами оценка заселенности корней и сопоставление развития *Fusarium culmorum* в ризосфере и ризоплане ячменя показали, что активное развитие в почве не привело к такой же активной колонизации корней. Патоген успешно конкурирует с почвенной микрофлорой за внесенную целлюлозу, в результате количество гриба в почве под ячменем увеличивается. При наличии доступного питания и ослабления конкуренции за него *F. culmorum* развивается в почве как сапротроф. Таким образом, защитное влияние целлюлозы или другого целлюлозосодержащего вещества обусловлено возможностью сапротрофного развития гриба в почве под растением. Гриб достаточно доступного углерода в ризосфере и он не колонизирует ризоплану в поисках питания и ниши для защиты от конкурентов. Установлено, что внесение в почву целлюлозы приводит к изменению состава микробного сообщества: увеличивается доля грибов и снижается доля бактерий (Engelking et al., 2008). Как показали наши многолетние наблюдения за развитием *F. culmorum* в разных почвенных условиях (Шахназарова и др., 2004), не грибы, а бактерии являются естественными антагонистами *F. culmorum* в почве и способны регулировать плотность почвенной популяции гриба. Внесение в почву целлюлозы элиминирует из сообщества естественных антагонистов *F. culmorum*, увеличение интенсивности развития гриба в почве в результате добавления целлюлозы доказывает устранение конкуренции.

Непостоянство защитного влияния внесенной глюкозы, отмеченное ранее исследователями (Maurer, Baker, 1965; Papavizas et al., 1968), по сравнению с постоянным положительным результатом от внесенной целлюлозы может объясняться формированием разных по составу микробных сукцессий, влияющих на фитопатогенный гриб. Так, в нашем эксперименте глюкоза, внесенная в почву, активизирует микрофлору, успешно конкурирующую с *F. culmorum* за этот углевод, поэтому в течение первых трех суток не наблюдается увеличения плотности гриба в почве под ячменем. Однако именно в самые ранние сроки, когда развитие *F. culmorum* в почве, несмотря на внесенную доступную для него органику, не увеличивается, гриб активно колонизирует корни ячменя. И именно в почве с глюкозой отмечено максимальное количество растений с симптомами гнили на 5-е сутки. Очевидно, что наблюдаемое Маурером и в отдельных экспериментах Папавизасом (Maurer, Baker, 1965; Papavizas et al., 1968) увеличение интенсивности проявления гнили при внесении в почву глюкозы и могло быть связано с увеличением количества *F. solani* f. sp. *phaseoli* на корнях бобов. В то же время, как показали Ларкин и сотрудники (Larkin et al., 1993), внесение дополнительного источника углерода способно снизить конкуренцию за питание между патогенными и сапротрофными микроорганизмами. Однако внесенного питания может быть просто недостаточно для полного устранения конкуренции. В нашем случае и в работах цитируемых исследователей целлюлоза была внесена в концентрации 1 %, а глюкоза — 0,4, 0,2 % и менее.

Таким образом, внесение в почву целлюлозы или целлюлозосодержащих органических добавок можно рекомендовать как прием, предотвращающий появление корневой гнили. Целлюлоза улучшает почвенную структуру, ускоряет всхожесть семян ячменя, положительно влияет на рост корней, предотвращает появление больных растений. Сапротрофное развитие *F. culmorum* в ризосфере долгое время поддерживается постепенной доступностью целлюлозы в качестве источника питания для гриба. На корнях 30-суточных растений в почве с целлюлозой количество *F. culmorum* было ниже, чем на корнях в почве без целлюлозы. Уже к этому времени корневая система ячменя столь развита, что даже увеличение количества *F. culmorum* на корнях вряд ли может сильно навредить растению.

Работа выполнена при поддержке грантами РФФИ (№ 06-04-48788-а, 08-04-13671-офи_ц) и президента Российской Федерации (НШ-5399.2008.4).

Струнникова О. К., Шахназарова В. Ю., Вишневская Н. А., Муромцев Г. С. Применение мембранных фильтров и иммунофлуоресцентного окрашивания для наблюдения за развитием почвообитающих микромицетов // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 2. С. 65—72.

Шахназарова В. Ю., Струнникова О. К., Вишневская Н. А. Развитие внесенной популяции *Fusarium culmorum* в почве: особенности формирования и лизиса различных структур гриба // Микология и фитопатология. 2004. Т. 42, вып. 1. С. 68—75.

Экологический мониторинг и методы совершенствования защиты зерновых культур от вредителей, болезней и сорняков. СПб.: ВИЗР, 2002. 31 с.

Adams P. B., Lewis J. A., Papavizas G. C. Survival of root-infecting fungi in soil. IX. Mechanism of control of *Fusarium* root rot of bean with spent coffee grounds // *Phytopathology*. 1969. Vol. 59. P. 1603—1608.

Alabouvette C., Couteaudier J. Recherches sur la resistance des sols aux maladies. XI Etude comparative du comportement // *Agronomie*. 1985. Vol. 5, N 1. P. 63—68.

Choi H. W., Chung I. M., Sin M. H., Kim Y. S., Sim J. B., Kim J. W., Kim K. D., Chun S. C. The effect of spent mushroom sawdust compost mixes, calcium cyanamide and solarization on basal stem rot of the cactus *Hylocereus trigonus* caused by *Fusarium oxysporum* // *Crop protection*. 2007. Vol. 26. P. 162—168.

Cohen M. F., Yamasaki H., Mazzola M. Brassica napus seed meal soil amendment modifies microbial community structure, nitric oxide production and incidence of *Rhizoctonia* root rot // *Soil Biol. Biochem.* 2005. Vol. 37, N 7. P. 1215—1227.

Davis J. R., Huisman O. C., Everson D. O., Schneider A. T. Verticillium wilt of potato: a model of key factors related to disease severity and tuber yield in Southeastern Idaho // *Amer. J. potato res.* 2001. Vol. 78, N 4. P. 291—300.

De Boer W., Verheggen P., Paulien J. A., Gunnewiek K., Kowalchuk G. A., van Veen J. A. Microbial community composition affects soil fungistasis // *Appl. Environm. Microbiol.* 2003. Vol. 69, N 2. P. 835—844.

Engelking B., Flessa H., Joergensen R. G. Formation and use of microbial residues after adding sugarcane sucrose to a heated soil devoid of soil organic matter // *Soil Biol. Biochem.* 2008. Vol. 40. P. 97—105.

Jogev A., Raviv M., Hadar Y., Cohen R., Katan J. Plant waste-based composts suppressive to diseases caused by pathogenic *Fusarium oxysporum* // *Europ. J. plant pathol.* 2006. Vol. 116, N 4. P. 267—278.

Larkin R. P., Hopkins D. L., Martin F. N. Ecology of *Fusarium oxysporum* f. sp. niveum in soils suppressive and conducive to *Fusarium* wilt of watermelon // *Phytopathology*. 1993. Vol. 83. P. 1105—1116.

Larkin R. P., Griffin T. S. Control of soilborne potato diseases using Brassica green manure // *Crop protection*. 2007. Vol. 26. P. 1067—1077.

Lazarovits G., Conn K. L., Potter J. Reduction of potato scab, verticillium wilt, and nematodes by soy meal and meat and bone meal in two Ontario potato fields // *Can. J. plant pathol.* 1999. Vol. 21, N 4. P. 345—353.

Maurer C. L., Baker R. Ecology of plant pathogens in soil. II. Influence of glucose, cellulose, and inorganic nitrogen amendments on development of bean root rot // *Phytopathology*. 1965. Vol. 55. P. 69—72.

Ocampo C. M., Kommedahl T. Growth of rhizosphere competent and incompetent *Fusarium* species from corn on carbon substrates // *Phytopathology*. 1994. Vol. 84. P. 508—514.

Oritsejafor J. J., Adeniji M. O. Influence of host and non-host rhizospheres and organic amendments on survival of *Fusarium oxysporum* f. sp. *elaedis* // *Mycol. Res.* 1990. Vol. 94, N 1. P. 57—63.

Papavizas G. C., Lewis J. A., Adams P. B. Survival of root-infecting fungi in soil. II. Influence of amendment and soil carbon-to-nitrogen balance on *Fusarium* root rot of beans // *Phytopathology*. 1968. Vol. 58. P. 365—372.

Shetty K. G., Subbarao K. V., Huisman O. C., Hubbard J. C. Mechanism of broccoli-mediated *Verticillium* wilt reduction in cauliflower // *Phytopathology*. 2000. Vol. 90, N 3. P. 305—310.

Wagacha J. M., Muthomi J. W. *Fusarium culmorum*: Infection process, mechanisms of mycotoxin production and their role in pathogenesis in wheat // *Crop protection*. 2007. Vol. 26. P. 877—885.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии
Санкт-Петербург
Strunnikova@arriam.spb.ru

Поступила 16 III 2008

SUMMARY

Fusarium culmorum development was studied in rhizosphere and on root surface of barley that was cultivated in soil added with cellulose (1 %), glucose (0.2 %) and in soil without organic amendments. *F. culmorum* in rhizosphere and on roots was identified with indirect immunofluorescence method. It was established that cellulose added in soil leads to increase of *F. culmorum* mycelia, macroconidia and chlamydoconidia amount in barley rhizosphere. However, *F. culmorum* amount on roots was significantly lower in soil with cellulose than those in soil without amendments. Intensity of barley root rot was significantly lower in soil with cellulose than those in soil without amendments. Biocontrol effect of cellulose is caused by opportunity of saprotrophic growth of *F. culmorum* under additional nutrient and weakening of competition for it.

УДК 582.244.2:581.162

© М. И. Черепенникова, Л. В. Савенкова

**ИЗМЕНЕНИЕ ТИПА СПАРИВАНИЯ У РЕЗИСТЕНТНОГО
К СТРЕПТОМИЦИНУ ИЗОЛЯТА *PHYTOPHTHORA INFESTANS***CHEREPENNIKOVA M. I., SAVENKOVA L. V. MATING TYPE CHANGES
IN STREPTOMYCIN-RESISTANT ISOLATE OF *PHYTOPHTHORA INFESTANS*

Гетероталличный оомицет *Phytophthora infestans* имеет два типа спаривания — A1 и A2. Все изоляты *P. infestans* потенциально бисексуальны, поэтому образование ооспор возможно в присутствии изолята противоположного типа спаривания (Brasier, Hansen, 1992). Половая совместимость определяется взаимодействием между диффундирующими половыми феромонами и их рецепторами, в результате чего происходит образование оогониев и антеридиев, которые, сливаясь, формируют толстостенные покоящиеся структуры — ооспоры (Ко, 1988). При работе с оомицетами рода *Phytophthora* исследователи иногда наблюдали изменения типа спаривания с A1 на A2 и, наоборот, у гетероталличных видов, выщепление стерильных секторов у гомоталличных видов (A1A2 → A1, A1A2 → A2 и A1A2 → A0), а также спонтанное формирование гетероталличными видами секторов, содержащих ооспоры в чистой культуре (A1 → A1A2 и A2 → A1A2). Причиной изменения типа спаривания специалисты считали старение культуры, сегрегацию, влияние фунгицидов, антибиотиков (Savage et al., 1968; Brasier, 1972; Noon, Hickman, 1974; Tsao et al., 1980; Ko, 1981; Ko et al., 1986; Аникина и др., 1997; Zhou et al., 1997; Stamps et al., 2000; Savenkova, Cherepennikova-Алпикина, 2002). Однако в литературе нет ни одного сообщения о возможности изменения типа спаривания у *P. infestans* в результате длительного хранения культуры.

В данной статье описано изменение типа спаривания с A2 на A1A2 вследствие длительного хранения и влияние стрептомицина на формирование ооспор у изолята *P. infestans*.

Материал и методы

В работе использовали штаммы *P. infestans* из коллекции кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ. В качестве тестеров для определения типа спаривания использовали изоляты B5 и 52. Характеристики штаммов *P. infestans* приведены в табл. 1. Изоляты *P. infestans* выращивали на агаризованной овсяной среде, для приготовления которой было взято 130 г овсяных хлопьев, 15 г агара, 1 л дистиллированной воды. Культивирование проводили при 18 °С в темноте.

Монозооспоровые культуры изолята IS1 высевали попарно с тестерными изолятами в чашки Петри с овсяным агаром в двух повторностях. Чашки инкубировали в течение 14 суток в темноте при 18 °С. Монозооспоровую культуру, формирующую ооспоры с A1 тестером, определяли как A2. Если тестируемый изолят формировал ооспоры с A2 тестером, его относили к A1 типу спаривания. Определяли также нали-

Характеристика штаммов *Phytophthora infestans*

Штамм	Тип спаривания	Группа вегетативной несовместимости	Растение-хозяин	Местность и год сбора	Морфологический тип колонии	Скорость роста, мм/8 суток	Устойчивость
IS1	A2	2	Томат	Московская обл., 1985	A	72	К стрептомицину (Str ^R 900 мкг/мл)
B5	A1	1	Картофель	То же	B	65	К бластицидину (Bl ^R 120 мкг/мл)
52	A2	2	»	Московская обл., 1991	A	80	К металаксилу

чие ооспор в чистой культуре монозооспоровых изолятов. Монозооспоровую культуру изолята IS1 относили к самофертильной при обнаружении ооспор в чистой культуре и при сращивании с обоими тестерами.

Для получения суспензии зооспор с поверхности 10-суточной культуры смывали зооспорангии стерильной дистиллированной водой. Полученную суспензию выдерживали в течение 30—40 мин при 4 °С, что стимулировало образование и освобождение зооспор.

