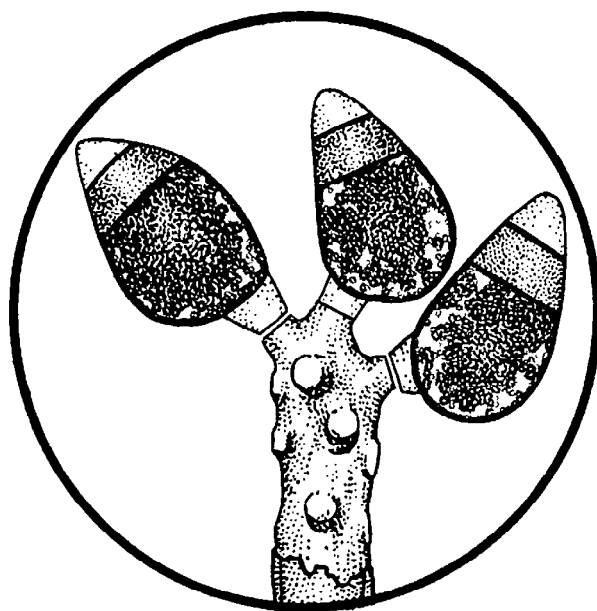


ISSN 0026-3648

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ

ТОМ 32
ВЫПУСК 4



1998



Санкт-Петербург
«НАУКА»

ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ РАН

ЖУРНАЛ «МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ»

Издается с января 1967 года

Выходит 6 номеров в год

Редакционная коллегия:

Главный редактор Ю. Т. Дьяков

Зам. главного редактора: Н. П. Денисова, И. В. Каратыгин, М. М. Левитин

Отв. секретарь К. А. Пыстина

*Члены редколлегии: И. П. Бабьева, С. А. Бурова, Э. А. Власова, Л. В. Гарибова,
В. Г. Джавахия, И. А. Дудка, Л. А. Коссиор, В. А. Мельник, Л. А. Михайлова,
Э. Л. Нездойминога, Ю. М. Плотникова, Е. П. Феофилова, Н. П. Черепанова*

Editorial board:

Editor-in-Chief Yu. T. Dyakov

Associate editors: N. P. Denisova, I. V. Karatygin, M. M. Levitin

Responsible secretary K. A. Pystina

*Members: I. P. Babyeva, S. A. Burova, E. A. Vlasova, L. V. Garibova, V. G. Dzhavakhia,
I. A. Dudka, L. A. Kossior, V. A. Mel'nik, L. A. Mikhailova, E. L. Nezdoiminoga,
Yu. M. Plotnikova, E. P. Feofilova, N. P. Cherepanova*

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 582.282.16 : 502.72(571.63)

© А. В. Богачева

ДИСКОМИЦЕТЫ УССУРИЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

BOGATCHOVA A. V. DISCOMYCETES FROM USSURIJSKY NATURE RESERVE

Первые сведения о дискомицетах заповедника встречаются в работах Л. Н. Васильевой и ее последователей (Васильева, 1960; Васильева, Райтвийр, 1964; Васильева, Назарова, 1967; Бункина, Назарова, 1978). По имеющимся литературным данным, насчитывается 43 вида из порядка *Pezizales* и 42 — *Leotiales*. Произшедшие за это время модификации растительных сообществ заповедника повлекли за собой и изменения видового состава грибов. Наряду с этим здесь весьма высока насыщенность флористического состава на единицу площади.

Цель нашего исследования — дополнение и уточнение видового состава дискомицетов Уссурийского заповедника. В работе использовали материалы, собранные автором во время полевых исследований в 1987—1995 гг. Обследовали все ландшафтно-экологические типы местообитаний этой группы грибов. Объем гербарного материала составил около 600 образцов. Обработку и идентификацию гербарного материала проводили общепринятыми методами (Васильева, 1959; Ves-kett et al., 1984; Райтвийр, 1991; Baral, 1992) в лаборатории низших растений Биолого-почвенного института Дальневосточного отделения Российской академии наук.

В представленном списке приведены 27 видов из 15 родов порядка *Pezizales* и 31 вид из 20 родов порядка *Leotiales*, обнаруженные впервые на территории заповедника. Виды, впервые приведенные для Дальневосточного региона России, отмечены одной звездочкой, для России — двумя. Для каждого вида указаны субстрат, местонахождение и дата. Сокращения фамилий авторов приведены по Фарру с соавторами (Farr et al., 1989).

За основу трактовки объемов порядков и семейств дискомицетов нами взята компилятивная система Эриксона и Хоуксворта (Eriksson, Hawksworth, 1990, 1991). Объем некоторых родов приведен по Фарру с соавторами (Farr et al., 1989) и Кэннону с соавторами (Cannon et al., 1985). Определение внутривидовых таксонов проводили с использованием работ Рэма (Rehm, 1896), Тэнга (Teng, 1939, 1963), Денниса (Dennis, 1960), Мозера (Moser, 1963), Смицкой (1980) и Райтвийра (1991). Латинские названия растений даны по С. К. Черепанову (1995).

Приняты следующие сокращения: заповедник — зап., стационар — стац., река — р., ключ — кл., долина — дол., кордон — к., бассейн — басс., южный — южн., общее распространение — общ. распр., область — обл., край — кр., северная — сев., новая — н., приморский — прим., ленинградская — ленингр.

Pezizales
Helvellaceae

Discina venosa (Pers.) Sacc. — на почве, ч. пихт., VIII, 1993, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. (зап. Кедровая Падь). Общ. распр.: Европа, Азия.

** *Gyromitra ambigua* (P. Karst.) Hargmaja — на древесине, в почве вдоль дорог, хв.-шир., пихт.-ел., VIII, 1974, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия.

G. gigas (Krombh.) Cooke — на валеже хвойных, пихт.-ел., VIII, IX, 1974, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл. Общ. распр.: Европа, Азия.

Некоторые микологи (Imai, 1932) приводят этот вид как *Neogyromitra gigas* Imai, другие (Наумов, 1964; Смицкая, 1980) — как *Gyromitra gigas*. Рассмотрение вида *G. gigas* в качестве отдельного монотипного рода *Neogyromitra* на основании наличия у него широковеретеновидных спор с коническими придатками на концах мы считаем излишним. Обнаруженный нами образец обладает всеми характерными признаками рода *Gyromitra*, а увеличенные размеры спор и наличие на них придатков не играют большой роли в выделении родов в семействе *Helvellaceae* и близких ему таксонах. Принимая во внимание существующие внутривидовые отличия в роде *Gyromitra* и надвидовые в семействе *Helvellaceae*, мы рассматриваем этот вид как *Gyromitra gigas*.

Helvella acetabulum (L.) Quéf. — на почве, хв.-шир., V, VI, 1993, 1994. Распр. в России: Прим. кр. (зап. Кедровая Падь). Общ. распр.: Европа, Азия.

В работе Дэнниса (Dennis, 1960) этот вид помещен в род *Paxina* на основании вытянутой, конической формы шляпки. У нашего образца форма шляпки седловидная, что сближает его с видами *Helvella*.

H. corium (Weberb.) Masee — на почве, хв., VIII, 1993, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Сихотэ-Алинский зап.). Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

Pezizaceae

Pachyella babingtonii (Berk.) Boud. — на валеже хвойного, хв.-шир., VII, 1989, 1992. Распр. в России: Прим. кр. (Лазовский зап.). Общ. распр.: Европа.

Таксономические построения всего семейства *Pezizaceae* у разных авторов варьируют. М. Ф. Смицкая (1980) объединяет род *Pachyella* с *Peziza*, а Дэннис (Dennis, 1960) — с *Psilopezia*. Мы принимаем трактовку, выделяющую виды с эллипсоидными спорами, содержащими капли масла, и небольшими коричневыми апотециями в самостоятельный род (Cannon et al., 1985).

Peziza fimeti (Fuckel) Seaver — на помете коровы, изюбря, VIII, 1992, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. (зап. Кедровая Падь, Лазовский и Сихотэ-Алинский). Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

** *P. furfuracea* (Rehm) Smiz. — на кострище, X, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

** *P. rufescens* Saut. — на глинисто-песчаной почве обочины дороги, VIII, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

P. pustulata (Hedw.) Pers. — на почве, хв.-шир., X, 1993, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. (Сихотэ-Алинский зап.). Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

** *P. verrucosa* (Velen.) Smiz. — на старом кострище, VIII, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

P. vesiculosa (Bull.) Fuckel — на почве в дубняке, VIII, 1990, 1991, 1994, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. (зап. Кедровая Падь, Ханкайский). Общ. распр.: Европа, Азия.

Н. А. Наумов (1964) приводит вид как *Pustularia vesiculosa*. Род *Peziza* он не признает, однако семейство *Pezizaceae* у него в системе есть и роды в нем выделяются по таким признакам, как амилоидность сумок (результат йодной реак-

ции), форма спор и наличие у апотеция корневидно вытянутой ножки. Мы считаем, что в этой группе видов основным таксономическим признаком на надвидовом уровне является форма и цвет апотеция. Следуя этому, можно объединить виды *Plicariella*, *Plicaria* и *Pustularia* в один род *Peziza* (Eriksson, Hawksworth, 1991).

Pyronemataceae

Aleuria aurantia (Fr.) Fuckel — на почве у троп и дорог, хв.-шир., XI, 1974, 1992, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Краснодарский и Хабаров. края, Прим. кр. (зап. Кедровая Падь, Лазовский, Сихотэ-Алинский), о. Сахалин. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. и Южн. Америка, Австралия, Н. Гвинея.

Geopora arenosa (Fuckel) S. Ahmad — на влажных песчаных дюнах, на *Polytrichum*, VIII, 1992, 1994. Распр. в России: Прим. кр. (зап. Кедровая Падь). Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

** *Humaria carestiae* Ces. — на кострище, VIII, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

** *Lamprospora laetirubra* (Cooke) Lagarde — на старом кострище, окр. пос. Преображенье, IX, 1989, X, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Лазовский и Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

** *L. polytrichina* (Rehm) Saever — на бедной почве, среди мхов, особенно *Polytrichum*, IX, 1989, VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Лазовский и Сихотэ-Алинский зап.). Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

** *L. schroeteri* D. Benkert. — на кострище, окр. пос. Каймановка, IX, 1993, VIII, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (Сихотэ-Алинский и Ханкайский зап.). Общ. распр.: Европа.

* *Otidea concinna* (Pers.) Bres. — на обомшелой древесине, VIII, 1984, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Урал, Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия.

Pustularia vesiculosa (Bull.) Fuckel — на гниющей подстилке в коровнике, VI, 1956. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия.

Pyronema omphalodes (Bull.: Fr.) Fuckel — дубняк, на обожженной почве и древесном угле, VIII, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Урал, Прим. кр. (зап. Кедровая Падь). Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

P. domesticum (Sow.) Sacc. — на сырой штукатурке стены, VIII, 1994. Распр. в России: Прим. кр. (Лазовский зап.). Общ. распр.: Азия.

Scutellinia ampullacea (Limm.) O. Kuntze — на древесине лиственных пород, на почве среди мха, дол. р. Комаровка, VII—IX, 1993, 1995. Распр. в России: Сибирь, п-ов Таймыр, Хабаров. и Прим. края, п-ов Камчатка, о. Сахалин. Общ. распр.: Европа.

S. pennsylvanica (Seaver) Denison — на древесине лиственных пород, дол. р. Комаровка, хв.-шир., VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Хабаров. и Прим. кр. (Лазовский зап.). Общ. распр.: Азия, Сев. Америка.

S. subhirtella Svrček — на древесине хвойных и лиственных пород, хв.-шир., VIII, 1993, 1995. Распр. в России: п-ов Таймыр, Сибирь, Хабаров. и Прим. кр., Курильские острова. Общ. распр.: Европа, Азия.

Sarcosomataceae

Sarcoscypha coccinea (Fr.) Lamb. — на валежных ветках *Picea*, кедр.-шир., VII, 1994, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. (зап. Кедровая Падь, Лазовский, Сихотэ-Алинский). Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка, Африка (о. Мадагаскар).

Sarcosoma amurense L. Vass. — на валеже *Picea*, пихт.-ел., VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. (зап. Кедровая Падь, Лазовский, Сихотэ-Алинский). Общ. распр.: Азия.

Leotiales
Dermateaceae

Calloria neglecta (Lib.) В. Hein — на *Urtica*, на стеблях *Aconitum*, VIII, 1993, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

Таксономическое положение вида вызывает споры. Некоторые микологи (Dennis, 1960; Наумов, 1964) считают его синонимом *Calloria fusarioides* (Berk.) Fr. Мы принимаем современную комбинацию, представленную Фарром (Farr et al., 1984) и Кэнноном (Cannon et al., 1985).

Dermea ariaea (Pers.: Fr.) Tul. — на ветвях *Sorbaria*, окр. пос. Каймановка, VIII, 1987, IX, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

D. cerasi (Pers.) Fr. — на сухих ветвях *Cerasus*, *Prunus*, VIII, IX, 1993, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия.

D. crypta Cooke — на ветвях *Rhododendron*, VII, VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Сев. Америка.

D. padi (Alb. et Schw.) Fr. — на сухих ветвях *Padus*, VII, 1994, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

D. prunastri (Pers.) Fr. — на *Prunus*, окр. дер. Каймановка, V, 1955, 1956, 1957. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

Leptotrochila cerastiorum (Wallr.) Schuepp. — на листьях *Cerastium*, VII, 1992, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

Дэннис (Dennis, 1960) приводит этот вид для микобиоты Великобритании как синоним *Pseudopeziza cerastiorum* (Wallr.) Fuckel, Н. А. Наумов (1964) — для Ленингр. обл. как *Fabraea cerastiorum* (Wallr.) Rehm.

L. ranunculi (Fr.) Schuepp. — на листьях *Ranunculus*, VII, 1992, 1994, VIII, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

Таксономическое положение этого вида также обсуждается. Дэннис (1960) приводит его как синоним *Pseudopeziza ranunculi* (Fr.) Fuckel, Н. А. Наумов — как *Fabraea ranunculi* (Fr.) P. Karst.

Mollisia amenticola (Sacc.) Rehm — на шишечках *Alnus*, дол. р. Комаровки, шир., VIII, 1994. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

M. cinerea (Batsch) P. Karst. — на валеже *Abies*, *Acer*, *Quercus*, *Populus*, окр. дер. Каймановки, VIII, 1993, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: регионы умеренного климата.

M. populi В. Elliott — на валежных веточках *Populus*, окр. дер. Каймановка, VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа.

Niptera melanophaea Rehm — на *Carex*, ч.-пихт., VIII, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

Pezicula carpinea (Pers.) Tul. — на коре *Betula*, *Carpinus*, кедр.-шир., VII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Сев. Америка, Европа.

Pseudopeziza trifolii (Biv.-Bern.: Fr.) Fuckel — на листьях *Trifolium*, VII, 1968, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: регионы умеренного климата.

Geoglossaceae

Geoglossum fallax Dur. — на почве и гниющей древесине, хв.-шир., VII, 1994. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия (Индия, Япония, Китай), Сев. Америка.

Mitrula vitellina (Bres.) Sacc. — на почве, кедр., IX, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа.

Hyaloscyphaceae

Lachnellula calyciformis (Batsch) Dharne. — на *Abies*, хв.-шир., VII, 1959. Распр. в России: европейская часть, Урал, Сибирь, Прим. кр., о. Сахалин, Кунашир. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

L. fuckelii Mos. — на валежной древесине, ел., VIII, 1963, 1964. Распр. в России: Урал, Прим. кр. Общ. распр.: Европа.

L. minuscula Raitviir — на валеже *Abies*, хв.-шир., VIII, 1995. Распр. в России: Сибирь, Хабаровский, Прим. кр., о. Сахалин, Кунашир. Общ. распр.: СНГ.

Lachnum bicolor (Bull.: Fr.) P. Karst. — на валеже *Betula*, *Phellodendron*, хв.-шир., VIII, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Хабаровский, Прим. кр., п-ов Камчатка. Общ. распр.: Европа, Азия (Индия), Сев. Америка.

Mollisia uncinata Arend. et R. Sharma — на опавших листьях *Quercus*, VIII, 1957, 1994. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Азия (Индия).

Leotiaceae

Bisporella citrina (Batsch: Fr.) Korf et S. Carpenter — на валеже *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*, *Sorbus*, VIII—IX, 1956, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Сев. Америка, Европа, Азия.

Bulgaria polymorpha (Oéd.) Wettst. — на коре сухостойного *Quercus*, VIII, 1973, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа.

Chlorociboria aeruginascens (Nyl.) Kanouse — на стволе и ветвях валежной *Betula*, сопка Грабовая, VIII, 1958, 1962, 1963, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Урал, Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия.

Ch. aeruginosa (Pers.) Seaver — на стволе и ветвях валежной *Chosenia*, сопка Грабовая, VIII, 1956, 1962, 1994, окр. дер. Каймановки, дол. р. Комаровки, VIII, 1995. Распр. в России: Ленингр. обл., Урал, Дальний Восток. Общ. распр.: космополитный вид.

Godronia spiraea (Rehm) Seaver — на сухих стеблях *Sorbaria*, VII, 1959, 1987. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

G. urceolus (Schm.: Fr.) P. Karst. — на ветках *Spiraea* и *Sorbaria*, сопка Грабовая, ч. пихт.-шир., VI, 1958, 1959, 1989. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

Hymenoscyphus calyculus (Sow.) Phill. — на замшелой древесине лиственного, VIII, 1994, 1995. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Сев. Америка.

Helotium rubicolum Fr. — на *Rubus*, VIII, 1952, 1987. Распр. в России: Прим. кр. Общ. распр.: Европа.

Leotia gelatinosa Hill. — на почве, пихт.-ел., VIII, 1962, 1963, 1994. Распр. в России: Ленингр. обл., Прим. кр. Общ. распр.: Азия.

Sclerotiniaceae

Sclerotinia sclerotiorum (Lib.) d By. — на стеблях *Paslen*, *Rapax*, горная плантация, VIII, 1952, VII, 1988. Распр. в России: Ленингр. обл. Прим. кр. Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

Среди исследованных нами заповедников Приморского края Уссурийский занимает доминирующее положение по видовому разнообразию грибов из группы порядков *Discomycetes*. В настоящее время для этой территории с учетом литературных данных приводятся 116 видов.

Особенности растительных сообществ заповедника влекут за собой определенный состав видов дискомицетов. В различных ассоциациях одной и той же растительной формации соотношение оперкулятных и иноперкулятных видов варьирует и в зависимости от почвенно-грунтовых условий. В хвойных лесах встречаемость дискомицетов гораздо выше, чем в широколиственных. В травяных

ассоциациях грибная флора беднее. С увеличением задерненности почвы она намного уменьшается. Обильный подлесок и негустой травяной покров, стабильно высокие показатели летних температур и влажности обусловили широкое распространение видов из порядка *Leotiales*, формирующих мелкие плодовые тела.

Список литературы

- Бункина И. А., Назарова М. М. Грибы // Флора и растит. Уссурийск. зап. М.: Наука, 1978. С. 36—104.
- Васильева Л. Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л., 1959. С. 387—398.
- Васильева Л. Н. К флоре дискомицетов Приморского края // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1960. Вып. 12. С. 155—160.
- Васильева Л. Н., Райтвийр А. Г. К флоре дискомицетов юга Приморского края // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1964. Вып. 23. С. 51—54.
- Васильева Л. Н., Назарова М. М. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Л.: Наука, 1967. С. 122—164.
- Васильева Л. Н. Съедобные грибы Дальнего Востока. Владивосток: Дальневосточное кн. изд-во, 1978. 240 с.
- Куллман Б. Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (Pezizales) в Советском Союзе. Таллин: Валгус, 1982. 158 с.
- Наумов Н. А. Флора грибов Ленинградской области. Вып. 2. Дискомицеты. М.; Л.: Наука, 1964. 256 с.
- Райтвийр А. Г. Порядок *Helotiales* // Низш. раст. грибы и мохообр. советского Дальнего Востока. Т. 2. Аскомицеты. Л.: Наука, 1991. С. 254—363.
- Смицкая М. Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты. Киев: Наук. думка, 1980. 224 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Baral H. O. Vital versus herbarium taxonomy: Morphological differences between living and dead cells of Ascomycetes, and their taxonomic implications // Mycotaxon. 1992. Vol. 44, N 2. P. 333—390.
- Beckett A., Read N. D., Porter R. Variations in fungal spore dimensions in relation to preparatory techniques for light microscopy and scanning electron microscopy // Journ. Microsc. 1984. Vol. 136. Pt 1. P. 87—95.
- Cannon P. F., Hawksworth D. L., Sherwood-Pike M. A. The British Ascomycotina. An Annotated Checklist. London, 1985. 302 p.
- Dennis R. W. G. British cup fungi. London, 1960. 280 p.
- Eriksson O. E., Hawksworth D. L. Outline of the Ascomycetes—1990 // Systema Ascomycetum. 1991. Vol. 9. Pt 1—2. P. 39—271.
- Farr D. F., Bills G. F., Chamuris G. P., Rossman A. Y. Fungi on plants and plant products in The United States. The Amer. Phytopathol. Soc., 1989. 1252 p.
- Imai S. Contribution to the knowledge of the classification of Helvellaceae // Bot. Mag. Tokyo. 1932. N 46. P. 172—175.
- Moser M. Kleine Kryptogamenflora. Bd IIa. Ascomyceten (Schlauchpilze). Jena, 1963. 147 S.
- Rehm H. Die Pilze Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. III. Abteilung. Ascomyceten: Hysteriaceen und Discomyceten. Leipzig, 1896. 1334 S.
- Teng S. C. A contribution to our knowledge of the higher fungi of China. Nation. Inst. of Zool. et Bot. Acad. Sinica. Beijing, 1939. 614 p.
- Teng S. C. Fungi from China. Beijing, 1963. 808 p.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
Владивосток

Поступила 14 IV 1997

SUMMARY

58 Discomycetes species are identified on the territory of Ussurijsky nature reserve. Localisation, habitats, substrates and data of sampling are registered for each species. The list of fungi is compiled following the system of Eriksson and Hawksworth (1991).

Рецензент — Н. П. Черепанова

УДК 582.287 : 502.72(471.311)

© Г. Е. Левицкая

К ФЛОРЕ ШЛЯПОЧНЫХ ГРИБОВ ПРИОКСКО-ТЕРРАСНОГО ЗАПОВЕДНИКА. IV

LEVITSKAYA G. E. TO THE FLORA OF AGARICOID FUNGI OF PRYOKSKO-TERRASNY
NATURE RESERVE. IV

Данной статьей продолжается публикация материалов о флоре агариковых грибов Приокско-террасного заповедника (Левицкая, 1995а—1995в). Изученные образцы хранятся в Микологическом гербарии Ботанического института РАН (LE). Исследования проведены при поддержке Института открытого общества.

BOLETACEAE

1. *Leccinum percandidum* (Vassilkov) Watl. — кв. 3, сосняк с березой зеленомошный, 19 08 93.
2. *Suillus grevillei* (Klotzch : Fr.) Sing. — кв. 41а, старая (30-х годов) посадка лиственницы, 17 08 95.
3. *Xerocomus leonis* (D. A. Reid) M. Bon. — кв. 41а, дубрава с липовым подростом и лещиной гравилатово (*Geum* sp.)-снытевая, 17 08 95.

HYGROPHORACEAE

4. *Hygrophorus chrysodon* (Batsch : Fr.) Fr. — кв. 38а, липняк с березой снытевый, 28 09 92.
5. *H. personii* Arnolds — кв. 41а, дубрава с липой и кленовым подростом пролесниково (*Mercurialis perennis* L.)-перловниковая (*Melica nutans* L.), 17 08 95.

TRICHOLOMATACEAE

6. *Armillaria mellea* (Watl.: Fr.) Kumm. — кв. 34а, лиственный лес, на березовом бревне, 21 08 95.
7. *A. ostoyae* (Romagn.) Herink — кв. 18, осинник с березой и еловым подростом вейниково (здесь и далее без указания вида *Calamagrostis arundinaceae* (L.) Roth)-молиниевый (*Molinia coerulea* (L.) Moench), на березовом бревне, 14 08 95.
8. *Asterophora lycoperdoides* (Bull.) Ditm. ex S. F. Gray — кв. 8, сосняк с березой бруснично-зеленомошный, на *Russula* sp., 28 09 95.
9. *Clitocybe candicans* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 31а, ельник с лещиной снытево-зеленчуковый, 21 09 95.
10. *C. cerrusata* (Fr.) Kumm. — кв. 37, липо-осинник с еловым подростом кислично-волосистоосоковый, 18 09 95.

11. *Lepista ovispora* (Lange) Gulden — кв. 17, сосняк с осиной и березой, на лесной дороге, 3 10 95.
12. *Mycena amicta* (Fr.) Quél. — кв. 12, сосняк с липой снытево-волосисто-осоковый, на опаде, 13 08 91.
13. *M. arcangeliana* Bres. — кв. 41, липо-дубрава снытевая, на гнилой дубовой древесине, 20 09 92.
14. *M. capillaris* (Schum.: Fr.) Kumm. — кв. 33, березняк с липой волосисто-осоковый, на опаде, 10 10 92.
15. *M. citrinomarginata* Gill. — кв. 36а, сосново-еловый с березой лес чернично-долгомошно-сфагновый, среди мхов, 20 09 92.
16. *M. clavicularis* (Fr.) Gill. — кв. 32, сосняк с березой вейниково (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth)-зеленомошный, на подстилке, 11 10 92.
17. *M. flavoalba* (Fr.) Quél. — кв. 34а, сосняк с березой пестроперловниковый (*Melica picta* C. Koch), на подстилке, 6 09 93.
18. *M. galopus* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 36а, сосняк с елью сфагновый, среди сфагнума, 17 05 90.
19. *M. haematopus* (Pers.: Fr.) Kumm. var. *haematopus* — кв. 1, черноольшаник, на ольховом бревне, 14 07 93.
20. *M. inclinata* (Fr.) Quél. — кв. 41а, дубо-липняк снытево-пролесниковый, на дубовой древесине, 9 08 91.
21. *M. leptcephala* (Pers.: Fr.) Gill. — кв. 12, сосняк с липой снытево-волосистоосоковый, на гнилом замшелом сосновом бревне, 13 08 91.
22. *M. metata* (Fr.) Kumm. — кв. 2, ельник вейниково-зеленомошный, на подстилке, 23 09 93.
23. *M. olivaceomarginata* (Masse) Masee — кв. 14, дубо-липняк снытево-малиновый, на опаде, 14 09 92.
24. *M. pelianthina* (Fr.) Quél. — кв. 38а, дубо-липняк снытевый, на подстилке, 2 09 93.
25. *M. rosella* (Fr.) Kumm. — кв. 33, сосняк бруснично-зеленомошный, на опаде (хвое), 12 10 92.
26. *M. sanguinolenta* (Alb. et Schw.: Fr.) Kumm. — кв. 24, ельник зеленомошный, на опаде, 19 07 93.
27. *M. silvae-nigrae* Maas Geest. et Schwobel — кв. 12, сосняк черничный, на замшелом сосновом пне, 29 08 91.
28. *M. speirea* (Fr.: Fr.) Gill. — кв. 6, смешанный лес, на замшелом еловом бревне, 5 07 93.
29. *M. stipata* Maas Geest. et Schwobel — кв. 38а, на гнилом еловом бревне, 28 09 92; кв. 3, сосняк с березой и елью снытево-волосистоосоковый, на гнилом замшелом сосновом пне, 27 06 94.
30. *M. stylobates* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 4, смешанный лес, под густым еловым подростом, на опаде (березовых листьях, сосновой хвое), 14 07 91; кв. 41, дубо-липняк копытневый, на опаде (дубовых листьях), 9 08 91.
31. *M. viridimarginata* P. Karst. — кв. 3, сосняк с липой, на сосновой древесине, 15 06 89.
32. *M. vitilis* (Fr.) Quél. — кв. 41а, дубо-липняк снытево-пролесниковый, на опаде, 9 08 91; кв. 31, елово-дубовый вейниковый лес, у основания сухого дуба, 11 10 92.
33. *M. vulgaris* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 3, смешанный лес, на опаде, 26 10 89.
34. *Omphalina epichysium* (Pers.: Fr.) Quél. — кв. 17, сосново-березовый лес ландышево-вейниковый, на гнилой осиновой древесине, 14 08 95.
35. *O. sphagnicola* (Berk.) Mos. — кв. 8, олиготрофное болото, на сфагнуме, 5 07 91.
36. *Panellus stipticus* (Bull.: Fr.) P. Karst. — кв. 13, сосняк с липой и березой костянично-вейниковый, на березовом бревне, 14 08 95.
37. *Tephrocye oldae* Svrček — кв. 8, березняк вейниково (*Calamagrostis canescens* (Web.) Roth)-сфагновый, 28 07 94.

ENTOLOMATACEAE

38. *Entoloma atrocoeruleum* Noordel. — кв. 38а, сосняк с березой и кустарниковыми ивами молиниевочно-чернично-сфагновый, 28 09 95.
39. *E. conferendum* (Britz.) Noordel. var. *conferendum* — кв. 33, березняк вейниково (*C. canescens*)-сфагновый, 26 07 95;
var. *pusillum* (Vel.) Noordel. — кв. 15, березняк с сосной и ивой ушастой молиниевочно-сфагновый, 24 07 95.
40. *E. fernandae* (Romagn.) Noordel. — кв. 5, липняк с сосной и дубом зеленчуковый, 4 08 93.
41. *E. formosum* (Fr.: Fr.) Noordel. — кв. 10, сосняк орляково-вейниково-зеленомошный, 30 08 93.
42. *E. hirtipes* (Schum.: Fr.) Mos. — кв. 6, березняк с липой и сосной пролесниковый, 27 04 92.
43. *E. hirtum* (Vel.) Noordel. — кв. 34а, Ковыльный дол, степнотимофеечно (*Phleum phleoides* (L.) P. Karst.)-разнотравная ассоциация, 19 09 91.
44. *E. juncinum* (Kühn. et Romagn.) Noordel. — кв. 34а, Ковыльный дол, типчаково (*Festuca valesiaca* Gaud.)-разнотравная ассоциация, 19 09 91.
45. *E. lividoalbum* (Kühn. et Romagn.) Kubicka — кв. 41а, дубо-липняк снытево-пролесниковый, 9 08 91.
46. *E. pleopodium* (Bull. ex DC.: Fr.) Noordel. — кв. 8, березняк с сосной вейниково-зеленомошный, 10 08 93.
47. *E. rhodopolium* (Fr.: Fr.) Kumm. var. *rhodopolium* — кв. 6, липняк с осинным подростом волосистоосоковый, 14 08 95;
var. *nidorosum* (Fr.) Quéf. — кв. 2, сырой смешанный лес, на лесной дороге среди полевицы побегообразующей (*Agrostis stolonifera* L.), 2 09 91.
48. *E. rhombisporum* (Kühn. et Bours.) Horak — кв. 3, сосняк с липой снытево-волосистоосоковый, 28 06 89.
49. *E. sericatum* (Britz.) Sacc. — кв. 1, приручевой черноольшаник, среди сфагнума, 14 07 93; кв. 34, березняк молиниевый, 30 08 93.
50. *E. strigosissimum* (Rea) Noordel. — кв. 34а, пойменный лес из осины, вяза, сосны, липы с недотрогой мелкоцветковой (*Impatiens parviflora* DC.), фиалкой удивительной (*Viola mirabilis* L.), дудником лесным (*Angelica sylvestris* L.), 8 09 95.
51. *E. triste* (Vel.) Noordel. — кв. 26, березняк с сосной разнотравно-полевицевый (*Agrostis vinealis* Schreb.), 6 09 94.
52. *E. turbidum* (Fr.: Fr.) Quéf. — кв. 36, ельник с березой зеленомошный, 19 09 95.
53. *E. undatum* (Fr. ex Gill.) Mos. — кв. 40, на гнилой палке, 20 08 93.
54. *E. vernum* Lundell — охранная зона заповедника, Данковское лесничество, кв. 80, редкий сосняк с березой и дубом вейниковый, на лесной дороге, 22 04 92.
55. *E. xanthocaulon* Arnolds et Noordel. — кв. 34, сосняк с березой зеленомошный, 30 08 93.

PLUTEACEAE

56. *Pluteus aurantiorugosus* (Trog) Sacc. — кв. 41, южная опушка лиственного леса, на гнилом замшелом осиновом бревне, 15 08 91.
57. *P. curtisii* (Berk. et Br.) Sacc. — охранная зона заповедника, юго-восточная часть, у основания дубового пня, 29 06 95.
58. *P. pellitus* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 32, березняк вейниково-волосистоосоковый, на березовом бревне, 3 07 95.
59. *P. romellii* (Britz.) Sacc. — кв. 4, липняк, на липовой ветке, 28 08 91; кв. 41, осинник с березой снытево-будровый, на замшелом осиновом суку, 17 08 95.

60. *P. thomsonii* (Berk. et Br.) Dennis — кв. 17, сосново-березовый лес ландышево-вейниковый, на гнилой осиновой древесине, 14 08 95.

AMANITACEAE

61. *Amanita crocea* (Quél.) Sing. — кв. 31, березовое редколесье разнотравно-злаковое, 17 08 95.

62. *A. gemmata* (Fr.) Bertill. — кв. 27, сосняк с дубовым подростом зелено-мошный, 21 08 95.

63. *A. inaurata* Secr. (= *A. strangulata* Fr.) — кв. 41а, дубрава с березой и липой костянично-снытевая, 17 08 95.

64. *A. magnivolvata* Aalto — кв. 41а, осинник с дубом и липой снытево-бурово-медуничный, 17 08 95.

65. *A. spissa* (Fr.) Kumm. — кв. 26, сосняк с березой и дубовым подростом ландышево-вейниковый, 21 08 95.

AGARICACEAE

66. *Agaricus arvensis* Schaeff. — кв. 34а, опушка сосново-березового леса пестроперловникового, 21 08 95.

67. *A. bisporus* (Lange) Sing. — охранная зона заповедника, западная часть, обочина шоссе, 10 05 95.

68. *A. campester* (L.) Fr. — кв. 10, у кордона на гнилом сене, 7 08 94.

69. *Cystoderma granulosum* (Batsch : Fr.) Kühn. — кв. 37, сосняк с еловым и липовым подростом кисличный, 17 08 95.

70. *Macrolepiota excoriata* (Schaeff.: Fr.) Kumm. — охранная зона заповедника, пойма р. Оки, остепненный луг с умеренным выпасом, 1 08 95.

71. *Melanophyllum echinatum* (Roth : Fr.) Sing. — кв. 34а, пойменный лес из осины, вяза, сосны, липы фиалково (*V. mirabilis*)-недотроговый (*I. parviflora*), на гнилушке, 8 09 95.

COPRINACEAE

72. *Coprinus domesticus* (Bolt.: Fr.) S. F. Gray — кв. 37, осинник с еловым подростом волосистоосоковый, на подстилке, 18 09 95.

73. *C. hexagonosporus* Joss. — кв. 20, дубо-липняк, у дороги среди крапивы на почве, 17 08 95.

74. *C. plicatilis* (Curt.: Fr.) Fr. — кв. 4, лиственный лес, на почве, 31 08 91.

75. *Panaeolus alcidis* Mos. — кв. 5, липняк волосистоосоковый, на лосином помете, 4 08 93; кв. 9, березняк молиниевосфагновый, на лосином помете, 7 08 95.

76. *P. fimicola* (Fr.) Quél. — кв. 34, сосняк лишайниково-зеленомошный, на оленьем помете, 19 09 91.

BOLBITIACEAE

77. *Agrocybe dura* (Bolt.: Fr.) Sing. — охранная зона заповедника, пойма р. Оки, кукурузное поле, 1 08 95.

78. *A. gibberosa* (Fr.) Fayod — кв. 31, липняк крапивно-снытевый, у дороги, 28 06 93.

79. *A. paludosa* (Lange) Kühn. et Romagn. — кв. 10, смешанный лес, на обочине дороги, 10 06 94.

80. *A. praecox* (Pers.: Fr.) Fayod — кв. 38, ельник мертвопокровный, 28 06 93.
 81. *A. semiorbicularis* (Bull.) Fayod — охранный зона заповедника, северо-западная часть, сеянный луг, 24 07 94.
 82. *Bolbitius lacteus* Lange — кв. 20, смешанный лес, на обочине дороги, 20 08 93.
 83. *Conocybe filaris* (Fr.) Kühn. — кв. 31a, смешанный лес (сосна, ель, береза, дуб) с лещиной хвощево (*Equisetum pratense* Ehrh.)-кисличный, на гнилушке, 17 08 95.
 84. *C. mairei* Watl. — кв. 23, ельник кислично-зеленомошный, 14 09 95.
 85. *C. semiglobata* Kühn. ex Sing. — кв. 4, осинник с березой и липой снытево-волосистоосоковый, 3 08 95.
 86. *C. sulcatipes* (Peck) Kühn. — кв. 31, дубо-липняк с осинкой и елью медуночно-зеленчуковый, 15 08 95.

STROPHARIACEAE

87. *Pholiota henningsii* Bres. — кв. 24, ельник с березой молиниевое-сфагновый, среди сфагнума, 8 08 95.

CREPIDOTACEAE

88. *Crepidotus applanatus* (Pers.) Kumm. — кв. 12, липняк волосистоосоковый, на липовом бревне, 14 09 92; кв. 10, осинник вейниковый, на осинном бревне, 10 08 95.
 89. *C. crocophyllus* (Berk.) Sacc. — кв. 4, на гнилом липовом бревне, 14 09 92.
 90. *C. lundellii* Pilat — кв. 41, осинник снытевый, на осинных сучьях, 26 07 95.
 91. *C. pubescens* Bres. — кв. 4, липо-осинник снытевый, на комле поврежденной осины, 1 08 95.

CORTINARIACEAE

92. *Cortinarius bivelus* (Fr.: Fr.) Fr. — кв. 26, березняк полевичный (*Agrostis vinealis* Schreb.), 6 09 94.
 93. *C. bolaris* (Fr.) Fr. — кв. 8, березняк с осинкой и сосной орляково-чернично-вейниковый, 2 08 93.
 94. *C. calopus* P. Karst. — кв. 2, березняк с дубом и еловым подростом бруснично-зеленомошный, 19 09 94.
 95. *C. candelaris* Fr. — кв. 17, сосняк с березой молиниевое-сфагновый, 20 09 93.
 96. *C. depressus* Fr. — кв. 34a, сосняк с березой зеленомошный, 6 09 93.
 97. *C. erythrinus* (Fr.) Fr. — кв. 3, липо-березняк волосистоосоковый, 14 07 93, кв. 27, сосняк лишайниковый, 17 09 93.
 98. *C. flexipes* (Pers.: Fr.) Fr. — кв. 17, сосняк вересково-лишайниковый, 20 09 93; кв. 37, ельник с сосной сфагновый, 19 09 95.
 99. *C. sommerfeltii* Høiland — кв. 36, ельник с березой зеленомошный, 19 09 95.
 100. *C. subsertipes* Romagn. — кв. 34a, сосняк зеленомошный, 7 10 93.
 101. *Hebeloma circinans* Qué. — кв. 39a, липо-осинник ландышево-вейниковый, 2 09 94.
 102. *H. crustuliniforme* (Bull.) Qué. — кв. 31a, ельник кисличный, 2 09 94.
 103. *H. hiemale* Bres. — кв. 38a, осинник с березой пролесниковый, 18 09 95.
 104. *H. leucosarx* P. D. Orton — кв. 18a, березово-еловое редколесье вейниково (*C. epigeios*)-долгомошное, 30 08 94.
 105. *H. longicaudum* (Pers.: Fr.) Kumm. — кв. 9, березняк с кустарниковыми ивами молиниевое-сфагновый, 7 08 95.

106. *H. velutipes* Bruchet — кв. 18а, ельник с осиной волосистоосоковый, 20 09 93.
107. *Inocybe bongardii* (Weinm.) Quél. — кв. 41, липо-березняк копытневый, 11 08 93.
108. *I. calospora* Quél. — кв. 34а, пойменный лес из осины, вяза, сосны, липы фиалково (*V. mirabilis*)-недотроговый (*I. parviflora*), 8 09 95.
109. *I. cervicolor* (Pers.) Quél. — кв. 41, березняк с осиной и лещиной копытнево-снытевый, 20 08 93.
110. *I. corydalina* Quél. — кв. 12, осинник с березой и еловым подростом камышово (*Scirpus sylvaticus* L.)-сфагновый, 8 08 95.
111. *I. dulcamara* (Alb. et Schw. ex Pers.) Kumm. — кв. 26, сосняк с березой вейниково (*C. epigeios*)-зеленомошный, 5 10 92.
112. *I. fraudans* (Britz.) Sacc. — кв. 38а, липняк копытнево-снытевый, 2 09 93.
113. *I. godeyi* Gill. — кв. 36а, сосняк с березой и дубом вейниково-зеленомошный, 1 10 92.
114. *I. goniopusio* Stangl — кв. 37, ельник кисличный, 23 06 93.
115. *I. inodora* Vel. — кв. 12, осинник камышово-сфагновый, 8 08 95.
116. *I. lacera* (Fr.) Kumm. — кв. 27, березняк молиниеводолгомошно-сфагновый, 24 07 95.
117. *I. lanuginosa* (Bull.: Fr.) Kumm. var. *lanuginosa* — кв. 36а, сосняк с березой лишайниковый, 25 08 94;
var. *ovatozystis* (Bours. et Kühn.) Stangl — кв. 14, сосняк с березой орляково-молиниевый, 17 08 93.
118. *I. margaritispора* (Berk.) Sacc. — кв. 13, молодой липняк с елью, осиной, березой копытнево-ландышевый, 29 06 94.
119. *I. muricellata* Bres. — кв. 41, липняк снытево-медуничный, 11 08 93.
120. *I. petiginosa* (Fr.) Gill. — кв. 3, березняк камышово-таволговый (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.), на обочине лесной дороги, 6 08 95.
121. *I. pseudoasterospora* Kühn. et Bours. — кв. 8, березняк с кустарниковыми ивами молиниевосфагновый, 7 08 95.
122. *I. pseudodistricta* Stangl et Vel. — кв. 37, липо-ельник с сосной и дубом снытево-волосистоосоковый, 5 07 93.
123. *I. quietodor* M. Bon. — кв. 32, березняк с осиной и еловым подростом снытево-вейниковый, на лесной дороге, 15 08 95.
124. *I. reisneri* Vel. — кв. 41а, дубо-липняк пролесниковый, 28 09 92.
125. *I. sindonia* (Fr.) P. Karst. — кв. 2, ельник мертвопокровный, 16 09 92.
126. *I. soluta* Vel. — кв. 34а, сосняк с елью и березой чернично-сфагновый, 5 07 93.
127. *Naucoria bohémica* Vel. — кв. 41, липо-березняк волосистоосоково-снытевый, 2 09 93.
128. *N. scolecina* (Fr.) Quél. — кв. 29, черноольшаник таволгово-камышовый, 10 07 95.

RUSSULACEAE

129. *Lactarius bertillonii* (Neuh. ex Z. Schader) M. Bon. — охранная зона заповедника, западная часть, липо-березняк с дубом вейниковый, 24 08 95.
130. *L. pyrogalus* (Bull.: Fr.) Fr. — кв. 41а, осинник с дубом и лещиной медунично-снытевый, 17 08 95.
131. *L. uvidus* Fr. — кв. 10, осинник с липой и елью волосистоосоковый, 10 08 95.

Список литературы

- Левицкая Г. Е. К флоре шляпочных грибов Приокско-террасного заповедника. I // Микол. и фитопатол. 1995а. Т. 29, вып. 2. С. 7—13.
- Левицкая Г. Е. К флоре шляпочных грибов Приокско-террасного заповедника. II // Микол. и фитопатол. 1995б. Т. 29, вып. 3. С. 1—7.
- Левицкая Г. Е. К флоре шляпочных грибов Приокско-террасного заповедника. III // Микол. и фитопатол. 1995в. Т. 29, вып. 5—6. С. 19—24.

Институт биофизики клетки РАН
Пушино Московской области

Поступила 10 III 1998

SUMMARY

This paper continues the set of publications dedicated to the agaricales fungi flora of Pryoksko-Terrasny nature reserve (Moscow region). The annotated list includes 131 species of fungi.

Рецензент — Э. Л. Нездоймино

УДК 631.466.1 : 630.182.48

© О. О. Предтеченская

ВЛИЯНИЕ ЛИШАЙНИКОВОГО И МОХОВОГО ПОКРОВОВ НА РАЗВИТИЕ МИЦЕЛИЯ МАКРОМИЦЕТОВ В ПОЧВЕ СОСНЯКА БРУСНИЧНОГО

PREDTECHENSKAYA O. O. EFFECT OF LICHEN AND MOSS COVERS
ON DEVELOPMENT OF MACROMYCETES' MYCELIA IN COWBERRY PINE FOREST SOILS

Развитие грибов в почве тесно связано с растениями напочвенного покрова. Растения оказывают влияние на грибы через корневые выделения и обеспечивают особый гидротермический режим приземного слоя воздуха и подстилки. Грибы в свою очередь могут ограничивать развитие растений напочвенного покрова до полного его подавления (Дорогостайская, 1949). Поэтому многие макромицеты, в том числе ценные съедобные грибы, чаще плодоносят на участках, где живой напочвенный покров развит слабо или отсутствует (Томилин, 1965; Васильева, 1973).

В работе рассматриваются особенности почвенного мицелия макромицетов в зависимости от характера напочвенного покрова.

Изучение почвенного мицелия макромицетов проводилось в 1990—1994 гг. в сосняке брусничном II класса возраста. Культуры сосны обыкновенной созданы на вересково-паловых вырубках из-под сосняков брусничных. Почва представлена маломощными песчаными поверхностно-подзолистыми разновидностями, бедна гумусом, подвижными формами азота и калия.

В настоящее время на участке сильно развит лишайниково-моховой покров (общее проективное покрытие примерно 98 %), где доля лишайников составляет около 47 %, мхов — 51 %. Из лишайников доминируют *Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot. (24 %) и *C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda (18 %), из мхов — *Pleurozium shreberi* (Brid.) Mitt (47 %). Проективное покрытие кустарничкового яруса — около 39 %, представлено *Vaccinium vitis-idaea* L. и *Calluna vulgaris* (L.) Hill.

Образцы отбирали ежемесячно с мая по октябрь из двух горизонтов: гумусового (A0 + A1A2) и минерального (Bf) до глубины 10 см.

Содержание мицелия в почве определяли методом агаровых пленок Джонса и Моллисона (Jones, Mollison, 1948) в модификации Т. Г. Мирчинк (1972). Оценка изменения обилия мицелия в почве проведена на основании учета длины мицелия в 1 г почвы. Этот показатель представляется нам наиболее адекватным для сравнения с данными, полученными другими исследователями, поскольку расчет биомассы мицелия часто основывается не на фактическом диаметре гиф, а на некоторых средних показателях (Полянская и др., 1995). Из общей массы мицелия были выделены две группы гиф: светлые и темные. Проведена статистическая обработка числового материала.

Наиболее часто встречается светлый (непигментированный) мицелий (см. таблицу). Его общая длина колеблется в пределах 79—96 % от суммарной длины

гиф. Поверхность светлого мицелия может быть как гладкой, так и инкрустированной, встречаются пряжки. Ветвящиеся гифы, а также гифы с пряжками встречаются редко. По-видимому, это связано со способом подготовки образцов для анализа, при котором длинные гифы разрываются на части разной длины.

Преобладание непигментированных гиф в сосняке брусничном объясняется видовым составом макромицетов. Анализ найденных в литературе описаний мицелия различных видов макромицетов (Мартикайнен, 1985а, 1985б; Шубин, Семенова, 1985; Гарибова, 1992) показывает, что мицелий большинства выявленных на изучаемом участке видов имеет светлую окраску. На участке обильно плодоносит *Lactarius rufus* (Scop.: Fr.) Fr. (почвенный мицелий в массе сероватого цвета) и *Suillus bovinus* (L.: Fr.) Roussel (больше 50 % от общего урожая), почвенный мицелий которого имеет кремовую окраску. Другие встречающиеся на данном участке виды грибов имеют белый мицелий: *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Hook., *Boletus betulicola* (Vassilk.) Pilát et Dermek, *Gomphidius roseus* (Fr.) Fr., *Leccinum scabrum* (Bull.: Fr.) S. F. Gray, *L. versipelle* (Fr.) Snell, *Suillus variegatus* (Swartz : Fr.) O. Kuntze.

Темные или пигментированные гифы имеют цвет от коричневого до черного. Они обычно гладкие, не инкрустированные, без пряжек и составляют 7—21 % от общей длины мицелия в горизонте A0 + A1A2 и 4—10 % в Bf (см. таблицу).

В литературе указывается гораздо более высокий процент (от 40 до 100 % по разным источникам) содержания темноокрашенного мицелия (Мирчинк, Запрометова, 1970; Мирчинк, Демкина, 1977; Дылис и др., 1980; Мирчинк, Степанова, 1982; Демкина, Мирчинк, 1984; Лейнсоо и др., 1991), чем установлено нами.

Исходя из сказанного относительная встречаемость того или иного типа мицелия зависит от особенностей почвы и растительности. Возможно, низкое содержание пигментированного мицелия, отмечаемое в нашей работе, является не только особенностью почв сосняков Карелии, а, вероятно, и средней подзоны тайги европейской части России.

Изучение почвенного мицелия проводили на местах с преобладанием в напочвенном покрове зеленых мхов и с преобладанием лишайников (табл. 1).

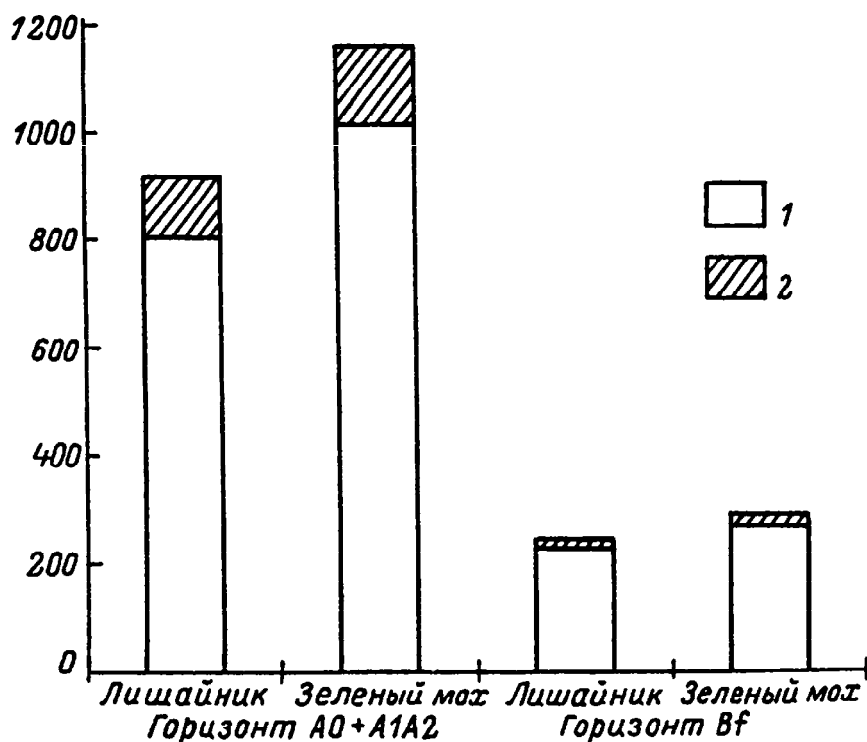
Длина мицелия в гумусовом горизонте под зелеными мхами достоверно выше, чем под лишайниками ($P < 0.05$) (см. таблицу и рисунок). Этой закономерности подчиняются как светлые, так и пигментированные гифы. В горизонте Bf различия недостоверны.

По наблюдениям Л. Г. Буровой (1976, 1986), мхи *Dicranum polisetum* и *Pleurozium schreberi* (слагающие зеленомошный покров на нашем участке) обеспечивают стабильную влажность подстилки и почвы в течение длительного периода, создавая тем самым благоприятные условия для развития грибов.

С другой стороны, наличие лишайников в напочвенном покрове создает менее благоприятные условия для развития макромицетов по сравнению с зелеными мхами. Низкий уровень развития мицелия на участках с преобладанием лишайников может быть вызван тем, что лишайники в отличие от мхов способствуют ксерофитизации местообитаний (Бурова, 1986). Кроме того, многие лишайники содержат антибиотики (Толпышева, 1979, 1984а, 1984б, 1985; Бабьева, Зенова, 1989), которые ингибируют развитие почвенных грибов. Известно также, что лишайники рода *Cladonia* подавляют развитие таких микоризных грибов, как *Suillus variegatus* Fr. и *Paxillus involutus* (Batsch: Fr.) Fr. (Brown, Mikola, 1974), а экстракт из *Cladonia cristatella* полностью ингибирует рост культур *Thelephora terrestris* Pers.: Fr., *Suillus luteus* (L.: Fr.) S. F. Gray и *Pisolithus tinctorius* (Pers.) Coker. et Couch. (Goldner et al., 1986). Как отмечает Л. Г. Бурова (1986), в моховых парцеллах сосняка лишайникового количество видов подстилочных сапротрофов в 6 раз, а численность карпофоров в 12 раз больше, чем в лишайниковых парцеллах.

Длина мицелия в сосняке брусничном в зависимости от напочвенного покрова в 1990—1994 гг.

Напочвенный покров	Тип мицелия	Длина мицелия, м/г					
		1990	1991	1992	1993	1994	среднее
Горизонт A0+A1A2							
Лишайник	Весь мицелий	797.4	1204.7	792.9	863.3	919.3	915.5
	В том числе в %						
	светлый	92.2	89.2	86.9	85.2	85.4	87.8
	темный	7.8	10.8	13.1	14.8	14.6	12.2
Зеленый мох	Весь мицелий	1083.4	1434.7	1217.9	958.9	1102.2	1159.4
	В том числе в %						
	светлый	92.5	93.0	88.5	81.2	78.7	86.8
	темный	7.5	7.0	11.5	18.8	21.3	13.2
Горизонт Bf							
Лишайник	Весь мицелий	202.3	292.4	205.7	219.7	289.4	241.9
	В том числе в %						
	светлый	92.9	95.6	93.9	91.7	93.2	93.5
	темный	7.1	4.4	6.1	8.3	6.8	6.5
Зеленый мох	Весь мицелий	249.4	333.5	264.0	253.5	329.7	286.0
	В том числе в %						
	светлый	92.1	94.2	93.1	92.3	90.3	92.4
	темный	7.9	5.8	6.9	7.7	9.7	7.6



Длина мицелия по группам в горизонте A0 + A1A2.

По оси абсцисс — напочвенный покров, горизонты почвы; по оси ординат — длина мицелия, м/г почвы; 1 — светлый, 2 — темный мицелий.

Таким образом, большое влияние на распространение мицелия макромицетов имеет живой напочвенный покров. В сосняке брусничном лишайники оказывают отрицательное воздействие на развитие мицелия базидиомицетов в гумусово-аккумулятивном горизонте почвы. Покров из зеленых мхов в сосняке брусничном создает благоприятные условия для интенсивного роста гиф.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Список литературы

- Бабьева И. П., Зенова Г. М. Биология почв. М.: Изд-во МГУ, 1989, 336 с.
- Бурова Л. Г. Влияние травяного и мохового покровов на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Микол. и фитопатол. 1976. Т. 10, вып. 2. С. 81—85.
- Бурова Л. Г. Экология грибов-макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.
- Васильева Л. Н. Агариковые шляпочные грибы (пор. Agaricales) Приморского края. Л.: Наука, 1973. 331 с.
- Демкина Т. С., Мирчинк Т. Г. Динамика грибной биомассы в гумусово-аккумулятивных горизонтах некоторых почв // Почвоведение. 1984. № 4. С. 86—91.
- Дорогостайская Е. В. Новые данные о влиянии шляпочных грибов на травянистую растительность // Природа. 1949. № 9. С. 67—68.
- Дылис Н. В. и др. Структурно-функциональные изменения в дубравах под влиянием внедрения ели в Подмосковье // Структурно-функциональная организация биогеоценозов. М., 1980. С. 100—129.
- Гарибова Л. В. О пражках на мицелии микоризных грибов // Экология и плодоношение макромицетов-симбиотрофов древесных растений: Тез. докл. Петрозаводск, 1992. С. 26.
- Лейнсоо Т. Н. и др. Закономерности изменения биомассы почвенных микромицетов в альпийских сообществах Северо-Западного Кавказа // Микол. и фитопатол. 1991. Т. 25, вып. 3. С. 206—212.
- Мартикайнен Н. Ф. Микоризообразование у сеянцев под пологом удобряемых культур сосны // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985а. С. 32—57.
- Мартикайнен Н. Ф. О стабильности морфолого-анатомических признаков микориз // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985б. С. 82—92.
- Мирчинк Т. Г. О методах учета количества и биомассы грибов в почвах // Вопросы численности, биомассы и продуктивности почвенных микроорганизмов. Л.: Наука, 1972. С. 58—59.
- Мирчинк Т. Г., Демкина Т. С. Экология темноокрашенных грибов подстилки // Вест. МГУ. Сер. Почвовед. 1977. № 2. С. 59—64.
- Мирчинк Т. Г., Запрометова К. М. О закономерности распространения темноокрашенных грибов в почвах // Вест. Моск. ун-та. Сер. Биол., почвовед. 1970. № 1. С. 99—105.
- Мирчинк Т. Г., Степанова Л. Н. Биомасса мицелия и спор грибов в разных типах почв // Биол. науки. 1982. № 1. С. 97—102.
- Полянская Л. М., Гейдебрехт В. В., Звягинцев Д. Г. Биомасса грибов в различных типах почв // Почвоведение. 1995. № 5. С. 566—572.
- Толпышева Т. Ю. Влияние лишайников на видовой состав почвенных микроскопических грибов // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 705—710.
- Толпышева Т. Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. I. Действие водных вытяжек из *Cladonia stellaris* и *C. rangiferina* на рост почвенных грибов // Микол. и фитопатол. 1984а. Т. 18, вып. 4. С. 287—293.
- Толпышева Т. Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. II. Действие суммарных препаратов из *Cladonia stellaris* и *C. rangiferina* на рост почвенных грибов // Микол. и фитопатол. 1984б. Т. 18, вып. 5. С. 384—388.
- Толпышева Т. Ю. Влияние экстрактов из лишайников на грибы. III. Действие усниновой кислоты и атранорина на рост почвенных грибов // Микол. и фитопатол. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 482—489.
- Томилини Б. А. Шляпочные грибы некоторых растительных сообществ «Денежкина камня» (Средний Урал) // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 4. С. 546—551.
- Шубин В. И. Макромицеты и живой напочвенный покров // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985. С. 93—100.
- Шубин В. И., Семенова Л. А. Характеристика мицелия макромицетов в естественных условиях и культурах // Микосимбиотрофизм и другие виды консортивных отношений. Петрозаводск, 1985. С. 106—133.
- Brown R. T., Mikola P. The influence of fruticose soil lichens upon the mycorrhizae and seedlings growth of forest trees // Acta Forest. Fenn. 1974. N 141. P. 1—22.
- Goldner W. R., Hoffman F. M., Medve R. J. Allelopathic effect of *Cladonia cristatella* on ectomycorrhizal fungi common to bituminous strip-mine spoils // Can. J. Bot. 1986. Vol. 64, N 8. P. 1586—1590.
- Jones P. C., Mollison J. E. A technique for the quantitative estimation of soil microorganisms // J. Gen. Microbiol. 1948. Vol. 2. P. 54—69.

Институт леса Карельского НЦ РАН
Петрозаводск

Поступила 18 XII 1997

SUMMARY

Development of macromycetes mycelium in soil under lichens and green mosses was studied. Mosses are found to render positive influence on fungi, whereas lichens suppress growth of macromycetes.

Рецензент — А. Е. Коваленко

УДК 635.8

© В. И. Фомина, Н. А. Бисько, В. Т. Билай

**ОСОБЕННОСТИ РОСТА МИЦЕЛИЯ ШТАММОВ
LENTINUS EDODES (BERK.) SING.
НА РАСТИТЕЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ**

FOMINA V. I., BISCO N. A., BILAJ V. T. PECULIARITIES OF *LENTINUS EDODES* (BERK.) SING. STRAINS MYCELIUM GROWTH ON PLANT SUBSTRATES

Одним из наиболее перспективных для культивирования съедобных грибов является вид *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. (сиитаке). За последние 5 лет объем его производства возрос на 65 %, составляет 527 тыс. т в год (Chang, 1991) и занимает третье место в мире после производства шампиньона и вешенки. Наибольший удельный вес среди культивируемых грибов производство сиитаке имеет в Японии и на Тайване — 44 и 41 % соответственно. Производство *L. edodes* в Южной Корее и Китае составляет 15—16 % от общего объема грибов, культивируемых в этих странах. Небольшие объемы промышленного производства этого вида отмечены в Канаде, Австралии, Франции, Германии, Голландии, Венгрии, Новой Зеландии, Таиланде, Швейцарии, США и на Филиппинах (Chang, 1993).

Плодовые тела сиитаке являются ценным продуктом питания. В своем составе они содержат значительное количество белка, витаминов В₁, В₂, В₆, В₁₂, D₂ и различных минеральных элементов (Przybylowicz, Donoghue, 1990). Кроме того, этот вид представляет большой интерес в связи с возможностью его многопланового применения в медицине. Так, установлено, что среди метаболитов, продуцируемых сиитаке, имеются вещества, обладающие радиопротекторными, противоопухолевыми, антивирусными, антибактериальными и антигрибными свойствами, а также вещества, способствующие укреплению иммунной системы и снижению холестерина в крови (Mori et al., 1989; Yang, Jong, 1989; Przybylowicz, Donoghue, 1990; Su et al., 1991; Chihara, 1993).

Традиционно основным субстратом для культивирования *L. edodes* в странах Юго-Восточной Азии является смесь дубовых опилок и рисовых отрубей (Ito, 1978; Kalberer, 1989). Однако получены положительные результаты при использовании для выращивания сиитаке опилок различных лиственных пород, пшеничной соломы и других растительных отходов, обогащенных отрубями, зерном, дробинкой, кукурузной, соевой и картофельной мукой и другими добавками растительного происхождения (Yaohikawa, Tsuetaki, 1979; Brodziak, Wazny, 1985; Delpach, Olivier, 1989; Morals et al., 1991; Siwulski, Gapinski, 1991; Ruiz, 1994; Bisko, Bilaj, 1994).

Цель данной работы — изучение особенностей роста штаммов *L. edodes* на различных питательных средах и субстратах.

В опытах использовали 8 штаммов сиитаке, хранящихся в коллекциях живых культур Отдела микологии Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины и Сектора лесной микологии Института леса АН Белоруссии. Штаммы 351 (1990) и 352 (2003) ВКМ получены из Японии, штамм 353 — из Микробио-

логического института Чехии, 355 — из Института растениеводства г. Пхеньяна (КНР), 368 — из Сельскохозяйственной академии в Варшаве (Польша), 380 (0404) БИН — из Отдела микологии АН Молдавии и штамм 382 (590) — из ЛОС ВНИИЛМ (Сочи).

Культуры поддерживали на сусло-агаре (8° по Баллингу). Морфолого-культуральные особенности роста штаммов *L. edodes* изучали при температуре 28 °С на сусло-агаре (2 и 8° по Баллингу), синтетической среде Фалиной (Фалина и др., 1966), а также на агаризованных средах с отваром овса, вытяжкой из опилок, добавлением луково-фасолевого, луково-картофельного и кукурузного вытяжек (Semerdžieva, 1996). Кроме того, аналогичные наблюдения проводили на средах, состоящих из растительных субстратов: соломы пшеницы, гречневой шелухи, костры льна, шелухи подсолнечника, дубовых опилок. Исследовано также влияние добавок дубовых опилок в соотношении 1 : 1 к этим субстратам. Субстраты увлажняли водой до 65—70 % и стерилизовали при 1.5 атм в течение 1 ч.

Для характеристики роста штаммов использовали показатели линейной скорости роста и ростового коэффициента — РК (Высшие съедобные базидиомицеты..., 1983). Влияние температурных условий на рост *L. edodes* изучали на примере штаммов 351, 352, 353 и 355 при 28, 32 и 35 °С.

При постановке описанных опытов использовали инокулюм 5-суточного возраста размером 3 × 3 мм. Микроморфологию мицелия *L. edodes* исследовали в процессе роста на дубовых опилках, используя метод сканирующей электронной микроскопии (СЭМ). Подготовку образцов проводили следующим образом: дубовые опилки, предварительно увлажненные, размещали на предметном стекле, установленном на П-образную палочку, которая находилась в чашке Петри на смоченной водой фильтровальной бумаге. Чашку Петри с подготовленным субстратом стерилизовали в автоклаве при 1.5 атм в течение 1 ч. Инокулюм сиитаке, выращенный на сусло-агаре, помещали на предметное стекло на расстоянии 1—2 мм от субстрата. На стадии разрастания мицелия по субстрату инокулюм снимали с предметного стекла и фиксировали в парах осмиевой кислоты в течение 2—5 сут. Препараты напыляли золотом на установке JFC-1100 и исследовали в СЭМ марки JSM-350 при увеличении 200—10 000.

Данные измерения ростовых коэффициентов четырех штаммов *L. edodes* на пшеничной соломе, шелухе гречихи, подсолнечника и костре льна в зависимости от состава субстрата и биологических особенностей штамма обрабатывали методом двухфакторного дисперсионного анализа (Зайцев, 1984).

Изучая рост штаммов *L. edodes*, мы выявили, что при температуре 35 °С происходит ингибирование развития культур. Ростовые коэффициенты всех исследованных штаммов сиитаке при 32° были ниже, чем при 28 °С (рис. 1). Наибольшее значение РК при 28° было характерно для штамма 351, при 32° — для штамма 355. Наименьшее значение РК при 28° присуще штамму 353, при 32 °С — штаммам 352 и 353 (рис. 1).

Полученные результаты свидетельствуют, что исследованные штаммы *L. edodes* растут на всех испытанных нами средах (табл. 1). Мицелий штамма 368 быстрее всего рос на луково-картофельной среде и среде с вытяжкой из опилок, мицелий штаммов 351, 352 и 362 — на сусло-агаре (8° по Баллингу). Наблюдения за ростом штамма 368 на различных средах показало, что полное зарастание чашки Петри на овсяной, картофельно-морковной, кукурузной средах и сусло-агаре (2° по Баллингу) произошло на 13-е сут, на вытяжке из опилок и луково-картофельной среде — на 12-е сут, на сусло-агаре (8° по Баллингу) — на 10-е сут.

Более слабый рост всех исследованных штаммов наблюдали на синтетической среде Фалиной. Период полного зарастания чашки Петри составил практически для всех штаммов 19—20 сут. Ростовый коэффициент на сусло-агаре (8° по Баллингу) варьировал от 20.4 (штамм 380) до 50.4 (штамм 353).

Описание морфолого-культуральных особенностей штаммов *L. edodes* при росте на растительных субстратах приведено в табл. 2. К 25—30-м сут роста

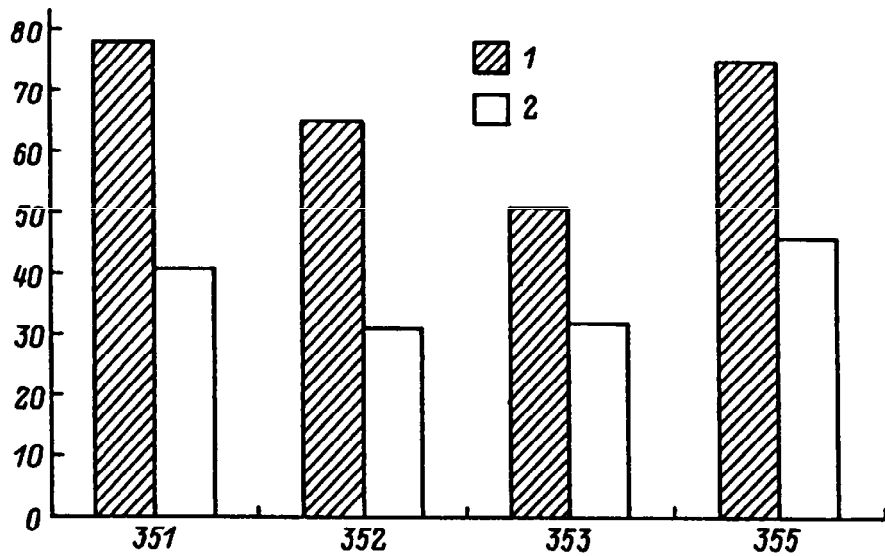


Рис. 1. Рост штаммов *L. edodes* на сусло-агаре при температуре 28 (1) и 32 (2) °С.
По горизонтали — штаммы, по вертикали — ростовой коэффициент.

Таблица 1

Рост штаммов *L. edodes* на агаризованных средах различного состава

Состав среды	Средний диаметр колоний штаммов (мм) на 7-е сут			
	368	351	352	382
Отвар овса	45.0	47.0	39.0	41.0
Луково-фасолевая	33.0	40.0	38.0	22.0
Опилочная вытяжка	49.0	51.0	41.0	46.0
Луково-картофельная	52.0	46.0	45.0	46.0
Картофельно-морковная	46.0	46.0	32.0	28.0
Кукурузная	36.0	42.0	32.0	31.0
Пивное сусло				
2° по Баллингу	45.0	53.0	46.0	47.0
8° по Баллингу	47.0	59.0	49.0	51.0
Синтетическая среда				
Фалиной	33.0	37.0	37.0	23.0

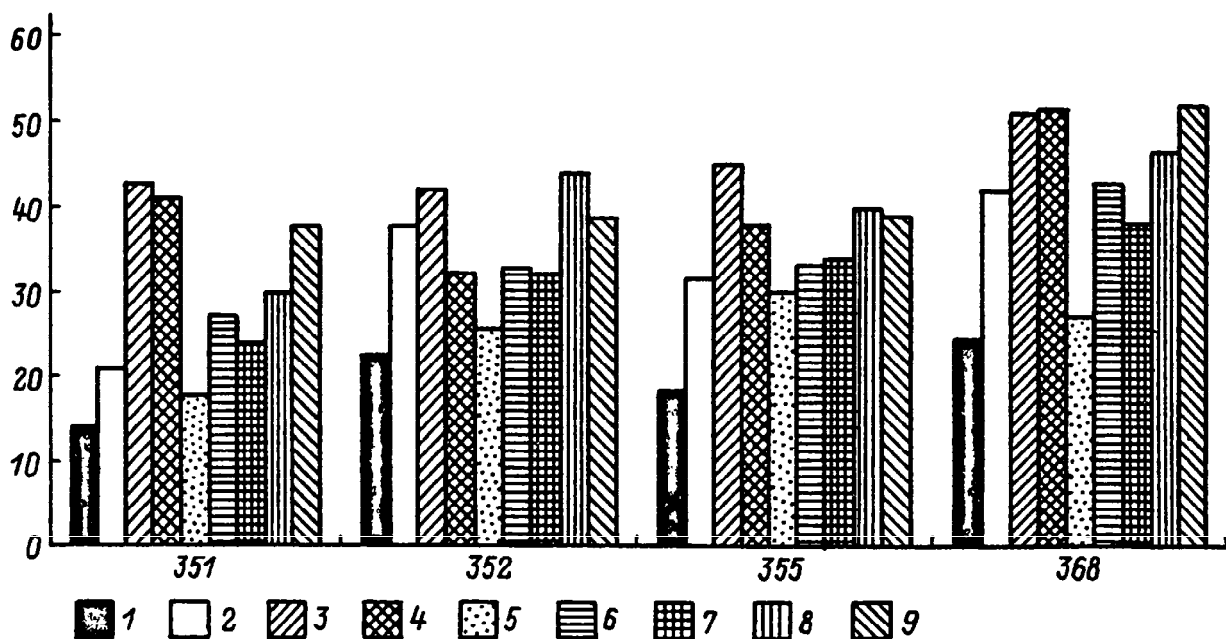


Рис. 2. Рост штаммов *L. edodes* на растительных субстратах (7-е сут).

По горизонтали — штаммы, по вертикали — диаметр колоний, мм. 1 — пшеничная солома, 2 — пшеничная солома + дубовые опилки, 3 — гречневая шелуха, 4 — гречневая шелуха + дубовые опилки, 5 — шелуха подсолнуха, 6 — шелуха подсолнуха + дубовые опилки, 7 — костра льна, 8 — костра льна + дубовые опилки, 9 — дубовые опилки.