Для подсчета ооспор тестируемый изолят выращивали на овсяном агаре с тестерным изолятом или в чистой культуре в течение 14 суток в темноте при 18 °С. К содержимому чашки Петри добавляли 100 мл дистиллированной воды и гомогенизировали при 2000 об./мин в течение 5 мин. Полученный гомогенат центрифугировали при 2000 об./мин в течение 15 мин. Супернатант процеживали через нейлоновый фильтр, который отмывали в 20 мл дистиллированной воды. Подсчет ооспор производили в трех независимых пробах (объем пробы — 50 мкл) из трех экспериментов в трех повторностях с помощью камеры Горяева.

Результаты и обсуждение

В течение длительного периода изолят IS1 использовали в исследованиях как тестер для определения типа спаривания и группы вегетативной несовместимости у изолятов *P. infestans*. Изолят IS1 выращивали на агаризованной гороховой, овсяной, жидких картофельной, гороховой, синтетической средах при 18 °С в темноте. Этот изолят характеризовался стабильностью признаков, указанных в табл. 1. Для длительного хранения изолят IS1, выращенный в пробирках на агаризованной овсяной среде, заливали стерильным минеральным маслом (хранение осуществляли при 18 °С в темноте). Нами было отмечено, что изолят IS1 *P. infestans* изменил тип спаривания A2 на A1A2 после четырех лет хранения в пробирках на агаризованной овсяной среде под стерильным минеральным маслом. Самофертильный изолят IS1 обозначили *s/IS1*. Изолят *s/IS1*, как и исходный IS1, характеризовался хорошо развитым воздушным мицелием, распростертым колониальным ростом, формировал большое количество зооспорангиев, способных к освобождению жизнеспособных зооспор. У изолята *s/IS1* ооспоры формировались на 10-е сутки после инокуляции как с тестерными изолятами B5 и 52, так и в чистой культуре. У изолята *s/IS1* ооспоры формировались в чистой культуре по всей площади чашки Петри. Морфология колонии изолята (тип A), скорость роста, принадлежность к группе вегетативной несовместимости (*vcg* II) и устойчивость к стрептомицину у изолята *s/IS1* соответствовали таковым у исходного

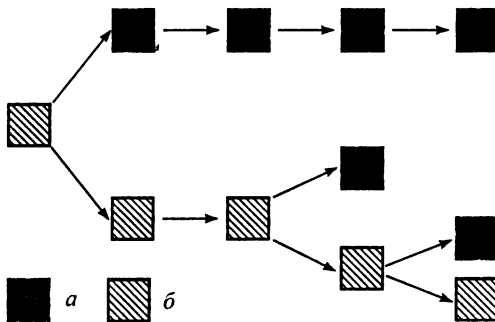
Распределение типа спаривания
у монозооспоровых культур изолята *sf1S1*

Изолят	Количество монозооспоровых культур	Тип спаривания			Ревертировали к типу спаривания		
		A2	A1	A1A2	A2	A1	A1A2
<i>sf1S1</i>	28	4	0	24	0	0	3
<i>sf1S1—1</i>	58	0	0	58	0	0	0
<i>sf1S1—1—2</i>	73	8	0	65	0	0	3
<i>sf1S1—1—2—3</i>	48	3	0	45	0	0	1
<i>19sf1S1—1</i>	45	45	0	0	0	0	0
<i>19sf1S1—1—2</i>	28	28	0	0	0	0	0
<i>19sf1S1—1—2—3</i>	34	34	0	0	0	0	0

изолята 1S1. Было отмечено, что самофертильные монозооспоровые культуры (МЗК) не формировали ооспоры на овсяной агаризированной среде с добавлением стрептомицина в концентрации 900 мкг/мл. Однако при пересеве снова на среду без добавления стрептомицина способность формировать ооспоры в чистой культуре восстанавливалась.

При проведении монозооспорового анализа изолята *sf1S1* было получено 28 МЗК. Двадцать семь МЗК имели A1A2 тип спаривания, из них 3 (*16sf1S1*, *18sf1S1*, *26sf1S1*) продуцировали ооспоры в чистой культуре через 3 недели после инокуляции; изолят *19sf1S1* имел A2 тип спаривания и не продуцировал ооспоры в чистой культуре через 8 недель после инокуляции (табл. 2; см. рисунок).

Получено несколько зооспоровых генераций изолята *19sf1S1*. При тестировании у всех 107 МЗК изолятов *19sf1S1* отмечен A2 тип спаривания. При проведении монозооспорового анализа изолята *19sf1S1* и последующего хранения его в течение четырех месяцев изменения типа спаривания не наблюдали. При проведении монозооспорового анализа изолята *11sf1S1* в первой зооспоровой генерации у всех 58 МЗК отмечен A1A2 тип спаривания. Во второй зооспоровой генерации из 73 МЗК произошло выщепление 8 изолятов A2 типа спаривания, при этом 3 из них впоследствии ревертировали к A1A2 типу спаривания. Эти изоляты продуцировали ооспоры в чистой культуре через 8 недель после инокуляции. В третьей зооспоровой генерации из 46 МЗК, полученных из самофертильного изолята второй генерации, также произошло выщепление 3 МЗК A2 типа спаривания, из них один ревертировал к A1A2 типу спаривания (табл. 2; см. рисунок). При проведении монозооспорового анализа из 205 МЗК



Сегрегация типа спаривания в монозооспоровых культурах, полученных из *sf1S1* изолята *Phytophthora infestans*.

**Формирование ооспор в чистой культуре
изолятом 20sf1S1 при выращивании
на агаризированной овсяной среде
с добавлением стрептомицина**

Концентрация стрептомицина, мкг	Ооспоры	
	количество в 50 мкл	размер, мкм
0	58 ± 14	42 ± 3
10	11 ± 9	40 ± 2
20	3 ± 3	27 ± 2
40	0.26 ± 0.74	24 ± 1
70	0	—
100	0	—
900	0	—

произошла сегрегация 15 МЗК А2 типа спаривания из А1А2, из них 7 МЗК А2 типа спаривания ревертировали в А1А2, но мы не наблюдали ни единого случая сегрегации или реверсии в А1 тип спаривания.

Отмечено, что МЗК (кроме 20sf1S1), полученные из sf1S1 изолята, не продуцировали ооспоры в чистой культуре при добавлении стрептомицина в агаризированную овсяную среду в концентрации 10 мкг/мл в течение 21 суток со дня инокуляции. При выращивании изолят 20sf1S1 на овсяном агаре без добавления стрептомицина формировались крупные ооспоры 39—45 мкм в диам. (табл. 3). При добавлении стрептомицина (концентрация от 10 до 40 мкг/мл) в агаризированную овсяную среду менялось количество и размер формируемых изолятом 20sf1S1 ооспор. В качестве контроля использовали изолят 20sf1S1, выращенный на овсяном агаре без добавления стрептомицина. Так, при концентрации стрептомицина 10 мкг/мл ооспоры были крупными (38—43 мкм в диам.), но количество их уменьшилось по сравнению с контролем. При добавлении в среду стрептомицина в концентрации 20 мкг/мл формируемые ооспоры стали меньшими в размере (25—29 мкм в диам.) и количество их значительно уменьшилось относительно контроля. При концентрации стрептомицина 40 мкг/мл ооспоры были мелкими (23—25 мкм в диам.) и редкими, а при концентрации 70, 100 и 900 мкг/мл ооспоры не были обнаружены (табл. 3).

Это первое сообщения об изменении А2 типа спаривания на А1А2 у *P. infestans* в результате длительного хранения культуры. Все описанные ранее случаи изменения типа спаривания у *P. infestans* относятся к иным ситуациям: прорастание ооспор, полученных в результате самооплодотворения (Ko, 1994), сегрегация (Chang, Ko, 1990; Аникина и др., 1997), влияние фунгицидов — металаксила (Chang, Ko, 1990; Аникина и др., 1997; Savenkova, Cherepennikova-Anikina, 2002), мефеноксама, бенонила (Groves, Ristaino, 2000), воздействие N-нитро-N-нитрозометилмочевины (Savenkova, Cherepennikova-Anikina, 2002). В предыдущих работах мы наблюдали изменения типа спаривания А2 на А1А2 у *P. infestans* при воздействии N-нитро-N-нитрозометилмочевины и/или металаксила (Аникина и др., 1997; Savenkova, Cherepennikova-Anikina, 2002).

Описанное в литературе изменение типа спаривания оомицетов рода *Phytophthora* свидетельствовало, что после длительного хранения изоляты гетероталличных видов этого рода могут, подобно гомоталличным видам, продуцировать ооспоры в секторах или около исходного инокулюма в чистых культурах, но после одного или двух пересевов эта способность исчезала (Savage et al., 1968; Brasier, 1972; Tsao et al., 1980; Ko, 1981; Ko et al., 1986). Способность к ооспорообразованию могла быть продлена, если инокулюм при пересеве получали из сектора, содержащего ооспоры (Savage et al., 1968; Tsao et al., 1980).

Изменение типа спаривания у изолята 1S1 произошло спонтанно после четырех лет хранения в пробирках на агаризованной овсяной среде под стерильным минеральным маслом при 18 °С в темноте. Нами отмечено, что изолят *s/1S1* формировал ооспоры в чистой культуре по всей площади чашки Петри, а не в секторах, как описано в литературе. Изолят *s/1S1* хорошо формировал зооспорангии. Эта самофертильность не была связана с загрязнением культуры смесью изолятов, потому что все МЗК, полученные из самофертильного изолята *s/1S1*, были фенотипически и генотипически тождественны исходному изоляту 1S1. В зооспоровых генерациях изолят *s/1S1* выщеплял преимущественно A1A2 и иногда A2 типы спаривания.

Изменение типа спаривания A2 на A1A2 — обратимый процесс. Когда A2 тип спаривания переключается на A1A2, то как продукция феромонов, так и их рецепция изменяются. Предполагают, что генетический контроль типа спаривания у рода *Phytophthora* осуществляется A1 и A2 сцепленными локусами. Транскрипция таких локусов регулируется регрессией A2 (*P2R1*) в A1 типе спаривания с одной молекулярной конфигурацией и A1 (*P1R2*) в A2 типе спаривания — с другой (Ко, 1981). На основании этой гипотезы, оба репрессора в A1A2 типе спаривания находятся в инактивированном состоянии. Изолят 1S1 — A2 типа спаривания, следовательно, локус A1 (*P1R2*) был репрессирован. Однако в результате длительного хранения произошла инактивация репрессора локуса A1, и изолят 1S1 стал самофертильным. Было отмечено, что самофертильные МЗК изолята *s/1S1* не формировали ооспоры на овсяной агаризованной среде с добавлением стрептомицина в концентрации 900 мкг/мл. Можно предположить, что стрептомицин активировал репрессор A1 (*P1R2*) локуса и изолят *s/1S1* не формировал ооспоры в чистой культуре. Однако при пересеве снова на среду без добавления стрептомицина способность формировать ооспоры в чистой культуре восстанавливалась, т. е. влияние стрептомицина на репрессор прекращалось, и репрессор снова переходил в инактивированную форму.

Полученные результаты показывают, что способность изменять A2 тип спаривания при длительном хранении возможна для изолятов *P. infestans*. Кроме того, стрептомицин, вероятно, может влиять на функцию репрессора A1 (*P1R2*) локуса типа спаривания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аникина М. И., Савенкова Л. В., Дьяков Ю. Т. Самофертильные изоляты *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary // Изв. РАН. Биол. 1997. № 4. С. 414—418.

Brasier C. M. Observations on the sexual mechanism in *Phytophthora palmivora* and related species // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1972. Vol. 58. P. 237—251.

Brasier C. M., Hansen H. N. Genetics of *Phytophthora* // Ann. Rev. Phytopathol. 1992. Vol. 30. P. 153—200.

Chang T. T., Ko W. H. Effect of metalaxyl on mating type of *Phytophthora infestans* and *P. parasitica* // Ann. Phytopathol. Soc. Japan. 1990. Vol. 56. P. 194—198.

Groves C. T., Ristaino J. B. Commercial fungicide formulations induce in vitro oospore formation and phenotypic change in mating type in *Phytophthora infestans* // Phytopathology. 2000. Vol. 90. P. 1201—1208.

Ko W. H. Reversible change of mating type in *Phytophthora parasitica* // J. Gen. Microbiol. 1981. Vol. 125. P. 451—454.

Ko W. H. Hormonal heterothallism and homothallism in *Phytophthora* // Ann. Rev. Plant Pathol. 1988. Vol. 26. P. 57—73.

Ko W. H. An alternative possible origin of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* outside Mexico // Phytopathology. 1994. Vol. 84. P. 1224—1227.

Ko W. H., Lee C. J., Su H. J. Chemical regulation of mating type in *Phytophthora parasitica* // Mycologia. 1986. Vol. 78. P. 134—136.

Noon J. P., Hickman C. J. Oospore production by single isolate of *Phytophthora capsici* in the presence of clonobc // Can. J. Bot. 1974. Vol. 52. P. 1591—1595.

Savage E. J., Clayton C. W., Hunter J. Y., Brenneman J. A., Laviola C., Gallegly M. E. Homothallism, heterothallism and interspecific hybridization in the genus *Phytophthora* // *Phytopathology*. 1968. Vol. 58. P. 1004—1021.

Savenkova L. V., Cherepennikova-Anikina M. I. Effect of metalaxyl and N-nitro-N-nitrosomethylurea on mating type of *Phytophthora infestans* // *J. Russ. Phytopathol. Soc.* 2002. Vol. 3. P. 33—38.