Характеристика колоний и значение ростового коэффициента штаммов *L. edodes* на растительных субстратах

Штамм	Субстрат	Характеристика колоний	РК на 7-е сут
368	Шелуха гречихи	Шелковистая, белая, край поднимающийся, бахромчатый, реверзум неизменный, запах грибной	15.6
	Шелуха подсолнечная	То же	8.8
	Костра льна	Войлочная, белая, край бахромчатый, реверзум неизменный, запах отсутствует	11.9
	Солома пшеницы	Бархатистая, белая, край неровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	3.4
	Опилки дубовые	Бархатистая, серо-белая, край прижатый, ворсистый, реверзум неизменный, запах отсутствует	15.8
351	Шелуха гречихи	Войлочная, белая, край ровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	15.7
	Шелуха подсолнечная	Бархатистая, белая, край ровный, бахромчатый, приподнятый, реверзум неизменный, запах отсутствует	6.2
	Костра льна	Ватная, белая, край ровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	7.0
	Солома пшеницы	Ватная, белая, край пористый, реверзум неизменный, запах отсутствует	1.1
	Опилки дубовые	Войлочная, белая, приподнятая, край ровный, реверзум неизменный, запах грибной	13.3
352	Шелуха гречихи	Ватная, белая, край ровный, реверзум неизменный, запах грибной	12.6
	Шелуха подсолнечная	Бархатистая, белая, край бахромчатый, реверзум неизменный, запах отсутствует	11.4
	Костра льна	Бархатистая, белая, край ровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	9.6
	Солома пшеницы	Ватная, белая, край зубчатый, реверзум неизменный, запах отсутствует	3.2
	Опилки дубовые	Войлочная, белая, край приподнятый, ровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	14.1
355	Шелуха гречихи	Ватная, белая, край бахромчатый, реверзум неизменный, запах грибной	12.2
	Шелуха подсолнечная	Бархатистая, белая, край извилистый, реверзум неизменный, запах отсутствует	8.0
	Костра льна	Бархатистая, белая, край ровный, реверзум неизменный, запах отсутствует	11.3
	Солома пшеницы	Мучнистая, белая, край извилистый, реверзум неизменный, запах отсутствует	7.4
	Опилки дубовые	Войлочная, белая, край приподнятый, реверзум неизменный, запах отсутствует	14.7

колонии всех штаммов, кроме 368, уплотняются, приобретая коричневато-бурый оттенок. Гифальное уплотнение и образование коричневой корки у штамма 368 происходят значительно позже — на 40—45-е сут роста.

Наблюдения за ростом штаммов *L. edodes* на различных растительных субстратах показывают, что наиболее низкие значения РК характерны для пшеничной соломы. Для всех штаммов достаточно высокий показатель РК отмечен на дубовых опилках и шелухе гречихи (табл. 2). Необходимо отметить вариабельность морфологии колоний, связанную с биологическими особенностями штаммов и составом субстрата.

Внесение дубовых опилок (50 %) в растительные субстраты во всех вариантах, кроме шелухи гречихи, положительно повлияло на рост штаммов *L. edodes* (рис. 2). По-видимому, мицелиальный рост штаммов сиитакэ стимулируется за счет присутствия дубильных веществ в используемой добавке. Наиболее благоприятное

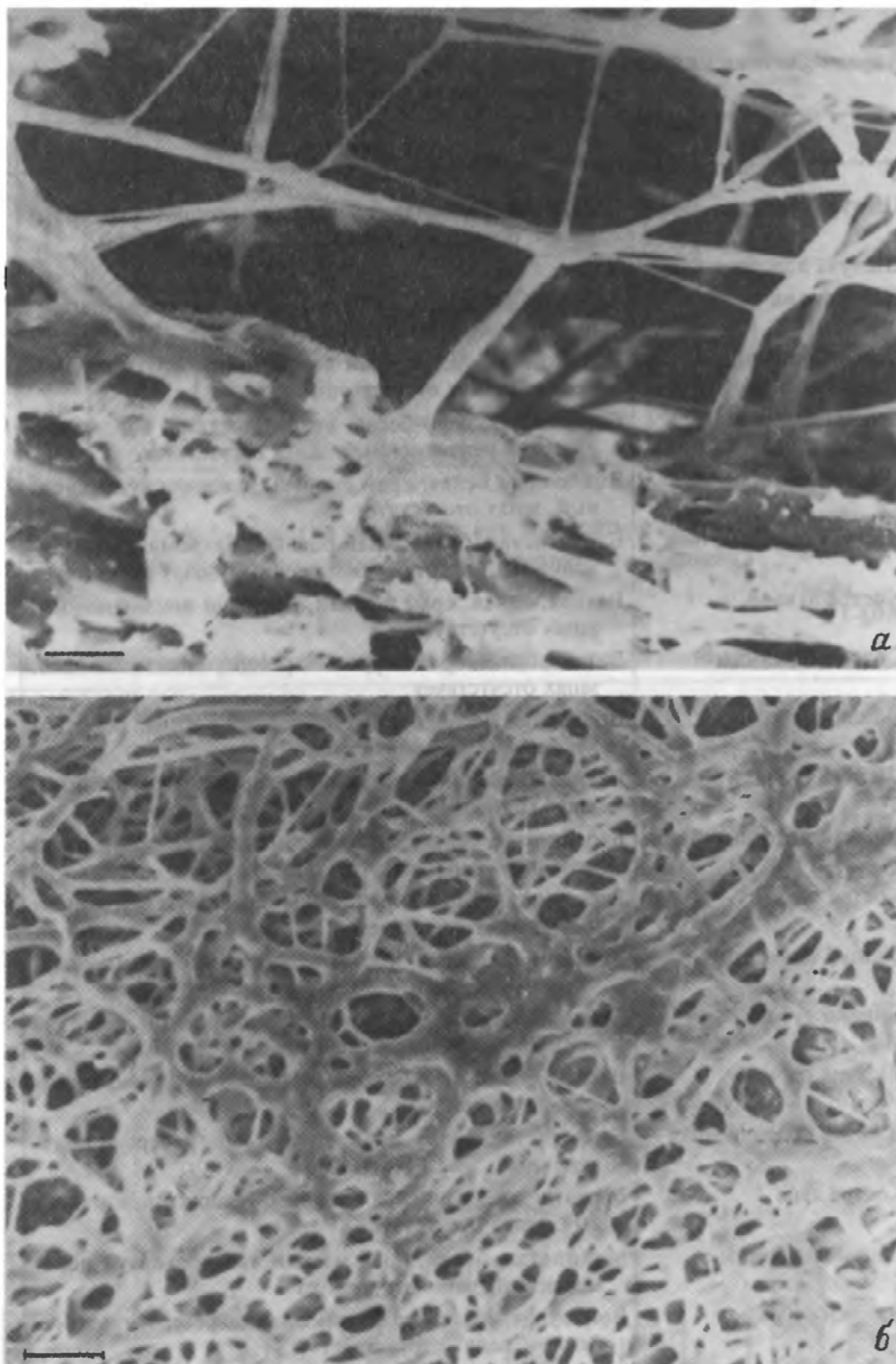


Рис. 3. Стадии роста мицелия *L. edodes* на дубовых опилках.
 а — 10-е, б — 30-е сут.

влияние оказало добавление дубовых опилок к пшеничной соломе. Так, диаметр колоний штаммов 368, 352 и 355 на среде с добавкой опилок возрос на 68—77 % по сравнению с диаметром этих культур на пшеничной соломе, а диаметр колоний штамма 351 увеличился в 4 раза. Диаметр мицелиальных колоний на костре льна с добавкой опилок увеличился на 14—36 % по сравнению с колониями на чистой костре, для смеси подсолнечной шелухи и дубовых опилок это увеличение составило 10—59 % по сравнению с диаметром колоний штаммов на подсолнечной шелухе (рис. 2). Более слабое влияние на изменение диаметра колонии штамма 355 по сравнению с другими штаммами оказала добавка дубовых опилок к костре льна и подсолнечной шелухе.

Дисперсионный анализ данных влияния состава субстрата и биологических особенностей штамма на величину ростового коэффициента культур *L. edodes*

Признаки варьирования	ss	df	σ^2	Критерий Фишера			η^2 , %
				частный	табличный		
					$P_{0.05}$	$P_{0.01}$	
Состав субстрата (А)	5221.2	4	1305.3	75.1	2.4	3.3	39.8
Биологические особенности штамма (В)	3117.1	3	1039.0	59.8	2.8	3.8	23.8
Сочетание (А × В)	2344.7	16	146.5	8.4	1.6	2.0	17.9
Остаточное	2433.7	140	17.4	—	—	—	—

Примечание. σ^2 — дисперсия, η^2 — показатель силы влияния фактора на результативный признак, ss — сумма квадратов отклонений, df — степень свободы.

В результате двухфакторного дисперсионного анализа выяснили, что при $P = 0.01$ степень влияния состава субстрата на ростовой коэффициент составляет 39.8 %, биологических особенностей штамма — 23.8 %, а их сочетание — 17.9 % (табл. 3).

Исследование микроморфологии *L. edodes* на дубовых опилках методом СЭМ показало, что в 1-е сут мицелий сиитаке плотно стелится по поверхности субстрата, затем образует воздушные гифы (рис. 3, а), которые к 30-м сут формируют плотный тяжистый мицелий с многочисленными анастомозами (рис. 3, б).

Таким образом, установлено, что температура 35 °С ингибирует рост мицелия исследованных штаммов *L. edodes*. При температуре 28° ростовой коэффициент у всех штаммов выше, чем при 32 °С. При этом наиболее высокие значения РК штаммов наблюдаются на дубовых опилках и шелухе гречихи, самые низкие — на пшеничной соломе. Добавка 50 % дубовых опилок к растительным субстратам в большинстве случаев способствует увеличению скорости роста сиитаке. Статистически доказано, что количественные показатели, характеризующие рост колонии, зависят от состава субстрата, биологических особенностей штамма и сочетания этих факторов. Методом сканирующей электронной микроскопии изучена микроморфология мицелия *L. edodes* в процессе роста на дубовых опилках.

Список литературы

- Бисько Н. А., Бухало А. С., Вассер С. П. и др. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре. Киев: Наук. думка, 1983. 311 с.
- Зайцев Г. А. Математическая статистика в экспериментальной биологии. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Фалина Н. Н., Маслова Р. А., Андреева С. М. Биосинтез некоторых незаменимых аминокислот в мицелии базидиальных грибов // Продукты биосинтеза высших грибов и их использование. М.; Л.: Наука, 1966. С. 28—31.
- Фомина В. И., Лысенкова А. В. О возможности культивирования гриба *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. // Растит. ресурсы. 1989. Т. 25, вып. 4. С. 588—592.
- Bis'ko N. A., Bilay V. T. The growth of *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. on plant substrates // Intern. Symp. «Production and products of *Lentinus mushroom*» Qingyuan: China, 1994. P. 78.
- Brodziak L., Wazny J. Owocniki *Lentinus edodes* oraz rozlozone podloza hodowlane zrodlem bialka i zwiazkow organicznych // Acta mycol. 1985. Vol. 21, N 1. P. 13—23.
- Chang S. T. The impact on mushroom production and mushroom products // Mushroom biology: the impact on mushroom production and mushroom products. Hong Kong: The chinese University of Hong Kong, 1993. P. 9—35.
- Chihara G. Medical aspects of lentinan isolated from *L. edodes* // I Intern. Congr. «Mushroom biology and mushroom products». Hong Kong, 1993. P. 62.
- Delpech P., Olivier J. M. Cultivation *L. edodes* on straw // Mushroom Sci. 1989. Vol. 12, pt 2. P. 523—530.
- Ito T. Cultivation of *Lentinus edodes* // The biology and cultivation of edible mushroom / Ed. S. T. Chang, W. A. Hayes. New York etc.: Acad. Press, 1978. P. 169—182.

Kalberer P. P. The cultivation of Shii-take (*Lentinus edodes*) on supplemented sawdust // *Mushroom Sci.* 1989. Vol. 12, pt 2. P. 317—325.

Morales P., Martinez-Carrera D., Martinez-Sanchez W. Shiitake cultivation on different substrates in Mexico // *Mycol. neutr. appl.* 1991. N 4. P. 75—81.

Mori K., Toyomasu T., Nanba H., Kuroba H. Antitumor action of fruit bodies of mushroom // *Mushroom Sci.* 1989. Vol. 12, pt 1. P. 653—660.

Przybylowicz P., Donoghue J. Shiitake growers handbook. The art and science of mushroom cultivation. Dubuque: Hunt Publishing company, 1990. 217 p.

Ruiz L. M., Sanchez J. E., Calvo L. A. B. Cultivation of *Lentinus edodes* in tropical Mexico // *Abstr. VIIIth Intern. Mycol. Congr. Canada, 1990.* P. 187.

Semerdziewa M. Morphological observation of some *Pleurotus mycelium* // *Sydowia Ann. Mycol.* 1966. Vol. 19, N 10. P. 250—258.

Siwulski M., Gapinski M. Podloza w uprawie shiitake // *Grzby.* 1991. N 25. P. 15—19.

Su C.-H., Hsu L.-R., Tung T.-C. Application of SE—HPLC on analyzing polysaccharides produced by mushrooms // *Mushroom Sci.* 1991. Vol. 13, pt 1. P. 329—336.

Yang Q. J., Jong S. C. Medicinal mushrooms in China // *Mushroom Sci.* 1989. Vol. 12, pt 1. P. 631—643.

Yaohikawa K., Tsuetaki H. Utilization of citrus-unshiu peel wastes as the primary substrate for edible mushroom cultivations // *Hakkokyaku Kaishi.* 1979. Vol. 57, N 6. P. 467—474.

Институт леса АН Белоруссии

Гомель

Институт ботаники им. Н. Г. Холодного

НАН Украины

Киев

Поступила 11 V 1996

SUMMARY

Lentinus edodes strains growth rates were studied on various substrates such as oak sawdust, buck wheat husk, wheat straw, sunflower husk. Adding of 50 % of oak sawdust to other plant substrates was found in most cases to enhance *L. edodes* mycelium growth. Micromorphology of *L. edodes* growth on oak sawdust was studied under scanning electron microscope.

Рецензент — Н. В. Псурцева

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

УДК 579.22 : 547.29.582.28

© В. Г. Бабицкая, А. А. Малама, Т. В. Филимонова, В. В. Щерба

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛАНИНОВОГО КОМПЛЕКСА,
ОБРАЗУЕМОГО *PHELLINUS ROBUSTUS* И *ALTERNARIA ALTERNATA*BABITSKAYA V. G., MALAMA A. A., FILIMONOVA T. V., SCHERBA V. V.
COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF MELANIN COMPLEXES PRODUCED BY *PHELLINUS*
ROBUSTUS AND *ALTERNARIA ALTERNATA*

Микробные меланины более глубоко изучены у представителей микромицетов из родов *Cladosporium*, *Stemphylium* (Жданова и др., 1985, 1993; Борисюк и др., 1991; Фомина и др., 1995) и *Verticillium* (Тен и др., 1980, 1983; Шевцова и др., 1982, 1983). Однако и теперь исследователи еще далеки от окончательного определения структуры грибных меланинов и полного понимания их биосинтеза (Бриттон, 1986).

Цель настоящей работы — выделить меланиновые пигменты из представителей грибов, относящихся к различным систематическим группам, и изучить их некоторые физико-химические свойства.

В работе использовали *Alternaria alternata* (класс *Deuteromycetes*) и *Phellinus robustus* (класс *Basidiomycetes*). Грибы выращивали в колбах Эрленмейера объемом 250 мл, содержащих 50 мл среды Чапека (для микромицета) и глюкозо-пептонной среды (для макромицета), при температуре 24—26 °С в течение 7—8 сут. Выросший мицелий отделяли фильтрованием, промывали водой и использовали для выделения пигментов. Один из них экстрагировали щелочью с последующим осаждением кислотой и очисткой. При выделении второго, не растворимого в щелочах пигмента учитывали высокую химическую устойчивость меланинов и применяли жесткий длительный кислотный гидролиз. Этим приемом удаляли прочие компоненты грибной биомассы и получали остаток черного цвета. Сырую биомассу (200 г, содержание сухих веществ — 11 %) суспендировали в 1 л водного раствора NaOH и нагревали на кипящей водяной бане в течение 2 ч, после чего биомассу отделяли центрифугированием (6000 g, 30 мин). К супернатанту добавляли HCl при pH 2.0, осадок пигмента отделяли на стеклянном фильтре, промывали водой и высушивали над безводным CaCl₂, затем промывали гексаном, растворяли в 2 %-м NaOH и фильтровали. К фильтрату добавляли HCl, пигмент отделяли центрифугированием и высушивали над безводным CaCl₂. Получали пигмент, растворимый в щелочах и не растворимый в кислотах. Остаток биомассы второй раз экстрагировали щелочью, гидролизовали 20 %-й HCl в течение 6 ч на кипящей водяной бане, дважды обрабатывали щелочью и кислотой аналогично. Негидролизующий остаток промывали водой, ацетоном, гексаном и высушивали.

Поглощение УФ- и видимого света 0.001—0.1 %-ми растворами щелочерастворимого пигмента определяли на спектрофотометре СФ-26. На основании экспериментальных данных рассчитывали коэффициенты экстинкции ($E_{\lambda 465}$ 0.001 %, т. е. поглощение 0.001 %-м щелочным раствором пигмента при длине волны про-

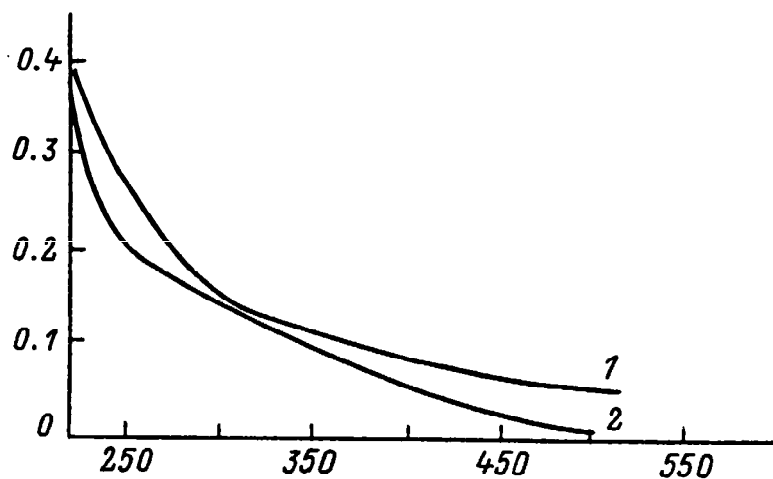


Рис. 1. Спектр поглощения в УФ- и видимой областях 0.001 %-го раствора меланинов *Alternaria alternata* (1) и *Phellinus robustus* (2).

По оси абсцисс — длина волны λ , нм; по оси ординат — оптическая плотность, D.

ходящего света 465 нм и длине кюветы 1 см) и коэффициенты цветности («степень конденсации» E_{465}/E_{665} , т. е. отношение поглощения света при длинах волн 465 и 665 нм (Орлов, 1974; Zink, Fengel, 1988, 1990). Гель-хроматографию проводили на колонке с сефадексом G-75. Готовили 1 %-й раствор щелочерастворимого пигмента в 0.25 %-м растворе LiOH. Раствор пигмента (1.0 мл) наносили на колонку и элюировали 0.1 н раствором LiOH. Оптическую плотность элюата измеряли на фотоэлектроколориметре при длине волны проходящего света 440 нм (Детерман, 1970; Смычкин, Бамбалов, 1980). Образцы пигментов для ИК-спектрофотометрии готовили путем прессования таблеток из КВг с концентрацией пигмента 0.35 % под давлением 7 т/см². Спектры регистрировали на спектрофотометре Specord M 80 (ГДР). Расшифровку спектров проводили по Л. Беллами (1963) и Р. Г. Жбанкову (1964).

Нами установлено, что содержание меланина в клетках грибов составляло 5—8 % от сухой биомассы. Выделенные и высушенные меланины представляли собой

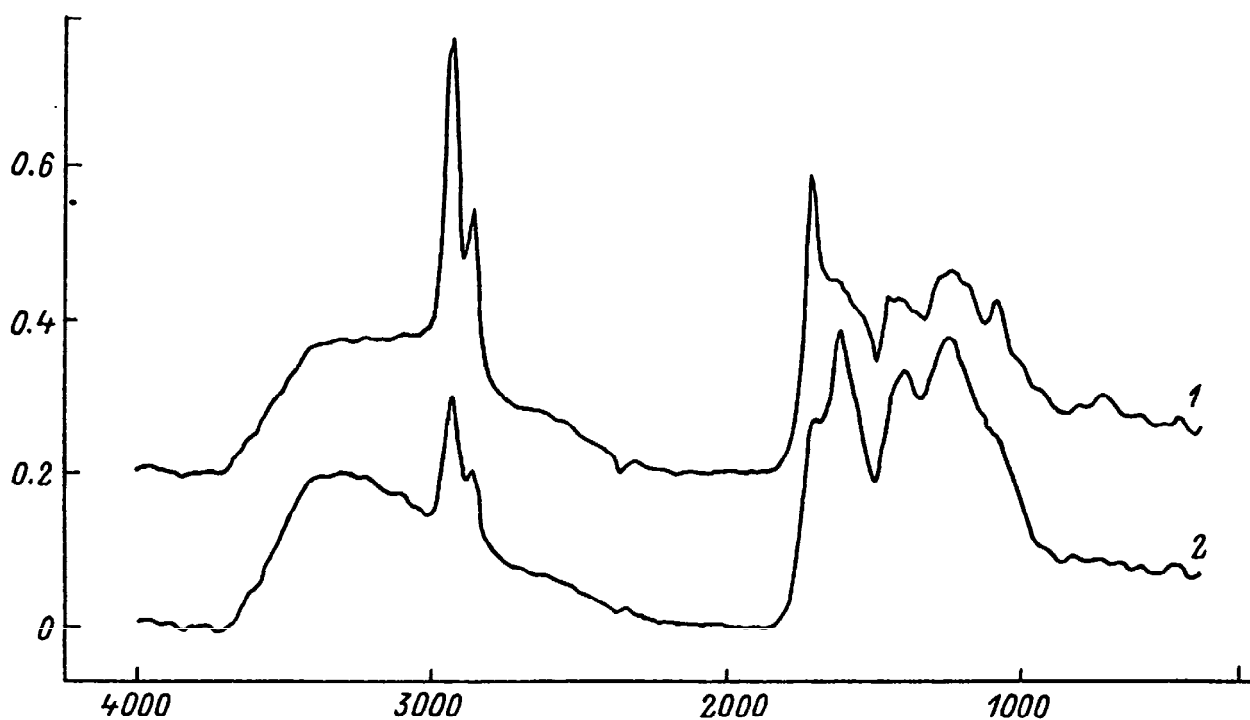


Рис. 2. ИК-спектры щелочерастворимого (1) и щелоченерастворимого (2) меланинов *Alternaria alternata*.

По оси абсцисс — частота ν , см⁻¹; по оси ординат — оптическая плотность, D. То же для рис. 3.

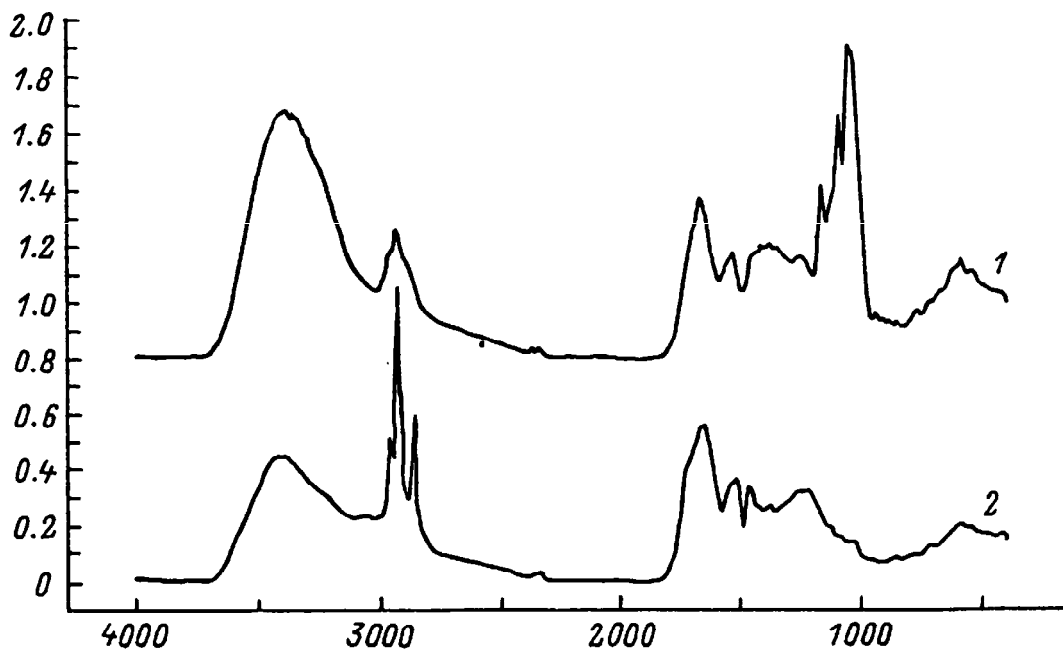


Рис. 3. ИК-спектры щелочерастворимого (1) и щелоченерастворимого (2) меланинов *Phellinus robustus*.

порошки черного (микромизет) и черно-коричневого (макромизет) цвета. Препараты не растворялись в воде и органических растворителях, обесцвечивались окислителями NaOCl , H_2O_2 , бромной водой и KMnO_4 , давали положительную реакцию с FeCl_3 на полифенолы.

Меланины *A. alternata* и *Ph. robustus* — гетеромолекулярные комплексы, которые можно разделить на 4 фракции, аналогичные по растворимости и другим характеристикам 4-м основным группам гумусовых веществ: фульвокислоте, гиматомелановой и гуминовой кислотам, гумусовому углю (гумину) (Малама, Касперович, 1976). Фракция 1, подобно фульвокислоте, растворяется в щелочах и кислотах. Фракция 2, подобно гиматомелановой кислоте, растворяется в щелочах, этаноле и ацетоне, но не растворяется в кислотах. Фракция 3, подобно гуминовой кислоте, растворяется только в щелочах, что соответствует растворимости «классического» меланина. Фракция 4 не растворяется в щелочах, кислотах и органических растворителях, включая хлоруглеводороды.

Фракция 1 меланинов обоих грибов диализуются через целлофан, т. е. ее молекулярная масса составляет несколько сотен дальтон (Да). Согласно гель-хроматографии, фракция 2 *A. alternata* имеет молекулярную массу 10—40 кДа, *Ph. robustus* — 50—70, а фракция 3 — 70—80 и 120—150 кДа соответственно. В дальнейшем мы использовали щелочерастворимые (смесь фракций 2 и 3) и щелоченерастворимые (фракция 4) препараты.

На рис. 1 приведены графики спектров поглощения растворов щелочерастворимых пигментов в УФ- и видимой областях. По данным литературы (Лях, 1981), очищенные препараты меланинов никаких пиков в УФ-части спектра не дают. Аналогичные результаты получены нами и для меланинов, выделенных из *A. alternaria* и *Ph. robustus*. Вместе с тем, несмотря на сходство, щелочерастворимая фракция меланинов макромизета поглощает слабее в видимой области. Меланины исследуемых грибов отличаются и по интенсивности светопоглощения. Если коэффициенты экстинкции меланинов *A. alternata* и *Ph. robustus* близки (0.04—0.06), то коэффициент цветности (степень конденсации) раствора щелочерастворимого препарата макромизета был значительно выше (6.2), чем микромизета (3.6). По числовым значениям коэффициентов очевидно, что растворимый в щелочах пигмент, выделенный из *A. alternata*, так же как некоторые другие «классические» меланины, содержит относительно много алифатических радикалов и в отличие от пигмента *Ph. robustus* меньше ароматических структур.

Оценивая ИК-спектры меланиновых пигментов исследуемых грибов, следует отметить, что ИК-спектры обоих пигментов, выделенных из мицелия *A. alternata*, имеют полосы (максимумы) в следующих областях: 3400—3300 см⁻¹, обусловленные валентными колебаниями водородсвязанных групп ОН и NH; 2920 и 2860 см⁻¹ (СН₂, СН₃ группы); 1710 см⁻¹ (С=О группа в составе кислот, сложных эфиров и кетонов); 1630—1620 см⁻¹ (колебания сопряженных двойных связей С=C и С=О, С=О в составе вторичных амидов); 1400 см⁻¹, обусловленные присутствием амидных и аминных групп, деформационными колебаниями NH групп вторичных амидов, СН₂ в составе алифатических радикалов, СН в соседстве с СООН- и ОН-группами; С=О хинонов; 1250—1230 см⁻¹ (С—О кислотных, сложноэфирных и фенольных групп); 1090 см⁻¹ (С—О углеводных и спиртовых групп). Однако кроме общих черт ИК-спектры пигментов *A. alternata* имеют некоторые отличия. В частности, щелочерастворимый пигмент поглощает также в областях 1552 см⁻¹ (NH вторичных амидов), 1465 см⁻¹ (СН в составе алифатических групп), 1180 см⁻¹ (С—О в составе простых эфиров и третичных амидов). Этот пигмент в областях 2920, 2860, 1710, 1090 см⁻¹ поглощает сильнее, чем нерастворимый в щелочах препарат. На основании указанных отличий можно говорить о том, что щелочерастворимый пигмент содержит больше СН, NH, кислотных и алифатических групп по сравнению с нерастворимым препаратом (рис. 2).

В ИК-спектре не растворимого в щелочах препарата, выделенного из мицелия *Ph. robustus*, имеются сильные полосы поглощения при 2960, 2925, 2855 см⁻¹ и средней интенсивности при 1470, 1380 см⁻¹, соответствующие валентным и деформационным колебаниям метильных и метиленовых групп; сильные полосы при 1680—1660 и 1520 см⁻¹ (валентные колебания С=О и NH групп вторичных амидов) и широкая полоса средней интенсивности в области 3320 см⁻¹ валентных колебаний ассоциированных NH групп во вторичных амидах. В ИК-спектре щелочерастворимого пигмента гриба *Ph. robustus* есть полосы такой же интенсивности при 1680—1660 и 1520 см⁻¹, что является общим для двух пигментов макромицета (рис. 3). Сильная широкая полоса в области 3400—3350 см⁻¹, полосы средней интенсивности в области 2960—2930, 1400 см⁻¹ и сильные полосы при 1160, 1080, 1040 см⁻¹, очевидно, обусловлены углеводами, например амилозой (Жбанков, 1964).

По-видимому, ИК-спектры двух (щелочерастворимого и не растворимого в щелочах) пигментов, выделенных из *A. alternata*, качественно аналогичны. Такая же картина наблюдается в ИК-спектрах двух препаратов, выделенных из *Ph. robustus* (рис. 2 и 3). Возможно, что оба пигмента из микро- и макромицета близки по структуре и им присущи общие этапы на путях биосинтеза макромолекул. Следовательно, эти пигменты можно рассматривать как фракции меланинового комплекса. Однако по его ИК-спектрам можно вычленил следующие различия: лишь для щелочерастворимой фракции меланина *Ph. robustus* характерны сильные полосы поглощения при 3400, 1160—1080 и 1040 см⁻¹. По мнению исследователей (Pridham, Woodhead, 1977), реальное идентификационное значение имеет только полоса поглощения при 1600 см⁻¹, присущая сопряженной хиноидной структуре. У щелочерастворимой фракции («классический» меланин) микромицета эта полоса несколько сдвинута — ~1700 см⁻¹.

На основании различий, выявленных в меланиновых комплексах по электронным спектрам, молекулярной массе, оптическим свойствам можно предположить, что темноокрашенные пигменты, синтезируемые микромицетом *A. alternata* и макромицетом *Ph. robustus*, отличаются по своей структуре и могут быть отнесены к разным типам меланинов.

Список литературы

- Беллами Л. Инфракрасные спектры сложных молекул. М.: Наука, 1963. 250 с.
Борисюк Л. Г., Харатьян Е. Ф., Жданова Н. Н. Локализация и динамика накопления меланина в клетках *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) de Vries // Микробиол. журн. 1991. Т. 53, № 6. С. 10—16.

- Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.
- Детерман Г. Гель-хроматография. М.: Мир, 1970. 282 с.
- Жбанков Р. Г. Инфракрасные спектры целлюлозы и ее производных. Минск: Наука и техника, 1964. 137 с.
- Жданова Н. Н., Степаниченко Н. Н., Василевская А. И. и др. О природе меланиновых пигментов грибов родов *Cladosporium* Link ex Fries и *Stemphylium* Wallroth // Микробиол. журн. 1985. Т. 47, № 6. С. 43—49.
- Жданова Н. Н., Мележик А. В., Школьный А. Т. и др. Получение и характеристика меланина гриба *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) de Vries // Микробиол. журн. 1993. Т. 55, № 1. С. 79—83.
- Малама А. А., Касперович Т. В. Изучение пигментов грибов *Microsporum canis* и *Trichophyton rubrum* // Прикл. биохимия и микробиология. 1976. Т. 10, вып. 4. С. 442—445.
- Орлов Д. С. Гумусовые кислоты почв. М.: Изд-во МГУ, 1974. 333 с.
- Смычкин Т. П., Бамбалов Н. Н. Гель-хроматография гуматов лития, натрия, калия // Вестн АН Беларуси. 1980. № 2. С. 66—68.
- Тен Л. Н., Степаниченко Н. Н., Шевцова В. М. и др. Метаболиты патогенного гриба *Verticillium dahliae* // Химия природных соединений. 1980. № 3. С. 393—397.
- Тен Л. Н., Степаниченко Н. Н., Мухамеджанов С. З. и др. Действие трициклазола на биосинтез меланина у некоторых грибов рода *Verticillium* // Химия природных соединений. 1983. № 3. С. 401—402.
- Шевцова В. М., Касьяненко А. Г., Тен Л. Н. и др. Генетика возбудителя вилта хлопчатника *Verticillium dahliae* Kleb. // Генетика. 1982. Т. 18, № 11. С. 1868—1877.
- Шевцова В. М., Тен Л. Н., Степаниченко Н. Н. Генетико-биохимическое изучение меланиногенеза у *Verticillium nigrescens* Pethybridge // Изв. АН ТаджССР. 1983. № 2. С. 9—15.
- Pridham J. B., Woodhead W. S. The biosynthesis of melanin in *Alternaria* // Phytochemistry. 1977. N 16. P. 903—906.
- Zink P., Fengel D. Studies on the colouring matter of the bluestaining fungi // Holzforschung. 1988. Bd 44, N 3. S. 163—168.
- Zink P., Fengel D. Studies on the colouring matter of bluestaining fungi. P. 1. General characterization and associated compounds // Holzforschung. 1988. Bd 42, N 4. S. 217—220.
- Wheeler M. H., Bell A. A. Melanins and their importance in pathogenic fungi // Current topics in medical mycology. Berlin: Springer Verlag, 1987. Vol. 2. P. 338—387.

Институт микробиологии АН Белоруссии
Минск

Поступила 28 III 1997

SUMMARY

Melanin complexes produced by two fungal species belonging to different systematic groups were studied. Electronic spectra and molecular masses of that the structure of two melanins is also different and they belong to different types.

Рецензент — Н. П. Елинов

УДК 579.222 : 547.915 : 582.28

© А. Н. Капич, Т. С. Гвоздкова

СОДЕРЖАНИЕ В ГРИБАХ ПРОДУКТОВ ПЕРЕКИСНОГО ОКИСЛЕНИЯ ЛИПИДОВ, РЕАГИРУЮЩИХ С ТИОБАРБИТУРОВОЙ КИСЛОТОЙ

KAPICH A. N., GVOZDKOVA T. S. CONTENT OF LIPID PEROXIDATION PRODUCTS REACTING WITH THIOBARBITURIC ACID IN FUNGI

Процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) играют важную роль в жизнедеятельности самых разнообразных организмов. В наибольшей степени эти процессы изучены у животных и человека. Появляется все больше работ, посвященных изучению процессов ПОЛ у растений. Что касается грибов, то у них эти процессы до сих пор практически не исследованы. Вместе с тем есть все основания предполагать, что реакции ПОЛ могут активно протекать в мицелии грибов и играть у них не менее важную роль, чем у высших эукариот.

Например, установлено, что продукты циклооксигеназного окисления некоторых эйкозаполиеновых кислот имеют важное значение для развития грибов и, кроме того, выступают в качестве элиситоров защитных реакций у растений при их взаимодействии с фитопатогенными грибами (Kapich, 1995; Kock, 1995; Ильинская и др., 1996). По мнению Е. П. Феофиловой с соавторами (1987), свободнорадикальное окисление липидов может выполнять роль регулятора роста и деления клеток у грибов. Недавно было показано (Moep, Hammel, 1994), что марганецзависимая пероксидаза ксилотрофного базидиального гриба, вызывающего белую гниль древесины — *Phanerochaete chrysosporium*, способна инициировать ПОЛ ненасыщенных жирных кислот и эта система окислительно расщепляет нефенольные и фенольные модельные соединения лигнина. Таким образом, получила подтверждение выдвинутая нами гипотеза о том, что деградация лигнина может быть усилена радикалами пероксидов липидов, которые образуются грибами в ходе перекисного окисления их высоко ненасыщенных мембранных липидов (Капич и др., 1990; Капич, 1993; Капич, Шишкина, 1995а).

Наиболее простым и широко используемым способом оценки активности ПОЛ является тест с тиобарбитуровой кислотой (ТБК-тест). В основе метода лежит определение окрашенного продукта, который имеет максимум поглощения в красной области видимого спектра при 532 нм и образуется в результате взаимодействия двух молекул ТБК с одной молекулой малонового диальдегида (МДА) — одного из вторичных продуктов ПОЛ (Каган и др., 1986). При этом измеряют сумму МДА, изначально присутствующего в биологическом материале и образующегося непосредственно во время анализа, например при нагревании пробы в кислой среде (Костюк, Потапович, 1984). В настоящее время установлено (Каган и др., 1986), что цветную реакцию с ТБК дает не только МДА, но и многие другие карбонильные соединения, образующиеся в ходе ПОЛ. Поэтому суммарно их называют ТБК-активные продукты (ТБК-АП).

Данный метод известен во многих модификациях, которые были разработаны для определения содержания продуктов ПОЛ в организме человека и животных

(в основном в сыворотке крови) (Bird, Draper, 1984; Каган и др., 1986; Андреева и др., 1988; Швецова и др., 1990). Предложены различные варианты этого метода для определения активности ПОЛ в растениях (Мерзляк и др., 1978; Лукаткин, Голованова, 1988). Исследования активности процессов ПОЛ в грибах с использованием ТБК-теста только начинаются (Капич, Шишкина, 1995б). Целью настоящей работы была оптимизация модификаций ТБК-теста для определения содержания продуктов ПОЛ в гомогенатах мицелия и липидах грибов и использование данного метода для сравнительного определения активности процессов ПОЛ у грибов разных систематических, экологических и физиологических групп.

В работе использовали грибы, полученные из Всероссийской коллекции микроорганизмов (2 штамма), коллекции культур высших базидиомицетов Института ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины (1), коллекции культур высших базидиомицетов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (2), коллекции чистых культур микроорганизмов Института микробиологии НАН Белоруссии (8). Девять штаммов грибов выделил и идентифицировал А. Н. Капич. Мицелий ксилотрофных базидиомицетов выращивали в глубинной культуре на глюкозо-пептонной среде (Капич, 1995), зигомицеты — на глюкозо-пептонной среде с повышенным содержанием глюкозы (50 г/л), аскомицеты — на среде Чапека (Методы..., 1982). Мицелий отделяли от культуральной жидкости на плотной нейлоновой ткани и с целью предотвращения процессов автоокисления липидов быстро замораживали жидким азотом. Для приготовления гомогенатов навески замороженного мицелия соответствующих видов грибов брали из такого расчета, чтобы содержание сухих веществ в них составляло 0.5 г, для чего предварительно определяли влажность мицелия. Мицелий растирали на холоду в ступке с промытым кварцевым песком, ресуспендируя в 10 мл 0.05М трис-НСI буфера (рН 7.4). Липиды экстрагировали из мицелия смесью хлороформ : метанол : вода (1 : 2 : 0.8) по методу Блайя и Дайэра (Кейтс, 1975) и хранили в виде хлороформенных растворов. При определении содержания ТБК-АП в гомогенатах и липидах мицелия грибов за основу был взят известный метод, согласно которому реакцию с ТБК проводят в присутствии трихлоруксусной кислоты (ТХУ) (Капич, 1995). Спектры поглощения ТБК-АП продуктов регистрировали на спектрофотометре UV-VIS Specord M40 (Германия). Содержания ТБК-АП продуктов ПОЛ выражали в пересчете на МДА, для чего определяли величину оптической плотности при 532 нм, а в расчетах использовали коэффициент молярной экстинкции $1.56 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1}\text{cm}^{-1}$.

Как нами было показано ранее, реакции ПОЛ могут играть существенную роль в жизнедеятельности дереворазрушающих грибов (Капич, Шишкина, 1995а, 1995б), у которых линолевая кислота является преобладающей в их жирнокислотном составе (Капич и др., 1990), ее содержание, как правило, достигает 50 % и более от общей суммы жирных кислот. Поэтому разработку способа определения содержания ТБК-АП в мицелии грибов проводили на модели ксилотрофных базидиомицетов. Ранее нами был предложен метод анализа ТБК-АП при определении антиокислительной активности в спиртовых экстрактах мицелия грибов на модели окисления линолевой кислоты (Капич, 1995). Именно этот метод был взят за основу при анализе ТБК-АП в мицелии базидиомицетов. Поскольку содержание ТБК-АП в гомогенатах мицелия до этого не определяли, вначале необходимо было найти оптимальные соотношения мицелия и буфера для приготовления таких гомогенатов, определить необходимые количества гомогената, в которых можно было бы выявлять ТБК-АП, а также подобрать состав реакционной смеси, позволяющий получать стабильные результаты.

В предварительных экспериментах нами было установлено, что содержание ТБК-АП в мицелии ксилотрофных базидиомицетов невелико, в связи с чем необходимо было готовить довольно концентрированные гомогенаты. Для анализа использовали нецентрифугированный (нативный) и центрифугированный при 5000 об/мин в течение 10 мин (бесклеточный) гомогенаты. Нами показано, что для успешного определения ТБК-АП в гомогенатах мицелия грибов в реакционную

смесь необходимо вносить раствор додецилсульфата натрия, без которого в ряде случаев формировались стойкие мутные растворы, не просветляющиеся даже после длительного центрифугирования. В целом для определения ТБК-АП в гомогенатах мицелия была разработана следующая модификация метода: к 0.2 мл гомогената мицелия добавляли 0.2 мл 8 %-го раствора додецилсульфата натрия, 1.5 мл 20 %-го раствора ТХУ и 1.5 мл 0.8 %-го раствора ТБК (рН 7.4). В контроле вместо гомогената вносили 0.2 мл 0.05М раствора трис-НСI буфера (рН 7.4). Пробы выдерживали в течение 30 мин на кипящей водяной бане, затем пробирки охлаждали и центрифугировали при 3000 об/мин в течение 10 мин для удаления частиц, образующих муть в образце, после чего определяли оптическую плотность растворов при 532 нм.

В табл. 1 представлены данные о содержании ТБК-АП в мицелии ксилотрофных базидиомицетов, рассчитанные на основе анализа нативных и бесклеточных гомогенатов. Как видно, при использовании нативных гомогенатов расчетные данные были значительно выше.

Известно, что ТБК-тест является весьма неспецифичным (Каган и др., 1986). С ТБК реагируют насыщенные, ненасыщенные и ароматические альдегиды, муравьиная кислота, β -формилпируват, глицеральдегид, гидроксилфурфураль, сахароза, пиримидины и другие соединения, которые могут присутствовать в гомогенатах мицелия. С другой стороны, при нагревании проб на водяной бане, которое необходимо для осуществления ТБК-теста, возможно образование карбонильных соединений не только из промежуточных продуктов ПОЛ (например, из гидропероксидов липидов), но и из неокисленных липидов мицелия, содержащих полиненасыщенные жирные кислоты. Для того чтобы исключить эту возможность, мы добавляли антиоксидант — 3,5-дитрет-бутил-4-гидрокситолуол (ионол) — по 0.1 мл 0.01 %-го раствора в этаноле в каждую пробирку с реакционными смесями для анализа содержания ТБК-АП в гомогенатах мицелия. Внесение ионола существенно снижало образование ТБК-АП при проведении данного теста. Средняя оптическая плотность для бесклеточных гомогенатов мицелия *P. chrysosporium* БИМ-F110 составляла $D_{532} = 0.11$, что соответствовало содержанию ТБК-АП — 246.8 нмоль МДА/г сухого мицелия, а для нативных гомогенатов — $D_{532} = 0.12$, соответственно содержание ТБК-АП — 269.2 нмоль МДА/г сухого мицелия. Эти показатели оказались весьма близкими. Поскольку использование нативных гомогенатов методически весьма неудобно (трудно отбирать однородные образцы), дальнейшие исследования проводили только с использованием бесклеточных гомогенатов.

В последующих экспериментах, проведенных с мицелием некоторых других ксилотрофных базидиомицетов при осуществлении ТБК-теста в присутствии антиоксиданта, мы установили, что содержание продуктов ПОЛ в мицелии составляет у *Coriolus versicolor* M107 и *Laetiporus sulphureus* M131 258.0 и 224.4 нмоль МДА/г сухого мицелия соответственно, т. е. находится на том же уровне, что и в мицелии *Phanerochaete chrysosporium* БИМ-F110.

Для того чтобы иметь представление о суммарном накоплении продуктов ПОЛ, и следовательно об общем развитии процессов ПОЛ, ТБК-тест целесообразно

Таблица 1

Содержание ТБК-АП ПОЛ в мицелии ксилотрофных базидиомицетов

Культура гриба	Вид гомогената	Содержание ТБК-АП	
		нмоль МДА/г влажного мицелия	нмоль МДА/г сухого мицелия
<i>Pleurotus ostreatus</i> M105	Нативный	58.8	544.9
	Бесклеточный	25.9	239.7
<i>Phanerochaete chrysosporium</i> БИМ-F110	Нативный	39.7	435.9
	Бесклеточный	31.8	348.7

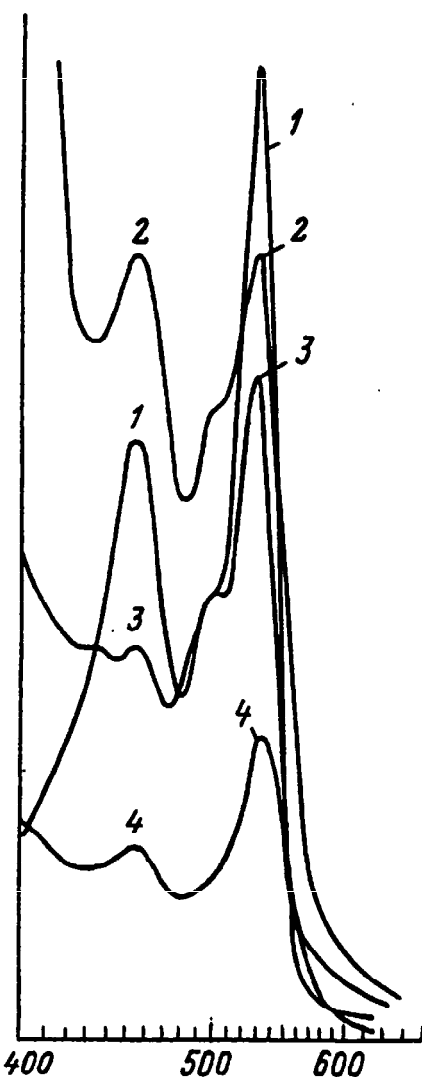
проводить все же в отсутствие антиоксиданта. В связи с этим принципиальным является вопрос о том, в какой степени происходит окислительное разрушение полиненасыщенных жирных кислот, и в частности линолевой кислоты, с образованием ТБК-АП при проведении ТБК-теста в этих условиях.

Для решения этого вопроса были проведены специальные модельные эксперименты. Готовили модельную смесь, содержащую 2 мл этанола, 2.05 мл 2.5 %-го раствора неокисленной линолевой кислоты в этаноле, 4 мл 0.05 М фосфатного буфера (рН 7.0) и 1.95 мл дистиллированной воды. В первом варианте для анализа ТБК-АП использовали данную смесь, окислявшуюся в термостате при 40 °С в течение 6 сут. Во втором варианте для анализа ТБК-АП использовали ту же свежеприготовленную смесь. Параллельно был поставлен третий вариант, где в модельную смесь вместо 2 мл этанола вносили 2 мл спиртового раствора ионола (0.05 мг/мл). В этом случае модельную смесь также инкубировали в течение 6 сут в термостате, как и в первом варианте; ТБК-тест проводили в отсутствие ионола.

Как оказалось, продукты ПОЛ обнаруживаются только в первом варианте, где D_{532} составляло 0.43—0.47, тогда как во втором и третьем вариантах ТБК-АП не выявлялись. Очевидно, что при проведении ТБК-теста в отсутствие антиоксиданта ТБК-АП представлены только продуктами перекисного окисления линолевой кислоты (вариант 1), тогда как неокисленная линолевая кислота при инкубации на водяной бане в течение 30 мин не успевает окислиться до ТБК-АП (вариант 2). Внесение антиоксиданта в модельную систему (вариант 3) блокирует автоокисление линолевой кислоты при ее инкубации в течение 6 сут в термостате. Таким образом, при проведении анализа ТБК-АП в липидах, содержащих в качестве основной полиненасыщенной жирной кислоты линолевою, антиоксидант можно не добавлять. Вместе с тем остается открытым вопрос о том, будут ли неокисленные липиды претерпевать окислительные изменения и в какой мере при проведении ТБК-теста, когда в системе изначально присутствуют также и окисленные липиды.

Поскольку, как уже отмечалось, кроме МДА ряд низкомолекулярных соединений также могут образовывать окрашенные комплексы с ТБК, многие авторы считают (Каган и др., 1986; Швецова и др., 1990), что исследование клеточных веществ только неполярной природы позволяет существенно повысить специфичность анализа. Поэтому дальнейшие исследования проводили с липидами, выделенными из мицелия грибов. Как оказалось, при анализе ТБК-АП в липидах мицелия додецилсульфат натрия при проведении ТБК-теста можно не добавлять. Липиды для анализа брали в виде хлороформных растворов в таком количестве, чтобы их содержание в каждой пробирке составляло 20 мг. Хлороформ удаляли в токе азота, после чего липиды растворяли в 0.4 мл этанола, добавляли 1.5 мл 20 %-го раствора ТХУ и 1.5 мл 0.8 %-го ТБК, после чего образцы выдерживали на водяной бане и определяли ТБК-АП обычным путем.

На рисунке представлены спектры поглощения хромофоров, полученных при взаимодействии ТБК с окисленной линолевой кислотой (вариант 1 модельных экс-



Спектры поглощения хромофоров, полученных при взаимодействии ТБК с окисленной линолевой кислотой (1) и липидами мицелия грибов *Piptorus betulinus* M117 (2), *Laetiporus sulphureus* M131 (3) и *Panus tigrinus* ИБК-131 (4).

По оси абсцисс — длина волны λ , нм; по оси ординат — оптическая плотность D .

периментов) и с липидами мицелия некоторых ксилотрофных базидиомицетов. Спектры поглощения пигментов, образующихся при реакции ТБК с продуктами окисления линолевой кислоты (кривая 1), имеют два пика: первый — в области 456 нм и второй, основной, — при 532 нм. У последнего пика наблюдается также небольшое «плечо» в области 497—499 нм. Спектры поглощения хромофоров, полученных при взаимодействии ТБК с липидами мицелия ксилотрофных базидиомицетов, также имеют два основных максимума поглощения в этой области: первый — при 453—457 нм и второй, основной максимум поглощения, — при 532—533 нм. Последний пик во всех случаях также имел «плечо» в области 496—499 нм. Кроме того, наблюдались также максимумы поглощения в области, лежащей ниже 400 нм. Они обусловлены, по-видимому, какими-то неидентифицированными метаболитами липидной природы либо продуктами их взаимодействия с ТБК. В любом случае эти пики не препятствовали определению ТБК-АП при 532 нм. Таким образом, основной пик по положению максимума и форме спектра близок к пику, который дают ТБК-АП окисления линолевой кислоты. Следовательно, с определенной долей уверенности можно говорить о том, что поглощение ТБК-АП при 532 нм у грибов обусловлено присутствием продуктов перекисного окисления полиненасыщенных жирных кислот, и в первую очередь линолевой кислоты, преобладающей у ксилотрофных базидиомицетов, что в свою очередь подтверждает возможность использования ТБК-теста для оценки активности процессов ПОЛ у грибов.

Следует отметить, что в спектрах поглощения хромофоров, полученных при взаимодействии ТБК с липидами грибов, пик в области 453—457 нм является более выраженным, чем у пигментов, образующихся при реакции ТБК с продуктами окисления чистой линолевой кислоты. В ТБК-АП липидов мицелия некоторых ксилотрофных базидиомицетов возбудителей бурой гнили древесины величина интерферирующего пика в этой области была весьма значительной (как, например, у *Piptoporus betulinus* M117 и *Leucogyrophana pinastri* 016), а у *Gloeophyllum sepiarium* ВКМ F-708 этот пик был основным. Данный пик, по-видимому, обусловлен главным образом присутствием пигментов, образующихся при взаимодействии ТБК с альдегидами различных классов и некоторых других соединений (Каган и др., 1986). Такие соединения могут являться как продуктами ПОЛ, так и не иметь никакого отношения к этим процессам (Мерзляк и др., 1978; Bird, Draper, 1984; Каган и др., 1986). Поэтому оценка активности ПОЛ по поглощению ТБК-АП в области 532 нм является более адекватной.

В табл. 2 приведены данные содержания жирорастворимых ТБК-АП в липидах и в мицелии грибов разных таксономических групп. В последнем случае в расчетах учитывали общее содержание веществ липидной природы в мицелии. Изученные нами грибы класса *Zygomycetes* обладали довольно высоким содержанием жирорастворимых ТБК-АП и в липидах, и в мицелии. Это, по-видимому, связано с тем, что многие из этих грибов, в частности представители рода *Mortierella*, обладают способностью активно образовывать полиненасыщенные жирные кислоты, в том числе и эйкозаполиеновые (Yamada et al., 1987). Как известно (Каган и др., 1986), эти кислоты в наибольшей степени подвержены реакциям ПОЛ.

Среди грибов класса *Ascomycetes* высокое содержание ТБК-АП в липидах отмечено у *Neurospora crassa* В1. Однако следует отметить, что в связи с присутствием в липидах этого гриба каротиноидов, имеющих максимумы поглощения в области 450—500 нм, результаты анализа ТБК-АП здесь могут быть существенно завышены. Содержание жирорастворимых ТБК-АП в мицелии у изученных нами аскомицетов было в целом ниже, чем у зигомицетов.

Грибы класса *Deuteromycetes* существенно различались между собой по содержанию ТБК-АП в липидах и мицелии. Относительно высокий уровень ТБК-АП в липидах был зарегистрирован у *Alternaria alternata* БИМ-F119 и *Aspergillus terreus* БИМ-F17. У второго отмечалось также высокое содержание жирораство-

Определение содержания жирорастворимых ТБК-АП ПОЛ у грибов разных групп

Культура гриба	Содержание жирорастворимых ТБК-АП	
	нмоль МДА/г липидов	нмоль МДА/г сухого мицелия
Класс <i>Zygomycetes</i>		
<i>Cunninghamella japonica</i> ВКМФ-1205 (+)	215.8	31.7
<i>Mortierella alpina</i> 521	368.4	33.9
Класс <i>Ascomycetes</i>		
<i>Chaetomium megalocarpum</i> БИМ-F97	272.5	4.1
<i>Neurospora crassa</i> В1	577.7	21.4
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> БИМ-F4	299.7	15.2
Класс <i>Deuteromycetes</i>		
<i>Alternaria alternata</i> БИМ-F119	300.8	14.4
<i>Aspergillus oryzae</i> БИМ-F172	148.2	6.2
<i>A. terreus</i> БИМ-F17	386.9	41.0
<i>Penicillium verruculosum</i> БИМ-F122	125.3	15.2
Класс <i>Basidiomycetes</i>		
Буряя гниль		
<i>Gloeophyllum sepiarium</i> ВКМФ-708	212.6	20.1
<i>Laetiporus sulphureus</i> М131	395.9	77.8
<i>Leucogyrophana pinastri</i> 016	588.6	32.3
<i>Piptoporus betulinus</i> М117	305.2	33.8
Белая гниль		
<i>Fomes fomentarius</i> М71	139.5	15.4
<i>Ganoderma lucidum</i> М148	319.4	22.4
<i>Inonotus obliquus</i> 0170	141.7	10.6
<i>Panus tigrinus</i> ИБК-131	158.1	14.2
<i>Phellinus robustus</i> М166	305.2	16.5
<i>Schizophyllum commune</i> М14	74.1	11.8

римых ТБК-АП в мицелии, тогда как у представителя рода *Aspergillus* — *A. oryzae* БИМ-F172 этот показатель находился на очень низком уровне.

Высокое содержание жирорастворимых ТБК-АП в липидах и в мицелии отмечено у большинства ксилотрофных базидиомицетов, вызывающих бурюю гниль древесины (*Laetiporus sulphureus* М131, *Leucogyrophana pinastri* 016 и *Piptoporus betulinus* М117). Среди ксилотрофных базидиомицетов белой гнили преобладали грибы с низким содержанием жирорастворимых ТБК-АП — *Fomes fomentarius* М71, *Inonotus obliquus* 0170, *Panus tigrinus* ИБК-131, и *Schizophyllum commune* М14. Как было показано нами ранее (Капич, Шишкина, 1992; Капич, 1995), эти грибы содержат повышенные количества антиоксидантов, которые ограничивают развитие процессов ПОЛ, и следовательно накопление ТБК-АП. Следовательно, тест с ТБК может оказаться полезным не только при оценке развития процессов ПОЛ в мицелии, но и при поиске грибов — потенциальных продуцентов антиоксидантов.

Сравнением результатов определения содержания ТБК-АП в мицелии, рассчитанных на основе данных, полученных при использовании гомогенатов и липидов мицелия, показано, что для липидов мицелия получаются значения на порядок меньшие, чем для гомогенатов. По-видимому, это связано с тем, что большинство продуктов ПОЛ, реагирующих с ТБК, в том числе и МДА, являются гидрофильными и теряются при экстракции липидов. Таким образом, для получения более полной картины о развитии процессов ПОЛ у разных видов грибов целесообразно одновременно проводить определение содержания ТБК-АП как в гомогенатах, так и в липидах мицелия.

Список литературы

- Андреева Л. И., Кожемякин Л. А., Кишкун А. А. Модификация метода определения перекисей липидов в тесте с тиобарбитуровой кислотой // Лаб. дело. 1988. № 11. С. 41—43.
- Ильинская Л. И., Чаленко Г. И., Авдюшко С. А. Влияние продуктов циклооксигеназного окисления арахидоновой кислоты на взаимодействие картофеля с возбудителем фитофтороза // Прикл. биохимия и микробиология. 1996. Т. 32, вып. 3. С. 340—345.
- Каган В. Е., Орлов О. Н., Прилипко Л. Л. Проблема анализа эндогенных продуктов перекисного окисления липидов // Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. Сер. Биофизика. 1986. Т. 18. С. 1—134.
- Капич А. Н. Биосинтетическая активность ксилотрофных базидиомицетов: основные особенности и их адаптационная значимость. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 35 с.
- Капич А. Н. Антиокислительная активность экстрактов мицелия ксилотрофных базидиомицетов // Микол. и фитопатол. 1995. Т. 29, вып. 5—6. С. 35—40.
- Капич А. Н., Романовец Е. С., Войт С. П. Содержание липидов в мицелии дереворазрушающих базидиомицетов и их жирнокислотный состав // Микол. и фитопатол. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 51—56.
- Капич А. Н., Шишкина Л. Н. Антиоксидантные свойства дереворазрушающих базидиомицетов // Микол. и фитопатол. 1992. Т. 26, вып. 6. С. 486—492.
- Капич А. Н., Шишкина Л. Н. Сопряжение перекисного окисления липидов мицелия ксилотрофных базидиомицетов с деградацией лигнина (гипотеза) // Докл. АН Беларуси. 1995а. Т. 39, вып. 5. С. 63—66.
- Капич А. Н., Шишкина Л. Н. Перекисное окисление липидов и его регуляция в мицелии ксилотрофных базидиомицетов // Микробиология. 1995б. Т. 64, вып. 3. С. 266—271.
- Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.
- Костюк В. А., Потапович А. И. Анализ некоторых методов определения продуктов перекисного окисления липидов // Кислородные радикалы в химии и биологии. Минск: Наука и техника, 1984. С. 49—53.
- Лукаткин А. С., Голованова В. С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений // Физиология растений. 1988. Т. 35, вып. 4. С. 773—780.
- Мерзляк М. Н., Погосян С. И., Юферова С. Г. и др. Использование 2-тиобарбитуровой кислоты при исследовании перекисного окисления липидов в тканях растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1978. Вып. 9. С. 86—94.
- Методы экспериментальной микологии: Справочник / Под ред. В. И. Билай. Киев: Наук. думка, 1982. 550 с.
- Феофилова Е. П., Бурлакова Е. Б., Кузнецова Л. С. Значение реакций свободнорадикального окисления в регуляции роста и липидообразования эукариотных и прокариотных организмов // Прикл. биохимия и микробиология. 1987. Т. 23, вып. 1. С. 3—13.
- Швецова М. М., Затолокин В. Д., Казначеев Н. Н., Лукьянчиков Г. Ф. Метод оценки перекисного окисления липидов в биологическом субстрате // Лаб. дело. 1990. № 1. С. 27—29.
- Bird R. P., Draper H. H. Comparative studies on different methods of malonaldehyde determination // Meth. Enzymol. 1984. Vol. 105. P. 299—305.
- Капич А. Н. Eicosanoids in basidiomycetous fungi // Eicosanoids and their precursors in fungi. Bloemfontein: UOFS, 1995. P. 11.
- Koch J. L. F. The presence of eicosanoids in fungi — an overview // Eicosanoids and their precursors in fungi. Bloemfontein: UOFS, 1995. P. 4—5.
- Moен M. A., Hammel K. E. Lipid peroxidation by the manganese peroxidase of *Phanerochaete chrysosporium* is the basis for phenanthrene oxidation by the intact fungus // Appl. Environ. Microbiol. 1994. Vol. 60, N 6. P. 1956—1961.
- Yamada H., Shimizu S., Shinmen Y., Kawashima H., Akimoto K. Production of arachidonic acid and eicosapentaenoic acid by microorganisms // J. Amer. Oil. Chem. Soc. 1987. Vol. 64, N 9. P. 1254.

Институт микробиологии НАН Белоруссии
Минск

Поступила 3 XI 1997

SUMMARY

Modified methods for determination of lipid peroxidation products in lipid and mycelium of fungi were developed. Content of such products reacting with thiobarbituric acid was estimated for some zygomycetous, ascomycetous, deuteromycetous and xylophilic basidiomycetous fungi.

Рецензент — Н. П. Елинов

ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4 : 633.11 : 582.288.45

© Г. П. Кононенко, Л. С. Малиновская, Е. А. Пирязева, Н. А. Соболева

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ТОКСИГЕННОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ФУЗАРИОЗА
ВСХОДОВ ПШЕНИЦЫ В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИKONONENKO G. P., MALINOVSKAYA L. S., PIRJAZEVA E. A., SOBOLEVA N. A.
SPECIES CONTENT AND TOXIGENESITY OF WHEAT SEEDLING FUSARIOSIS AGENTS IN
MOSCOW REGION

Фузариоз всходов озимых зерновых культур — широко распространенное заболевание, известное под названием «снежной плесени». Болезнь проявляется ранней весной, сразу после таяния снега и приводит к изреживанию посевов или к гибели целых участков с образованием на полях характерных плешей.

С биохимической точки зрения итог развития заболевания в каждом конкретном случае зависит от реально складывающегося соотношения возможностей грибов, атакующих растение, и защитной ответной реакции растения. Механизм разрешения этой ситуации остается до сих пор неясным из-за слабой изученности той и другой сторон процесса. Исследований эндогенной и индуцированной защитной системы активно растущих всходов на воздействие грибов не проводилось. Существует лишь небольшая серия финских исследователей, которые выявили существование корреляции между устойчивостью всходов зерновых культур к «снежной плесени» и содержанием в тканях растений замещенных 2(3)-бензоксазолинона, способных полностью останавливать рост возбудителя болезни — гриба *Fusarium nivale* (Virtanen, Nietala, 1955; Virtanen et al., 1956).

Вопрос о видовом составе возбудителей до сих пор не является столь определенным и однозначным. Принято считать, что возбудителями являются факультативные паразиты из рода *Fusarium* Link, представленные преимущественно видом *F. nivale* [телеоморфа — *Micronectriella nivalis* (Schaffn.) Booth], а также *F. avenaceum* и *F. culmorum* (Качалова, Яценко, 1974; Lacicowa, 1989). Тем не менее наиболее известный среди возбудителей вид *F. nivale* микологи еще в начале века по ряду таксономических признаков предлагали исключить из рода *Fusarium*, и дискуссия по этому вопросу затянулась на многие десятилетия. Сначала его предлагали отнести к виду *Gerlachia nivalis* (Ces. ex Sacc.) W. Gams et E. Muller, а недавно Международная комиссия по таксономии грибов, основываясь на имеющихся данных (Samuels, Hallett, 1983; Gams, 1989), рекомендовала поместить его в род *Microdochium* в качестве вида *M. nivale* (Fr.) Samuels et Hallett. В данной работе мы продолжаем пользоваться ранее принятым названием этого вида, поскольку не имели возможности подтвердить принадлежность выделенных нами изолятов *F. nivale* к *M. nivale*, для чего требуется подробное изучение характера конидиогенеза, а также способности гриба спорулироваться в темноте.

С момента открытия токсичных трихотеценов вид *F. nivale* относили к числу потенциально способных образовывать трихотецены. Однако исследования, выполненные в последние два десятилетия на изолятах *F. nivale* с растений, пораженных

фузариозом, в Италии (Bottalico et al., 1983) и Польше (Chelkowski et al., 1991), а также на коллекционных штаммах, считавшихся ранее продуцентами токсинов (Marasas et al., 1984; Thrane, 1989), показали полное отсутствие у них токсигенности.

Таким образом, в отношении «снежной плесени» всходов зерновых культур недостаточно изучены как видовой состав возбудителей, так и характер токсинообразования у тех видов, которые потенциально способны к биосинтезу фузариотоксинов, влияющих на статус и рост растения.

Службой защиты растений РФ случаи поражения всходов озимых злаков «снежной плесенью» регистрируются довольно часто. Весной 1989 г. в Московской обл. было организовано обследование полей озимой пшеницы с целью выявления степени поражения всходов, отбора проб для выделения возбудителей и их видовой идентификации, а также последующей оценки токсинообразующей способности грибов рода *Fusarium*, доминирующих среди возбудителей. Результаты проведенной работы и составляют предмет данной публикации.

Обследование полей проводили в двух хозяйствах Ленинского района (колхоз им. Вл. Ильича и колхоз им. М. Горького) и одном хозяйстве Домодедовского района (совхоз «Большевик»). Было отобрано 70 проб больных всходов, в их числе 59 проб с 4 полей в Ленинском районе и 11 проб с поля в Домодедовском районе.

Для выделения культур рода *Fusarium* листья и стебли, предварительно измельченные на отрезки длиной 2—3 см, промывали в течение 5 мин проточной водопроводной водой, затем двукратно — стерильной водой. После этого их помещали в стерильную влажную камеру, представляющую собой чашку Петри с тонким слоем ваты на дне, покрытым кружком фильтровальной бумаги и увлажненным водой. Культивирование проводили при температуре 20—22 °С. Через 2 сут из влажных камер отбирали отрезки с заметным пушистым или паутинистым беловатым воздушным мицелием и переносили в чашки с сусло-агаром (рН 4.5—5.0), содержащим добавки пенициллина и стрептомицина для подавления роста бактерий, а также медицинскую желчь перед стерилизацией для сдерживания роста колоний грибов. Выращивали посеvy при той же температуре в течение 2—4 сут. Идентификацию выделенных культур проводили в соответствии с системой Буса (Booth, 1971) с использованием рекомендованных им методов и питательных сред.

Для оценки токсинообразующей способности изоляты выращивали на зерновом субстрате в условиях, обеспечивающих проявление у вида максимально выраженной способности к токсиногенезу. Для оценки способности изолятов образовывать МОН их выращивали на дробленой кукурузе, содержащей 50 % воды, при 25 °С в темноте в течение 3 нед; для оценки интенсивности биосинтеза остальных токсинов — на рисе при влажности 30 % при 29 °С в течение 4 нед в темноте. Полученные образцы биомассы использовали для определения содержания в них токсинов, свойственных изучаемым видам. Количества ЗОН, ДОН и 3-ацетил-ДОН в образцах биомассы определяли флуориметрически (Леонов и др., 1989), 5-ААФ — с применением прямофазной ВЭЖХ (Кононенко и др., 1994), МОН — с применением ион-парной ВЭЖХ (Леонов и др., 1991), фузарохроманона (ФХ) — по методу Крога (Krogg et al., 1989), присутствие трихотецена диацетоксисцирпенола (ДАС) в экстрактах оценивали в локальной биопробе на дерматотоксичность (Леонов и др., 1990).

Результаты визуального осмотра полей в хозяйствах обследованных районов показали, что пораженность всходов выражена в разной степени от слабой при поражении отдельных участков до очень сильной, где посеvy погибли на всем поле.

Каждая проба была контаминирована 1—3 видами рода *Fusarium*, а в пределах каждого из 5 обследованных полей всходы были поражены 4, 5 и 6 видами (табл. 1). В Ленинском районе среди возбудителей преобладал вид *F. culmorum*, ему сопутствовали *F. equiseti*, *F. nivale*, *F. avenaceum* и в единичных случаях

Видовой состав возбудителей фузариоза всходов озимой пшеницы в хозяйствах Московской обл.

	Ленинский район					Домодедовский район
	1-е поле	2-е поле	3-е поле	4-е поле	итого	5-е поле
Количество исследованных проб	14	25	7	13	59	11
Выявлено проб, контаминированных грибами рода <i>Fusarium</i>	7	21	5	8	41	6
Всего изолятов рода <i>Fusarium</i>	11	24	7	10	52	6
<i>F. culmorum</i> (W. G. Smith) Sacc.	4	12	2	3	21	0
<i>F. equiseti</i> (Corda) Sacc.	4	4	1	1	10	1
<i>F. nivale</i> (Fr.) Ces.	1	4	1	2	8	3
<i>F. avenaceum</i> (Corda : Fr.) Sacc.	1	2	1	2	6	1
<i>F. oxysporum</i> Schlecht.: Fr.	0	0	1	1	2	0
<i>F. sporotrichioides</i> Sherbakoff	0	1	0	0	1	1
<i>F. concolor</i> Reinking	0	1	0	0	1	0
<i>Fusarium</i> spp.	1	0	1	1	3	0

Примечание. В таблице представлен видовой состав, выделенный без стерилизации субстрата антисептиками.

были обнаружены *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides* и *F. concolor*. В Домодедовском районе 3 изолята из 6 были отнесены к виду *F. nivale*, а 3 других — к видам *F. equiseti*, *F. avenaceum* и *F. sporotrichioides*.

Как видно из приведенного материала, выявленный нами видовой состав фузариев на пораженных всходах озимой пшеницы значительно шире описанного в литературе — помимо *F. culmorum*, *F. nivale* и *F. avenaceum* обнаружены *F. equiseti*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *F. concolor*. Все эти виды также известны как возбудители заболеваний корней, корневой шейки, основания стебля, листьев, приводящие либо к гибели растений, либо к пустоколосости, белоколосости и другим болезням растений. Во всех случаях источники инфекции — зараженные фузариями растительные остатки в почве и семена. Некоторые исследователи считают, что в одних и тех же экологических условиях преобладание какого-либо из видов в комплексе возбудителей фузариоза всходов определяется преимущественно погодными условиями — в сезоны с обильными осадками и при высокой влажности почвы доминирует вид *F. nivale*, а в сезоны с меньшей влажностью — *F. avenaceum* и *F. culmorum* (Lacisowa, 1989). Как следует из данных табл. 1, наши результаты не подтверждают этот вывод, поскольку в двух близко расположенных районах, находящихся в сходных погодных условиях, состав комплекса возбудителей различался достаточно существенно. Эти различия можно объяснить влиянием таких факторов, как рельеф местности, тип почв, звенья севооборота, сорта пшеницы, системы минерального питания и др.

С точки зрения состава возбудителей особый интерес представляет присутствие среди них *F. equiseti*. Он оказался в Ленинском районе вторым по распространенности после преобладающего вида *F. culmorum*. Этот вид является потенциально токсигенным, так же как *F. culmorum* и *F. avenaceum*. Изоляты его способны к биосинтезу на зерне трихотецена ДАС, являющегося сильным фитотоксином (Brian et al., 1961), а также менее известного фузариотоксина фузарохроманона (ФХ), характер действия которого на растения пока не изучен.