Stamps C. D., Mayton H., Mizubuti E. S. G., Willmann M. R., Fry W. E. Environmental and genetic factors influencing self-fertility in *Phytophthora infestans* // *Phytopathology*. 2000. Vol. 90. P. 987—994.

Tsao P. H., Ugale R., Hobbs S., Farid A. Control of homothallic oospore formation in *Phytophthora parasitica* by culture manipulations // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1980. Vol. 75. P. 153—156.

Zhou Y. C., Zheng X. B., Lu J. Y., Ko W. H. Sexuality type change from self-induction to cross-induction in *Phytophthora boehmeriae* // *Mycol. Res.* 1997. Vol. 101. P. 1047—1050.

ГНУ ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии
Москва

Поступила 20 V 2008

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова
mianikina@mail.ru

SUMMARY

The streptomycin resistant isolate 1S1 of *Phytophthora infestans* was changed A2 mating type to A1A2 during long-term storage. Three single — zoospore cultures of homothallic cultures were recovered to the initial A2 mating type, 25 single-zoospore cultures were saved homothallic (A1A2). Isolates of A1A2 mating type did not form oospores in pure cultures when they were incubated on oatmeal agar plates containing streptomycin sulfate.

УДК 632.937.15:632.4

© И. Г. Широких, О. В. Мерзаева

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ STREPTOMYCES HYGROSCOPICUS
ПРОТИВ ФИТОПАТОГЕННОГО ГРИБА *FUSARIUM AVENACEUM*
В РИЗОСФЕРЕ**SHIROKIKH I. G., MERZAEVA O. V. BIOLOGICAL ACTIVITY OF STREPTOMYCES
HYDROSCOPICUS AGAINST PHYTOPATHOGENIC FUNGUS *FUSARIUM AVENACEUM*
IN RHIZOSPHERE

Защита растений за счет использования естественных помощников — почвенных и ризосферных микроорганизмов — одно из перспективных направлений управления санитарным состоянием в посевах сельскохозяйственных культур. В качестве естественной защиты растения от фитопатогенных грибов могут выступать актиномицеты — мицелиальные бактерии, многие представители которых способны к синтезу антибиотиков, литических ферментов, фитогормонов и других физиологически активных веществ. По сообщению специалистов (Полянская и др., 2003), повышение концентрации мицелиальных прокариот на корнях благоприятно сказывается на физиологическом состоянии растений: содержание актиномицетного мицелия в ризосфере растений, пораженных заболеваниями, значительно ниже, чем в корневой системе здоровых растений.

На основе актиномицетов и их метаболитов созданы препараты, обладающие фунгицидным действием (Новикова и др., 1994; Yuan, Crawford, 1995; Maura, Romeiro, 2000; Новикова и др., 2003а, 2003б). Однако практически неизвестно, какие изменения на популяционном уровне происходят с фитопатогенными грибами при интродукции в ризосферу антагонистически активных актиномицетов. Противоречивы данные о способности актиномицетов продуцировать антибиотики в природных условиях. Отсутствуют сведения о приживаемости мицелиальных прокариот на корнях растений и динамике численности грибов вследствие антифунгального действия интродуцированных в прикорневую зону штаммов. Между тем эти данные необходимы для объективной оценки роли актиномицетов-антагонистов в снижении численности фитопатогенов в прикорневой зоне и в сдерживании заболеваемости растений.

Цель данной работы состояла в изучении динамики колонизации корней популяциями фитопатогенного гриба *Fusarium avenaceum* и актиномицета-антагониста *Streptomyces hygrosopicus* и в сопоставлении их развития в ризосфере с интенсивностью заболевания и морфометрическими показателями растений озимой ржи и клевера лугового.

Материал и методы

Объектами исследования служили фитопатогенный гриб *Fusarium avenaceum* 7/2 (получен от Т. К. Шешеговой из НИИСХ Северо-Востока) и выделенный ранее из ризосферы овса на дерново-подзолистой почве актиномицет-антагонист *Streptomyces*

hygrosopicus A-4. При совместном выращивании на плотной питательной среде стрептомицет оказывал на гриб сильное угнетающее действие. Известно, что различные штаммы вида *S. hygrosopicus* продуцируют более 100 антибиотиков, включая аминогликозидные, полиеновые (Hwang et al., 1994; Ильич и др., 2007), а также макролиды с антигрибной активностью — рапамицин и аскомицин (Гаузе и др., 1983).

Динамику численности гриба и актиномицета в прикорневой зоне изучали на растениях озимой ржи (*Secale cereale* L.) сорта Вятка 2 и клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) сорта Трио. Семена ржи стерилизовали смесью 3%-й перекиси водорода и 96%-го этилового спирта (1:1), семена клевера — концентрированной серной кислотой. После 15-минутной обработки те и другие семена трехкратно промывали стерильной дистиллированной водой и проращивали на голодном агаре в темноте при температуре 25—27 °С в течение 2 суток.

Пророщенные семена высаживали по одному в пробирки 20 мм диам. и 200 мм выс., заполненные увлажненным (10 % объем/вес) стерильным почвогрунтом (смесь дерново-подзолистой почвы с кварцевым песком в соотношении 10 : 1).

Культуру гриба для получения инокулюма выращивали на стерильном увлажненном зерновом субстрате (зерно пшеницы, ржи и овса в соотношении 1:1:1) в темноте при температуре 27 °С. Субстрат высушивали до воздушно-сухого состояния, размалывали в крупку и путем встряхивания 2 г крупки со 100 мл воды получали споровую суспензию, которую вносили в почвогрунт из расчета 5.7×10^4 спор/г.

Культуру актиномицета выращивали на плотной минеральной среде Гаузе (Зенова, 1992). Споры с поверхности газона смывали водой с добавлением 10 % раствора Твин-80. Семена инокулировали погружением в споровую суспензию (3.5×10^5 спор/проросток). Опыты проводили в следующей последовательности: асептические проростки помещали в стерильный почвогрунт (контроль); проростки, обработанные споровой суспензией *S. hygrosopicus*, помещали в стерильный почвогрунт; асептические проростки помещали в почвогрунт, содержащий споры *F. avenaceum*; проростки, обработанные споровой суспензией *S. hygrosopicus*, помещали в почвогрунт, содержащий споры *F. avenaceum*. В каждом варианте использовали по 15 растений.

Растения выращивали в световой камере при 16-часовом фотопериоде и температуре 22/18 °С день/ночь. Отбор образцов проводили на 6, 15, 21 и 27-е сутки опыта.

Из пробирок стерильно вынимали по 3—6 растений в зависимости от вида и возраста и отделяли корневую систему. Корни отмывали в определенном объеме стерильной воды, гомогенизировали в ступке и готовили серию разведений, которые высеивали на агаризованные среды: Гаузе с нистатином (50 мкг/мл) — для учета численности *S. hygrosopicus*, Чапека со стрептомицином (100 мкг/мл) — для учета численности *F. avenaceum*. Одновременно с анализом общей численности грибных пропаг на корнях зараженных проростков учитывали длину грибного мицелия прямым микроскопическим методом, просматривая в каждом варианте по три препарата с общим количеством 150 полей зрения.

По окончании опыта учитывали морфометрические параметры и показатели заболеваемости и гибели растений по вариантам.

Статистическую обработку результатов проводили стандартными методами с применением программ EXCEL и STATGRAPHICS Plus.

Результаты и обсуждение

Споры *F. avenaceum* при интродукции в гнотобиотическую систему прорастали, формируя мицелий, который колонизировал ткани семян и корни растений. В результате заболеваемость и гибель проростков как озимой ржи, так и клевера лугового составила на инфекционном фоне 100 %. В результате обработки семян спорами стрептомицета *Streptomyces hygrosopicus* заболеваемость и гибель на инфекционном фоне

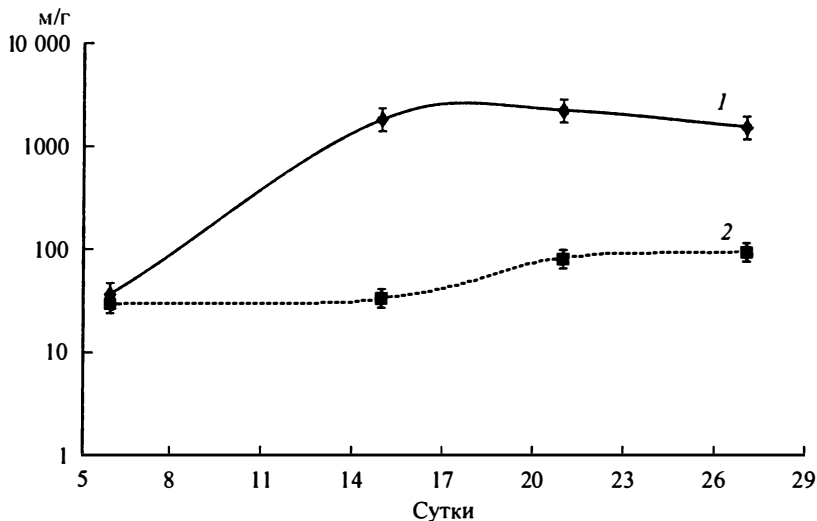


Рис. 1. Развитие мицелия *F. avenaceum* при внесении спор в ризосферу озимой ржи отдельно (1) и в сочетании с антагонистом *S. hygrosopicus* (2).

снизились до 23.5 и 6 % для клевера лугового и до 36 и 21 % для проростков озимой ржи соответственно.

Динамику заселения корней фитопатогеном и актиномицетом-антагонистом рассматривали на примере проростков озимой ржи. По результатам прямой микроскопии активная колонизация корней *F. avenaceum* продолжалась в течение первых 15 суток и по достижении плотности грибного мицелия 1.6—2.2 км/г сохранялась на этом уровне до конца наблюдений (рис. 1).

Обработка семян спорами *S. hygrosopicus* слабо препятствовала заселению корней грибным мицелием на первом этапе развития проростков. Несмотря на очевидное сходство механизмов освоения пространства, грибы и актиномицеты существенно различаются по диапазонам значений радиальной скорости роста мицелия. Средняя радиальная скорость роста сахаролитических грибов, к группе которых относят и грибы рода *Fusarium*, изменяется от 100 до 540 мкм/ч в зависимости от влажности и трофической обеспеченности (Звягинцев и др., 1984). Для представителей рода *Streptomyces* характерны значения радиальной скорости роста в пределах от 40 до 47 мкм/ч (Мерзаева, Широких, 2006). Отсюда следует, что активное освоение прикорневой зоны актиномицетом-антагонистом по темпам значительно уступает микромицету и, следовательно, не может препятствовать его вегетативному росту. Поэтому в ризосфере шестисуточных проростков количество грибного мицелия в вариантах с обработкой (30.3±3.10 м/г) и без обработки семян *S. hygrosopicus* (36.7±3.61 м/г) различалось незначительно (рис. 1). Однако через две недели после начала эксперимента и при последующем наблюдении варианты с обработкой и без обработки семян спорами актиномицета-антагониста по длине грибного мицелия различались уже в десятки раз. Очевидно, популяция *S. hygrosopicus*, достигнув за время наблюдений численности, близкой к предельному уровню «емкости среды» (10^7 КОЕ/г), препятствовала активному развитию в прикорневой зоне фитопатогена благодаря синтезу вторичных метаболитов с антифунгальным действием. К концу эксперимента длина грибного мицелия на корнях проростков, выращенных в присутствии стрептомицета, не превышала 83—98 м/г. Общая численность грибных пропагул в этом варианте изменилась за время наблюдения тоже не существенно — от 2.0×10^5 до 5.2×10^5 КОЕ/г, тогда как количество пропагул гриба в прикорневой зоне проростков, выращенных без предварительной обработки семян *S. hygrosopicus*, увеличилось за тот же период более чем на 2 порядка, составив 9.2×10^7 КОЕ/г (рис. 2).

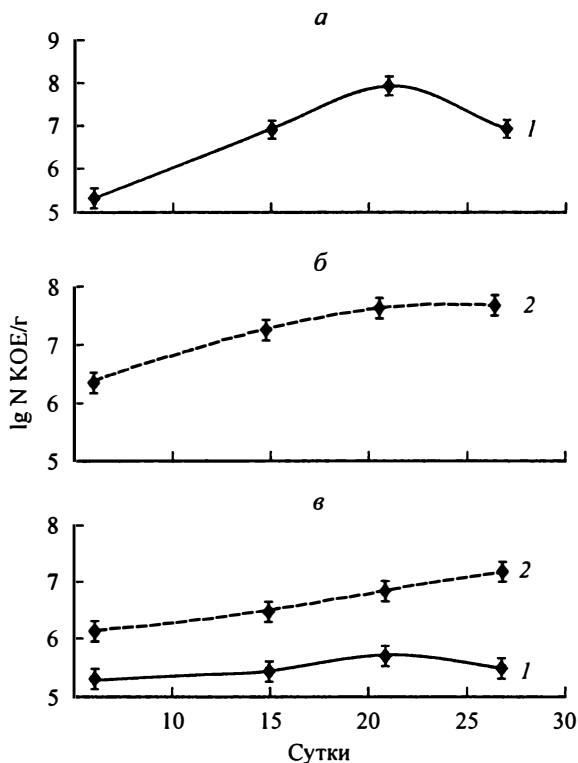


Рис. 2. Динамика общей численности колонизующих единиц *F. avenaceum* (1) и антагониста *S. hygrosopicus* (2) на корнях озимой ржи при раздельном (а, б) и совместном (в) высеве в гнотобиотическую систему.