Определение токсинообразующей способности доминирующих видов было проведено на равных выборках (по 10 изолятов) видов *F. culmorum* и *F. equiseti* (табл. 2), а также для 2 изолятов вида *F. avenaceum*. Все исследованные изоляты *F. culmorum* оказались токсигенными и образовывали трихотецен ДОН в количествах 16.9—1850.0 мг/кг, при этом средний по выборке уровень составил 328.5 мг/кг; 9 изолятов

Токсикообразующая способность изолятов *F. culmorum* и *F. equiseti*, вызывающих фузариоз всходов пшеницы в Московской обл., мг/кг субстрата

Номер изолята	<i>F. culmorum</i>			Номер изолята	<i>F. equiseti</i>
	ДОН	3-ацетил-ДОН	МОН		ФХ
400/1	352.9	21.9	0	400/3	0
402/1	67.1	3.9	0	403	0
405	247.1	14.1	1.3	404/1	0
407	352.9	20.3	0	414/1	141.7
410/1	159.4	10.0	0.7	416/2	83.2
416/1	16.9	3.1	3.7	421	27.7
417/2	137.6	11.5	0	425/2	13.0
419	40.6	1.8	0	431	40.0
420/1	60.0	3.7	0	438/2	0
435/1	1850.0	0	Не определяли	444	572.9
В среднем	328.5	10.0			146.4

Примечание. ДОН — дезоксиниваленол, 3-ацетил-ДОН — 3-ацетилдезоксиниваленол, МОН — монилиформин, ФХ — фузарохроманон.

из 10 помимо ДОН образовывали 3-ацетил-ДОН в меньших количествах — 1.8—21.9 мг/кг (средний уровень токсикообразования — 10.0 мг/кг) и 3 изолята из 10 оказались способными образовывать в этих условиях МОН в малых количествах — 0.7, 1.3 и 3.7 мг/кг. Совместное накопление ДОН и 3-ацетил-ДОН для этого вида является типичным, в меньшей степени известна его способность к биосинтезу МОН. Известно, что штамм *F. culmorum* НМ-8 образует 12.5 мг МОН на 1 кг зерна (Scott et al., 1987).

Ни один из изученных изолятов вида *F. equiseti* не образовывал токсин ДАС, но 6 из 10 исследованных изолятов образовывали ФХ в количествах 13.0—572.9 мг/кг (среднее значение по выборке — 146.4 мг/кг). Уровень их токсикообразования оказался примерно таким же высоким, как и у 7 штаммов этого же вида, выделенных из зерновых культур в Дании; он составил 56.7—1434.5 мг/кг, в среднем — 409.2 мг/кг (Krogh et al., 1989).

Оба изолята *F. avenaceum* образовывали только МОН в небольших количествах, равных 2.9 и 9.0 мг/кг соответственно. Ни один из исследованных изолятов не образовал ЗОН и 5-ААФ, хотя потенциальная способность их образования известна для всех трех видов.

Таким образом, из 22 изученных изолятов возбудителей «снежной плесени» 12, относящихся к видам *F. culmorum* и *F. avenaceum*, образуют вещества, способные угнетать рост растений пшеницы, — ДОН, 3-ацетил-ДОН и МОН. При этом основным в количественном отношении является ДОН, ему сопутствуют в меньших количествах 3-ацетил-ДОН и МОН. Помимо них в составе метаболитов грибов-патогенов в значительных количествах, сравнимых с количеством ДОН, присутствует потенциально токсичный метаболит ФХ, характер действия которого на растения пшеницы пока не изучен.

Список литературы

Качалова З. П., Яценко Н. Д. О фузариозах пшеницы в Московской области // Изв. ТСХА. 1974. № 2. С. 122—130.

Кононенко Г. П., Соболева Н. А., Леонов А. Н. Бутенолид 5-ацетиламино-2(5Н)-фуранон в составе токсинов, образуемых *Fusarium graminearum* на зерне // Прикл. биохимия и микробиология. 1994. Т. 30, вып. 4—5. С. 597—602.

Леонов А. Н., Зотова Е. В., Соболева Н. А., Кононенко Г. П. Дерматотоксическое действие структурно-близких трихотеценов грибов *Fusarium* // Докл. ВАСХНИЛ. 1990. № 2. С. 52—55.

Леонов А. Н., Кононенко Г. П., Соболева Н. А. Характеристика токсигенности изолятов *Fusarium moniliforme* var. *lactis* // Докл. ВАСХНИЛ. 1991. № 7. С. 25—27.

- Леонов А. Н., Соболева Н. А., Кононенко Г. П. Флуориметрическое определение дезоксиниваленола в контаминированном зерне // Докл. ВАСХНИЛ. 1989. № 7. С. 12—15.
- Brian P. W., Dawkins A. W., Grove J. F., Hemming H. G., Lowe D., Norris G. L. F. Phytotoxic compounds produced by *Fusarium equiseti* // J. Exp. Bot. 1961. Vol. 12, N 34. P. 1—12.
- Booth C. The genus *Fusarium*. Kew, Surrey, England, 1971.
- Bottalico A., Lerario P., Visconti A. Production of mycotoxins (zearalenone, trichothecenes and moniliformin) by *Fusarium* species in Italy // Microb. Aliments Nutr. 1983. N 1. P. 133—142.
- Chelkowski J., Golinski P., Perkowski J., Visconti A., Rakowska M., Wakulinski W. Toxicogenicity of *Microdochium nivale* (*Fusarium nivale*) isolates from cereals in Poland // Mycotoxin Res. 1991. Vol. 7A(11). P. 140—145.
- Cole J. C., Kirksey J. W., Cutler H. G., Douppnik B. L., Peckham J. C. Toxin from *Fusarium moniliforme*: effects on Plants and Animals // Science. 1973. Vol. 179, N 4080. P. 1324—1326.
- Gams W. Taxonomy and nomenclature of *Microdochium nivale* (*Fusarium nivale*) // *Fusarium — Mycotoxins, Taxonomy and Pathogenicity*. Amsterdam: Elsevier, 1989. P. 195—198.
- Krogh P., Christensen D. N., Hald B., Harlon B., Larsen C., Pedersen E. J., Thrane U. Natural occurrence of the mycotoxin fusarochromanone, a metabolite of *Fusarium equiseti*, in cereal feed associated with tibial dischondroplasia // Appl. Envir. Microbiol. 1989. Vol. 55, N 12. P. 4184—4188.
- Lacicowa B. *Fusarium* diseases of wheat and triticale in some regions of Eastern Europe // *Fusarium — Mycotoxins, Taxonomy and Pathogenicity*. Amsterdam: Elsevier, 1989. P. 283—295.
- Marasas W. F. O., Nelson P. E., Toussoun T. A. Toxicogenic *Fusarium* species. Identity and mycotoxicology. University Park and London, 1984.
- Samuels G. I., Hallett I. C. *Microdochium stoveri* and *Monographella stoveri*, new combinations for *Fusarium stoveri* and *Micronectriella stoveri* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1983. Vol. 81. P. 473—483.
- Scott P. M., Abbas H. K., Mirocha C. J., Lawrence G. A., Weber D. Formation of moniliformin by *Fusarium sporotrichioides* and *Fusarium culmorum* // Appl. Envir. Microbiol. 1987. Vol. 53, N 1. P. 196—197.
- Thrane U. *Fusarium* species and their specific profiles of secondary metabolites // *Fusarium — Mycotoxins, Taxonomy and Pathogenicity*. Amsterdam: Elsevier, 1989. P. 199—226.
- Virtanen A. I., Hietala P. K. An Anti-fungal factor in rye plants // Suomen kemistilehti. 1955. Vol. B28, N 11. P. 165—166.
- Virtanen A. I., Hietala P. K., Wahlroos O. An Anti-fungal factor in maize and wheat plants // Suomen kemistilehti. 1956. Vol. B29, N 7—8. P. 143.
- Wakulinski W. Phytotoxicity of the secondary metabolites of fungi causing wheat head fusariosis (head blight) // Acta Physiol. Plant. 1989. Vol. 11, N 4. P. 301—306.
- Wang Y. Z., Miller J. D. Study on the resistance of wheat cultivars to the mycotoxin produced by *Fusarium graminearum* // Acta Phytopathol. Sin. 1989. Vol. 19, N 2. P. 105—108.

ВНИИ ветеринарной санитарии,
гигиены и экологии РАСХН
Москва

Поступила 19 XII 1994

SUMMARY

7 *Fusarium* species isolated from «snow-moulded» wheat seedlings were *F. culmorum*, *F. equiseti*, *F. avenaceum*, *F. nivale*, *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *F. concolor*.

3 dominant species — *F. culmorum* (45 % of *Fusarium* isolates), *F. equiseti* (23 %), and *F. avenaceum* (15 %) were tested for toxin production (deoxynivalenol, DON; 3-acetyldeoxynivalenol, 3-ADON; diacetoxyscirpenol, DAS; zearalenone, ZON; moniliformin, MON; butenolide 5-acetamido-2(5H)-furanone, 5-AAF; fusarochromanone, FN).

Toxin production was found to be for — *F. culmorum* (DON, 10/10, 16.9—1850.0 mg/kg; 3-ADON, 9/10, 1.8—21.9 mg/kg; MON, 3/10, 0.7—3.7 mg/kg), for *F. equiseti* (FN, 6/10, 13.0—572.9 mg/kg), and for *F. avenaceum* (MON, 2/2, 2.9 and 9.0 mg/kg). None of the isolates produced DAS, ZON and 5-AAF.

Рецензенты — М. М. Левитин, М. И. Зазимко

УДК 633.16 : 582.288 : 45 : 632.938

© Т. М. Коломиец, Е. Д. Коваленко, Ю. А. Стрижекозин,
М. И. Руденко, В. А. Пухальский

ИЗУЧЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ ЧАСТИЧНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЯЧМЕНЯ К ВОЗБУДИТЕЛЯМ ТЕМНО-БУРОЙ И СЕТЧАТОЙ ПЯТНИСТОСТЕЙ

KOLOMIETS T. M., KOVALENKO E. D., STRIZHEKOZIN YU. A., RUDENKO M. I.,
PUHALSKY V. A. INVESTIGATION OF A PARAMETERS OF BARLEY VARIETIES' PARTIAL
RESISTANCE TO DARK GREYISH-BROWN AND NETLIKE SPOTS AGENTS

Наиболее перспективным направлением в современной селекции является создание сортов сельскохозяйственных культур с длительной устойчивостью к заболеваниям, характеризующихся высокой продуктивностью и хорошими технологическими качествами. Как показал опыт зарубежных исследователей, продолжительной устойчивостью характеризуются сорта с частичной (ее синонимы: горизонтальная, расонеспецифическая, неполная устойчивость замедленного развития болезни и т. д.) и сочетание ее с расоспецифической устойчивостью (Ван дер Планк, 1981; Ahn, Ou, 1983; Parlevliet, 1987; Vonman, Mackill, 1988; Vanman, 1989). При этом доказано, что скорость приспособления патогена и отбор вирулентных рас на сортах с таким типом устойчивости замедляется. Это обусловлено разными типами взаимодействий в системе хозяин-патоген на всех этапах патогенеза, начиная с распространения спор в инфекционной капле и кончая спорогенностью гриба на растениях (Johnson, 1979; Notteghem, 1984). Оценку частичной устойчивости проводят по интенсивности поражения растений, размеру и спорулирующей способности инфекционных пятен, инкубационному периоду и другим факторам, существенно влияющим на динамику развития болезни в полевых условиях.

Цель наших исследований — выявление наиболее информационных фитопатологических критериев для отбора сортов ячменя с длительной устойчивостью к наиболее вредоносным заболеваниям — темно-бурому и сетчатому гельминтоспориозным пятнистостям.

Для выяснения характера и спектра устойчивости проводили изучение параметров частичной устойчивости у 11 широко районированных сортов (Московский 2, Московский 3, Абава, Зазерский 85, Одесский 100, Носовский 9, Дворан, Донецкий 9, Новосибирский 80, Роланд, Омский 80) и у 11 линий ярового ячменя [ГЦ-12 и ГЦ-26 (ГЦ 173—86 × КМА-10), ГЦ-46 (ГЦ 173—86 × Имула), ГЦ-127, ГЦ-179, ГЦ-196 (ГЦ 173 × Московский 3), ГЦ-180 (Имула × Trebi), ГЦ-239, ГЦ-241, ГЦ-250, ГЦ-254 (ГЦ 173—86 × Trebi)], созданных в лаборатории генетики и цитологии НИИСХ ЦРНЗ. В родословную линии ГЦ 173—86 входит сортообразец *Hiproly*. Сорта и линии ячменя в условиях теплицы были заражены 13 агрессивными штаммами, относящимися к 3 расам возбудителя *Bipolaris sorokinina* и 4 расам — *Drechlera teres* с разным количеством и сочетанием генов вирулентности (Р 4, 5, 6; Р 1, 4, 5, 6; Р 3, 4, 5, 7, 10; Р 3, 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12) из различных

регионов РФ. Кроме того, названные ранее сортообразцы инокулировали в инфекционном питомнике 4 агрессивными штаммами *B. sorokiniana* и 4 штаммами *D. teres*, отличающимися по вирулентности.

Были изучены следующие критерии частичной устойчивости у сортообразцов ячменя к возбудителям гельминтоспориозных пятнистостей в условиях теплицы в фазу всходов: тип реакции и интенсивность поражения растений, инкубационный период и размер инфекционных пятен (Методические указания..., 1987). Основными критериями оценки частичной устойчивости в условиях поля служили динамика развития болезни, выраженная площадь под кривой и скорость инфекции (Ван дер Планк, 1981) (табл. 1 и 2).

Интенсивность поражения сортообразцов ячменя штаммами грибов определяли по степени поражения листовой пластинки в процентах. Экспериментальные данные обрабатывали методами дисперсионного (Доспехов, 1973; Монтгомери, 1980; Литтл, Хиллз, 1981) и корреляционного (Урбах, 1964; Лакин, 1980) анализа. В результате оценки устойчивости сортов выявлена разная их восприимчивость к изучаемым патогенам. Реакция одного и того же сорта была неоднозначной к различным культурам возбудителей.

По типу взаимодействия с разными расами гриба сортообразцы ячменя были условно разделены на три основные группы: I — образцы, восприимчивые в разной степени к изучаемым штаммам патогенов; II — образцы, восприимчивые ко всем штаммам, но характеризующиеся низким процентом развития болезни; III — образцы, устойчивые к одним штаммам и слабопоражаемые другими.

Характер взаимодействия наиболее типичных образцов из каждой группы с разными штаммами возбудителей болезней представлен на рисунке.

Таблица 1

Показатели частичной устойчивости (средние значения) у сортообразцов ячменя к 13 штаммам возбудителя темно-бурой пятнистости

Группа образцов	Сортообразец	Интенсивность поражения, %	Тип реакции, балл	Инкубационный период, сут	Размер пятен, мм ²	ПКРБ	Скорость инфекции
I	Московский 3	32.5	2.6	3.0	11.2	1916	0.181
	ГЦ-180	21.9	2.9	3.5	10.3	1660	0.172
	ГЦ-239	34.5	3.3	3.8	13.4	1700	0.169
	ГЦ-250	29.7	3.3	4.0	10.2	1706	0.196
	Зазерский 85	51.4	3.0	3.3	10.0	2190	0.196
	Одесский 100	24.4	2.4	3.2	10.6	1806	0.189
	Носовский 9	29.1	2.5	3.3	10.0	1640	0.197
	Дворан	69.1	3.4	3.2	11.1	1707	0.209
	Донецкий 9	33.2	3.0	3.0	8.7	1840	0.199
	Новосибирский 80	57.1	3.2	3.0	14.3	1840	0.168
	Роланд	36.9	2.5	3.2	11.7	1706	0.231
	Омский 80	61.7	3.0	3.1	11.4	2350	0.188
	Московский 2	45.3	3.1	2.9	12.6	2422	0.168
II	Абава	55.1	3.2	3.0	12.5	2599	0.165
	ГЦ-26	7.1	2.5	4.1	6.4	1453	0.152
	ГЦ-127	9.4	2.6	4.0	8.8	1346	0.183
	ГЦ-179	11.1	2.7	4.0	10.1	1690	0.138
III	ГЦ-241	15.0	3.5	4.0	5.1	1505	0.171
	ГЦ-254	1.4	1.5	4.0	6.8	1775	0.215
	ГЦ-12	3.4	2.0	3.9	8.2	1824	0.136
	$D_{0.05}^*$	19.3	0.6	0.7	7.2	730	0.08

Примечание. Звездочка — наименьший значимый размах, рассчитанный с помощью критерия Дункана (Вонпан, Маскилл, 1988; Вонпан, 1989); приведены максимальные значения $D_{0.05}$ (Вонпан, Маскилл, 1988) по каждому показателю. То же для табл. 2.

Показатели частичной устойчивости (средние значения) у сортообразцов ячменя к 4 штаммам возбудителя сетчатой пятнистости

Группа образцов	Сортообразец	Интенсивность поражения, %	Тип реакции, балл	Инкубационный период, сут	Размер пятен, мм ²	ПКРБ	Скорость инфекции
I	Московский 3	5.8	2.9	4.0	13.7	1530	0.139
	ГЦ-12	7.9	3.3	4.0	6.1	760	0.128
	ГЦ-180	20.5	3.5	4.0	5.7	980	0.137
	ГЦ-239	7.8	2.8	4.0	8.4	1105	0.141
	ГЦ-241	16.5	1.3	4.3	6.2	2175	0.273
	ГЦ-196	11.0	2.4	4.3	11.2	2318	0.307
	Зазерский 85	10.9	2.3	4.3	8.1	1780	0.153
	Одесский 100	13.2	2.5	3.8	9.2	1315	0.305
	Носовский 9	4.9	2.6	3.8	8.5	1100	0.205
	Дворан	10.3	2.4	4.5	15.9	1160	0.229
	Донецкий 9	8.2	2.5	4.3	15.5	1450	0.142
	Новосибирский 80	16.7	2.5	4.0	14.2	1560	0.234
	Роланд	14.0	2.8	3.8	12.0	1250	0.174
	Омский 80	5.3	2.8	4.8	6.7	1440	0.203
	Московский 2	5.5	2.8	4.3	17.9	1960	0.203
	Абава	22.5	3.0	4.8	13.0	2140	0.234
II	ГЦ-250	2.5	2.9	4.5	5.6	790	0.234
	ГЦ-127	3.4	1.9	4.5	2.1	920	0.148
	ГЦ-46	4.0	2.8	4.0	8.5	1000	0.200
	ГЦ-26	4.6	2.4	4.0	5.0	740	0.149
III	ГЦ-254	0.5	1.3	4.5	2.7	1020	0.129
	ГЦ-179	4.4	2.4	4.0	4.5	1115	0.085
	D _{0.05} *	15.9	1.6	0.8	8.5	450	0.095

Наибольшее количество сортообразцов ячменя по характеру устойчивости к обоим патогенам было отнесено в I группу. Они характеризовались сильной восприимчивостью к одним штаммам и низким уровнем поражения другими, что свидетельствует о дифференциальном взаимодействии между штаммами грибов и растением-хозяином. В эту группу включены все районированные сорта ячменя и линия ГЦ-180.

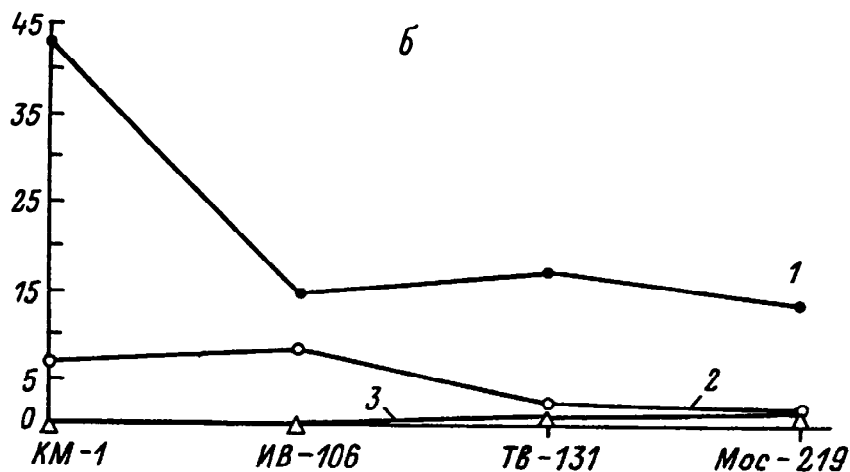
Во II группу с предполагаемой частичной устойчивостью к возбудителю темно-бурой пятнистости было отнесено 4 сортообразца, где степень поражения составляла до 15 % ко всем штаммам возбудителя (ГЦ-26, ГЦ-127, ГЦ-179, ГЦ-241).

В связи с тем что поражаемость ячменя возбудителем сетчатой пятнистости была слабее в условиях теплицы, в группу с частичной устойчивостью отнесены образцы, где листовая поверхность была поражена до 5 % в среднем ко всем расам гриба (ГЦ-26, ГЦ-46, ГЦ-127, ГЦ-250).

В результате изучения характера устойчивости сортообразцов ячменя разными культурами темно-бурой и сетчатой пятнистости можно выделить линии ГЦ-26 и ГЦ-127 с частичной устойчивостью к *B. sorokiniana* и *D. teres*.

В III группу сортообразцов, сочетающих частичную и расоспецифическую устойчивость, к возбудителю *B. sorokiniana* были отнесены линии ГЦ-12 и ГЦ-254, к возбудителю *D. teres* — ГЦ-179 и ГЦ-254, причем линия ГЦ-254 характеризовалась высоким уровнем устойчивости к обоим патогенам.

Тип реакции у сортообразцов варьировал от 1.5 до 3.5 баллов к возбудителю темно-бурой пятнистости и от 1.3 до 3.5 — к возбудителю сетчатой пятнистости ячменя. Причем более низкий балл поражения, характеризующий тип реакции, отмечен у перечисленных ранее линий с низкой интенсивностью поражения растений.



Характер взаимодействия сортов образцов ячменя со штаммами возбудителя темно-бурой пятнистости (а) и изолятами возбудителя сетчатой пятнистости (б) из разных регионов РФ.

По оси абсцисс — штаммы, по оси ординат — интенсивность поражения, %. 1 — Абава, 2 — ГЦ-26, 3 — ГЦ-254.

Инкубационный период у сортов образцов ячменя с частичной устойчивостью был продолжительнее, чем у восприимчивых сортов, что более четко проявляется при заражении возбудителем темно-бурой пятнистости.

Размер пятен у инфицированных растений изучаемых сортов образцов колебался в пределах 5.1—14.3 мм² для *B. sorokiniana* и 2.1—17.9 мм² — для *D. teres*. На растениях районированных сортов ячменя при инокуляции их возбудителями темно-бурой и сетчатой пятнистостей, как правило, проявлялись крупные пятна: 8.7—14.3 и 5.7—17.9 мм² соответственно.

В результате изучения динамики развития болезни в инфекционном питомнике было выявлено, что у сортов образцов с частичной и сочетающих два типа устой-

Таблица 3

Значения коэффициентов корреляции между показателями частичной устойчивости у сортов образцов ячменя к возбудителям темно-бурой и сетчатой пятнистостей

Показатели устойчивости	Интенсивность поражения	Тип реакции	Инкубационный период	Размер пятен
Площадь под кривой развития болезни (ПКРБ)	0.78	0.19	-0.66	0.42
	0.45	0.22	-0.29	0.58
Интенсивность поражения		0.64	-0.76	0.69
		0.55	-0.61	0.09
Тип реакции			-0.28	0.38
			-0.19	0.30
Инкубационный период				-0.65
				-0.29

чивости площадь под кривой развития болезни и скорость инфекции была ниже, чем у восприимчивых сортов.

У сортообразцов ячменя были изучены корреляционные связи между параметрами частичной устойчивости в условиях теплицы и поля (табл. 3).

По результатам статистического анализа выявлены значимые корреляции между площадью под кривой развития болезни в поле и интенсивностью поражения в условиях теплицы: для сортов, пораженных *B. sorokiniana*, коэффициент корреляции составляет 0.78, для *D. teres* — 0.45. Кроме того, с ПКРБ значимо коррелирует размер пятен для возбудителя сетчатой пятнистости (0.58) и инкубационный период для возбудителя темно-бурой пятнистости (0.66). Значимо коррелирует интенсивность поражения с типом реакции и инкубационным периодом для обоих патогенов и интенсивность поражения с размером инфекционных пятен для возбудителя темно-бурой пятнистости ячменя.

Результаты проведенных исследований показывают, что в условиях теплицы можно предварительно оценивать и отбирать образцы с частичной устойчивостью и сочетающие два типа устойчивости к возбудителям гельминтоспориозных пятнистостей по следующим параметрам: интенсивность поражения и инкубационный период для возбудителя *B. sorokiniana*, интенсивность поражения и размер инфекционных пятен для возбудителя *D. teres*.

Список литературы

- Ван дер Планк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. С. 167—205.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1973. 336 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980.
- Литтл Т., Хиллз Ф. Сельскохозяйственное опытное дело. Планирование и анализ. М.: Колос, 1981.
- Методические указания по диагностике и методам полевой оценки устойчивости ячменя к возбудителям пятнистостей листьев. Л.: ВИЗР, 1987. 20 с.
- Монтгомери Д. К. Планирование эксперимента и анализ данных. Пер. с англ. Л.: Судостроение, 1980. 384 с.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964.
- Ahn S., Ou S. Epidemiological implications of the spectrum of resistance to rice blast // *Phytopathology*. 1982. Vol. 72, N 3. P. 282—284.
- Bonman J. M., Mackill D. I. Durable resistance to rice blast disease // *Oryzae*. 1988. N 25. P. 103—110.
- Bonman J. M. Rice-specific partial resistance to blast in temperate japonica rice cultivars // *Plant Dis*. 1989. Vol. 73, N 6. P. 496—499.
- Johnson R. The concept of durable resistance // *Phytopathology*. 1979. Vol. 69, N 3. P. 198—199.
- Nottingham J. L. Breeding for disease resistance in rice // *Breeding for durable disease and pest resistance*. FAO Plant Production and Protection Paper, 1984. P. 107—124.
- Parlevliet J. E. Modern concepts in breeding for resistance to rust diseases // *Groundnut Rust Disease*. Patancheru, 24—28 sept., 1984. 1987. P. 177—182.

ВНИИ фитопатологии
НИИ сельского хозяйства
Центральных районов Нечерноземной зоны
Московская область
Институт общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН
Москва

Поступила 21 XI 1997

SUMMARY

Parameters of barley varieties' partial resistance to helminthosporious spot agents were studied. Comparing to sensitive varieties partially resistant plants were found to possess the lower level of disease development intensity and damage value, increased incubation period, decreased infection speed as well as small area under disease development curve on the graph. Significant correlations are identified between the area under the disease curve and damage intensity as well as infection spot size for *D. teres* agent or damage intensity and incubation period for *B. sorokiniana*. These findings will allow to perform fast selection of barley varieties with partial resistance.

Рецензенты — О. С. Афанасенко, Е. В. Матеева, О. Л. Рудаков

УДК 582.281.14 : 575.1

© С. Ф. Багирова, Ан Цзян Ли, Ю. Т. Дьяков

**МЕХАНИЗМЫ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ
СПЕЦИФИЧЕСКИХ ПАТОГЕННЫХ ФОРМ
PHYTOPHTHORA INFESTANS (MONT.) D BY.
В ПОЛОВЫХ И БЕСПОЛЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ**

BAGIROVA S. F., AN TZIAN LI, DYAKOV Yu. T. MECHANISMS
OF GENETIC ISOLATION OF *PHYTOPHTHORA INFESTANS* (MONT.) D BY. SPECIFIC
PATHOGENIC FORMS IN SEXUAL AND ASEXUAL POPULATIONS

Внутривидовая эволюция паразитизма *Phytophthora infestans* отличается от эволюции полифаговых видов фитофторы. Она направлена не на расширение круга хозяев (разнообразие видов, родов, семейств растений), а, скорее, на специализацию. Лишь *P. infestans* — паразит двух близких ботанических родов *Lycopersicon* L. и *Solanum* L. — томата и картофеля достигает высокой специализации и при этом высокой агрессивности. Углубление специализации в отношении картофеля и томата — возможная эволюционная линия вида *P. infestans*. Расы гриба T1 (заражает томат с геном устойчивости Ph1) и T0 (не заражает) различаются по комплексу культуральных и биохимических свойств, а также по агрессивности к картофелю и томату (Дьяков и др., 1975, 1994; Fry et al., 1995). Условно T0 и T1 можно назвать «картофельной» и «томатной» формами. Важную роль в формообразовании играют факторы генетической, а также эпидемической изоляции, развивающие и закрепляющие расхождение в популяциях наиболее приспособленных патогенных фенотипов. Адаптивные комплексы генов, определяющие фенотипы T0 и T1, сохраняются в условиях ограничения обмена генами. В бесполом популяциях при горизонтальной передаче генов (от индивидуума к индивидууму за счет образования анастомозов, гетероплазмы и гетерокарионов) генетической системой, регулирующей обмен ядерной и цитоплазматической ДНК, является вегетативная несовместимость. Вегетативная, или гетерогенная, несовместимость препятствует образованию анастомозов между генетически различающимися мицелиями. При этом между несовместимыми мицелиями образуется зона лизиса гиф (Багирова и др., 1988; Горбунова и др., 1989). Действие данной генетической системы имеет важные последствия для популяционной структуры и эволюции. Роль вегетативной несовместимости как фактора генетической изоляции особенно возрастает в популяциях с низкой частотой скрещиваний. В половых популяциях при вертикальной передаче генов (от родителей потомкам) значение приобретают такие факторы, как плоидность ядер, частота сэлфинга (самооплодотворения), уровень фертильности. С появлением и широким распространением A2 типа спаривания появилась возможность скрещивания изолятов A1 × A2 в прежде бесполом европейских популяциях. В той или иной степени скрещивания делают популяции полиморфными и изменчивыми. Частота появления рекомбинантных форм в популяциях отчасти зависит от относительной частоты A1 × A2 скрещиваний в сравнении с частотой бесполом циклов размножения.

Изучение механизмов генетической изоляции специфических патогенных форм *P. infestans* при горизонтальной и вертикальной передаче генов в популяциях — задача настоящей статьи.

В работе использовали изоляты, полученные из зараженных в естественных условиях растений томата и картофеля, а также тестеры из коллекции кафедры микологии и альгологии МГУ. Изоляты культивировали на овсяной агаризованной среде (Дорохова, 1937). При определении типа спаривания изоляты высевали вместе с тестерными штаммами известного типа спаривания в чашки Петри на овсяный агар и инкубировали 15—20 сут. При обнаружении ооспор в зоне контакта мицелиев исследуемого изолята и тестерного штамма А1 или А2 типа изолят относили к противоположному типу спаривания. Изучение вирулентности проводили на двух сортах-дифференциаторах томата: Талалихин — универсально восприимчивый без гена устойчивости (рН0), и Оттава 30 — с геном устойчивости (рН1). Поражение листьев учитывали по наличию спороношения на 4—5-е сут после инокуляции. Учет вегетативной несовместимости осуществляли на основании роста колоний в зоне контакта: рост сплошным газоном — в совместимых комбинациях, зона ингибирования роста — в несовместимых. Вегетативно несовместимые изоляты относили к противоположным группам VC1 и VC2. Опыты по определению фертильности скрещиваний проводили в трех повторностях. Число формирующихся при скрещивании ооспор изучали в 5 полях зрения микроскопа (объектив — 8).

При анализе популяционного состава *P. infestans* из коллекции 1985 г. выявлено, что T0 и T1 относятся к разным группам вегетативной несовместимости, вследствие чего они несовместимы в вегетативной фазе и генетически изолированы. На основании изучения трех признаков — расы (T0, T1), типа спаривания (A1, A2) и принадлежности к группе вегетативной несовместимости (VC1, VC2) — было зарегистрировано только два фенотипа: T0A1VC1 и T1A2VC2 в соотношении 1 : 1. Наличие в популяции двух исходных фенотипов (отсутствие свободного комбинирования признаков) математически достоверно. Для той же популяции вероятность наличия 4 фенотипов по выборке из 20 изолятов равна 0.001 (X^2). В коллекции *P. infestans*, выделенной в 1991 г., было выявлено уже 4 фенотипа. Помимо двух фенотипов, приведенных выше, зарегистрировано еще 2 рекомбинантные формы. Соотношение фенотипов T1A2VC2 : T0A1VC1 : T0A2VC2 : T1A1VC1 было 4 : 2 : 2 : 1. Насыщенность T0 и T1 расами двух групп вегетативной несовместимости по-прежнему различная. В процентном соотношении первую группу вегетативной несовместимости (VC1) составляли T0 — 66, T1 — 34, а вторую (VC2) — T0 — 33 и T1 — 67. При анализе томатной популяции *P. infestans*

Таблица 1

Фенотипическое разнообразие томатных популяций *P. infestans* и распределение T0 и T1 по группам вегетативной несовместимости VC1 и VC2, %

	Год выделения		
	1985	1991	1994
Число изолятов	20	50	50
Соотношение T0 : T1			
VC1	100 : 0	66 : 34	59 : 41
VC2	0 : 100	33 : 67	40 : 60
Фенотип	T1A2VC2 T0A1VC1	T1A2VC2 T0A1VC1 T1A1VC1 T0A2VC2	T1A2VC2 T0A1VC1 T1A1VC1 T0A2VC2 T1A2VC1 T12c T02nc T12nc

Фертильность скрещиваний *P. infestans*

Вариант	Число комбинаций	Ширина зоны, мкм	Число ооспор	Частота прорастания, %
Картофель T0 × картофель T0	97	15±8.8	10±5.8	44
Картофель T0 × томат T1	55	17±10.7	17±11.4	—
Томат T0 × томат T1	12	12±5.0	12±8.1	27
Томат T1 × томат T1	41	10±3.5	46±18.0	36

1994 г. выявлено присутствие небольшого числа (4 %) дополнительных фенотипов — T0A2VC1, T0 и T1 2c, 2nc (совместимость (с) и несовместимость (nc) с обеими группами VC1 и VC2), т. е. отмечается постепенное увеличение фенотипического разнообразия популяций *P. infestans*. Увеличение частоты скрещиваний A1 × A2 — возможный источник разнообразия в популяциях. Вместе с постепенным возрастанием числа фенотипов происходит более равномерное распределение T0 и T1 по группам вегетативной несовместимости (табл. 1). Несовместимость вегетативных гиф не препятствует половому процессу у *P. infestans*. Поэтому вегетативно несовместимые формы, относящиеся к противоположным типам спаривания, потенциально способны к свободному рекомбинированию генов при скрещивании (Багирова, Дьяков, 1993). Анализ фертильности картофельных и томатных изолятов показал, что наиболее высокофертильными являются T1 × T1 пары (табл. 2).

В 3—4 раза меньше ооспор формируется при скрещиваниях T0 × T0 и T0 × T1. Скрещивания T0 × T1 дают наиболее широкую зону лизиса гиф, низкое число формирующихся и проросших ооспор, высокую долю abortивных недоразвитых ооспор. Эти наблюдения указывают на частичную генетическую изоляцию адаптированной томатной T1 формы и картофельной T0 в аутбредных популяциях. Поскольку основной массив штаммов расы T0 поражает картофель, она имеет надежный источник зимовки — клубни картофеля, вследствие чего значение ооспор как зимующих инфекционных единиц для картофельных популяций снижена. Адаптированная томатная форма, как показано, способная зимовать на томате независимо от картофельных клубней за счет ооспор (Багирова, Дьяков, 1996), сохраняет высокую продуктивность полового процесса. За счет высокой фертильности и интенсивного ооспорообразования T1 приобретает самостоятельный эпидемический потенциал первичной инфекции на томате.

Полученные данные свидетельствуют об эволюционном расхождении картофельной и томатной форм, усилении приспособленности и накопления их адаптивных признаков. Увеличение разнообразия фенотипов и замена неслучайного сочетания признаков в группах вегетативной несовместимости случайным указывают на возрастание частоты половых скрещиваний в природных популяциях *P. infestans*. Ограничение горизонтального и вертикального потока генов сохраняет адаптивные комплексы генов, закрепляет формообразование, способствует развитию высокоагрессивных форм *P. infestans* и их эпидемической независимости.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Список литературы

- Багирова С. Ф., Горбунова Е. В., Долгова А. В., Дьяков Ю. Т. Вегетативная несовместимость штаммов *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. // 11 Симпозиум микологов и лихенологов Прибалтийских Республик и Белоруссии. Таллин, 1988. С. 13—16.
- Багирова С. Ф., Дьяков Ю. Т. Взаимовлияние систем половой и вегетативной несовместимости у грибов // Генетика. 1993. Т. 29, № 10. С. 1589—1596.