Влияние *Streptomyces hygrosopicus* A-4 на морфометрические показатели растений *in vitro*

Вариант	Масса надземной части, мг	Масса корней, мг	Высота надземной части, мм	Длина корней, мм	Соотношение надземной части и корней	
					по массе	по длине
Озимая рожь Вятка 2						
Контроль	22 ± 1.6	7 ± 0.6	277 ± 13.2	53 ± 8.2	3.1	5.2
Инокуляция споровой суспензией <i>S. hygrosopicus</i>	19 ± 1.6	8 ± 0.9	250 ± 16.9	74 ± 10.5*	2.4	3.4
Инокуляция <i>S. hygrosopicus</i> на инфекционном фоне <i>F. avenaceum</i>	12 ± 3.9*	7 ± 1.2	226 ± 27.1*	114 ± 17.8*	1.7	2.0
Клевер луговой Трио						
Контроль	4 ± 0.4	2.5 ± 0.5	46 ± 5.1	24 ± 10.3	1.6	1.9
Инокуляция споровой суспензией <i>S. hygrosopicus</i>	3 ± 0.4*	2.5 ± 0.5	36 ± 5.2	53 ± 10.3*	1.2	0.7
Инокуляция <i>S. hygrosopicus</i> на инфекционном фоне <i>F. avenaceum</i>	3 ± 0.5*	2.0 ± 0.6	30 ± 6.0*	36 ± 11.7	1.5	0.8

Примечания. Варианты, отмеченные звездочкой, достоверно отличаются от контроля при $P \geq 0.95$.

Приживаемость *S. hygrosopicus* на корнях проростков как на инфекционном фоне, так и в контроле имела сходный характер, происходило поступательное нарастание численности, которая в обоих случаях к концу эксперимента возросла более чем на порядок к исходному уровню (на инфекционном фоне — до 1.7×10^7 , в контроле — до 5.5×10^7 КОЕ/г), что говорит об активном развитии актиномицета в ризосфере и, следовательно, его способности к синтезу антифунгальных метаболитов.

Предпосевная обработка семян спорами *S. hygrosopicus* не только обеспечила биологический контроль численности фитопатогенного гриба на корнях проростков, в результате чего снизилась заболеваемость растений, но и оказала влияние на рост и развитие растений, что проявилось в изменении морфометрических показателей проростков озимой ржи и клевера лугового. Выжившие на инфекционном фоне растения в возрасте 27 суток характеризовались меньшей массой и высотой надземной части, чем контрольные растения, но вместе с тем отличались хорошо развитой корневой системой, по массе не уступающей, а по линейным размерам превосходящей растения контрольного варианта (см. таблицу). Существенное удлинение корней в сравнении с контролем произошло и при выращивании обработанных спорами *S. hygrosopicus* проростков озимой ржи и клевера лугового в отсутствие инфекции, в результате чего снизилось соотношение надземной части и корней.

Очевидно, колонизация корней популяцией мицелиальных прокариот наряду с ограничением численности фитопатогена оказала непосредственное влияние на рост растений, изменяя баланс эндогенных фитогормонов. Известно, что одним из главных факторов, определяющих процессы морфогенеза растений, является количественное соотношение в тканях эндогенных ауксинов и цитокининов (Бутенко, 1975). В предварительных экспериментах была показана способность *S. hygrosopicus* A-4 в чистой культуре к синтезу веществ индольного ряда в количестве 11 мкг/мл среды. Стимуляция преимущественно корневого роста в результате обработки семян может объясняться способностью штамма *S. hygrosopicus* A-4 синтезировать ауксины, с преобладанием которых в эндогенном гормональном балансе растений связывают активность корнеобразования (Бутенко, 1975).

Таким образом, анализ динамики численности интродуцированных в гнотобиотическую систему микроорганизмов показал, что, несмотря на более низкие в сравнении с грибами темпы роста, штамм *S. hygrosopicus* способен увеличивать свою численность в прикорневой зоне до значений порядка 10^7 КОЕ/г, ограничивая при этом мицелиальный рост фитопатогенного гриба *F. avenaceum* и снижая заболеваемость проростков озимой ржи и клевера лугового. Действие актиномицета на фитопатоген предположительно связано с продукцией им антифунгально активных метаболитов (антибиотиков, хитинолитических ферментов либо других соединений), предотвращающих заражение и гибель растений. Одновременно с антифунгальным действием актиномицет оказал стимулирующее влияние на корневой рост проростков. При этом важно, что антифунгальные и стимулирующие рост метаболиты актиномицет образовывал непосредственно в ризосфере растений, поскольку инокулят представлял собой споровую суспензию и не содержал каких-либо биологически активных веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М.: Наука, 1975. 51 с.

Гаузе Г. Ф., Преображенская Т. П., Свешникова М. А., Терехова Л. П., Максимова Т. С. Определитель актиномицетов. Роды *Streptomyces*, *Streptovorticillium*, *Chainia*. М.: Наука, 1983. 248 с.

Звягинцев Д. Г., Кочкина Г. А., Кожевин П. А. Новые подходы к изучению сукцессий микроорганизмов в почве // Почвенные микроорганизмы как компоненты биогеоценоза. М., 1984. С. 81—101.

Зенова Г. М. Почвенные актиномицеты. М.: МГУ, 1992. 78 с.

Ильич С. Б., Константинович С. С., Тодорович З. Б., Лазич М. Л., Велькович В. Б., Йокович Н., Радаванович Б. Ц. Биоактивные метаболиты из изолятов стрептомицетов — описание и антимикробная активность // Микробиология. 2007. Т. 76, № 4. С. 480—487.

Мерзаева О. В., Широких И. Г. Колонизация актиномицетами различных родов прикорневой зоны растений // Микробиология. 2006. Т. 75, № 2. С. 271—276.

Новикова И. И., Иващенко В. Г., Калько Г. В., Бойкова И. В., Назаровская Л. А., Литвиненко А. И. Испытание новых биопрепаратов в борьбе с фузариозом колоса // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28, вып. 1. С. 70—79.

Новикова И. И., Литвиненко А. И., Бойкова И. В., Ярошенко В. А., Калько Г. В. Биологическая эффективность новых микробиологических препаратов алиринов Б и С для защиты растений от болезней в разных природно-климатических зонах. I. Биологическая эффективность алиринов в отношении болезней овощных культур открытого и защищенного грунта и картофеля // Микология и фитопатология. 2003а. Т. 37, вып. 1. С. 92—97.

Новикова И. И., Литвиненко А. И., Бойкова И. В., Ярошенко В. А., Калько Г. В. Биологическая эффективность новых микробиологических препаратов алиринов Б и С для защиты растений от болезней в разных природно-климатических зонах. II. Биологическая эффективность алиринов в отношении болезней зерновых, плодовых, ягодных, цветочных культур и винограда // Микология и фитопатология. 2003б. Т. 37, вып. 1. С. 99—103.

Полянская Л. М., Озерская С. М., Кочкина Г. А., Иванушкина Н. Е., Головченко А. В., Звягинцев Д. Г. Численность и структура микробных комплексов корневых систем тепличных роз // Микробиология. 2003. Т. 72, № 4. С. 554—562.

Hwang B. K., Ahn S. J., Moon S. S. Production, purification and antifungal activity of the antibiotic nucleoside, tubercidine, produced by *Streptomyces* // Can. J. Bot. 1994. Vol. 72. P. 480—485.

Maura A. B., Romeiro R. da S. Actinomicetos preseleccionados para controle de *Rizoctonia solanacearum* como promotores de crescimento do tomateiro // Rev. Ceres. 2000. Vol. 47, N 274. P. 613—626.

Yuan W. M., Crawford D. L. Characterization of *Streptomyces lydicus* WYEC108 as a potential biocontrol agent against fungal root and seed rots // Appl. Microbiol. 1995. Vol. 61, N 8. P. 3119—3128.

Зональный научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Северо-Востока
им. Н. В. Рудницкого
Киров
irgenal@mail.ru

Поступила 11 IX 2007

SUMMARY

The effect of seed inoculation with the actinomycetes *Streptomyces hygroscopicus* A-4 on the population density of phytopathogenic micromycete *Fusarium avenaceum* 7/2 in the rhizosphere of winter rye (*Secale cereale*) and red clover (*Trifolium pratense*) was studied. It was shown that the treatment of seeds with spores of *S. hygroscopicus* resulted in biocontrol of the amount of micromycetes mycelium and promoting the decrease of the seedlings contamination rate by 60—70 percent and stimulated the growth of roots.

ХРОНИКА

УДК 582.28:006.3

II СЪЕЗД МИКОЛОГОВ РОССИИ

II CONGRESS OF RUSSIAN MYCOLOGISTS

С 16 по 18 апреля 2008 г. в Москве состоялся II съезд микологов России. Он был организован Национальной академией микологии при поддержке ряда государственных академий, общественных организаций и фирм. На открытии съезда было зачитано послание от Государственной Думы, в котором подчеркивалась важная роль микологической науки в развитии ряда новых современных технологий в сельском хозяйстве, медицине, ветеринарии, в защите хозяйственноценных объектов от биоповреждений. Приветствуя съезд, делегаты из разных учреждений и регионов России отмечали исключительную значимость Национальной академии микологии в развитии микологической науки в нашей стране, подчеркивали заслуги руководства академии и ее основателя и президента — проф. Ю. В. Сергеева. Расширились исследования в разных направлениях теоретической и прикладной микологии, опубликовано ряд монографий и сборников, проведены крупные совещания, конференции и научные школы, что способствовало повышению микологического образования в стране. Действительно, за 6 лет, прошедших со дня открытия I съезда микологов, многократно расширились исследования в области фундаментальной микологии, в экспериментальных микологических работах стали шире использоваться современные молекулярные методы исследований, выросло число биотехнологических работ, успешно развиваются экологические исследования, расширилась сфера исследований в области медицинской микологии. II съезд микологов собрал более 2000 специалистов из разных областей микологической науки, практиков из медицинских учреждений, сельского хозяйства и ветеринарии, биотехнологической и фармацевтической промышленности. На съезде присутствовали ученые из Белоруссии, Украины, других государств СНГ, Европейского Союза, дальнего зарубежье. Проведено 3 пленарных заседания, 11 симпозиумов, 2 мемориальных симпозиума, посвященные 100-летию со дня рождения крупнейших микологов М. В. Горленко и А. Х. Саркисова, 23 секционных заседаний, круглые столы, осуществлена презентация новых книг, вышедших из печати при поддержке Национальной академии микологии. Опубликовано свыше 600 тезисов.

Первое пленарное заседание открылось докладом председателя оргкомитета съезда проф. Ю. Т. Дьякова. Докладчик высоко оценил значимость создания в России Национальной академии микологии. Она смогла объединить микологов разных направлений, работающих в 49 регионах России. Академия стала базой для интеграции научных проектов в области микологии, осуществила издание многих микологических материалов, обучающих программ, активно содействовала международному сотрудничеству. Роль традиционной систематики грибов как основы фундаментальной микологии обсудил на пленарном заседании заместитель директора Ботанического института РАН д. б. н. А. Е. Коваленко. Перед слушателями был поставлен вопрос: «Нужно ли изучать в XXI век видовое разнообразие грибов»? И на многих примерах докладчик продемонстрировал, что без фундаментального изучения микобиоты невозможно развитие биотехнологических, генетических, биохимических и других биологических исследований. Особое внимание А. Е. Коваленко обратил на необходимость монографического обобщения результатов изучения микобиоты. Он информировал о выпуске БИНОм 14 томов

«Определителя грибов России». В ближайшее время появится 15-й том. Определенные достижения имеются в региональных исследованиях. За последние годы значительно расширилась география исследований. Широко представлено видовое разнообразие грибов на Северо-Западе и Дальнем Востоке России, в центральной зоне (Московская, Тверская, Тульская области), в Западной Сибири, на Алтае. Особое внимание следует обратить, по мнению докладчика, на грибы охраняемых природных территорий. В этом направлении проводятся глубокие исследования на Валааме, в Печоре, на Урале, в ряде природных парков. Резко отличается видовой состав грибов в урбанизированных биотопах, на каменных материалах, зданиях, памятниках архитектуры и т. д. Суммируя результаты изучения микобиоты России, А. Е. Коваленко считает, что в настоящее время на территории страны имеется приблизительно 11 тыс. видов грибов и грибоподобных организмов, из них примерно 600 видов миксомицетов, 350 видов оомицетов, около 7000 базидиальных и сумчатых, а также 3000 анаморфных видов.

На проблемах ветеринарной микологии подробно остановился в своем докладе академик РАСХН А. Н. Панин. Он рассмотрел состояние трех основных проблем ветеринарной микологии: ситуацию с микозами, микотоксикозами и микотической аллергией. Докладчик отметил явное изменение в видовом составе грибов, вызывающих поражение животных, возрастание числа болезней от оппортунистических видов грибов. По данным автора доклада, сейчас насчитывается около 47 видов оппортунистических грибов, поражающих животных. В связи с этим остро стоит проблема расширения сети микологических лабораторий в стране, усовершенствования методов диагностики возбудителей оппортунистических микозов, обеспечения микологической безопасности кормов. Важной проблемой докладчик считает бессимптомное миконительство. Многие домашние животные являются носителями грибных инфекций, что представляет опасность для контактирующих с ними детей. Необходимо регулярное освидетельствование животных на миконительство. Эта проблема должна стоять в поле зрения ветеринарных микологов. Еще одна проблема ветеринарной микологии — это высокое загрязнение пищевой и кормовой продукции грибами и микотоксинами. По данным ФАО, 25 % мировой пищевой продукции загрязнено грибами. Докладчик считает, что необходим тщательный микологический контроль за пищевой продукцией, поскольку это — социально значимая задача, от которой зависит здоровье человека.

Второе пленарное заседание было посвящено эволюционным и экологическим проблемам. Была охарактеризована роль грибов в глобальном круговороте углерода (В. А. Мухин) и азота (А. В. Кураков), обсуждены мицелиальные грибы с позиций эволюции и человеческого социума (Е. П. Феофилова). Последняя проблема особенно актуальна в связи с биоповреждениями, которые наносят грибы, микробной загрязненностью окружающей среды, токсигенностью и другими отрицательными свойствами грибов.

Заключительное пленарное заседание было посвящено обсуждению явления вегетативной несовместимости грибов как модели иммунного ответа (Ю. Т. Дьяков), исследованиям оппортунистических мицелиальных грибов (О. Е. Марфенина) и биотехнологии микромицетов (М. В. Бибикина). По мнению Ю. Т. Дьякова, вегетативную несовместимость можно рассматривать как иммунную реакцию. Ей присуща функция «отторжения чужого», апоптоз, защита от инфекций. О. Е. Марфенина познакомила участников съезда с последними достижениями в области изучения оппортунистических (потенциально патогенных) грибов. Сейчас известно несколько сотен оппортунистических видов грибов, и некоторые из них представляют опасность для человека. В докладе М. В. Бибикиной со всей полнотой была описана роль грибов в получении биологически активных природных соединений (БАПС). Метаболиты грибов составляют более 50 % от всех вновь открываемых БАПС. Биотехнологические исследования в этом направлении считаются весьма перспективными.

Симпозиумы были посвящены в первую очередь важнейшим проблемам медицинской микологии и в целом национальной безопасности. Ведущие специалисты в области медицинской микологии обсудили эпидемиологическую ситуацию в стране, состояние и меры борьбы с дерматофитией, оппортунистическими и инвазивными микозами, направления совершенствования диагностики и лечения грибковых заболеваний человека. Надо отметить, что медицинская проблематика была весьма широко представлена на съезде, подробно обсуждена и поддержана крупными фармацевтическими компаниями, в том числе отечественными. Несколько симпози-

умов было посвящено экологическим проблемам. В частности, грибы рассматривались как агенты биоповреждений и как симбионты с растениями. Отдельный симпозиум был посвящен коллекциям грибов — этой остро стоящей в нынешнее время проблеме. Два мемориальных симпозиума были посвящены выдающимся микологам прошлого столетия — М. В. Горленко и А. Х. Саркисову. О жизни и творческой деятельности М. В. Горленко подробно рассказала его ученица проф. С. Н. Лекомцева. Вклад М. В. Горленко в развитие отечественной микологии, фитопатологии, в подготовку кадров, в издательскую деятельность весьма велик. Были сделаны научные доклады, развивающие идеи М. В. Горленко. На симпозиуме, посвященном 100-летию со дня рождения А. Х. Саркисова, выступил его сын К. А. Саркисов. Он рассказал о многих интересных фактах из жизни отца, некоторые из них были ранее неизвестны присутствующим. В выступлениях М. М. Левитина и А. Н. Панина была охарактеризована деятельность А. Х. Саркисова как основателя микотоксикологии, первооткрывателя многих неизведанных ранее грибных болезней животных и человека, патриарха российской ветеринарной медицины.

Секционные заседания были посвящены широкому кругу важных микологических проблем. Достаточно перечислить только тематику секций, чтобы понять спектр рассматриваемых проблем. Это проблемы экологии, морфологии, физиологии и биохимии, систематики и эволюции, биоты и охраны грибов. Два заседания были посвящены фитопатогенным грибам, а также фунгицидам, антимикотикам и биопестицидам. Большое внимание было уделено грибным биотехнологиям, культивируемым съедобным грибам.

На съезде проходила презентация новых книг и изданий Национальной академии микологии. Это учебное пособие профессоров кафедры микологии и альгологии МГУ Л. В. Гарибовой и С. Н. Лекомцевой «Основы микологии» (2005), включающее современные представления о строении, систематике и филогении грибов и грибоподобных организмов. Оно предназначено для студентов и преподавателей биологических кафедр университетов, педагогических, медицинских, сельскохозяйственных и лесохозяйственных вузов, для специалистов в области защиты растений, лесного хозяйства и биотехнологии. Ю. Т. Дьяков представил книгу «Введение в генетику грибов» (в соавторстве с А. В. Шныревой и А. Ю. Сергеевым. М., 2005) — учебное пособие для студентов высших учебных заведений, обучающихся по биологическим специальностям. В книге обсуждаются современные представления о грибном геноме и механизмах его изменчивости, о роли бесполого и полового процессов в генетике развития грибного организма, вопросы генетики популяций и эволюции грибов, широко представлен материал по прикладным аспектам генетики грибов. Весьма ценным изданием являются выпущенные Московским государственным университетом 4 тома учебника «Ботаника» (М., 2006). Два тома посвящены водорослям и грибам (авторы Г. А. Белякова, Ю. Т. Дьяков, К. Л. Тарасов). Учебник включает новейшие данные в области систематики, морфологии, физиологии и экологии грибов. Первый том посвящен систематике фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих организмов, второй — рассматривает филогенетические связи между тремя империями (Rhizaria, Chromalveolata, Plantae). Для микологов, занимающихся почвенной микологией, будет полезна вышедшая в 2005 г. книга О. Е. Марфениной «Антропогенная экология почвенных грибов». Проблеме биоиндикационного потенциала грибов посвящена книга В. А. Тереховой «Микромицеты в экологической оценке водных и наземных экосистем» (М.: Наука, 2007). Ряд новых изданий посвящен проблемам медицинской микологии. Особая презентация была проведена для нового периодического сборника научных обзоров, лекций и оригинальных работ «Микология сегодня», первый том которого был издан Национальной академией микологии в 2007 г.

В резолюции съезда была отмечена необходимость усилить просветительскую, консультативную и издательскую деятельность Национальной академии микологии для пропаганды микологических знаний среди населения и повышения квалификации исследователей и преподавателей, работающих в разных отраслях теоретической и прикладной микологии, а также участвовать в составлении магистерских программ по микологии.

Признавая исключительную важность научных коллекций для теоретических и прикладных исследований в области микологии и тяжелое положение коллекций в ряде учреждений, съезд рекомендовал президиуму Национальной академии микологии выйти в правительственные органы с разработкой закона о научных коллекциях. Кроме того, в резолюции съезд пред-

ложил обратиться в ВАК РФ с предложением об увеличении числа советов, принимающих к защите диссертации по специальности «микология», а в Минобразования РФ — с просьбой об организации в ведущих университетах страны кафедр микологии (или микологии и альгологии). Съезд рекомендовал также создать под эгидой Национальной академии микологии консультативный микологический центр.

Учитывая основополагающую роль чл.-кор. АН СССР А. А. Ячевского в создании и развитии отечественной микологии, подготовке кадров микологов и организации ряда микологических лабораторий, съезд поручил президиуму Национальной академии микологии организацию выпуска медали им. А. А. Ячевского и подготовку положения о ее присуждении за заслуги перед отечественной микологией.

II съезд микологов России продемонстрировал фундаментальную и практическую значимость микологической науки для развития общества и благосостояния человечества. III съезд микологов России решено провести в 2012 г.

© *М. М. Левитин*

Всероссийский институт защиты растений
Санкт-Петербург

Поступила 10 VII 2008

УДК 582.287.1:59(089)

**ГЕРБАРИЙ ГРИБОВ БОТАНИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА ИМ. В. Л. КОМАРОВА РАН.
VIII. ГЕТЕРОБАЗИДИАЛЬНЫЕ ГРИБЫ**MYCOLOGICAL HERBARIUM OF KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE RAS.
VIII. HETEROBASIDIOMYCETES

Гербарий гетеробазидиальных грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (ЛЕ) насчитывает около 1400 образцов, относящихся к 131 виду и 38 родам. Наиболее полно по количеству образцов и видовому составу представлены роды *Tremella*, *Exidia*, *Tulasnella*, *Dacrymyces*, *Septobasidium*, *Auricularia* и *Sebacina*. Гербарный фонд содержит также типовые образцы 13 видов из 7 родов.

Материалы по гетеробазидиальным грибам богато представлены сборами отечественных исследователей из разных районов России и ближнего зарубежья. Многочисленны сборы Т. Л. Николаевой из Грузии, Белоруссии, а также России (Ленинградская обл.); А. С. Бондарцева из Украины и ряда российских регионов: Ленинградской обл., г. Рязани, г. Курска, Саратовской обл., Чечни, г. Иркутска, Амурской обл., Приморского края; М. А. Бондарцевой из Мурманской обл., Республики Коми, Ленинградской обл., Республики Марий Эл, Ставропольского края, Тюменской обл.; Б. П. Василькова из Белоруссии, Грузии, а также таких регионов России, как Ленинградская, Калининская, Иркутская области и Республики Алтай; В. А. Траншеля из Украины (Крым), а также Ленинградской, Саратовской, Амурской областей и г. Владивостока (Россия); Л. В. Лебедевой из Белоруссии (г. Минск), а также Ленинградской и Московской областей и Карелии (Россия); А. А. Ячевского из Мурманской, Московской, Иркутской областей и Красноярского края; С. И. Ванина из Азербайджана и Мурманской обл. России.

Имеются отдельные образцы, собранные следующими коллекторами с территории России (список построен в соответствии с величиной роли исследователя в пополнении гербария ЛЕ): А. Л. Яворским, И. Борисевичем, В. А. Франковским, Н. Щербиновским из Самарской обл., А. А. Еленкиным и В. П. Савичем из Ставропольского края, Л. В. Любарским из Сахалинской обл., В. Н. Бондарцевой-Монтеверде из Московской обл. и Ставропольского края, А. М. Жуковым из Кемеровской обл., Ф. В. Бухгольцем из Московской обл., М. К. Хохряковым из Ленинграда и Костромы, Н. А. Наумовым из Ленинградской обл., К. А. Бенуа из Тюменской обл. и Якутии, Е. И. Карповой из Ленинградской обл., А. Иваничкой из Алтайского края, М. Х. Качуринным из Мурманской обл., И. В. Змитровичем из Ленинградской и Псковской областей, Э. Л. Нездоймино из Тюменской и Иркутской областей, В. М. Лосицкой (Котковской) из Карелии, Ленинградской обл. и Приморского края, В. А. Спириным из Нижегородской обл., Е. С. Поповым из Ленинградской и Псковской областей, О. В. Морозовой из Ленинградской обл.; а также с территорий ближнего зарубежья: Э. Х. Пармасто из Эстонии, Г. Ю. Денбновецким из Закарпатской обл. (Украина), И. А. Дудкой, В. М. Лосицкой (Котковской) из Украины.

Следует отметить, что подавляющее количество образцов было критически просмотрено известным специалистом по данной группе — А. Г. Райтвйром и данные об их распространении вошли в составленное этим автором пособие по гетеробазидиальным грибам Советского Союза (Райтвйр, 1967).

Немало видов представлено гербариями А. И. Лобика, Н. Шираевского, А. А. Ячевского, А. С. Бондарцева, А. А. Еленкина, В. П. Савича, З. С. Чернецкой, Б. Н. Климова, а также зарубежными частными и университетскими гербариями, гербариями ботанических садов и музеев: «Herbarium of B. Lowy», «Herb. J. M. Grant», «Herb. M. A. Curtis», «Herb. W. G. Farlow», «Herbario J. Bresadola», «Herb. D. P. Rogers», «Herbarium mycologicum Romanicum Prof. Dr. Tr. Savulescu», «Klotsch herbarium mycologicum», «Erbario Beccari», «Herbarium K. Starcs (Latvia)», «Cryptogamic herbarium University of Toronto», «Mycological herbarium the University of British Columbia», «Institut Botanicum Barcinonense», «Mycol. Herbarium of Louisiana State University», «Mycol. col. State of Illinois», «Herb. hort. bot. reg. Kew», «Herbarium kryptogamologicum Musei Nationalis Pragae», «Herbarium of Indiana State University», «Herbarium of the New York Botanical Garden», «Herbarium horti botanici Arcto-Alpini Stationis Kolaënsis nom. Kirovi Acad. Sc URSS», «Herbarium horti botanici kioviensis».