Багирова С. Ф., Дьяков Ю. Т. Роль ооспор в возобновлении первичной инфекции фитофтороза томата // С.-х. биология. 1998. № 3. С. 69—71.

Дорохова Н. А. Культура фитофторы в сапрофитных условиях // Тр. Ин-та физиол. раст. им. Тимирязева. 1937. Т. 1, № 8. С. 173—192.

Дьяков Ю. Т., Ашайе А., Ванштейн В. М. О статусе томатных рас *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. // Микол. и фитопатол. 1975. Т. 29. С. 277—282.

Дьяков Ю. Т., Рыбакова И. Н., Долгова А. В., Багирова С. Ф. Дивергенция популяций фитопатогенного гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. в связи со специализацией к растениям-хозяевам // Журн. общ. биологии. 1994. Т. 55, № 2. С. 179—188.

Дьяков Ю. Т., Горбунова Е. В., Багирова С. Ф., Долгова А. В. Вегетативная несовместимость у фитопатогенного гриба *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. // ДАН СССР. 1989. Т. 304, № 5. С. 1245—1248.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступила 21 XII 1995

SUMMARY

The paper concentrates on population level research of the mechanisms inhibiting horizontal and vertical gen transmission in *Phytophthora infestans*. Isolation mechanisms of divergence evolution of tomato and potato isolates can be vegetative incompatibility, low fertility and also independent sources of overwintering. The greatest number of oospores was observed in crosses of T1 × T1 races. Pairing of potato T0 with tomato T1 gave the widest barrage zone, a low number of oospores and high proportion of abortive oospores. These observations suggest the gene transfer between tomato adapted (T1) and unadapted (T0) to be restricted, promoting conservation of adaptive gene complexes.

Рецензент — М. М. Левитин

УДК 581.14 : 582.282.112

© А. Аусубел, Ю. М. Плотникова

РАЗВИТИЕ МУЧНИСТОЙ РОСЫ НА ЛИСТЯХ И СТЕБЛЯХ ДИКОРАСТУЩИХ И МУТАНТНЫХ РАСТЕНИЙ *ARABIDOPSIS THALIANA*

AUSUBEL A., PLOTNIKOVA Yu. M. POWDERY MILDEW DEVELOPMENT ON WILD
AND MUTANT *ARABIDOPSIS THALIANA* PLANT LEAVES AND STEMS

В настоящее время внимание исследователей привлечено к изучению сорняка резушки *Arabidopsis thaliana* — растения с хорошо изученным геномом. Исследование комбинации *A. thaliana*—патоген открывает новые возможности для изучения механизмов устойчивости растений к болезням. До недавнего времени прогресс в идентификации и описании генов устойчивости и их модификаторов ограничивался из-за отсутствия модельной системы, которая позволяла бы применить генетический мутационный и комплементарный анализы. В этом плане *Arabidopsis* — подходящая модель для исследования патологии растений (Crute et al., 1994). Кроме того, гены арабидопсиса могут быть использованы для идентификации соответствующих генов сельскохозяйственных растений (Innes et al., 1993).

Основной целью нашей работы является изучение взаимоотношений *A. thaliana* с возбудителем мучнистой росы на всех стадиях болезни. Задача первого этапа этой работы состояла в исследовании особенностей развития патогена до и после его внедрения в клетки арабидопсиса. Предполагалось выявить степень восприимчивости дикорастущих растений и мутантов арабидопсиса в условиях оранжереи; исследовать строение отдельных органов гриба и их размеры, а также время, необходимое для их формирования в процессе развития болезни; провести сравнение изолятов возбудителя мучнистой росы; разработать способ оценки устойчивости арабидопсиса к мучнистой росе и с его помощью оценить степень восприимчивости дикорастущих и мутантных растений к мучнистой росе.

Объектами исследования были дикорастущие экотипы и мутанты *A. thaliana*, полученные в Лаборатории молекулярной биологии, которые выращивали в контролируемых условиях оранжереи при 19 °С и дополнительном искусственном освещении на почве. Последняя состояла из равных объемов торфа, листовой земли и вермикулита. Источником инфекции служили конидии мучнистой росы, образовавшиеся на восприимчивых растениях арабидопсиса в результате естественного заражения. Заражение осуществляли путем нанесения сухих конидий, собранных с 8—10-суточных колоний, на поверхность листьев арабидопсиса в фазе развитой розетки. Инокулированные растения инкубировали в течение 1 или 20 ч в темноте при 100 %-й относительной влажности и при 19 °С для стимулирования прорастания конидий патогена. После инкубации растения переносили в те же условия оранжереи, в которых они находились до заражения. Первые видимые невооруженным глазом симптомы появлялись на 5-е сут после инокуляции.

Исследование развития инфекции осуществлялось с использованием оптического микроскопа Аксиоскоп (Цейс), а также с применением техники Номарского и микроскопа с поверхностным освещением объекта.

Цельные листья арабидопсиса, кусочки листьев или срезы листьев и стеблей обесцвечивали по модифицированному методу Шиптона и Брауна (Shipton, Brown, 1962). Растительный материал погружали в спиртовой раствор лактофенола (фенол : глицерин : молочная кислота : вода : этиловый спирт в соотношении 1 : 1 : 1 : 1 : 2). Для исследования гаусторий листья и кусочки стеблей выдерживали в течение 15 мин в вакууме для эвакуации воздуха из межклетников, после чего помещали в термостат с температурой 65 °С до растворения хлорофилла и обесцвечивания листьев (15—30 мин). После этого образцы переносили в свежий раствор спиртового лактофенола еще на 2—24 ч. Обесцвеченные части растений для выявления гриба окрашивали в растворе трипанового синего в лактофеноле.

Измерение грибных структур производили под микроскопом с использованием окуляр- и объект-микрометров (Цейс).

Возбудитель мучнистой росы *Erysiphe* sp. был выделен из пораженных естественным путем растений арабидопсиса в оранжерейных условиях. Эпифитотия мучнистой росы возникла в оранжерее спонтанно, по-видимому, за счет конидий, занесенных с семенами, поскольку занос с потоком воздуха через систему фильтров и кондиционеры маловероятен. Оранжереи находятся на высоте 11-го этажа, и вокруг здания посадки крестоцветных не обнаружены.

Оценку восприимчивости растений проводили по 4-балльной шкале: 4+ — плотный мицелиальный налет покрывает всю пластинку листа, лист зеленый, без признаков хлороза; 3+ — гриб образует отдельные подушки, покрывающие примерно половину поверхности листа; лист зеленый на начальных стадиях развития мучнистой росы, через 2 нед появляется слабый хлороз; 2+ — ограниченный рост гриба, менее интенсивное спороношение, мицелий покрывает около 20 % поверхности листовой пластинки, хлороз окружающих подушки мучнистой росы тканей листа появляется на ранних стадиях развития инфекции; 1+ — отдельные мелкие подушки мучнистой росы, сильный хлороз, некроз и усыхание пораженных листьев; 0+ — видимых невооруженным глазом признаков инфекции нет, пластинка листа зеленая.

Определение степени восприимчивости растений проводили в условиях оранжереи по визуальным признакам и под микроскопом Аксиоскоп (Цейс) при 650-кратном увеличении.

Следующий этап работы состоял в выявлении всех стадий развития гриба на поверхности листьев и стеблей *A. thaliana* (рис. 1—3; табл. 1). Процесс внедрения мучнистой росы в эпидермальные клетки начинается после образования аппрессория, в центральной части которого формируется небольшой выступ. От его основания отходит инфекционный вырост, пронизывающий наружную стенку эпидермальных клеток, покрытую кутикулой и восковым налетом, имеющую вторичные утолщения (рис. 2). Пронизав оболочку эпидермальной клетки, инфекционный вырост расширяется на конце и формирует тело гаустории, которое вначале имеет грушевидную, а потом приобретает шаровидную форму (рис. 2; 3, б, в). У восприимчивых мутантов арабидопсиса PAD-4 и 2-S19 одна эпидермальная клетка содержала иногда 2—4 гаустории. Особенно многочисленные гаустории обнаруживались в базальных клетках волосков. После образования гаусторий, являющихся основными органами, поглощающими питательные вещества из клеток растения, начинается быстрый рост поверхностного мицелия (рис. 3, а). Гифы распространяются в радиальном направлении от материнской конидии. Одновременно происходит формирование новых гаусторий. На дистальных концах гиф гриба, растущих по поверхности листа арабидопсиса, вертикально вверх вырастают конидиофоры, на апикальных концах которых начинается образование конидий (рис. 3, б). На одном конидиофоре может быть одновременно 15—20 конидий разной степени зрелости. Отчленение полностью сформировавшихся конидий происходит от верхушки.

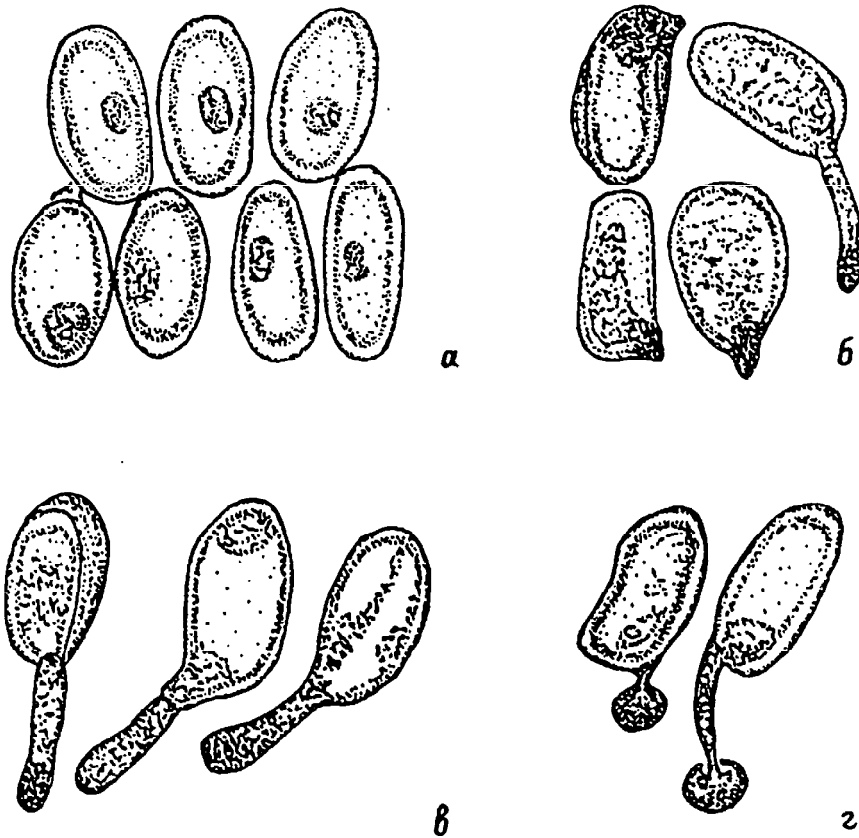


Рис. 1. Стадии прорастания конидий.

a — зрелые непроросшие конидии, *б* — конидии в процессе их набухания и прорастания, *в* — конидии с первичными ростковыми трубками, *z* — проникновение первичных ростковых трубочек через оболочку.

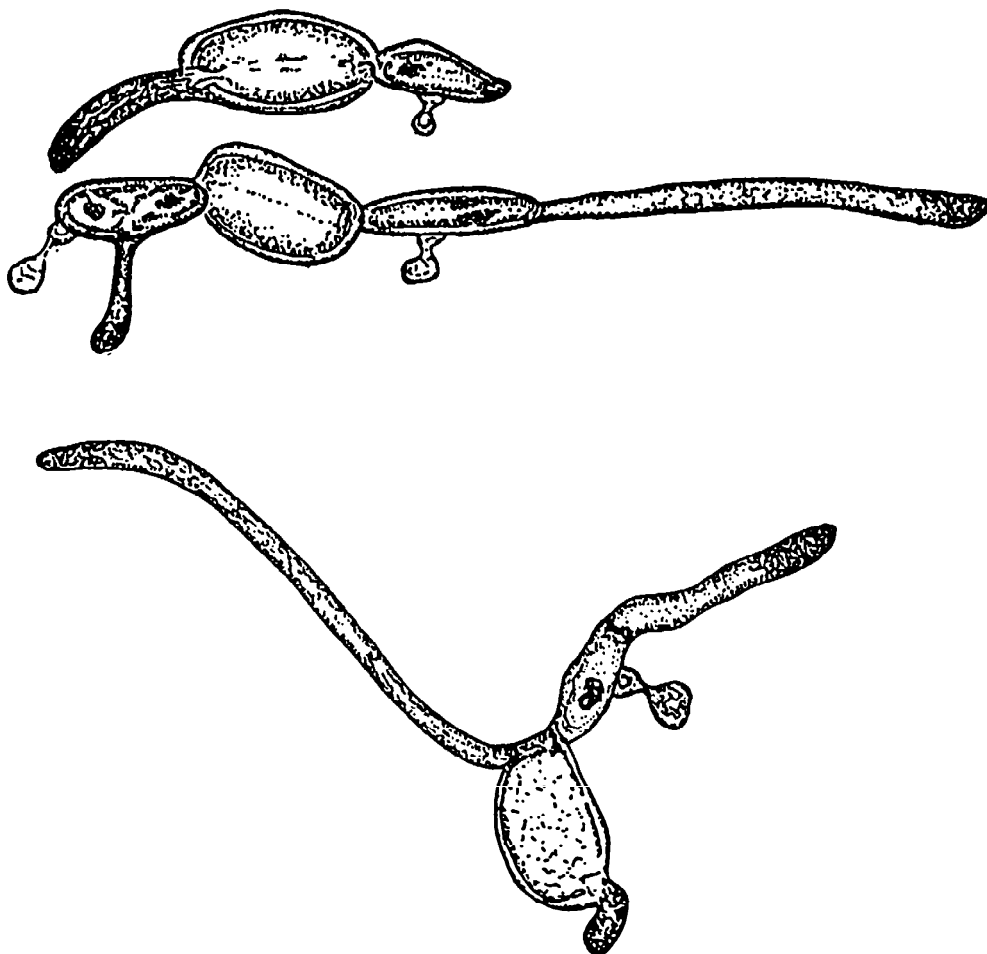


Рис. 2. Конидии с ростковыми трубками, аппрессориями и первичными гаусториями.

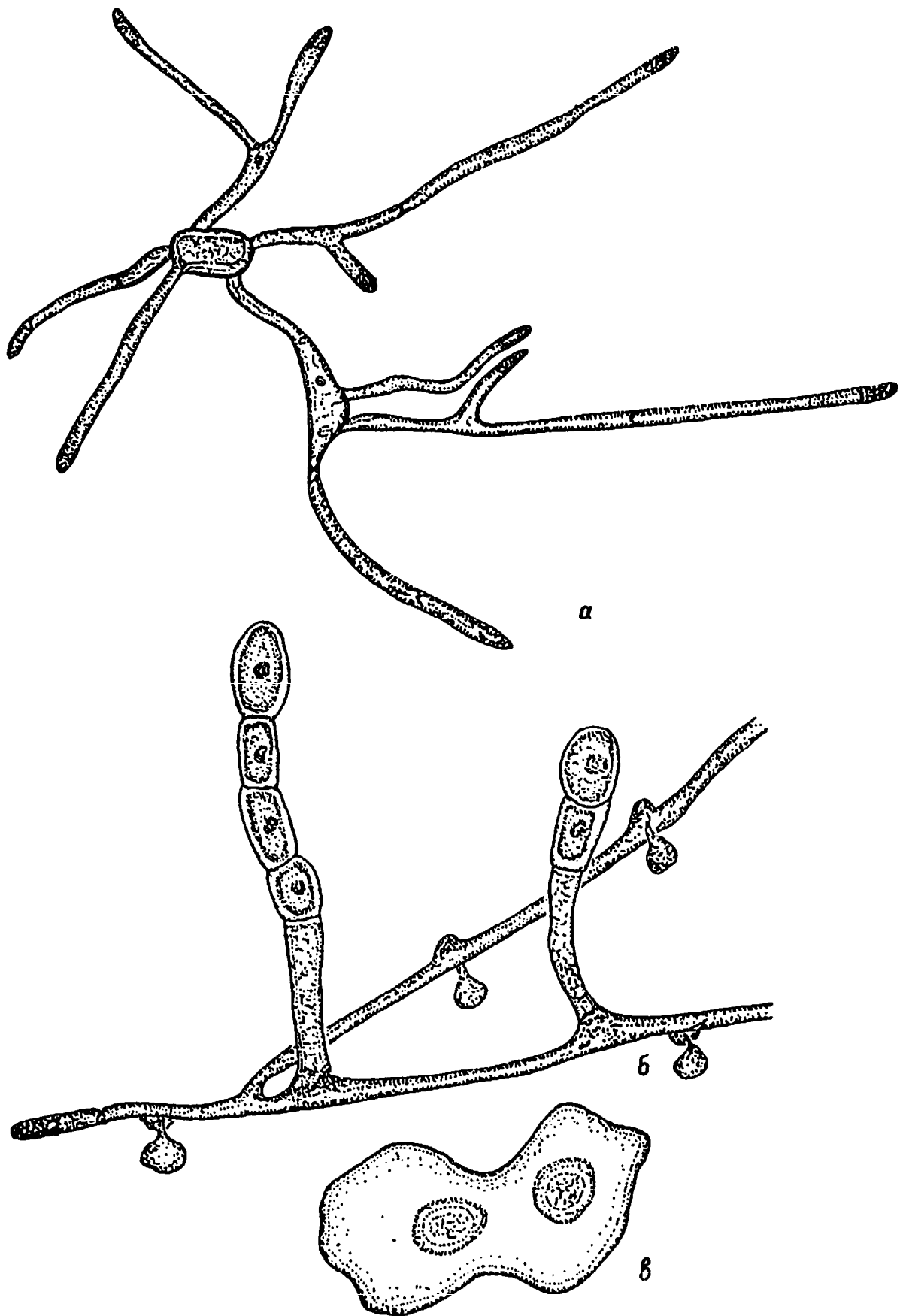


Рис. 3. Формирование поверхностного мицелия и конидиофоров.
 а — формирование мицелия, б — образование конидиофоров с цепочками конидий, в — гаустерии в эпидермальной клетке арабидопсиса.

Таблица 1

Определение степени восприимчивости мутантов и экотипов *A. thaliana* через 13 сут после заражения конидиями мучнистой росы

Растение	Тип инфекции	Поражение, балл
Мутант		
PAD-4	Налет мучнистой росы на всей пластинке листа	4+
NPR-1	Покрыто мучнистой росой 20 % поверхности листа	2+
PAD-1	Отдельные мелкие пятна мучнистой росы, хлороз	1+
PAD-2	То же	1+
PAD-3	» »	1+
PAD-4	» »	1+
PAD-5	» »	1+
Экотип		
COL-0	» »	1+
LL	Нет видимых признаков заражения	0+

Таблица 2

Время формирования инфекционных структур возбудителя мучнистой росы на поверхности листа *A. thaliana*

Время, ч	Стадия развития	Время, ч	Стадия развития
0—1	Набухание конидий	38	Рост поверхностных гиф
1—2	Начало прорастания	72	Закладка конидиофоров
2—4	Завершение прорастания	120	Начало отчленения нового поколения конидий (спороношение)
5	Начало формирования аппрессориев		
24	Образование гаусторий		

Таблица 3

Восприимчивость *A. thaliana* к мучнистой росе

Растения арабидопсиса	Степень восприимчивости	Среднее число конидиофоров	Среднее количество конидий
Экотип Col-0	Устойчивый	2.1	3.6
Мутант PAD-4	Сильно восприимчивый	9.3	7.5
Мутант 2-S19	Восприимчивый	7.1	5.1

Примечание. Указано число конидиофоров и конидий на 1 колонию на 5-е сут после заражения.

Таблица 4

Размеры различных структур возбудителя мучнистой росы *A. thaliana*

Морфологические структуры	Размеры, мкм	Морфологические структуры	Размеры, мкм
Конидии	28—34 × 14—16	Аппрессории	24—32—8—10
Конидиофоры	60—65 × 6—12	Ростковые трубки (диам.)	5—6
Гифы (диам.)	6—8	Гаустории (диам.)	16—20—8—16

Сравнение изолятов *Erysiphe* sp. из ГМ и *E. cichoracearum* из Стенфордского университета, поражающих *A. thaliana*

Симптомы и структуры	<i>Erysiphe</i> sp., изолят ГМ	<i>E. cichoracearum</i> , изолят из Стенфордского университета
Размер конидий, мкм	28—34 × 14—16	26—33 × 16—19
Конидиофоры	Прямые	Изогнутые
Длина и диаметр конидиофоров, мкм	60—65 × 6—12	88—160 × 9.5—11
Максимальное число конидий на конидиофоре	6—18	3—5
Время появления конидиофоров	5-е сут	4-е сут
Форма гаустории	Округлая	Вытянутая, грушевидная
Патогенность	Не поражает тыкву, дыню, редис	Поражает огурцы, тыкву, дыню

Для изучения взаимоотношений растений-хозяев и патогенов на разных стадиях необходимо знание развития инфекции во времени. Оказалось, что набухание конидий происходит быстро и уже через час начинается процесс прорастания. Еще до появления ростковых трубок наблюдается перераспределение цитоплазмы внутри конидий. Наиболее ярко окрашивается цитоплазма на дистальных концах конидий, от которых вырастают ростковые трубки. Конидии мучнистой росы в течение 20 мин выделяют вещества, обеспечивающие более тесный контакт гриба с поверхностью клеток растения.

Кроме того, конидии выделяют эстеразы, которые вызывают деградацию кутикулы, служащую серьезным барьером для внедрения инфекции. Через 1—2 ч после нанесения сухих конидий на поверхность листа в условиях 100 %-й относительной влажности из верхушечного конца конидий появляется ростковая трубка, которая проникает через кутикулу и подлежащую клеточную стенку, устанавливает контакт с поверхностью листа. На этом ее развитие прекращается (рис. 1, г). Позднее из противоположного конца конидии появляется еще одна ростковая трубка, дающая начало аппрессорию. Через 5 ч после заражения были обнаружены первые аппрессории (рис. 2, а). Через 24 ч сформировались первые гаустории (рис. 2, а—в). Первые молодые колонии сформировались через 38 ч после заражения. Рост гиф продолжался в радиальном направлении, и одновременно появлялись новые гаустории. Через 72 ч наблюдались первые конидиофоры, а через 120 ч на листьях восприимчивых мутантов арабидопсиса были обнаружены первые зрелые конидии (рис. 3, б; табл. 2).

В условиях оранжереи развитие мучнистой росы начиналось с поражения розеточных листьев. Первые симптомы в виде серебристого налета появлялись на 5-е сут после инокуляции сильновосприимчивых растений. У некоторых экотипов и мутантов арабидопсиса мучнистая роса распространялась на стебли. Стеблевая инфекция была более выраженной: цепочки конидий на конидиофорах были длиннее в 1.5—2 раза. Если на листьях цепочки конидий состояли из 5—7 конидий, то на стеблях — из 15—20. Гаустории в клетках стебля были, как правило, крупнее (табл. 3).

Микрометрические измерения структур гриба были проведены на живом и предварительно зафиксированном и окрашенном материале (табл. 4).

Растения арабидопсиса могут поражать несколько видов рода *Erysiphe*. Описано поражение *A. thaliana* грибами *E. cichoracearum* и *E. cruciferarum*. Вид *E. cruciferarum* имеет весьма специфическую форму аппрессория с многочисленными выростами, отличную от исследуемого изолята *Erysiphe* sp., имеющего простую вытянутую форму аппрессория. Мы сравнили особенности изолятов *E. cichoracearum* и *Erysiphe* sp. (табл. 5). При этом выявлены их значительные различия. На се-

годняшний день не удалось выявить сходство изолятов *Erysiphe* sp. ни с одним из описанных видов рода *Erysiphe*, поражающих крестоцветные. Идентификация изолята *Erysiphe* sp. продолжается.

Для анализа степени восприимчивости к мучнистой росе экотипов и мутантов арабидопсиса необходимо было найти метод ее оценки. Анализ всех стадий развития *Erysiphe* sp. на поверхности интактных и отчлененных (во влажной камере) листьев арабидопсиса показал, что наиболее адекватным, позволяющим обнаружить различия в степени восприимчивости растений является метод определения продуктивности гриба и скорости установления совместимых взаимодействий между растением-хозяином и патогеном.

Проведенный анализ позволил выявить существенные различия между продуктивностью гриба и восприимчивостью растений. Данный метод можно использовать в дальнейшем для оценки степени восприимчивости растений арабидопсиса к мучнистой росе.

Выводы

1. Выявлены различия в степени поражения экотипов и мутантов *A. thaliana* в оранжерейных условиях.
2. Определены структурные особенности различных органов гриба и время их формирования.
3. Определены параметры различных органов гриба с целью уточнения его таксономической принадлежности.
4. Установлены различия между изолятами возбудителя мучнистой росы.
5. Разработан метод определения устойчивости мутантов и экотипов *A. thaliana* к мучнистой росе.

Список литературы

Adam L., Somerville S. C. Genetic characterization of five powdery mildew disease resistance loci in *Arabidopsis thaliana* // *Plant Journ.* 1996. Vol. 9(3). P. 341—356.

Crute I., Beyon S., Dangl J., Holub E., Mauch-Mani B., Slusarenko A., Staskawicz B., Ausubel F. Microbial pathogenesis of *Arabidopsis* // *Arabidopsis* / Ed. E. M. Meyerowitz, C. R. Somerville. N. Y.: Gold Spring Harbor Laboratory Press, 1994. P. 705—707.

Innes R. W., Bisgrove S. R., Smith N. M., Bent A. F., Staskawicz B. J., Lui Y.-C. Identification of a disease resistance locus in *Arabidopsis* that is functionally homologous to the RPG locus of soybean // *Plant J.* 1993. Vol. 4. P. 813—820.

Бостонский университет США
Главный ботанический сад РАН
Москва

Поступила 15 XII 1996

SYMMARY

We studied powdery mildew development in *Arabidopsis thaliana* mutants and ecotypes that differ in their resistance to this disease. Study of causal agent of powdery mildew showed that it germinates on *Arabidopsis* leaves and stems and forms appressoria, superficial mycelium, haustoria, and conidiophores with conidia which are the main propagules of this pathogen. Timing of fungal organ formation was determined. As a result of this study was developed a method for disease susceptibility evaluation based on the incubation period and host-pathogen interrelationship establishment rate. This study helps to elucidate the phenotypic expression of Arabid genes involved in the defense response to pathogen attack and contributes to an understanding of the mechanisms of host susceptibility to powdery mildew which currently decreases yield of the most important agricultural crops.

Рецензент — С. Н. Лекомцева

УДК 632.4 : 635.28 : 582.288.45

© Н. Б. Трошина, Р. Ф. Исаев, И. А. Яхин, О. И. Яхин

**ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ
УСТОЙЧИВОГО К БАЙТАНУ ШТАММА
FUSARIUM SOLANI (MART.) SACC.
В КУЛЬТУРЕ И НА РАСТЕНИЯХ ЛУКА**

TROSHINA N. B., ISAEV R. F., YAKHIN I. A., YAKHIN O. I. EFFECT OF ENVIRONMENTAL FACTOR ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF RESISTANT TO BAYTAN *FUSARIUM SOLANI* (MART.) SACC. STRAIN IN CULTURE AND ON ONION PLANTS

В связи с интенсивным применением фунгицидов, в частности производных триазола, актуальным является исследование свойств устойчивых к ним изолятов фитопатогенных грибов. Практически все препараты на основе триазолов относятся к ингибиторам синтеза эргостерола (Минаева, Андреева, 1989). В своих наименьших биологически активных концентрациях они ингибируют деметилирование ланостерина (24-метилендигидроланостерина) в положении С-14, что является первым шагом в превращении ланостерина в эргостерин в грибах (Weete, 1987). Известно, что эргостерин требуется для нормального роста большинства грибов. Скорости роста мутантов, дефективных по разным степеням биосинтеза эргостерина, ниже, чем соответствующая скорость роста диких типов (Молчанов, Андреева, 1989). Резистентность грибов к ингибиторам биосинтеза эргостерина обычно сопровождается снижением уровня адаптации и патогенности и может быть основана на уменьшенном сродстве ферментов-мишеней, участвующих в биосинтезе эргостерина (Молчанов, Андреева, 1989).

Различные виды рода *Fusarium* по-разному реагируют на сложный комплекс экологических условий, проявляя при этом значительную индивидуальность (Караджова, 1989). Нормальное развитие грибов зависит от многих факторов, в частности температуры, реакции среды. Оптимум температуры для развития фузариев находится в пределах 18—28 °С, хотя некоторые из них, особенно фитопатогенные виды, могут расти и развиваться в пределах 0—35 °С (Билай, 1977). Понижение температуры культивирования может приводить к появлению новых продуцентов, не обнаруживаемых при оптимальных условиях роста (Леонов и др., 1994). Представляет интерес изучение влияния на грибы температур, лежащих выше оптимума. Крайним пределом, при котором отмечена жизнеспособность мицелия фузариума, является температура 33 °С. При дальнейшем ее повышении рост мицелия прекращался, хотя температура 34—35 °С не была губительной для гриба, так как при последующем ее понижении рост мицелия вновь возобновлялся (Караджова, 1989).

Большинство видов рода *Fusarium* способны расти и развиваться в широкой амплитуде значений рН среды от 2 до 9 с оптимумом в пределах рН 3.5—5. Обычно кислые почвы содержат больше мицелия грибов по сравнению с нейтральными и слабощелочными (Караджова, 1989).

В настоящем сообщении приводятся результаты исследования скорости роста устойчивого к фунгициду класса триазола байтану штамма *F. solani* при культи-

вировании его в условиях высокой и низкой по сравнению с оптимумом температуры, рН среды, а также результаты цитологических наблюдений за развитием этого штамма на эпидермисе растений лука при повышенной концентрации спор в инокулюме.

Гриб *F. solani*, выделенный из лука, пассировали однократно и пятикратно на чистой питательной среде Чапека и пятикратно на среде, насыщаемой раствором байтана («Bayet», ФРГ) до концентрации 0.02 %. Определяли скорость роста этих штаммов при пересеве на чистую питательную среду (контроль), а также при повышении температуры среды до 37 °С или при добавлении в нее лимонной кислоты (рН 2). Учитывали по 10 колоний каждого варианта опыта.

В других опытах конидии в концентрации 10^6 и 10^9 в 1 мл наносили на эпидермис чешуй лука сорта Бессоновский, восприимчивого к патогену. Полоски эпидермиса отделяли от чешуй, заражали и помещали в чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу (Пыжикова, Карасева, 1985) или же инфицированный эпидермис отделяли от чешуй непосредственно перед фиксацией. В каждом варианте наблюдения проводили над 150 конидиями.

Эпидермис фиксировали через 10—36 ч после инокуляции в смеси спирта и уксусной кислоты (3 : 1) для выявления РНК и в смеси Бэкера для выявления общих белков. Процедуры фиксации, окрашивания акридиновым оранжевым и бромфеноловым синим, а также количественное определение содержания РНК и белка описаны в методиках (Большой практикум..., 1978; Сердюк, 1986). В каждом варианте опыта для количественных наблюдений использовали 100 клеток эпидермиса. Измерения сделаны на микроскопе ЛЮМАМ И-2, снабженном фотометрической насадкой ФМЭЛ I-A (ЛОМО). Повторность опытов — 2-кратная.

Анализ размеров колоний штамма *F. solani* показал, что постепенное увеличение в среде культивирования концентрации байтана существенно замедляло рост гриба. Так, при пятикратном пассировании на среде Чапека, насыщаемой байтаном до 0.02 %, размер колоний уменьшался от 35.5 ± 0.5 до 11.2 ± 0.3 против 24.5 ± 0.6 мм в отсутствие байтана. Однако посев *F. solani* непосредственно на среду с 0.02 % байтана приводил к абсолютной гибели культуры. Следовательно, при пассировании *F. solani* на среде, насыщаемой байтаном, был получен штамм, обладающий относительной устойчивостью к фунгициду. Наблюдаемое замедление скорости его роста могло происходить в результате снижения активности синтеза нуклеиновых кислот и белка так же, как это было показано нами для другого резистентного к байтану штамма — гриба *Helminthosporium sativum* (Яхин и др., 1992).

Сопоставление скорости развития *F. solani* при различных условиях культивирования позволило заключить, что рост штамма, пассируемого на чистой питательной среде однократно или пятикратно, угнетался и при повышении температуры среды диаметр колоний уменьшался на 20—24 % и в более сильной степени — на 80—83 % — при снижении рН среды до 2.0. Скорость роста резистентного штамма существенно отличалась от таковой чувствительного штам-

Таблица 1

Диаметр колоний *F. solani* при разных условиях культивирования

Вариант опыта	Диаметр колоний, мм		
	при 22 °С, рН 7.0 (контроль)	при 37 °С, рН 7.0	при 22 °С, рН 2.0
После первого пассажа на среде Чапека	31.5 ± 0.5	25.2 ± 0.3	6.7 ± 0.6
После пятого пассажа на среде Чапека	24.5 ± 0.5	18.8 ± 0.7	4.2 ± 0.3
на среде Чапека, насыщаемой байтаном	11.2 ± 0.2	22.0 ± 1.0	9.7 ± 0.4

Длительность периодов набухания конидий и роста ростковых трубок *F. solani* на эпидермисе растений лука

Варианты опыта	Длительность периодов, ч	
	набухания конидий	удлинения ростковых трубок
Концентрация инокулюма 10^6 конидий/мл		
Эпидермис отделен от чешуи, конидии после первого пассажа на среде Чапека	10.2±0.6	12.6±0.5
пятого пассажа на среде Чапека	9.3±0.4	13.0±0.7
пятого пассажа на среде Чапека, насыщаемой байтаном	22.5±0.8	25.1 и более
Эпидермис не отделен от чешуи, конидии после первого пассажа на среде Чапека	8.5±0.4	10.1±0.3
пятого пассажа на среде Чапека	8.8±0.6	11.2±0.4
пятого пассажа на среде Чапека, насыщаемой байтаном	15.6±0.7	15.2±0.7
Концентрация инокулюма 10^9 конидий/мл		
Эпидермис отделен от чешуи, конидии после первого пассажа на среде Чапека	13.4±0.4	15.2±0.4
пятого пассажа на среде Чапека	13.2±0.6	15.0±0.7
пятого пассажа на среде Чапека, насыщаемой байтаном	21.4±1.0	23.0 и более
Эпидермис не отделен от чешуи, конидии после первого пассажа на среде Чапека	11.3±0.4	13.3±0.7
пятого пассажа на среде Чапека	10.2±0.5	13.5±0.5
пятого пассажа на среде Чапека, насыщаемой байтаном	15.2±0.6	16.9±0.9

ма. Так, снижение рН среды так же, как и в случае чувствительного штамма, угнетало развитие гриба, однако диаметр колоний уменьшался при этом только на 14 %, подъем же температуры вдвое ускорял рост гриба (табл. 1). Приведенные данные означают, что штамм *F. solani* одновременно с приобретением устойчивости к байтану приобретал также и определенную устойчивость к изменению температуры и рН среды.

Изучение эктофитной стадии развития *F. solani* на отделенном от чешуи эпидермисе растений лука показало, что через 9.3—10.2 ч после инокуляции конидиями, полученными после однократного (10^6 конидий/мл, контроль) и пятикратного пассирования гриба на чистой питательной среде, около 50 % конидий оказались проросшими (табл. 2). После прорастания ростковые трубки удлинялись и

Таблица 3

Содержание РНК и белка в конидиях *F. solani*, развивающихся на отделенном от чешуи эпидермисе растений лука

Вариант опыта	Содержание, усл. ед.	
	РНК	белка
Конидии после первого пассажа на среде Чапека (контроль) в периоды набухания	31±2	82±4
удлинения ростковых трубок	40±3	112±6
Конидии после пятого пассажа на среде Чапека в периоды набухания	29±3	72±3
удлинения ростковых трубок	37±2	108±4
Конидии после пятого пассажа на среде Чапека, насыщаемой байтаном, в периоды набухания	22±2	40±3
удлинения ростковых трубок	26±3	51±4

проникали под эпидермис, причем у половины из них этот процесс завершился через 21.9—22.8 ч после инокуляции (табл. 2).