Особое место среди фондов гербария гетеробазидиомицетов Ботанического института занимают образцы, изданные в сериях эксикат зарубежных исследователей и зачастую не встречающиеся в российских коллекциях: «Plantae Graecenses», «Fungos do Brasil», «Sydow, Fungi exotici exsiccati», «Sydow, Mycotheca germanica», «C. Holst, Flora von Usambara», «G. Zenker, Flora von Kamerun», «Kryptogamae exsiccatae editae a Mus. Hist. Nat. Vindobon», «Linhart, Fungi hungarici», «Flora suecica», «Fungi Schemnitzenses», «Planta Javanica a cl. Zollingeri lecta», «D. Triebel: Microfungi Exsiccati», «Fungi of Jowa», «H. W. Ravenel, Fungi Americani Exsiccati», «F. Petrak, Flora Bohemiae et Moraviae exsiccata», «R. Maire, Mycotheca Boreali-Africana», «de Thümen, Fungi austriaci», «de Thümen, Mycotheca universalis», «Cryptotheca Lusitana», «Fungi of Hawaii», «Flora Japonica», «Plants of Fiji», «Fungi of Peru», «Fungi of Louisiana, Baton Rouge», «Cryptogamae exsiccatae editae a Museo Hist. Natur. Vindobonensi», «Societa Italiana per Scambi di exsiccati», «Flora exsiccata Austro-Hungarica», «A. Pilát: Fungi Carpatici Lignicoli Exsiccati», «C. Roumeguère. Fungi selecti exsiccati», «C. Roumeguère. Fungi Gallici exsiccati», «G. Zinserling. Plantae ingricae», «Flora von Westfalen (Herbarium Dr. A. Ludwig)», «Otto Jaap, Fungi selecti exsiccati», «Plantae Norvegiae a museo botanico universitatis Osloensis distributae», «Fungi of Ohio», «Kryptogamae exsiccatae», «M.-A. Libert, Pl. Crypt. Arduennae. — Fasc. II (1832)», «M.-A. Libert, Pl. Crypt. Arduennae. — Fasc. III (1834)», «C. L. Shear. New York fungi», «Reliquiae Farlowianae (distributed by the Farlow Herbarium of Harvard University)», «Flora Danica», «Fungi Polonici ex Herb. A. Wróblewski», «Mycotheca Fennica Prof. Dr. J. I. Liro, Fortsetzung von H. Roivainen», «Mycotheca Estonica, fasc. II (1959)», «Mycotheca Graecensis, Fasc. 2 (1995) Herausgegeben am Institut für Botanik, Karl-Franzens-Universität Graz (GZU)», «M. C. Cooke. Fungi Britannici Exsiccati», «E. Parmasto. Corticiaceae URSS. I», «Fungi Latvici (herbarium J. Smarods)», «Flora von Hohenzollern, Sigmaringen F. L. Sautermeister», «W. Krieger, Fungi saxonici», «Oregon fungi».

Из них наиболее многочисленны по количеству образцов: «Rabenhorst-Winter: Fungi europaei exsiccati», «Rabenhorst, Herb. Mycologicum. Ed. 2», «Rabenhorst-Pazschke, Fungi europaei et extraeuropaei», «Fungi exsiccati succici, praesertim Upsalienses (ed. Cur. Seth Lundell et J. A. Nannfeldt)», «Fungi of Florida».

В гербарии имеются также эксикаты отечественных исследователей: «Voyage dans la Russie Méridionale et la Crimée J. Leveillé (A. Démidoff)», «Jaczewski, Komarov, Tranzschel. Fungi Rossiae Exsiccati», «G. D. Zinserling. Iter inter flumina Onega et Vodla anno 1930», «V. P. et L. J. Savicz et A. J. Bjelajeva. Iter Albo-Rossicum II («Bjelorussia») an 1924», «V. P. Savicz. Plantae Minskenses 1923», «Fungi sibirici», «Tranzschel et Serebriankow. Mycotheca Rossica», «E. A. Selivanova-Gorodkova. Plantae australiuralenses», «Fungi Caucasic», «Hymenomycetes Sibiriae (ex Herb. Prof. K. E. Murashinsky, USSR, Omsk, Siberian Agricultural Academy)».

Ниже приводится полный список видов гетеробазидиальных грибов, хранящихся в гербарии LE, с указанием числа образцов (цифра в скобках после названия вида). Звездочкой обозначены хранящиеся в гербарии типы видов. Виды располагаются в соответствии с системой, опубликованной Вейсом и соавторами (Weiss et al., 2004) и основанной на данных современных ультраструктурных и молекулярных исследований.

UREDINIOMYCETES

UREDINIOMYCETIDAE

SEPTOBASIDIALES

Septobasidiaceae: *Septobasidium carestianum* Bres. (13), *S. fumigatum* Burt (2), *S. langloisii* Pat. (2), *S. linderi* Couch (1), *S. mariani* Bres. (1), *S. michelianum* (Caldesi) Pat. (8), *S. pinicola* Snell (1), **S. protractum* Syd. et P. Syd. (1), *S. rhabarbarinum* (Mont.) Bres. (1), *S. rubiginosum* Pat. (1).

PLATYGLOEALES

Platyglloeaceae: *Platyglloea disciformis* (Fr.) Neuhoff (3), *P. nigricans* (Fr.) J. Schröt. (4), *P. ti-liae* (Bref.) Sacc. (1).

Eocronartiaceae: *Eocronartium muscicola* (Pers.) Fitzp. (29), *Herpobasidium filicinum* (Rostr.) Lind (32), *Helicobasidium brebissonii* (Desm.) Donk (1), *H. holospirum* Bourdot (1).

ATRACTIELLALES

Phleogenaceae: **Helicogloea graminicola* (Bres.) G. E. Baker (1), *H. lagerheimii* Pat. (3), *Phle-ogena faginea* (Fr.) Link (20).

Urediniomycetes incertae sedis: *Mycogloea macrospora* (Berk. et Broome) Oberw. (2), *Naohi-dea sebacea* (Berk. et Broome) Oberw. (4).

USTILAGINOMYCETES

EXOBASIDIOMYCETIDAE

EXOBASIDIALES

Exobasidiaceae: **Exobasidium discoideum* Ellis (1), **E. dubium* Racib. (1), **E. indicum* Syd. et P. Syd. (1), **E. ledi* P. Karst. (1), **E. patavinum* D. Sacc. (1).

HYMENOMYCETES

TREMELLOMYCETIDAE

TREMELLALES

Tremellaceae: *Tremella aurantia* Schwein. (5), *T. foliacea* Pers. (28), *T. fuciiformis* Bres. (5), **T. genistae* Lib. (3), *T. guttata* Bonord. (1), *T. encephala* Willd. (21), *T. exigua* Desm. (2), *T. indecorata* Sommerf. (4), *T. karstenii* Hauerslev (1), *T. lichenicola* Diedrich (1), *T. mesenterica* Retz. (53), *T. moriformis* Berk. (7), *T. mycophaga* G. W. Martin (2), *T. ramalinae* Diederich (1), *T. rufobrunnea* Olive (1).

Sirobasidiaceae: *Xenolachne flagellifera* D. P. Rogers (1).

HYMENOMYCETIDAE

SEBACINALES

Sebacinaceae: *Craterocolla cerasi* (Schumach.) Bref. (2), *Sebacina calcea* (Pers.) Bres. (27), *S. epigaea* (Berk. et Broome) Bourdot et Galzin (8), *S. galzinii* Bres. (2), *S. grisea* (Pers.) Bres. (2),

S. helvelloides (Schwein.) Fr. (1), *S. incrustans* Tul. et C. Tul. (17), *S. umbrina* D. P. Rogers (1), *S. uvida* (Fr.) Bres. (3), *Tremellodendron pallidum* (Schwein.) Burt (2), *T. candidans* (Fr.) Donk (4), *T. schweinitzii* (Peck) G. F. Atk. (2).

AURICULARIALES

Auriculariaceae: *Auricularia auricula-judae* (Bull.: Fr.) Wettst. (74), *A. cornea* Ehrenb. (9), *A. delicata* (Fr.) Henn. (2), *A. fuscosuccinea* (Mont.) Farl. (4), *A. mesenterica* (Dicks.) Pers. (129), *A. polytricha* (Mont.) Sacc. (6), *A. sambucina* Mart. (1), *A. tremelloides* Schwein. (2), *Hirneola scutelliformis* Berk. et M. A. Curtis. (1).

Exidiaceae: *Basidioidendron caesiocinereum* (Höhn. et Litsch.) Luck-Allen (5), *B. cinereum* (Bres.) Luck-Allen (6), *B. eyrei* (Wakef.) Luck-Allen (4), *Ductifera pululahuana* (Pat.) Donk (1), *Eichleriella kmetii* Bres. (2), *E. leucophaea* Bres. (2), *E. spinulosa* (Berk. et M. A. Curtis) Burt (3), *Exidia cartilaginea* S. Lundell et Neuhoﬀ (7), **E. friesiana* P. Karst. (1), *E. gelatinosa* (Bull.) Duby (14), *E. glandulosa* (Bull.) Fr. (154), *E. hispidula* Berk. (2), *E. impressa* Fr. (2), *E. nucleata* (Schwein.) Burt (6), *E. pithya* Fr. (14), *E. plicata* Klotzsch (6), *E. recisa* (Ditmar) Fr. (16), *E. repanda* Fr. (29), *E. saccharina* Fr. (24), *E. thuretiana* (Lév.) Fr. (7), *E. truncata* Fr. (3), *Exidiopsis atra* (McGuire) K. Wells (1), *E. effusa* (Bref. ex Sacc.) A. Möller (2), *E. molybdea* (McGuire) Ervin (1), *E. opalea* (Bourdot et Galzin) D. A. Reid (3), *Guepinia helvelloides* (DC.) Fr. (21), *Protodontia oligacantha* G. W. Martin (1), *P. piceicola* (Kühner ex Bourdot) G. W. Martin (1), *Protomerulius caryae* (Schwein.) Ryvarden (48), *Pseudohydnum gelatinosum* (Scop.) P. Karst. (20), *Stypella dubia* (Bourdot et Galzin) P. Roberts (1), *S. grilletii* (Boud.) P. Roberts (6), *S. subgelatinosa* (P. Karst.) P. Roberts (2), *S. vermiformis* (Berk. et Broome) D. A. Reid (7).

DACRYMYCETALES

Dacrymycetaceae: *Calocera albipes* (Mont.) Berk. et M. A. Curtis (1), *C. cornea* (Batsch) Fr. (43), *C. furcata* (Fr.) Sacc. (2), *C. viscosa* (Pers.) Fr. (72), *Cerinomyces crustulinus* (Bourdot et Galzin) G. W. Martin (1), *Dacrymyces capitatus* Schwein. (4), *D. chrysocomus* (Bull.) Tul. (4), *D. chryso-spermus* Berk. et M. A. Curtis (30), **D. confluens* P. Karst. (3), *D. enatus* (Berk. et M. A. Curtis) Masee (1), *D. estonicus* Raitv. (2), *D. fragiformis* (Pers.) Nees (1), **D. hyalinus* Lib. (1), **D. poae* Lib. (1), *D. stillatus* Nees: Fr. (52), *D. tortus* (Willd.: Fr.) Fr. (14), *D. urticae* (Pers.) C. Mart. (6), *Dacryonaema rufum* (Fr.) Nannf. (3), *Dacryopinax spathularia* (Schwein.) G. W. Martin (5), *Ditiola paradoxo* (R. Hedw.) Fr. (2), *D. peziziformis* (Lév.) D. A. Reid (10), *D. radicata* (Alb. et Schwein.) Fr. (20), *Guepinopsis minuta* Olive (1).

TULASNELLALES

Tulasnellaceae: *Tulasnella allantospora* Wakef. et A. Pearson (2), *T. bifrons* Bourdot et Galzin (3), *T. calospora* (Boud.) Juel (1), *T. eichleriana* Bres. (1), *T. fuscoviola* Bres. (5), *T. pinicola* Bres. (1), *T. pruinosa* Bourdot et Galzin (2), *T. tulasnei* (Pat.) Juel (6), *T. violacea* (Johan-Olsen) Juel (2), *T. violea* (Quél.) Bourdot et Galzin (6).

CERATOBASIDIALES

Ceratobasidiaceae: **Ceratobasidium anceps* (Bres. et Syd.) H. S. Jacks. (2), *C. cornigerum* (Bourdot) D. P. Rogers (2), *Scotomyces subviolaceus* (Peck) Jülich (2), *Thanatephorus cucumeris* (A. B. Frank) Donk (19) (как **Pachysterigma griseum* Racib.), *Th. fusisporus* (J. Schröt.) Hauer-slev et P. Roberts (5), *Th. ochraceus* (Masee) P. Roberts (1).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Райтвийр А. Г. Определитель гетеробазидиальных грибов (Heterobasidiomycetidae) СССР. Л.: Наука, 1967. 114 с.

Weiss M., Bauer R., Begerow D. Spotlights on heterobasidiomycetes / Eds R. Agerer, M. Picpenbring, P. Blanz. *Frontiers in Basidiomycote mycology*. Munich, 2004. P. 7—48.

© В. Ф. Малышева, Л. Г. Свищ

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Поступила 20 II 2008

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ ТОМА 42

AUTHOR INDEX. VOL. 42

	Вып.	Стр.
Азбукина З. М. Таксономические заметки о видах рода <i>Cronartium (Uredinales)</i> , встречающихся в России	1	3
Азбукина З. М., Х. Б. Гьерум. Новый таксон из Восточной Азии <i>Aecidium lythri</i> var. <i>asiaticum (Uredinales)</i>	6	516
Александрова А. В., см. К. А. Виноградова, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, Е. Ю. Воронина	3	223
Александрова А. В., см. Н. И. Чигинева, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, А. В. Тиунов	6	540
Андрианова Г. П., см. А. М. Еремеичева, В. Л. Мокесва, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко	6	551
Андрианова Т. В., см. Ю. И. Голубцова, Т. В. Андрианова	1	28
Белова Н. В., Н. В. Псурцева, А. А. Княшко. Факторы регуляции лакказной активности базидиомицетов	6	505
Берестецкий А. О., см. Ф. Б. Ганнибал, А. О. Берестецкий	2	110
Бесаева С. Г., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглецова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Бильдер И. В., см. Ф. Б. Ганнибал, И. В. Бильдер, Т. Ули-Маттила	1	20
Благовешенская Е. Ю., Н. Ю. Костенко, Н. В. Разгуляева. Динамика зараженности эндофитным грибом <i>Neotyphodium uncinatum</i> отдельных растений овсяницы луговой (<i>Festuca pratensis</i>)	3	278
Богачева А. В. Дискомицеты на подстилке в дальневосточных хвойно-широколиственных лесах	1	13
Богомолова Е. В., см. И. Ю. Кирцидели, Е. В. Богомолова	2	128
Бодягин В. В., см. В. П. Прохоров, В. В. Бодягин	1	53
Бодягин В. В., В. П. Прохоров. Водные и водно-воздушные гифомицеты Москвы	5	411
Бородина Е. В., см. О. К. Струнникова, Н. А. Вишневская, Е. В. Бородина, И. А. Тихонович	6	572
Браун У., В. А. Мельник, К. Шуберт. Два новых вида гифомицетного рода <i>Cladosporium</i> (на англ. яз.)	3	215
Браун У., В. А. Мельник. <i>Pseudocercospora filipendulae</i> — новый вид гифомицетов из России (на англ. яз.)	4	305
Булах Е. М. Новые для России и Дальнего Востока России виды агарикоидных грибов	5	417
Булгаков Т. С., см. В. А. Русанов, Т. С. Булгаков	4	308
Буркин А. А., см. Г. П. Кононенко, А. А. Буркин	2	178
Буркин А. А., Н. А. Соболева, Г. П. Кононенко. Токсинообразующая способность штаммов <i>Fusarium poae</i> из зерна хлебных злаков Восточно-Сибирского и Дальневосточного регионов	4	354

Быстрова Е. В., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглцова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Варнайте Р. Н., В. З. Раудонене. Ферментативное разложение лигнина в со- ломе ржи микромицетами в разных комбинациях	2	167
Ветчинкина Е. П., В. Е. Никитина. Сравнительный анализ белков морфоло- гических структур <i>Lentinula edodes</i>	2	173
Викулин С. В., И. В. Каратыгин. Представитель семейства <i>Microthyriaceae</i> (<i>Dothideales, Ascomycota</i>) из Канадской Арктики	5	426
Виноградова К. А., А. В. Александрова, И. И. Сидорова, Е. Ю. Воро- нина. Распределение почвенных актиномицетов в кольцевой колонии <i>Cli- tosybe geotropa</i> и их антагонистическая активность в отношении микромице- тов	3	223
Вишневская Н. А., см. О. К. Струнникова, В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишнев- ская, В. К. Чеботарь, И. А. Тихонович	1	70
Вишневская Н. А., см. О. К. Струнникова, Н. А. Вишневская, Е. В. Бородина, И. А. Тихонович	6	572
Воронина Е. Ю., см. К. А. Виноградова, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, Е. Ю. Воронина	3	223
Гаврилова О. П., см. Т. Ю. Гагкаева, О. П. Гаврилова, М. М. Левитин	3	201
Гагкаева Т. Ю., О. П. Гаврилова, М. М. Левитин. Современное состояние таксономии грибов рода <i>Fusarium</i> секции <i>Sporotrichiella</i>	3	201
Галимзянова Н. Ф., см. Н. А. Киреева, Г. Ф. Рафикова, Н. Ф. Галимзянова, О. Н. Логинов, Т. Р. Кабиров	1	57
Ганнибал Ф. Б., И. В. Бильдер, Т. Ули-Маттила. Виды рода <i>Alternaria</i> на яблоне	1	20
Ганнибал Ф. Б., А. О. Берестецкий. Виды рода <i>Alternaria</i> в микобиоте бодяка полевого (<i>Cirsium arvense</i>), их токсигенность и патогенность	2	110
Ганнибал Ф. Б. Виды рода <i>Alternaria</i> в семенах зерновых культур в России . .	4	359
Гьерум Х. Б., см. З. М. Азбукина, Х. Б. Гьерум	6	516
Глушко Н. И., см. С. А. Лисовская, Н. И. Глушко, Е. В. Халдеева, М. П. Кутыре- ва, Р. С. Фассахов	5	475
Голубев В. И. Имена отечественных исследователей в названиях дрожжей . .	1	82
Голубев В. И., Н. Р. Щербинина, М. А. Томашевская, Е. В. Голубева. Антифунгальная активность и распространение <i>Trichosporon porosum</i>	3	257
Голубева Е. В., см. В. И. Голубев, Н. Р. Щербинина, М. А. Томашевская, Е. В. Голубева	3	257
Голубцова Ю. И., Т. В. Андрианова. Новые виды анаморфных грибов из Новгород-Северского Полесья (Украина)	1	28
Горбунова И. А., Ю. А. Чубарова. Макромицеты Тигирекского заповедника (Алтайский край)	2	119
Громовых Т. И., см. Ю. А. Литовка, Т. И. Громовых	1	35
Демидко Д. А. Ржавчинный рак пихты в лесах долины Телецкого озера	5	491
Дзыгун Л. П., И. А. Дудка. Влияние твердых добавок на рост <i>Laetiporus sulphu- reus</i> в глубинной культуре	3	232
Дудка И. А., см. Л. П. Дзыгун, И. А. Дудка	3	232
Дудка И. А., Т. И. Кривомаз. Миксомицеты Ичнянского национального при- родного парка Украины	5	432
Дунайцев И. А., Л. В. Коломбет, С. К. Жиглцова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко. Фосфатмобилизу- ющие микроорганизмы — антагонисты фитопатогенов	3	264
Егорова Л. Н., Н. А. Павлюк, И. М. Кокшеева. Микобиота декоративных растений рода <i>Rhododendron</i> в условиях интродукции на юге Приморского края	4	308
Ежов О. Н., Р. В. Ершов, И. В. Змитрович, Д. А. Косолапов. Афиллофоро- идные грибы Пинежского заповедника (Архангельская область)	5	440

Еремеичева А. М., В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко. Биоповреждения полимерных пленочных материалов различной структуры плесневыми грибами	6	551
Ершов Р. В., см. О. Н. Ежов, Р. В. Ершов, И. В. Змитрович, Д. А. Косолапов . .	5	440
Жиглецова С. К., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглецова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Жилин О. В., см. Н. Г. Куимова, О. В. Жилин, Л. М. Павлова	4	342
Журбенко М. П. Новый вид рода <i>Lichenothelia (Ascomycota)</i> с Северного Урала .	3	240
Зарудная Г. И., В. А. Мельник. Некроз коры тополя белого в Санкт-Петербурге	4	369
Зверева Л. В. Мицелиальные грибы-лигнотрофы залива Восток (Японское море)	3	244
Зверева Л. В. Сохранение биоразнообразия морских мицелиальных грибов в культуре	6	519
Змитрович И. В., см. О. Н. Ежов, Р. В. Ершов, И. В. Змитрович, Д. А. Косолапов	5	440
Иванов А. И., А. В. Скобанев. Характер накопления железа, марганца и цинка плодовыми телами некоторых ксилотрофных базидиомицетов (<i>Aphylllophorales</i> s. l., <i>Agaricales</i> s. l., <i>Auriculariales</i>)	3	252
Иванова А. Е., И. С. Суханова, О. Е. Марфенина. Функциональное разнообразие микроскопических грибов в городских почвах разного возраста формирования	5	450
Инсарова И. Д., см. Е. С. Сколотнева, Ю. В. Малеева, И. Д. Инсарова, С. Н. Лекомцева	4	374
Кабилов Т. Р., см. Н. А. Киреева, Г. Ф. Рафикова, Н. Ф. Галимзянова, О. Н. Логинов, Т. Р. Кабилов	1	57
Калько Г. В. Голландская болезнь язв в Санкт-Петербурге	6	564
Каратыгин И. В., см. С. В. Викулин, И. В. Каратыгин	5	426
Киреева Н. А., Г. Ф. Рафикова, Н. Ф. Галимзянова, О. Н. Логинов, Т. Р. Кабилов. Комплекс микромицетов нефтезагрязненного чернозема выщелоченного при рекультивации биопрепаратом Ленойл	1	57
Кирцидели И. Ю., Е. В. Богомолова. Формирование сообществ микромицетов в воздухе музеев Санкт-Петербурга (на англ. яз.)	2	128
Кияшко А. А., см. Н. В. Белова, Н. В. Псурцева, А. А. Кияшко	6	505
Клыкова М. В., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглецова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Кокшеева И. М., см. Л. Н. Егорова, Н. А. Павлюк, И. М. Кокшеева	4	308
Колесова М. А., см. Л. Г. Тырышкин, М. А. Колесова	1	78
Коломбет Л. В., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглецова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Кондрашенко Т. Н., см. И. А. Дунайцев, Л. В. Коломбет, С. К. Жиглецова, Е. В. Быстрова, С. Г. Бесаева, М. В. Клыкова, Т. Н. Кондрашенко	3	264
Кононенко Г. П., А. А. Буркин. Токсикообразующая способность грибов рода <i>Aspergillus</i> и оценка загрязненности циклопиазоновой кислотой кормовой продукции	2	178
Кононенко Г. П., см. А. А. Буркин, Н. А. Соболева, Г. П. Кононенко	4	354
Копылов А. И., см. А. М. Еремеичева, В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко	6	551
Косолапов Д. А., см. О. Н. Ежов, Р. В. Ершов, И. В. Змитрович, Д. А. Косолапов	5	440
Костенко Н. Ю., см. Е. Ю. Благовещенская, Н. Ю. Костенко, Н. В. Разгуляева .	3	278
Коткова В. М. Первые находки <i>Lindtneria pterospora (Stephanosporaceae, Basidiomycota)</i>	5	461
Краткое содержание докладов в Комиссии по биоповреждениям (Русское ботаническое общество)	1	89

Краткое содержание докладов в Комиссии по биоповреждениям (Русское ботаническое общество)	4	389
Кривомаз Т. И., см. И. А. Дудка, Т. И. Кривомаз	5	432
К 100-летию Михаила Владимировича Горленко (1908—1994)	4	386
Куимова Н. Г., О. В. Жилин, Л. М. Павлова. Аккумуляция и биоминерализация благородных металлов микромицетами	4	342
Кутырева М. П., см. С. А. Лисовская, Н. И. Глушко, Е. В. Халдеева, М. П. Кутырева, Р. С. Фассахов	5	475
Лаптева Е. М., см. Ф. М. Хабибуллина, И. А. Лиханова, Е. М. Лаптева	4	323
Левитин М. М., см. Т. Ю. Гагкаева, О. П. Гаврилова, М. М. Левитин	3	201
Левитин М. М. II съезд микологов России	6	592
Лекомцева С. Н., см. Е. С. Сколотнса, Ю. В. Малеева, И. Д. Инсарова, С. Н. Лекомцева	4	374
Лисовская С. А., Н. И. Глушко, Е. В. Халдеева, М. П. Кутырева, Р. С. Фассахов. Факторы вирулентности клинических штаммов <i>Candida albicans</i>	5	475
Литовка Ю. А., Т. И. Громовых. Видовой состав и патогенность грибов рода <i>Fusarium</i> на сеянцах хвойных пород в лесных питомниках Средней Сибири	1	35
Лиханова И. А., см. Ф. М. Хабибуллина, И. А. Лиханова, Е. М. Лаптева	4	308
Логинов О. Н., см. Н. А. Киреева, Г. Ф. Рафикова, Н. Ф. Галимзянова, О. Н. Логинов, Т. Р. Кабиров	1	57
Малеева Ю. В., см. Е. С. Сколотнева, Ю. В. Малеева, И. Д. Инсарова, С. Н. Лекомцева	4	374
Малюга А. А. Антагонистическая активность торфогуминовых веществ в отношении возбудителей основных почвенно-семенных инфекций картофеля в Западной Сибири	1	64
Мамеева О. Г., С. С. Нагорная, В. С. Подгорский. Скрининг продуцентов 2-фенилэтанола среди дрожжей родов <i>Saccharomyces</i> и <i>Kluyveromyces</i>	2	185
Малышева В. Ф., Л. Г. Свищ. Гербарий грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. VIII. Гетеробазидиальные грибы	6	596
Марфенина О. Е., см. А. Е. Иванова, И. С. Суханова, О. Е. Марфенина	5	450
Мельник В. А., Е. С. Попов, Д. А. Шабунин. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. II. Целомицеты	1	43
Мельник В. А., см. Е. С. Попов, Д. А. Шабунин, В. А. Мельник	2	137
Мельник В. А., см. У. Браун, В. А. Мельник, К. Шуберт	3	215
Мельник В. А., см. У. Браун, В. А. Мельник	4	305
Мельник В. А., см. Г. И. Зарудная, В. А. Мельник	4	369
Мельник В. А., см. Д. А. Шабунин, К. Танака, В. А. Мельник, Т. Фуджита	5	470
Мельник В. А. Домш К. Х., Гамс В., Андерсон Т.-Х. Компендиум по почвенным грибам. 2-е изд. Таксономическая ревизия В. Гамса. 2007. 672 с. 382 рис.	5	500
Мельник В. А., Е. С. Попов, Д. А. Шабунин. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. IV. Хитридиевые, пероноспорозные, мучнисторосяные, ржавчинные, экзобазидиальные, головневые, анаморфные грибы	6	524
Мерзаева О. В., см. И. Г. Широких, О. В. Мерзаева	6	586
Мокеева В. Л., см. А. М. Еремеичева, В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко	6	551
Нагорная С. С., см. О. Г. Мамеева, С. С. Нагорная, В. С. Подгорский	2	185
Никитина В. Е., см. Е. П. Ветчинкина, В. Е. Никитина	2	173
Осинцева Л. А., Г. П. Чекрыга. Грибы пыльцевой обножки медоносных пчел	5	464
Павлова Л. М., см. Н. Г. Куимова, О. В. Жилин, Л. М. Павлова	4	342
Павлюк Н. А., см. Л. Н. Егорова, Н. А. Павлюк, И. М. Кокшсева	4	308
Плотникова Л. Я. Цитологические, молекулярные и генетические основы видового иммунитета растений к грибным патогенам	5	393