В варианте опыта с заражением эпидермиса растений конидиями устойчивого к фунгициду штамма гриба было зарегистрировано резкое замедление (в 2.2 раза по сравнению с контролем) прорастания конидий (табл. 2). Ростковые трубки также развивались медленно (табл. 2). Цитохимическое исследование содержания РНК и белка в таких конидиях выявило низкое содержание этих соединений по сравнению с контролем (табл. 3), что указывает на низкую метаболическую активность прорастающих конидий резистентного штамма гриба.

При возрастании концентрации спор в инокулюме до 10^9 конидий/мл у чувствительного к фунгициду штамма наблюдалось замедление прорастания конидий и удлинения ростковых трубок. У устойчивого штамма величина этих параметров не изменялась (табл. 2). Кроме того, у чувствительного штамма повышенная концентрация спор в инокулюме вызывала появление длинных или ветвящихся ростковых трубок (суммарно 68 %), что подтверждается данными других авторов (Андреев и др., 1987). Аномальные ростковые трубки росли только поверхностно и неориентированно по отношению к антиклинальным стенкам эпидермальных клеток в течение всего периода наблюдений. Их появление является, по-видимому, отражением дискомфортного состояния гриба, развивающегося на эпидермисе в условиях высокой концентрации спор (Трошина, 1994). Напротив, конидии резистентного к байтану штамма *F. solani* в этих же условиях образовывали только нормальные ростковые трубки. Таким образом, повышенная концентрация конидий в инокулюме не влияла на скорость прорастания конидий и морфологию ростковых трубок устойчивого к фунгициду штамма на эпидермисе растений и тем самым не снижала его проникающую способность.

На эпидермисе нативных чешуй лука при оптимальной и повышенной концентрации спор в инокулюме чувствительный к байтану штамм *F. solani* развивался быстрее, чем на эпидермисе, отделенном от чешуи (табл. 2). Эти различия становились достоверными в варианте с использованием устойчивого к фунгициду штамма и являются, возможно, отражением его повышенной способности к аттракции подвижных метаболитов тканей чешуи к зонам развития патогена.

Таким образом, *F. solani*, устойчивый к фунгициду, характеризуется низкой скоростью роста в условиях культуры и на изолированном от чешуй эпидермисе растений лука, что связано с низкой метаболической активностью его клеток. Однако параллельно с этим он способен быстрее развиваться на эпидермисе нативных чешуй, чем чувствительный изолят, а также лучше адаптироваться к изменениям условий роста в культуре и при эктофитном развитии.

Список литературы

- Андреев Л. Н., Сержкина Г. В., Бартош П., Кучера Л. Сравнительная цитология развития ржавчинных грибов пшеницы в эктофитной стадии // Микол. и фитопатол. 1987. Т. 21, вып. 4. С. 266—268.
- Билай В. И. Фузариозы. Киев: Наук. думка, 1977. 441 с.
- Большой практикум по физиологии растений / Под ред. В. Б. Иванова. М.: Высшая школа, 1978. 408 с.
- Караджова Л. В. Фузариозы полевых культур. Кишинев: Штиинца, 1989. 256 с.
- Леонов А. Н., Кононенко Г. Н., Соболева Н. А., Малиновская Л. С. Изучение токсигенеза *Fusarium graminearum* Schwabe при пониженной температуре культивирования // Микол. и фитопатол. 1994. Т. 28, вып. 1. С. 60—63.
- Минаева Л. А., Андреева Е. И. О резистентности возбудителей болезней растений к фунгицидам — ингибиторам синтеза эргостеролов. Деп. № 1048—ХП88. Черкассы, 1989.
- Молчанов О. Ю., Андреева Е. И. Биологические аспекты изучения азолсодержащих фунгицидов. Обзор. информ. Сер. «Химические средства защиты растений». М.: НИИТЭХИМ, 1989. 71 с.
- Пыжикова Г. В., Карасева Е. В. Методика изучения возбудителей септориоза на изолированных листьях растений пшеницы // С.-х. биология. 1985. № 12. С. 112.
- Сердюк Л. С. Цитоспектрофлуориметрический анализ комплексов нуклеиновых кислот с акридиновым оранжевым в парафиновых срезах // Физиол. растений. 1986. Т. 33, № 5. С. 1031.
- Трошина Н. Б. Морфология *Botrytis cinerea* Pers., развивающихся на эпидермисе растений лука с естественной и индуцированной устойчивостью к патогену // Изв. РАН. Сер. Биол. 1994. № 1. С. 159—161.

Яхин И. А., Исаев Р. Ф., Ермакова Э. Б. и др. Содержание нуклеиновых кислот и белка у возбудителей корневых гнилей, резистентных к фунгицидам // Современное положение с резистентностью вредителей, возбудителей болезней растений и сорняков к пестицидам: Тез. докл. VIII совещ. ВИЗР. Уфа: УрО РАН, 1992. С. 86.

Weete J. D. Mechanism of Fungal Growth Suppression by Inhibitors of Ergosterol Biosynthesis. Washington: ACS-series, 1987. P. 268—285.

Отдел биохимии и цитохимии
Уфимского научного центра РАН

Поступила 9 VI 1997

SUMMARY

Growth rate of baytan fungicide resistant strain of *F. solani* was investigated using culturing under temperature and pH changes. The strain growth rate was also studied on allium plants when inoculum contained high spore concentrations. Resistant strain colonies were found to be decreased in diameter by 14 % comparing to 81 % decrease of sensitive strains under pH 2. Under temperature of 37 °C the sensitive strain colonies showed 20 % decrease in diameter, while resistant colonies increased two times comparing to control. Increase of spore concentration in inoculum from 10⁶ up to 10⁹ did not affect the resistant strain growth rate on allium epidermis while slowed the growth of sensitive strain. Results obtained prove the *F. solani* resistant strain high adaptational abilities to environmental changes.

Рецензент — Ю. Т. Дьяков

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

УДК 632.4 : 633.872 : 582.282.193

© Н. Н. Селочник

ТРАХЕОМИКОЗ ДУБА

SELOTCHNIK N. N. OAK TRACHEOMYCOSIS

Трахеомикозы древесных пород являются широко распространенной группой болезней в странах Европы, США, Японии. Давно известна голландская болезнь ильмовых с возбудителем *Graphium ulmi* Schwarz, явившаяся причиной массового усыхания вяза на всем протяжении его ареала. Серьезной проблемой стал окрашенный рак платана, вызываемый *Ceratocystis fimbriata* Ellis et Halsted f. sp. *platani* (Anselmi et al., 1994). Имеются работы по трахеомикозам и ряду других лесных пород, а также плодовым и декоративным (Потлайчук, Осмоловская, 1969; Потлайчук, Минкевич, 1970; Онофреш, Попушой, 1971; Минкевич, 1972; Семенов, 1972, 1976; Потлайчук, 1976).

Трахеомикоз дуба впервые был отмечен в Югославии (Georgevitch, 1926), затем его обнаружили в США, европейских странах и европейской части СССР, о чем имеются данные в ряде обзоров (Щербин-Парфененко, 1953; Потлайчук, 1957; Минкевич, 1963а, 1972; Wilson, 1967, 1970; Онофреш и др., 1978; Крюкова, Плотникова, 1979а, 1979б; Gibbs, 1981; Гусейнов, 1984; Oleksyn, Przybyl, 1987; Селочник, Кондрашова, 1989, и др.).

Трахеомикоз дуба вызывает многочисленные дискуссии как в отношении таксономии возбудителей и их патогенных свойств, так и их роли в синдроме усыхания дуба, причем мнения авторов по этим вопросам различны. Так, в США впервые описано типичное быстрое увядание дуба (Henry, Moses, 1943), впоследствии названное вилтом с возбудителем *S. fagacearum* (Bretz.) Hunt. В ряде европейских стран (Югославия, Румыния, Чехословакия, Болгария, Польша, Венгрия и др.) трахеомикоз дуба, вызываемый видами из родов *Ceratostomella*, *Ceratocystis*, *Ophiostoma* (вопрос о таксономии и синонимике которых рассматривается ниже), указывался в качестве основной причины усыхания разных видов дуба (Georgevitch, 1927, 1930; Georgescu et al., 1948; Petrescu, 1974; Роснев, Златанов, 1982; Pfihoda, 1984; Leontovič, Čapek, 1987; Vajna, 1987).

В СССР трахеомикозное усыхание дубрав отмечалось в 50-х годах в основном в Воронежской и Ростовской областях, на Северном Кавказе, в Ставропольском и Краснодарском краях (Щербин-Парфененко, 1953, 1954; Потлайчук, 1957; Иванченко, 1957; Минкевич, 1962а); в 60—80-х годах — на Украине (Тарханова, 1967; Падий, 1979), в Молдавии (Онофреш и др., 1978), Азербайджане (Гусейнов, 1979, 1981), Грузии (Шавлиашвили и др., 1980; Имнадзе и др., 1989), Волгоградской, Ростовской и некоторых других областях РСФСР (Терехова, 1975; Крюкова, 1976; Крюкова, Плотникова, 1979а, 1979б, 1985; Кузьмичев, 1981).

Таким образом, как в европейских странах, так и в республиках бывшего СССР сосудистый микоз дуба и вызванное им усыхание насаждений в основном были приурочены к более засушливым условиям юга и юго-востока Европы. В

этих регионах поражению насаждений сосудистым микозом предшествовал или сопутствовал ряд природных и экологических факторов. В обзоре, посвященном причинам усыхания дубрав (Селочник, 1989), на основе обобщения многолетних литературных данных указывалось, что главными предрасполагающими факторами, снижающими устойчивость насаждений и поддерживающими развитие трахеомикозных и других патогенных грибов, являлись засуха и дефолиация крон насекомыми-филлофагами, а также в ряде случаев антропогенные воздействия. Засухи были особенно типичны для конца 70-х и 80-х годов с увеличением температуры в Центральной и Восточной Европе на 1—1.5 °С и хроническим дефицитом осадков (Přihoda, 1984; Leontovič, Čapek, 1987; Delatour, 1990; Kowalski, Bartnik, 1990; Leontovič, 1990; Toth, 1990; Brasier, Scott, 1994).

В сообщениях на тему «Усыхание дубрав и статус *Ophiostoma* sp. на дубе в Европе», представленных 11 странами на совещании ЕОЗР 20—22 июня 1989 г. (г. Люлафюред, Венгрия), большинство авторов отметили, что 80-е годы отличались высоким уровнем отмирания дубов в Европе, однако почти во всех странах основная причина этого явления — засухи, неоднократно повторяющиеся в эти годы. Попытка установить связь усыхания дуба с грибами рода *Ophiostoma* не дала четких результатов, так как эти грибы выделялись недостаточно часто и регулярно, чтобы считать их основной причиной гибели деревьев, а если их и изолировали часто, то патологическая роль им все же приписана не была (Anonymus, 1990; Cech et al., 1990; Delatour, 1990; Vaina, 1990; Delatour et al., 1993). В опытах, проведенных в Польше, показано, что искусственное заражение сеянцев дуба грибом *O. quercis* (Georg.) Nannf. давало результат только при условии их одновременной дефолиации (Oszako, 1993). По данным Гибса (Gibbs, 1990), в Великобритании ослабление дуба не являлось серьезной проблемой, однако сильная дефолиация деревьев зеленой дубовой листоверткой (*Tortrix viridana*) в течение нескольких лет подряд снизила устойчивость деревьев к слабопатогенным грибам, обитающим на коре, и способствовала их внедрению в древесину веточек и ветвей.

Мысль о вторичной роли сосудистого микоза и некоторых других болезней дуба в синдроме его усыхания рассматривалась в г. Нанси (Франция) в 1994 г. на международном симпозиуме, посвященном экологии, физиологии и патологии дуба (Селочник, 1995).

В качестве признаков заболевания дуба, вызванного сосудистыми патогенами, разные авторы описывают пожелтение, побурение, покраснение и преждевременное отмирание листьев, веточек и целых ветвей, изреживание кроны, деформацию и местные очаги гнили в корнях, серовато-коричневое окрашивание древесины, иногда отдельные черно-бурые точки, штрихи, полосы в некоторых годичных кольцах на поперечных срезах ствола и ветвей и соответствующие им тяжи на тангентальных срезах, некрозы под корой и на коре, часто с черным экссудатом, водяные побеги на стволе (Крюкова, Плотникова, 1979, 1979а; Гусейнов, 1981; Кузьмичев, 1982а, 1982б, 1983а; Неško, 1985; Селочник, Кондрашова, 1989; Kowalski, Bartnik, 1990; Vannini, Luisi, 1990). Чаще всего болезнь носит хронический характер и может длиться много лет, не приводя дерево к гибели, а внешние и даже внутренние симптомы болезни не являются строго специфичными, ибо при одних и тех же признаках из сосудов и паренхимы древесины могут выделяться не только грибы порядка *Ophiostomales*, но и другие патогены. Так, итальянскими учеными (Ragazzi et al., 1989; Vannini, Luisi, 1990) при подобных симптомах из усыхающих дубов был изолирован ряд грибов, причем сосудистые патогены не вызывали отмирания деревьев. В качестве патогена первичной важности указан гриб *Diplodia mutila* (Fr.) Mont., а чаще других выделяли *Hypoxylon mediterraneum* (de Not.) Miller, что побудило авторов высказать гипотезу водного дефицита как основной причины усыхания (Ragazzi et al., 1989). В Венгрии отмечено 3 вида патогенных грибов *Diplodia mutila*, *Ceratocystis piceae* (Münch) Bakshi и *Valsa ambiens* (Pers.: Fr.) Fr., связанных с гибелью деревьев дуба (Vajna, 1987).

Типичный же для трахеомикоза симптом — кольцевое темно-коричневое или черное окрашивание и затилловывание сосудов ксилемы, иногда почти сплошное

почернение заболони, сопровождающееся быстрым отмиранием дерева, как при голландской болезни ильмовых или вилте дуба в США, где, кстати, подобные симптомы болезни появляются лишь у восприимчивых видов группы красных дубов подвида *Erythrobalanus* (Mac Donald, 1994), — встречается в европейских странах далеко не всегда. Только в небольшом количестве работ описывается характерный патогенез болезни по типу васкулярного вилта (Georgevitch, 1930; Щербин-Парфененко, 1953; Иванченко, 1957; Минкевич, 1962а, 1963а; Petrescu, 1973; Крюкова, Плотникова, 1979а; Гусейнов, 1979, 1981, 1984; Eisenhauer, 1991). В таких случаях заболевание может проявляться в острой форме, усыхание происходит очень быстро, в течение одного вегетационного сезона, отмечается измельчение листьев, ненормальное окрашивание (от желто-зеленого до красно-коричневого), иногда листва засыхает, не изменяя зеленого цвета и оставаясь висеть на дереве. Подобный тип усыхания чаще всего наблюдался в закавказских республиках бывшего СССР — в Грузии и Азербайджане, где, однако, описаны и острая, и хроническая формы болезни (Гусейнов, 1979, 1981, 1984; Имнадзе и др., 1989, 1992). Случай острого течения трахеомикоза описан также на северо-западной границе распространения дуба черешчатого, в роще парка «Дубки» в г. Сестрорецке (Ленинградская обл.), но там речь идет о старовозрастной дубраве, подвергавшейся сильному антропогенному воздействию (Толстопятов, 1979).

По данным Е. П. Кузьмичева (1982а, 1982б, 1984), лесостепные дубравы относятся к зоне средне- и слабопоражаемых сосудистым микозом, где заболевание протекает в основном в хронической форме; в лесной зоне (Первомайский лесхоз Рязанской обл.) это заболевание им обнаружено не было.

Возбудители сосудистого микоза изолировались из деревьев дуба всех обследованных массивов лесостепной и лесной зоны (Воронежская, Липецкая, Белгородская, Тамбовская, Саратовская, Тульская, Рязанская и Калужская обл.) (Селочник, 1989; Selochnik, 1994). Однако заболевание имело скрытый вялотекущий хронический характер, и внешние признаки его в кроне дерева зачастую никак не проявлялись. Внутренние признаки в стволе и ветвях в виде бурых или черных точек и штрихов на поперечных срезах (и соответствующих им продольных тяжей) либо были единичны в отдельных годичных слоях и никак не могли серьезно повлиять на жизнедеятельность дерева, либо не были отмечены совсем. В связи с этим нами было сделано предположение о возможном бессимптомном течении болезни, своего рода «бациллоносительстве» (Селочник, 1989). Эти данные перекликаются с высказанной ранее мыслью о симбиотрофизме возбудителей сосудистого микоза дуба (*Ophiostoma* sp., *Diaporthe* sp.), которые могут неопределенно долго развиваться в тканях растения-хозяина без видимых внешних последствий и жить в дубах как спутники-эндопаразиты на всех этапах их жизни — от желудей до взрослых деревьев (Щербин-Парфененко, 1956, 1963). Однако, по мнению этого автора, при определенных условиях, рано или поздно, внезапно или постепенно симбиотрофия может нарушиться, и грибы из безвредных сожителей превращаются в патогенных обитателей, а признаком этого перехода является побурение клеток древесины. На этом основании А. Л. Щербин-Парфененко предложил выделить подобных патогенов в особую категорию факультативно симбиотрофных паразитов.

Наряду с эндопаразитизмом и бессимптомным развитием грибов рода *Ophiostoma* в тканях дуба этим же автором была предложена теория смешанной инфекции этих грибов и некоторых других видов (*Phomopsis quercella* Died., *Plasmopara nigro-quercina* Scz.-Parf.) с бактерией *Erwinia multivora* Scz.-Parf., а сама болезнь в таких случаях называется раково-сосудистой и может быть как сосудистым микозом, так и сосудистым бактериозом или и тем, и другим одновременно (Щербин-Парфененко, 1953, 1963). Признаки поражения раково-сосудистой болезнью у дуба не всегда одинаковы и постоянны, что затрудняет диагностику. Автор указывает один характерный признак: все водопроводящие сосуды имеют синевато-черный цвет и плотно забиты темно-бурой грибамицей, о чем уже было сказано выше. В таких случаях усыхание дубов происходило быстро, и результатом сме-

шанной инфекции могло быть появление раковых ран. Аналогичные данные были получены и в Румынии (Petrescu, 1974), когда 2 вида бактерий (*Erwinia valachica* и *E. quercicola*) рассматривались как первичные патогены сосудистой ткани, predisposing к внедрению *Ophiostoma (Ceratocystis) roboris* Georg. et Teod. и *Ophiostoma (Ceratocystis) valachicum* Georg., Teod. et Badea, что нашло и более позднее подтверждение (Simonescu, 1991). Совместное поражение усыхающих дубов грибами, вызывающими трахеомикоз, и бактериями *Erwinia multiwora* и *E. lignifila (E. lignogum)* было отмечено и в Грузии (Имнадзе и др., 1989; Имнадзе, Тавадзе, 1992).

Имеются и другие данные о совместном поражении дуба сосудообитающими патогенами и рогохвостом *Xiphidria prolongata* Geoffr., который, заселяя сосуды заболони, как раз и вызывает, по мнению автора, их закупорку и почернение и находится в симбиотических взаимоотношениях с грибами. Однако такое поражение древесины грибами-симбионтами дубовой ксифидрии отмечалось лишь на сухостойных дубах и не могло быть причиной их увядания (Кузьмичев, 1983а).

Некоторые авторы при описании болезни отмечали только серое или серовато-коричневое окрашивание древесины, что давно известно в литературе как «синева» древесины (Münch, 1907; Bakshi, 1951; Майер, 1953). При этом авторы указывали, что многие из деревоокрашивающих грибов способны развиваться не только на свежесрубленной древесине, но также и в древесине живого растущего дерева, особенно при ослаблении его, когда все жизненные функции снижены, сокодвижение уменьшено и количество воздуха в клетках увеличено. Появление этого симптома на усыхающих и мертвых дубах в Польше (Kowalski, Bartnik, 1990) авторы также не связывают с трахеомикозом, хотя имела место колонизация деревьев грибами рода *Ceratocystis*, и не считают эти грибы первичной причиной усыхания дуба. Аналогичный вывод был сделан и в Германии (Butin, 1987; Balder, 1989), где виды рода *Ceratocystis*, особенно *C. piceae*, изолировали из полностью здоровой коры или древесины дубов, независимо от их повреждения, и первый из этих авторов отнес *C. piceae* к эндофитам, существующим бессимптомно в живых растениях. Позднее эндофитные грибы других видов были найдены в листьях и веточках больных и здоровых деревьев *Quercus petraea* (Halmschlager, 1993).

В течение последнего десятилетия в литературе появились материалы об эндофитном существовании многих грибов-ксилотрофов. Так, при изучении ксилотрофной микобиоты бука из Украины (Гаевая и др., 1995) наряду с дереворазрушающими макромицетами характерные для бука микромицеты выделялись не только из усыхающих ветвей, стволов, пней, но и из визуально здоровых ветвей, без явных признаков развития грибов, что подтверждает гипотезу о наличии этих грибов в ксилеме в латентном состоянии. Важнейшим лимитирующим фактором развития грибов в этой стадии является, по мнению этих и других авторов (Chapela, 1989), влажность ксилемы, снижение которой служит пусковым механизмом для развития многих видов ксилотрофных грибов. Имеется сообщение о развитии грибных эндофитов во внешне здоровой хвое *Pinus nigra* в Словении (Jurc et al., 1995), причем среди выделенных 56 образцов эндофитных грибов были *Ceratocystis cainii* и *Diaporthe* sp., которые могли бы быть и сосудистыми патогенами. Авторы сделали вывод о том, что классификация некоторых хорошо известных паразитических или факультативно паразитических видов, способных существовать как эндофиты во внешне здоровых органах и тканях дерева, должна быть пересмотрена.

Тот факт, что одни и те же грибы могут присутствовать в тканях дерева как сосудистые патогены или эндофиты, а также на срубленной древесине как сапротрофы, наводит на мысль о разных фазах существования этих грибов и возможном переходе из одной фазы в другую. Такие данные в литературе имеются. Один из румынских ученых (Georgescu, 1952), описавший два новых вида рода

Ophiostoma (*O. roboris*, *O. walachicum*), вызывающих сосудистый микоз дуба, показал, что они вегетируют в нормальном состоянии как сапротрофы в сухих ветвях кроны, куда были занесены насекомыми. Однако в условиях, когда в сосудах становится больше воздуха, виды рода *Ophiostoma* переходят в паразитарное состояние и передвигаются сверху вниз по древесине еще живых деревьев. И. И. Минкевич (1962б, 1963б) в опытах с искусственным заражением наблюдал за возможностью распространения возбудителя сосудистого микоза дуба *O. roboris* (с анаморфами *Hyalodendron roboris* и *Graphium roboris*) как сапротрофа на древесине различных древесных и кустарниковых пород, а также за его способностью переходить из сапротрофного состояния к паразитизму на дубе.

Далее мы приводим обзор литературных данных по поводу таксономии возбудителей трахеомикоза дуба. В качестве таковых разными авторами в основном указываются грибы родов *Ophiostoma* (*Ceratocystis*), часто рассматриваемые как синонимы, и ряд несовершенных грибов, известных как их анаморфы. Тут следует указать, что вызывающий типичный вилт дуба *Ceratocystis fagacearum* выявлен и подробно описан в США, как и его анаморфа *Chalara quercina* Henry (Henry, 1944; Henry et al., 1944; Bretz, 1952; Hunt, 1956). В Европе до недавнего времени он обнаружен не был, за исключением случая нахождения гриба типа *Chalara* (но не *Ch. quercina*) в усыхающих дубах *Q. robur* и *Q. petraea* в Румынии в 1966 г. (Petrescu, 1984), но сам автор считал свою находку неточной из-за несовпадения некоторых элементов с оригинальным диагнозом. Однако позднее появились упоминания о случаях поражения грибом *Ceratocystis fagacearum* отдельных видов дуба в Испании (Ipinza et al., 1989) и дуба красного в Польше (Kowalski, Sadlowski, 1993). Учитывая, однако, что этот возбудитель является наиболее опасным среди грибов этого рода, и вызываемый им вилт дуба пока не получил распространения в Европе, ряд авторов указывает на риск интродукции этого заболевания с пиломатериалами из Северной Америки и необходимость превентивных мер (Liese, 1979; Liese, Ruetze, 1987; Pinon, 1990).

В бывшем СССР выявлены три вида *Ceratocystis*: *C. roboris* (Georg. et Teod.) Potl. с анаморфами из родов *Graphium* и *Hyalodendron*, *C. valachicum* (Georg., Teod. et Badea) Potl. с анаморфами типа *Rhinotrichum* и *Graphium* и *C. kubanicum* (Scz.-Par.) Potl. с анаморфами из родов *Verticillium*, *Cephalosporium*, *Graphium* (Щербин-Парфененко, 1953; Иванченко, 1957; Минкевич, 1962а, 1963а; Крюкова, Плотникова, 1979б, 1985; Крюкова, Бальдер, 1993; Гусейнов, 1984; Потлайчук, Щекунцова, 1985; Селочник, Кондрашова, 1989). Эти данные были бы неполными, если не привести указанных в нашей стране новых возбудителей сосудистого микоза дуба — грибов из рода *Fusarium*: *F. sporotrichiella* Bilai var. *poae* (Peck) Wt. emend. Bilai, *F. javanicum* Koord, *F. moniliforme* Sheldon var. *subglutinans* Wt. et Rg., выделенных Е. П. Кузьмичевым (1982б, 1983а, 1983б) из некротических образований в ксилеме усыхающих дубов. В экспериментах автора показаны более быстрый линейный рост *F. sporotrichiella* по сравнению с *Ceratocystis kubanicum* при совместном культивировании и более быстрое распространение инфекции при искусственном заражении. Были также отмечены случаи одновременного поражения дерева двумя возбудителями (без смешения) и подтверждена возможность их совместного развития (Кузьмичев, 1982а). Н. Н. Селочник (1989) также единично изолировала из веток внешне здоровых деревьев *F. sporotrichiella* var. *poae* и *F. javanicum* и присоединилась к высказанному ранее предположению о том, что эти виды относятся к сопутствующей инфекции (Oleksyn, Przybyl, 1987). Позднее в Венгрии (Bohar, 1993) была описана частая изоляция *F. solani* (Mart.) Sacc. из окрашенных сосудов дубов *Quercus robur* и *Q. petraea*, причем совместно с поражением деревьев златкой *Agilus angustulus* Illig., и автор отметил комплексную роль гриба и насекомого в процессе ослабления дуба.

Совместное поражение этих же видов дуба грибами *Ophiostoma quercis* и *Fusarium solani*, выделяемыми из некрозов на ветвях деревьев, отмечено и в Бельгии (Degreff, 1993). Автор не получил подтверждения патогенной активности обоих

видов, и черные некрозы на ветвях он приписал, скорее, раневой реакции дерева, чем действию васкулярного патогенного агента. Что же касается указанных выше грибов рода *Ceratocystis*, то эти же виды приводились как возбудители трахеомикоза дуба и в ряде европейских стран: *C. roboris* и *C. valachicum* — в Румынии (Georgescu et al., 1948; Petrescu, 1974), в Чехословакии (Heško, 1985, 1987; Leontovič, Čapek, 1987; Leontovič, 1990), в Болгарии (Роснев, Златанов, 1982; Георгиев, 1986), единично в Австрии (Cech et al., 1990), *C. kubanicum* — в Чехословакии (Heško, 1985; Leontovič, Čapek, 1987; Leontovič, 1990). В то же время впервые описавший трахеомикоз дуба югославский ученый Георгиевич (Georgevitch, 1926, 1927) в качестве возбудителя указал *Ceratostomella quercus (quercus)* Georg., и впоследствии у него появился ряд синонимов: *Ophiostoma quercus* (Georg.) Nannf., *O. quercus* (?), *Ceratocystis quercus* (?) и др. (Delatour, 1983, 1986; Leontovič, Čapek, 1987; Heško, 1987; Kowalski, Butin, 1989; Eisenhauer, 1991; Morelet, 1992). Однако как эти, так и некоторые другие исследователи (Wilson, 1970; Upadhyay, 1981; Janitor, 1985; Kowalski, Bartnik, 1990) высказывали сомнения в правильности определения приведенных видов, а также в их патогенности, ссылаясь на трудности в идентификации и недостаточно доказательные результаты искусственных инокуляций.

Трудности в определении возбудителей трахеомикоза древесных растений и их патогенных свойств ряд отечественных авторов еще в 50—60-х гг. связывал с их полиморфизмом. Так, при перекрестном заражении вяза и дуба грибами *Ceratostomella ulmi* и *Ophiostoma roboris* В. И. Потлайчук (1957, 1968) сделала вывод о родстве возбудителей голландской болезни ильмовых и сосудистого микоза дуба и об отсутствии узкой специализации у последних. В работах других авторов на основе опытов с искусственным заражением также приводятся данные о полиморфизме грибов, вызывающих сосудистый микоз дуба (Минкевич, 1962б, 1963б, 1964, 1965; Крюкова, Плотникова, 1979; Ахундов и др., 1985), ибо они способны заражать вяз, ильм, клен, тополь, осину, березу, ольху, яблоню, грушу, боярышник, каштан, акацию белую, граб, грецкий орех, ясень, ель, сосну и еще ряд плодовых и субтропических культур. Приведенные данные свидетельствуют о том, что указанные возбудители трахеомикоза дуба являются по существу убиквистами, что вызывает серьезные сомнения в их паразитической активности.

По данным многих исследователей (Hunt, 1956; EPPO-list A 2, 1981; Gibbs, 1981; Kowalski, Butin, 1989; Przybyl, de Hoog, 1989; Siwecki, Liese, 1991; Brasier, 1993a), имеется тесная связь между таксонами *O. roboris*, *O. valachicum* и сапротрофным видом *Ceratocystis piceae* (позднее как *Ophiostoma piceae* (Münch) H. Syd. and P. Syd.), который является в лучшем случае слабым патогеном. Все они производят сходные перитеции и почковидные близкие по размерам аскоспоры, и были высказаны мнения о возможности их объединения. При этом *O. roboris* и *Ceratocystis piceae* имеют общие анаморфы: *Graphium (Pesotum)*, *Hyalodendron*, а *Ophiostoma valachicum* хотя и сходен с ними морфологически, но единственный из этой группы производит анаморфу *Rhinotrichum*. Что же касается *Ophiostoma kubanicum*, то он более определенен по морфологическим признакам и некоторым анаморфным стадиям (*Verticillium*, *Cephalosporium*), но все же, по мнению европейских микологов, его таксономический статус и патогенный потенциал остаются нерешенными. К тому же разделение *Ophiostoma*-комплекса на основании разных анаморфных стадий весьма сомнительно, ибо анаморфа *O. piceae* — *Sporotrix* sp. производит различные типы конидиальных спороношений, характерные для родов *Hyalodendron*, *Rhinotrichum* и *Cephalosporium* (Przybyl, de Hoog, 1989).

Далее, имеются многочисленные разночтения в синонимике грибов *Ceratostomella quercus*, *Ophiostoma quercus*, *O. quercus* (*Ceratocystis quercus*), и все они также были отнесены к виду *Ceratocystis piceae*, впоследствии — *Ophiostoma piceae* (Münch) H. Syd. et P. Syd. (Hunt, 1956; Upadhyay, 1981; Delatour, 1983, 1986; Przybyl, de Hoog, 1989), рассматриваемому этими авторами как вариабельный,

убиквистный, окрашивающий заболонь гриб, поселяющийся на твердолиственных и хвойных породах. И этот вид был зарегистрирован на дубе (в том числе и в связи с проблемой его усыхания) в течение последних 10—15 лет многими авторами в ряде европейских стран (Gibbs, 1981; Vaina, 1987, 1990; Butin, 1987; Marcu, 1987; Balder, 1989, 1991, 1992; Przybyl, de Hoog, 1989; Kowalski, Butin, 1989; Balder, Liese, 1990; Cech, Donaubaue, Tomiczek, 1990; Kowalski, Bartnik, 1990; Leontovič, 1990; Vannini, Luisi, 1990; Wulf, 1990; Przybyl, 1991; Delatour, Morelet, 1991; Jančařík, 1991). Однако в странах СНГ он на дубе не описан и отмечался только как возбудитель синевы хвойных пород (Мейер, 1953; Ванин, 1955; Потлайчук, Щелкунова, 1985).

Наряду с перечисленными наиболее часто встречающимися видами, так или иначе связанными с трахеомикозом дуба, в Польше описано и несколько неизвестных ранее видов рода *Ceratocystis*, выделенных из ксилемы *Quercus robur*: *Ceratocystis introcitrina* Ochlow. et Reid, *C. moniliformis* (Hedgc.) C. Moreau, *C. stenoceras* (Rodak) C. Moreau, а также 2 новых вида: *C. grandicarpa* Kowalski et Butin и *C. prolifera* Kowalski et Butin (Kowalski, Butin, 1989). В Венгрии наряду с *Ophiostoma piceae* были выделены *O. piliferum* (Fr.: Fr.) H. Syd. et P. Syd. и *O. moniliformis* (Vaina, 1990).

С 1980 г. европейскими учеными были исследованы биохимия, таксономия и генетика видов родов *Ophiostoma*—*Ceratocystis*, и в 90-х гг. вышел ряд работ, касающихся номенклатуры и таксономии трахеомикозных грибов, представляющих собой попытки ряда авторов разобраться наконец в этом запутанном вопросе. В результате было установлено, что эти два рода грибов являют собой пример параллельной эволюции, так как имеют морфологически сходные телеоморфы, но различия в анаморфах говорят о том, что это эволюционно отдаленные типы (Wingfield et al., 1993; Brasier, 1993a, 1993b). Так, представители рода *Ophiostoma* имеют голобластические конидиальные анаморфы, обычно *Sporotrix*, *Graphium* (= *Pesotum*)- или *Leptographium*-типы. Их клеточные стенки содержат целлюлозу или рамнозу, и они толерантны к циклогенсимиду *in vitro*. Виды рода *Ceratocystis* имеют эндоконидиальные *Chalara*-подобные анаморфы, у них отсутствуют целлюлоза и рамноза, и они нетолерантны к циклогексимиду *in vitro* (de Hoog, Scheffer, 1984; Przybyl, de Hoog, 1989; Brasier, 1993a; Wingfield et al., 1993). Этими работами была доказана ошибочность синонимии родов *Ophiostoma* и *Ceratocystis*. Исходя из этой концепции видами рода *Ophiostoma* на дубе признаны (Brasier, 1993a) *O. piceae* (= *Ceratostomella piceae* Munch); *O. roboris*,* *O. kubanicum*,* *O. valachicum*,* *O. stenoceras* (Robak) Nannf. (= *Ceratostomella stenoceras* Robak); *O. grandicarpum* (Kowalski et Butin) Rumamort (= *Ceratostomella grandicarpa*); *O. prolifera* (Kowalski et Butin) Rubamort (= *Ceratostomella prolifera*). Отмеченные звездочками виды являются, по Бразье (Brasier, 1993a), видами неопределенного статуса, так как не проверены методами системного анализа по сумме всех возможных морфологических, генетических, физиологических и поведенческих характеристик.

В 80-х гг. было также показано, что наиболее распространенный вид *O. piceae* состоит из двух дискретных популяций: одна — преимущественно из твердолиственных пород, включая все изученные дубовые изоляты; другая — изоляты из хвойных пород. Они могут быть различимы на основе электрофореза и температурного теста при росте в культуре (Weber, Brasier, 1990; Brasier, Stephens, 1992; Brasier, 1993a; Brasier, Kirk, 1993).

Итак, рассмотрев все основные аспекты трахеомикозного заболевания дуба, следует заключить, что подход к этой проблеме в разных странах и у разных авторов далеко не однозначен. В некоторых странах Центральной и Восточной Европы, а также в СНГ трахеомикоз дуба причисляют к факторам первичной важности в синдроме усыхания дуба. Большинство же исследователей считает его вторичным агентом, наряду с другими болезнями дуба поражающим ослабленные насаждения и деревья. И почти все авторы сходятся на мысли о том, что к

развитию трахеомикоза дуба предрасполагают и сопутствуют ему абиотические и биотические стрессы, прежде всего водный дефицит и дефолиации насекомыми, а также антропогенные воздействия. Соответственно характер течения болезни, хронический или острый, зависит от природных факторов и наиболее ярко проявляется в засушливых условиях юга и юго-востока Европы. На патогенез болезни влияет и вид возбудителя. Типичное острое проявление болезни, так называемый вилт дуба с возбудителем *Ceratocystis fagacearum*, получило распространение в Северной Америке. Однако уже имеются случаи обнаружения этого возбудителя в Европе, и существует потенциальная опасность вспышки этого заболевания и тут, хотя пока ему подвержена лишь определенная группа дубов из группы *Erythrobalanus*. Все же остальные возбудители трахеомикоза дуба являются, по-видимому, факультативными сапротрофами, способными вести эндофитный образ жизни и переходить к паразитизму лишь в особо неблагоприятных для дуба условиях существования.