Подгорский В. С., см. О. Г. Мамеева, С. С. Нагорная, В. С. Подгорский	2	185
Попов Е. С., Д. А. Шабунин, В. А. Мельник. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. III. Пиренокарпные аскомицеты	2	137
Попов Е. С., см. В. А. Мельник, Е. С. Попов, Д. А. Шабунин	1	43
Попов Е. С., см. В. А. Мельник, Е. С. Попов, Д. А. Шабунин	6	524
Прохоров В. П., В. В. Бодягин. Водные и водно-воздушные гиомицеты болот Звенигородской биологической станции	1	53
Прохоров В. П., см. В. В. Бодягин, В. П. Прохоров	5	411
Псурцева Н. В., см. Н. В. Белова, Н. В. Псурцева, А. А. Кияшко	6	505
Разгуляева Н. В., см. Е. Ю. Благовещенская, Н. Ю. Костенко, Н. В. Разгуляева	3	278
Раудонене В. З., см. Р. Н. Варнайте. В. З. Раудонене	2	167
Рафикова Г. Ф., см. Н. А. Киреева, Г. Ф. Рафикова, Н. Ф. Галимзянова, О. Н. Логинов, Т. Р. Кабиров	1	57
Русанов В. А., Т. С. Булгаков. Мучнисторосяные грибы Ростовской области	4	308
Савельева А. В., И. В. Стручкова, В. Ф. Смирнов. Исследование взаимосвязи между активностью целлюлазы и характером ветвления мицелия <i>Trichoderma koningii</i> с использованием фрактальной размерности	3	270
Савенкова Л. В., см. М. И. Черепеникова, Л. В. Савенкова	6	580
Свищ Л. Г., см. В. Ф. Малышева, Л. Г. Свищ	6	596
Сидорова И. И., см. К. А. Виноградова, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, Е. Ю. Воронина	3	223
Сидорова И. И., см. Н. И. Чигинева, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, А. В. Тиунов	6	540
Скобанев А. В., см. А. И. Иванов, А. В. Скобанев	3	252
Сколотнева Е. С., Ю. В. Малеева, И. Д. Инсарова, С. Н. Лекомцева. Генетическое разнообразие изолятов <i>Puccinia graminis</i> f. sp. <i>tritici</i> и <i>P. graminis</i> f. sp. <i>secalis</i>	4	374
Смирнов В. Ф., см. А. В. Савельева, И. В. Стручкова, В. Ф. Смирнов	3	270
Смирнов А. Н., Ю. С. Троицкая. Изменение чувствительности изолятов <i>Phytophthora infestans</i> к фунгицидам в зависимости от возраста мицелия и контакта с фунгицидами	3	287
Соболева Н. А., см. А. А. Буркин, Н. А. Соболева, Г. П. Кононенко	4	354
Соколова Г. Д. Энниатины и боверицины — биологические активные метаболиты фитопатогенных видов <i>Fusarium</i>	2	97
Ставищенко И. В., см. А. Г. Ширьев, И. В. Ставищенко	2	152
Струнникова О. К., Н. А. Вишневская, Е. В. Бородина, И. А. Тихонович. Влияние целлюлозы на развитие <i>Fusarium culmorum</i> в ризосфере и ризоплане ячменя и интенсивность проявления корневой гнили	6	572
Струнникова О. К., В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишневская, В. К. Чеботарь, И. А. Тихонович. Взаимоотношения <i>Fusarium culmorum</i> и <i>Pseudomonas fluorescens</i> в ризосфере и ризоплане ячменя	1	70
Стручкова И. В., см. А. В. Савельева, И. В. Стручкова, В. Ф. Смирнов	3	270
Суханова И. С., см. А. Е. Иванова, И. С. Суханова, О. Е. Марфенина	5	450
Танака К., см. Д. А. Шабунин, К. Танака, В. А. Мельник, Т. Фуджита	5	470
Тиунов А. В., см. Н. И. Чигинева, А. В. Александрова, И. И. Сидорова, А. В. Тиунов	6	540
Тихонович И. А., см. О. К. Струнникова, В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишневская, В. К. Чеботарь, И. А. Тихонович	1	70
Тихонович И. А., см. О. К. Струнникова, Н. А. Вишневская, Е. В. Бородина, И. А. Тихонович	6	572
Томошевич М. А. Первая находка <i>Mycorhizus alni</i> в России	5	498
Томашевская М. А., см. В. И. Голубев, Н. Р. Щербинина, М. А. Томашевская, Е. В. Голубева	3	257
Троицкая Ю. С., см. А. Н. Смирнов, Ю. С. Троицкая	3	287

Тырышкин Л. Г., М. А. Колесова. Создание набора образцов для дифференциации популяций возбудителя листовой ржавчины <i>Puccinia recondita</i> f. sp. <i>tauschii</i>	1	78
Ули-Маттила Т., см. Ф. Б. Ганнибал, И. В. Бильдер, Т. Ули-Маттила	1	20
Фассахов Р. С., см. С. А. Лисовская, Н. И. Глушко, Е. В. Халдеева, М. П. Кутырева, Р. С. Фассахов	5	475
Фуджита Т., см. Д. А. Шабунин, К. Танака, В. А. Мельник, Т. Фуджита	5	470
Хабидулина Ф. М., И. А. Лиханова, Е. М. Лаптева. Почвенная микробиота вторичных лиственных насаждений средней тайги	4	323
Халдеева Е. В., см. С. А. Лисовская, Н. И. Глушко, Е. В. Халдеева, М. П. Кутырева, Р. С. Фассахов	5	475
Холоденко Б. В., см. А. М. Еремичева, В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко	6	552
Чеботарь В. К., см. О. К. Струнникова, В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишневская, В. К. Чеботарь, И. А. Тихонович	1	70
Чекрыга Г. П., см. Л. А. Осинцева, Г. П. Чекрыга	5	464
Чекунова Л. Н., см. А. М. Еремичева, В. Л. Мокеева, Л. Н. Чекунова, А. И. Копылов, Г. П. Андрианова, Б. В. Холоденко	6	551
Черепенникова М. И., Л. В. Савенкова. Изменение типа спаривания у резистентного к стрептомицину изолята <i>Phytophthora infestans</i>	6	580
Чигинева Н. И., А. В. Александрова, И. И. Сидорова, А. В. Тиунов. Таксономическая структура сообществ микромицетов на растительном опаде при разных уровнях доступности углерода	6	540
Чубарова Ю. А., см. И. А. Горбунова, Ю. А. Чубарова	2	119
Шабунин Д. А., см. В. А. Мельник, Е. С. Попов, Д. А. Шабунин	1	43
Шабунин Д. А., см. Е. С. Попов, Д. А. Шабунин, В. А. Мельник	2	137
Шабунин Д. А., К. Танака, В. А. Мельник, Т. Фуджита. Новый вид рода <i>Vasudevella</i> на <i>Gypsophila paniculata</i> из России	5	470
Шабунин Д. А., см. В. А. Мельник, Е. С. Попов, Д. А. Шабунин	6	524
Шахназарова В. Ю., см. О. К. Струнникова, В. Ю. Шахназарова, Н. А. Вишневская, В. К. Чеботарь, И. А. Тихонович	1	70
Ширнина Л. В. Закономерности развития глеоспориоза липы сибирской	2	192
Широких И. Г., О. В. Мерзаева. Биологическая активность <i>Streptomyces hygrosopicus</i> против фитопатогенного гриба <i>Fusarium avenaceum</i> в ризосфере	6	586
Ширяев А. Г., И. В. Ставищенко. Новые данные об афиллофоридных грибах Висимского заповедника (Свердловская область)	2	152
Ширяев А. Г. Видовое разнообразие гастеромицетов Свердловской области	4	330
Шнырева А. В. Чувствительность к холодному шоку как фактор дивергенции между близкородственными видами рода <i>Pleurotus</i>	6	556
Шнырева А. В., см. О. В. Штаер, А. В. Шнырева	5	481
Штаер О. В., А. В. Шнырева. Структура мицелия в зоне антагонизма генетически различных индивидуумов <i>Pleurotus pulmonarius</i>	5	481
Шуберт Л., см. У. Браун, В. А. Мельник, К. Шуберт	3	215
Щербинина Н. Р., см. В. И. Голубев, Н. Р. Щербинина, М. А. Томашевская, Е. В. Голубева	3	257

СОДЕРЖАНИЕ

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

- Белова Н. В., Псурцева Н. В., Кияшко А. А. Факторы регуляции лакказной активности базидиомицетов 505

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

- Азбукина З. М., Гьерум Х. Б. Новый таксон из Восточной Азии *Aecidium lythri* var. *asiaticum* (Uredinales) 516

- Зверева Л. В. Сохранение биоразнообразия морских мицелиальных грибов в культуре 519

- Мельник В. А., Попов Е. С., Шабунин Д. А. Материалы к изучению микобиоты Новгородской и Псковской областей. IV. Хитридисевые, пероноспоровые, мучнисторосяные, ржавчинные, экзобазидиальные; головневые, анаморфные грибы 524

- Чигинева Н. И., Александрова А. В., Сидорова И. И., Тиунов А. В. Таксономическая структура сообществ микромицетов на растительном опаде при разных уровнях доступности углерода 540

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

- Еремичева А. М., Мокеева В. Л., Чекунова Л. Н., Копылов А. И., Андрианова Г. П., Холоденко Б. В. Биоповреждения полимерных плесневых материалов различной структуры плесневыми грибами 551

- Шнырева А. В. Чувствительность к холодовому шоку как фактор дивергенции между близкородственными видами рода *Pleurotus* 556

ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

- Калько Г. В. Голландская болезнь вяза в Санкт-Петербурге 564

- Струнникова О. К., Вишневецкая Н. А., Бородина Е. В., Тихонович И. А. Влияние целлюлозы на развитие *Fusarium culmorum* в ризосфере и ризоплане ячменя и интенсивность проявления корневой гнили 572

CONTENTS

REVIEW AND DISCUSSIONS

- Belova N. V., Psurtseva N. V., Kiyashko A. A. Basidiomycetes laccase activity regulation factors 505

BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- Azbekina Z. M., Gjaerum H. B. A new taxa from East Asia *Aecidium lythri* var. *asiaticum* (Uredinales) 516

- Zvereva L. V. Conservation of mycelial marine fungi biodiversity in culture 519

- Mel'nik V. A., Popov E. C., Shabunin D. A. Contributions to the studies of mycobiota in Novgorod and Pskov Regions. IV. *Chytridiomycota*, *Peronosporales*, *Erysiphales*, *Uredinales*, *Exobasidiales*, *Ustilaginales* and anamorphic fungi 524

- Chigineva N. I., Aleksandrova A. V., Sidorova I. I., Tiunov A. V. Taxonomic structure of micromycetes complexes from vegetation litter under different levels of carbon availability 540

PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Eremicheva A. M., Mokeeva V. L., Chekunova L. N., Kopylov A. I., Andrianova G. P., Kholodenko B. V. Fungal biodeterioration of polymer films of various structure 551

- Shnyreva A. V. Low temperature shock sensitivity as a divergence factor between closely related *Pleurotus* species 556

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Kalko G. V. Dutch elm disease in St. Petersburg 564

- Strumnikova O. K., Vishnevskaya N. A., Borodina E. V., Tikhonovich I. A. Influence of cellulose on *Fusarium culmorum* development in barley rhizosphere and rhizoplane and root rot intensity 572

<i>Черепенникова М. И., Савенкова Л. В.</i> Измен- нение типа спаривания у резистентного к стрептомицину изолята <i>Phytophthora in-</i> <i>festans</i>	580
<i>Широкых И. Г., Мерзаева О. В.</i> Биологиче- ская активность <i>Streptomyces hygrosco- picus</i> против фитопатогенного гриба <i>Fu-</i> <i>sarium avenaceum</i> в ризосфере	586

ХРОНИКА

<i>Левитин М. М.</i> II съезд микологов Рос- сии	592
<i>Мальшиева В. Ф., Свищ Л. Г.</i> Гербарий гри- бов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН. VIII. Гетеробазиди- альные грибы	596
Алфавитный указатель авторов тома 42 . .	601

<i>Cherepennikova M. I., Savenkova L. V.</i> Mat- ting type changes in streptomycin-resistant isolate of <i>Phytophthora infestans</i>	580
<i>Shirokikh I. G., Merzaeva O. V.</i> Biological ac- tivity of <i>Streptomyces hygrosopicus</i> aga- inst phytopathogenic fungus <i>Fusarium</i> <i>avenaceum</i> in rhizosphere	586

CHRONICLE

<i>Levitin M. M.</i> II Congress of Russian Mycolo- gists	592
<i>Malysheva V. F., Svishch L. G.</i> Mycological herbarium of Komarov Botanical Institute RAS. VIII. Heterobasidiomycetes	596
Author index. Vol. 42	601

**В журнале «Микология и фитопатология». Т. 42, вып. 5. С. 500
допущены опечатки**

Напечатано	Следует читать
------------	----------------

В заголовке

W. Gams. 2007.

| W. Gams. Eching: IHW-Verlag, 2007.

Первый абзац, строка 2-я

1980 г. в Германии (IHW-Verlag).

| 1980 г. (London: Acad. Press).