В течение последнего десятилетия европейскими учеными внесена определенная ясность в номенклатуру, таксономию и патогенные свойства видов родов *Ophiostoma*—*Ceratocystis*, однако проблема эта не получила своего полного разрешения в связи с отсутствием суммы всех возможных характеристик на современном уровне для таксонов, полученных в разных странах Европы и особенно в СНГ.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ.

Список литературы

- Ахундов Т. М., Салманова Э. Г. Некоторые вопросы о специализации видов грибов, вызывающих трахеомикозное увядание дуба // Соврем. проблемы лесозащиты и пути их решения. Матер. регион. науч.-произв. конф. Белоруссии и Прибалт. респ. 13—15 сент. 1984 г. Минск, 1985. С. 85.
- Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1955. 415 с.
- Гаевая В. П., Исиков В. П., Мережко Т. А., Дудка И. А. Ксилотрофная микобиота бука на Украине // Микол. и фитопатол. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 6—11.
- Гусейнов Э. С. Об усыхании дуба на Яламинской лесной даче // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1979. № 2. С. 30—34.
- Гусейнов Э. С. Причины усыхания дуба // Лесн. хоз-во. 1981. № 8. С. 54—56.
- Гусейнов Э. С. Сосудистое усыхание дуба в Азербайджане. I // Микол. и фитопатол. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 144—149.
- Георгиев Д. Видов состав, морфология и някои культурални свойства на причинителите на трахеомикозата по зимния и летния дъб в Южна България // Горскостоп. наука. 1986. Т. 23, № 6. С. 62—69.
- Иванченко Ю. Н. О причине усыхания дубовых насаждений Липецкой дачи Савальского лесничества // Тр. ВИЗР. 1957. Вып. 8. С. 221—225.
- Имнадзе Т. Ш., Тавадзе Б. Л., Чапидзе Ф. Е. Усыхание дуба // Защита растений. 1989. № 9. С. 35.
- Имнадзе Т. Ш., Тавадзе Б. Л. Усыхание дубрав в Грузии // Лесн. хоз-во. 1992. № 4—5. С. 41.
- Крюкова Е. А. Насекомые и сосудистый микоз // Защита растений. 1976. № 5. С. 42—43.
- Крюкова Е. А., Плотникова Т. С. Сосудистый микоз дуба на юго-востоке европейской части РСФСР // Лесн. хоз-во. 1979. № 1. С. 69—73.
- Крюкова Е. А., Плотникова Т. С. Биологические особенности гриба из рода *Ophiostoma* — возбудителя сосудистого микоза дуба на юго-востоке европейской части РСФСР // Микол. и фитопатол. 1979. Т. 13, вып. 2. С. 146—152.
- Крюкова Е. А., Плотникова Т. С. Рекомендации по диагностике и мерам борьбы с сосудистым микозом дуба на юго-востоке европейской части РСФСР. М.: Гослесхоз, 1985. 29 с.
- Крюкова Е. А., Бальдер Х. Проблема инфекционного усыхания дуба // Лесн. хоз-во. 1993. № 6. С. 46—48.
- Кузьмичев Е. П. Особенности распределения сосудистого микоза дуба на юго-востоке европейской части РСФСР // Вопросы лесовыращивания и рационального лесопользования. Науч. тр. Московского лесотехн. ин-та. 1981. Вып. 137. С. 142—147.
- Кузьмичев Е. П. Некоторые биоэкологические особенности возбудителей сосудистого микоза дуба в условиях юго-востока европейской части РСФСР // Вопросы защиты леса, охраны природы и озеленения городов. Науч. тр. Московского лесотехн. ин-та. 1982. Вып. 147. С. 117—122.
- Кузьмичев Е. П. Некоторые вопросы учета и диагностики сосудистого микоза дуба // Экология и защита леса. Межвуз. сб. науч. тр. 1982а. Вып. 7. С. 117—122.
- Кузьмичев Е. П. К диагностике сосудистого микоза дуба // Лесоведение. 1983а. № 1. С. 66—68.
- Кузьмичев Е. П. Сосудистый микоз дуба, его распространение и экология на юго-востоке европейской части РСФСР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск: Уральский лесотехн. ин-т, 1983б. 19 с.

- Кузьмичев Е. П. Фузариозное увядание дуба // Защита растений. 1983в. № 10. С. 29.
- Кузьмичев Е. П. Влияние климата на распространение сосудистого микоза дуба // Лесоведение. 1984. № 4. С. 57—65.
- Мейер Е. И. Определитель деревоокрашивающих грибов. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 115 с.
- Минкевич И. И. Сосудистое заболевание дуба // Лесн. хоз-во. 1962а. № 10. С. 48.
- Минкевич И. И. Специализация и культуральные признаки гриба *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, I. Teodoru — возбудителя сосудистого микоза дуба // Бот. журн. 1962б. Т. 47, вып. 4. С. 561—564.
- Минкевич И. И. Биологическое обоснование мер борьбы с сосудистым микозом дуба в Воронежской области // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1963а. 16 с.
- Минкевич И. И. Роль сапрофитной фазы *Ophiostoma roboris* C. Georgescu, I. Teodoru в распространении сосудистого микоза дуба // Изв. вузов. Лесн. журн., 1963б. № 3. С. 16—18.
- Минкевич И. И. Специализация и изменчивость возбудителей сосудистого микоза древесных пород // Бот. журн. 1964. Т. 49, № 6. С. 853—859.
- Минкевич И. И. К биологии возбудителя сосудистого микоза древесных пород // Науч. докл. Высш. шк. Биол. науки. 1965. № 2. С. 185—189.
- Минкевич И. И. Эпифитотиология инфекционного усыхания древесных пород и меры ограничения вредоносности болезни // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 1972. 41 с.
- Онофраш Л. Ф., Попушой И. С. Вертициллез косточковых плодовых деревьев в Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1971. 248 с.
- Онофраш Л. Ф., Простаковъа Ж. Г., Тинку В. Л. и др. К этиологии усыхания дуба в Молдавии // Болезни растений в Молдавии. Кишинев, 1978. С. 58—71.
- Падий Н. Н. Причины усыхания дубрав на Украине // Лесн. хоз-во. 1979. № 7. С. 35—37.
- Потлайчук В. И. К биологии возбудителя, вызывающего усыхание дуба // Тр. ВИЗР. 1957. Вып. 8. С. 227—237.
- Потлайчук В. И. Полиморфизм возбудителей трахеомикоза древесных растений // Матер. V симпозиума по вопросам исслед. мико- и лихенофлоры Прибалт. респ. 1968. С. 135—138.
- Потлайчук В. И. Микозное усыхание плодовых культур. М.: Колос, 1976. 240 с.
- Потлайчук В. И., Осмоловская М. Б. Вертициллезное увядание плодовых культур (Методическое пособие по диагностике заболевания и определению видового состава возбудителей). Л.: ВИЗР, 1969. 19 с.
- Потлайчук В. И., Минкевич И. И. Инфекционное усыхание (увядание) плодовых и лесных культур. М., 1970. 66 с.
- Потлайчук В. И., Щекунова Е. Г. Распространение видов рода *Ceratocystis* Ell. et Halst. emend *Bakshi* в Советском Союзе // Нов. сист. низш. раст. 1985. Т. 22. С. 148—156.
- Роснев Б. Н., Златанов Ст. Трахеомикозно увяхване на дъба в Източна Стара планина // Горско стопанство. 1982. Т. 38, № 8. С. 50—54.
- Селочник Н. Н. О причинах усыхания дубрав // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 48—54.
- Селочник Н. Н. Распространенность сосудистого микоза в дубравах лесостепи // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 180—183.
- Селочник Н. Н. Международный симпозиум «Факторы внешней среды и дуба экологические и физиологические аспекты» // Микол. и фитопатол. 1995. Т. 29, вып. 5—6. С. 63—65.
- Селочник Н. Н., Кондрашова Н. К. Сосудистый микоз дуба. Диагностика заболевания и идентификация возбудителя // Состояние дубрав лесостепи. М.: Наука, 1989. С. 171—180.
- Семенов А. Я. Грибы рода *Gyrophium* на яблоне // Микол. и фитопатол. 1972. Т. 6, № 1. С. 34—39.
- Семенов А. Я. Грибы рода *Cephalosporium* Sda., выделенные из древесины плодовых культур // Нов. сист. низш. раст. 1976. Т. 13. С. 115—120.
- Тарханова Ю. Р. Сосудистые микозы древесных пород в дубравах Луганской области // Науч. тр. ЛТА. 1967. Вып. 100. С. 133—136.
- Терехова Н. А. О поражаемости дуба сосудистым микозом в Волгоградской обл. // Бюл. ВНИИ агролесомелиорации. 1975. Вып. 1(17). С. 25—26.
- Толстопятов С. И. О причинах усыхания дуба черешчатого // Лесн. хоз-во. 1979. № 7. С. 37—40.
- Шавлиашвили И. А., Чапидзе Ф. Е., Импадзе Ф. Е., Тодуа Б. Г. Вредители, болезни и причины усыхания дубрав в Аржаметском заповеднике // Защита лесов от вредителей и болезней. Тбилиси: Мецниереба, 1980. Вып. 1. С. 5—31.
- Щербин-Парфененко А. Л. Раковые и сосудистые болезни лиственных пород. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 90 с.
- Щербин-Парфененко А. Л. Усыхание дубрав Северного Кавказа // Лесн. хоз-во. 1954. № 6. С. 38—44.
- Щербин-Парфененко А. Л. Симбиотрофия и вирулентность при микозах сосудов дуба // Науч.-техн. сб. тр. по лесн. хоз-ву Сев. Кавказа. Майкоп, 1956. Вып. 2. С. 100—113.
- Щербин-Парфененко А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород. М.: Гослесбумиздат, 1963. 148 с.
- Anonymous. Oak decline and the status of *Ophiostoma* sp. on oak in Europe // OEPP/EPPO Bull. 1990. Vol. 20, N 3. P. 405—422.
- Anselmi N., Cardin L., Nicolotti G. Plane decline in European and Mediterranean countries: associated pests and their interactions // OEPP/EPPO Bull. 1994. Vol. 24, N 1. P. 159—171.
- Bakshi B. K. Studies on four species of *Ceratocystis*, with a discussion on fungi causing sapstain in Britain. Kew, Surrey, 1951. The Commonwealth mycol. Inst. Mycol. papers N 35. 16 p.

- Balder H. Untersuchungen zur neuartigen Absterbeerscheinungen an Eichen in der Berliner Forsten // Nachrbl. Dt. Pflanz-Schutzd. 1989. Vol. 41, N 1. P. 1—6.
- Balder H. The role of *Ceratocystis* species in oak decline // Oak decline in Europe. Proc. Intern. symp. Kornik, Poland. May 15—18, 1990. Kornik, 1991. P. 75—81.
- Balder H. Pathogenicity of *Ceratocystis* spp. in oaks under stress // Recent advances in studies on oak decline. Proc. Intern. Congr. Selva di Fasano, Italy. Sept. 13—18, 1992. Bari, Italy, 1993. P. 31—37.
- Bohár G. *Fusarium solani* causing sapstreak in sessile and pedunculate oaks // Idem. P. 39—47.
- Brasier C. M. *Ceratocystis* or *Ophiostoma*: the status of *Ophiostoma* and *Ceratocystis* species on *Quercus* // Idem. 1993a. P. 241—245.
- Brasier C. M. The genetic system as fungal taxonomic tool: gene flow, molecular variation and sibling species in the *Ophiostoma piceae* — *Ophiostoma ulmi* complex and its taxonomic and ecological significance // *Ophiostoma* and *Ceratocystis*: Taxonomy, biology and pathology. St. Paul, Minnesota, 1993b. P. 69—86.
- Brasier C. M., Kirk S. A. Sibling species in *Ophiostoma piceae* // *Mycol. Res.* 1993. Vol. 97. P. 811—816.
- Brasier C. M., Scott J. K. European oak decline and global warming: a theoretical assesment with special reference to the active of *Phytophthora cinnamomi* // *OEPP/EPPO Bull.* 1994. Vol. 24, N 1. P. 221—232.
- Brasier C. M., Stephens T. M. Diagnostic test to distinguish species in *Ophiostoma piceae* // Report on forest research. 1991. HMSO, London. P. 38—39.
- Bretz T. W. The perithecial stage of *Chalara quercina* Henry // *Phytopathology.* 1952. Vol. 42, N 1. P. 3.
- Butin H. Trieb- und Rindenkrankheiten der Eichen in der Bundesrepublik Deutschland // *Österr. Forstztg.* 1987. N 3. P. 58—65.
- Cech T., Donaubaauer E., Tomiczek C. Oak decline and the status of *Ophiostoma* sp. on oak in Europe: Austria // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 406.
- Chapela I. H. Fungi in healthy stems and branches of American beech and aspen: a comparative study // *New phytol.* 1989. Vol. 113. P. 65—75.
- Degreef J. Isolation of *Ophiostoma querci* (Georgev.) Nannfeldt from declining oaks in Belgium: selection technique and pathogenicity tests // Recent advances in studies on oak decline. Proc. Intern. Congr. Selva di Fasano, Italy. Sept. 13—18, 1992. Bari, Italy, 1993. P. 471—473.
- Delatour C. Les dépérissements de chenes en Europe // *Rev. forest franç.* 1983. Vol. 35, N 4. P. 265—282.
- Delatour C. Le problème des *Ceratocystis* européens des chenes // *OEPP/EPPO Bull.* 1986. Vol. 16, N 3. P. 521—525.
- Delatour C. Oak decline and the status of *Ophiostoma* spp. on oak in Europe: France // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 408—409.
- Delatour C., Morelett M. Current research on oak decline in France especially of *Ophiostomales* // Oak decline in Europe. Proc. Intern. symp. Poland. Kornik. May 15—18, 1990. Kornik, 1991. P. 89—92.
- Delatour C., Menard J., Vautrot A., Simonin G. Pathogenicity assesment of *Ophiostomales*: *Ophiostoma querci* on oak compared to *O. novo-ulmi* on elm // Recent advances in studies on oak decline. Proc. Intern. Congr. Selva di Fasano, Italy. Sept. 13—18, 1992. Bari, 1993. P. 59—65.
- EPPO List A 2. Data sheets on quarantine organisms. *Ophiostoma roboris* Georg. et Teod. // *OEPP/EPPO Bull.* 1981. Vol. 13, N 1. P. 1—3.
- Eisenhauer D. R. Eichensterben // *Wald.* 1991. Vol. 41, N 7. P. 234—236.
- Georgescu C. Uscarea in masa a steirului si combaterea cestue fenomen ni RPR // *Natura Ann.* 1952. Vol. 4, N 2. P. 35—45.
- Georgescu C., Teodory I., Badea M. Uscarea in masa a Stejarului extras // *Anal. Inst. Cerc. Exp. For.* (Bucuresti). 1948. Vol. 11. P. 185—223.
- Georgevitch P. *Ceratostomella querci* n. sp. // *Compt. Rend. Acad. Sci. (Paris).* 1926. Vol. 183, N 18. P. 659—761.
- Georgevitch P. *Ceratostomella quercus* n. sp. Ein parasit der Slavonischen Eichen // *Biologia generalis.* 1927. N 3. P. 245—252.
- Georgevitch P. Die Krankheit der Slavonischen Eichen. *Ceratostomella merolinensis* n. sp. // *Mitt. Inst. Forswissensch. Forsch.* 1930. Vol. 16. P. 1—31.
- Gibbs J. N. European forestry and *Ceratocystis* species // *OEPP/EPPO Bull.* 1981. Vol. 11, N 3. P. 193—197.
- Gibbs J. N. Oak decline and the status of *Ophiostoma* spp. on oak in Europe: United Kingdom // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 418—419.
- Halmschlager E. Endophytic fungi and oak decline // Recent advances in studies on oak decline. Proc. Intern. Congress. Selva di Fasano, Italy. Sept. 13—18, 1992. Bari, 1993. P. 31—37.
- Henry B. W. *Chalara quercina* n. sp., the cause of oak wilt // *Phytopathology.* 1944. Vol. 34, N 7. P. 631—635.
- Henry B. W., Moses C. S. An undescribed disease causing rapid dying of oak trees // *Phytopathology.* 1943. Vol. 33. P. 18.
- Henry B. H., Moses C. S., Richards C. A., Riker A. J. Oak wilt: its significance, sumptoms, and cause // *Phytopathology.* 1944. Vol. 34, N 7. P. 636—647.
- Heško J. Diagnostické znaky tracheomykóznych dubov // *Les.* 1985. Vol. 41, N 9. P. 391—394.
- Heško J. Symptoms and course of mass decay of oak with regard to pathogens and vectors // *Vedecké Pracé Výskumn. Ústavu Lesného Hospodár. vo Zvolene.* 1987. Vol. 36. P. 35—36.
- Hunt J. Taxonomy of the Genus *Ceratocystis*. *Lloidia*, 1956. N 19. P. 1—58.

Hoog G. S. de, Scheffer R. J. *Ceratocystis* versus *Ophiostoma*: a reappraisal // *Mycologia*. 1984. Vol. 76, N 2. P. 292—299.

Ipinza R., Gil L., Saria S. Algunas consideraciones sobre la enfermedad causada por *C. fagacearum* (Bretz.) Hunt sobre las especies del género *Quercus*: un problema potencial para España // *Bol. Sanid. Veset. Plagas*. 1989. Vol. 15, N 2. P. 91—104.

Janitor A. K niektorým otázkam odumierania drevin z fytopatologického aspektu // *Vstahu najdoležit. skode. činiteľov lesn. drev. a lesn. prístred. Zb. ref. semin. medzinár. účast., Zvolen 17—18 Sept., 1985*. Zvolen, 1985. P. 23—29.

Jančařic V. Houby z rodu *Ophiostoma* // *Lesnická Prace*. 1991. Vol. 70, N 8. P. 245—246.

Jančařic, Švecová, Stnadová. Tracheomycózy již ohrozují i smrk // *Lesnická Prace*. 1991. Vol. 70, N 6. P. 189—190.

Jurc M., Jurc D., Gogala N., Sieber T. N. Fungal endophytes in the needles of Austrian pine (*Pinus nigra* Arn.) in Slovenia // *Caring for the forest: Research in a changing World*. Poster abstr. IUFRO XX World congress 6—12 Aug. 1995. Tampere, Finland, 1995. P. 76—77.

Kowalski T., Butin H. Taxonomic bekannter and neuer *Ceratocystis* — Arten an Eiche (*Quercus robur* L.) // *J. Phytopathology*. 1989. N 124. P. 236—248.

Kowalski T., Bartnik C. *Ceratocystis* species on *Quercus robur* with decline symptoms in southern Poland // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 2. P. 221—228.

Kowalski T., Sadłowski W. O «nowey» chorobie debu czerwonego w Polsce // *Las. Pol.* 1993. N 18. P. 10—11.

Leontovyč C. Oak decline and the status of *Ophiostoma* spp. on oak in Europe: Czechoslovakia // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 406—407.

Leontovič R., Čapek M. Eichenwelken in der Slowakei // *Österr. Forst.-Ztg.* 1987. N 3. P. 51—52.

Liese W. Gefährdet die amerikanische Eichewelke die Eichenwalder Europas? // *Forstarchiv*. 1979. Vol. 50, N 7/8. P. 141—144.

Liese W., Ruetze M. On the risk of introducing oak wilt on white oak logs from North America // *Arboric J.* 1987. Vol. 11, N 3. P. 237—244.

Mac Donald W. L. The ecological factors that influence oak wilt // «Environmental constraints and oaks: Ecological and physiological aspects». Abstracts Intern. Symp. Aug. 29—Sept. 1, 1994. France. Velaine en Haye, 1994. P. 54.

Marcu G. Ursachen des Eichensterbens in Rumänien und Gegenmaßnahmen // *Österr. Forst.-Ztg.* 1987. N 3. P. 53—54.

Morelet M. *Ophiostoma querci* sur chene en France // *Ann. Soc. Sci. nat. Archeol. Toulon*. 1992. Vol. 44. P. 109—112.

Münch E. Die Blaufäule des Nadelholzes // *Naturw. Z. Forst-Landw.* 1907. Vol. 5. P. 531—573.

Oleksyn J., Przybyl K. Oak decline in the Soviet Union — Scale and hypotheses // *Europ. J. For. Pathol.* 1987. Vol. 17, N 6. P. 321—336.

Petrescu M. Le Déperissement du Chene en Roumanie // *Europ. J. For. Pathol.* 1974. Vol. 4, N 4. P. 222—227.

Petrescu M. *Ceratocystis fagacearum* (Bretz.) Hunt există în pădurile noastre de cvercinee afectate de uscăre? // *Rev. Pădurilor — Ind. lemn. celuloză Hirtie*. 1984. Vol. 99. N 2. P. 81—85.

Pinon J. Le flétrissement Américain des chenes. Évaluation des risques et prévention // *Rev. forest franç.* 1990. Vol. 42, N 2. P. 186—190.

Príhoda A. O hromadnom hynuti dubov // *Les (Bratislava)*. 1984. Vol. 40, N 10. P. 438—441.

Przybyl K. On the pathogenicity of *Ophiostoma piceae* // *Oak decline in Europe*. Proc. Intern. Symp. Kornik, Poland. May 15—18, 1990. Kornik, 1991. P. 83—88.

Przybyl K., de Hoog G. S. On the variability of *Ophiostoma piceae* // *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serology*. 1989. Vol. 55. P. 177—188.

Ragazzi A., Dellavalle Fedi I., Mesturino L. The oak decline: a new problem in Italy // *Europ. J. For. Path.* 1989. Vol. 19, N 2. P. 105—110.

Selochnik N. N. The role of pathological factors in oak decline in the Russian forest-steppe // *Environmental constraints and oaks: ecological and physiological aspects*. Abstracts Intern. Symp. Aug. 29—Sept. 1, 1994. France. Velaine en Haye, 1994. P. 55.

Simonescu A. Aspecte cu privire la starea de sănătate a pădurilor din România, în anii 1988 și 1989 // *Rev. Pădurilor*. 1991. Vol. 106, N 1. P. 13—20.

Siwecki R., Liese W. (eds.). *Oak decline in Europe*. 1991. Polish Acad. of Sciences. Institute of Dendrology. Kornik, Poland.

Toth J. Oak decline and the status of *Ophiostoma* spp. on oak in Europe: Hungary. 1. General description of oak decline // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 410—412.

Upadhyay H. P. *A Monograph of Ceratocystis and Ceratocystiopsis*. 1981. Univ. Georgia Press, Athens. 176 p.

Vaina L. A kocssánytalan tölgy pusztulásában szerepet játszó gombafajok // *Erdő*. 1987. Vol. 36, N 7. P. 317.

Vaina L. Oak decline and status of *Ophiostoma* spp. on oak in Europe: Hungary. 2. Fungi associated with oak decline // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 412—413.

Vannini A., Luisi N. Oak decline and status of *Ophiostoma* sp. on oak in Europe: Italy // *OEPP/EPPO Bull.* 1990. Vol. 20, N 3. P. 405—421.

Webber J. F., Brasier C. M. Status of *Ophiostoma piceae* on hardwoods and conifers // *Report on forest research*. 1990. HMSO. London. P. 54—55.

Wilson C. L. Vascular mycosis of oak in Russia // Plant Dis. Rptr. 1967. Vol. 51, N 9. P. 739—741.

Wilson C. L. Vascular mycosis of oak in Eastern Europe // Plant Dis. Rptr. 1970. Vol. 54, N 10. P. 905—906.

Wingfield M. J., Siefert K. A., Webber J. F. (eds.). Ophiostoma and Ceratocystis: Taxonomy, Biology and Pathology. 1993. American Phytopath. Society. St. Paul, Minnesota. 150 p.

Wulf A. Oak decline and status of Ophiostoma sp. on oak in Europe: FRG // OEPP/EPPO Bull. 1990. Vol. 20, N 3. P. 409—410.

Институт лесоведения РАН
Успенское Московской области

Поступила 27 VIII 1997

SUMMARY

The problems of oak tracheomycosis in CIS and other countries are not fully understood. This review analyzes the signs of disease, pathogenesis character in different regions depending on environmental constraints and causal agents, and the role of both the disease and status of its pathogens in the oak decline syndrome. The evidence of symbiotrophy and endophytic coexistence of some fungi in oak trees is cited. Recent studies on the taxonomy of the Ceratocystis/Ophiostoma complex threw a new light on this complicated matter. It is emphasized that accumulation of all the possible characters of isolated fungi in different countries, especially in CIS, might contribute to the solution of this problem.

Рецензент — *И. И. Минкевич*

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 92 : 632.4

© К ИСТОРИИ ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ФИТОПАТОЛОГИИ.
Н. М. МАКСИМОВИЧ-АМБОДИК. ПЕРВОЕ РУССКОЕ РУКОВОДСТВО
ПО БОЛЕЗНЯМ РАСТЕНИЙ

TO THE HISTORY OF NATIONAL PHYTOPATHOLOGY.
N. M. MAKSIMOVITCH-AMBODIK. THE FIRST RUSSIAN GUIDEBOOK ON PLANT DISEASES

Фитопатологам мало известно имя врача и ботаника Нестора Максимовича Максимовича-Амбодика (1741—1812).¹ Между тем его перу принадлежат первые в отечественной литературе учебные материалы по фитопатологии, изложенные в его учебнике «Первоначальные основы ботаники, руководствующие к познанию растений, в двух частях состоящие, с раскрашенными рисунками, иждивением Государственной Медицинской Коллегии изданные во граде Святого Петра. Санкт-Петербург. 1796 г.».

Учебник, по словам его автора, является первым в сем деле российским творением. В нем 15 глав, из них 14-я и 15-я называются «Болезни растений» и «Смерть растений». Представляется интересным ознакомить фитопатологов с этими любопытными материалами трудов Н. М. Максимовича-Амбодика по болезням растений и показать особенности его творчества — языка и стиля изложения учебного материала.

Болезни растений (глава 14-я). Здесь рассматриваются общие и частные вопросы фитопатологии. Автор дает определение понятия «болезнь растений», приводит классификацию и указывает ряд болезней, систематизированных по внешним признакам, дает их описание, рекомендует меры борьбы. Автором приняты общеупотребительные названия болезней, сохранившиеся и по сие время, взятые из народного опыта.

«Болезни растений, — считает Максимович-Амбодик, — суть повреждение оных, коими жизненно ответственные их действия расстраиваются, прекращаются и вовсе перестают». Далее он приводит удачно разработанную им классификацию болезней растений по внешним признакам, а также по другим показателям. В частности он пишет, что болезни по своей обширности могут быть подразделены на «повсюдные, т. е. общие, которые поражают целое растение, как например сухотка, и частные или местные, которые поражают только часть растения, как например язвы; по числу — на спорадические, всегдашние или долговременные, эпидемические — повальные, в одно и то же время поражающие великое множество растений, и эндемические — одноместные, свойственные только некоторым растениям, случающиеся чаще других».

Ниже в сокращенном виде нами приводятся диагнозы болезней растений из учебника Н. М. Максимовича-Амбодика. Названия болезней народные, под этими названиями они указываются в русской сельскохозяйственной литературе XVIII в. (Новотельнова, 1956, 1975). В учебной литературе России они впервые отмечены в книге Н. М. Максимовича-Амбодика.

«Ржавчина — болезнь хлебных растений, приключаящаяся по большей части на стеблях и листьях, коих клеточное вещество под внешнею кожицей превращается в порошок, ржавчине подобный. Она примечается на пшенице и ячмене, называется по пятнам и порошку ржавчинному, коим весь ствол и листки покрываются, и растения от того иссыхают. Причиняется особым свойством нездорового воздуха (!), но, по счастью, не каждое лето».

¹ Н. М. Максимович к своей фамилии добавлял «Амбодик» (лат.), имея в виду повторение в отчестве фамилии.

Для предохранения растений от болезни автор советует перед посевом «мочить семена в щелоче или в известковой воде либо выписывать для посева семена из других селений, где этой болезни не знают».

«Головня (указывается как «изгара») случается в частях плодотворения, в колосье и семенах хлебных, от чего оные в черный прах претворяются, чему наиболее овес, ячмень и пшеница подвергаются Она претворяет плодотворные части в черный цвет и не прежде показывается, как только тогда, когда уже колосья открылись, коих нежные частицы покрываются чернотой, пристающей к ним столь плотно, что ни ветры, ни дожди оную истребить не могут. А потому нередко таковой черный порошок вместе с зернами и в житницы вносится. Сия болезнь прилипчива, ибо от одного стебля по другому скоро распространяется. Причиняется особыми вредными частицами в воздухе скрывающимися. Солома зараженных растений скотам хоть и неприятна, однако от нее вреда не наносится. Для истребления сей болезни всего лучше поврежденных зерен не сеять, а для посева выписывать здоровые, из другого места».

«Спорынья житная случается на ржи, на овсе, ячмене, манне (овсянница) и на пшенице; на оных нарастают рожки черно-фиолетовые. Болезнь бывает повальной, и чем дождливее лето, тем чаще встречается. Рожки тупые или острые, внутри плотные, серовато-фиолетовые, длиною иногда на целый дюйм ..., запахом отвратительные, вкусом противные, острые, едкие. Зерна зараженные будучи посеянные не растут. Мука приготовленная не скоро соединяется с водой и в себе никакой клейкости не имеет. Хлеб из нее испеченный бывает желто-фиолетовым, противным, жестокие судороги и корчи причиняющий. Для отвращения болезни нужно испорченные семена от здоровых прилежно отделять, а для посева никогда не употреблять».

«Рак растений есть нарращение большое, ноздреватое, отверстое, на разных частях ствола случающееся. Он бывает открытый и потаенный, между корой и деревом скрывающийся. Часто примечается на деревьях плодоносных и в таких садах, кои расположены на низменной земле. Лечение состоит в том, чтобы место раком зараженное немедленно исправно вырезать и рану замазкой вышеописанной покрыть». Указывается еще болезнь деревьев — «проказа — нарращение на стволах и ветвях тунейными растениями — различными мхами. Врачевание состоит в том, чтобы их соскоблить, известковой водой смыть и замазкою обмазать».

«Усыхание растений («иссушение», «сухотка») приключается на всех или на некоторых частях от бесплодной или сухой почвы, от климата, от непорядочного пересаживания, от глубоких ран в стволе, червоточины корней, от необыкновенного цветения деревьев, от тунейных растений, от насекомых и от других болезней. Врачуется предохранением от болезнетворных причин».

Пятнистости. «Пятна на растениях бывают черные, желтые, червленые, красные, ржавчинно-черные или цветным каплям подобные: на листьях, плодах и кленах случающиеся». Автором отмечаются и другие пятна — от условий среды и «произведенные нарочито искусством». «Чернь-сухое изнурение листьев и других частей растений на деревьях» объясняется также неблагоприятными условиями.

«Гнили растений» автор рассматривает как «внутреннее движение соков, брожением называемое, коим их тела сперва в жидкую слизь, а потом в чернозем претворяются». Автор приводит некоторые явления, сопутствующие процессам распада, в частности «возгорание сена в хлебных копнах», даются различные предупредительные меры от гнили, преимущественно для плодов. Рассматривается и гниль хвойных деревьев, которая «от самых верхушек ветвей мало-помалу по всему стволу распространяется, игольчатые листья теряют зеленый цвет, засыхают и ниспадают, кора трескается, от дерева легко отделяется, древесина синее, многие деревья гибнут. Болезнь передается от одних деревьев другим». Рекомендуются искоренение больных деревьев.

Внимание автора учебника уделяется также механическим и другим причинам «болезней», к которым он относит раны, язвы, переломы, трещины, «причиняемые тунейными растениями, грызущими животными, человеком, его орудиями», а также природными факторами — «громовым ударом», сильным бурным ветром, тягостью снега, которые врачуются очищением язв и ран, лечением той же замазкою, выпрямлением переломов. При описании болезней обычно указывается роль внешних факторов, воздействующих на их развитие («худая бесплодная земля, стужа зимняя и весенняя необыкновенная, недостаток воды, воздуха и света, чрезмерный зной и гнилой воздух» и т. п.).

В учебник вносятся и явления бесплодия и уродливости, объясняемые автором экологическими и генетическими причинами. К уродливостям автор относит «полноцветие», недостаток частей цветка и др. «Полноцветие» объясняется как результат «тучной земли», а также как «достижение садоводческого искусства». По отношению ко всем уродливостям «средства к отвращению их едва нужны и бесполез-

ны». Что касается бесплодия, то автор ссылается на «весьма жирную» землю и «излишний навоз», на климат.

Под названием «омертвление» Н. М. Максимович-Амбодик понимает порчу и гниль частей растений, а также семян, плодов растений и предлагает «предохранительные средства».

В главе 15-й, последней, смерть растений рассматривается как естественное продолжение жизни. «Ко смерти и согнитию прозябаемых тел вещественные начала их не пропадают, но только теряют органическое свое строение, и что беспрестанным обращением одно существо разрушается, а другое такое же возрождается. Таким образом, прозябаемые,² равно как и животные тела, зачинаются, рождаются и растут, плодоносят и напоследок почти той же участи смерти и тления подвергаются...». «Жизнь физическая прекращается раньше, чем жизнь химическая». В той же книге Н. М. Максимовича-Амбодика имеется раздел «Грибы» с описаниями и рисунками семи видов.

В книге «Новый ботанический словарь» (на латинском, немецком и русском языках) «по поручению Вольного экономического общества сочиненный» (1804 г.) автор приводит два вида сморчков, 18 видов пециц, 32 вида пластинчатых, 14 трубчатых, 8 ежовиковых грибов, 24 — дождевиков, 4 вида рода фаллус, 12 — мухоморовых; там же приводятся паразиты из цветковых растений — 8 видов заразих и 9 видов смел.

В книге «Врачебное веществословие или описание целительных растений для пищи и лекарств употребляемых со изъяснением пользы и употребления оных и присоединение рисунков природному виду каждого растения соответствующих» приведены описания внешнего вида и лекарственных свойств нескольких видов грибов, даны их латинские названия (ныне измененные), в том числе листовенничная губа, березовый трут, иудино ухо.

Все разделы учебника Н. М. Максимовича-Амбодика и другие его труды по ботанике представляют научный интерес. Рассматривая фитопатологическую часть курса ботаники, нельзя не отметить научный подход к общим и частным вопросам проблемы болезней растений — разъяснение понятия «болезнь растений», разработка классификации болезней, суждения о их причинах, диагностика их, рекомендации рациональных практических мероприятий. Правда, описаны лишь немногие болезни, а отдельные взгляды в его трудах устарели, но для того времени они были существенными. Несомненно, что труд Н. М. Максимовича-Амбодика как фитопатолога имел положительное значение для сельскохозяйственной науки XVIII в.

Несколько слов о Н. М. Максимовиче-Амбодике. Нестор Максимович был одним из крупнейших ученых своего века — врачом и ботаником, имя которого было известно всей Европе. Его называют одним из просветителей-энциклопедистов XVIII в., с заслугами в научном и педагогическом отношении, одним из основоположников отечественной медицины (акушерства, педиатрии и др.). Его научные труды показывают, что он успешно разрабатывал многие вопросы медицины и ботаники, фармакологии, фитотерапии. Выдающийся русский врач Н. М. Максимович-Амбодик — автор первого русского руководства по акушерству и педагог, который впервые ввел в России преподавание по этой специальности на русском языке. Его оригинальные новые идеи и методы, способствовавшие развитию акушерства в России и совершенствованию преподавания этой науки, дали основание считать его одним из основоположников медицины. Деятельность Нестора Максимовича далеко выходит за рамки этих дисциплин.

Он приобрел широкую известность и как ботаник (Комарницкий, 1947; Баранов, 1955; Щербакова, 1979). Им было написано много словарей, и в частности «Ботанический», выдержавший два издания. Труды Максимовича-Амбодика высоко оценены П. А. Барановым в его книге «История развития эмбриологии растений» (1955 г.), отметившим его исследования и правильную трактовку биологии цветения и оплодотворения, а автора как одного из русских ботаников, которыми гордится русская наука. П. А. Баранов подчеркивает, что «особенно интересен для истории эмбриологии растений в нашей стране учебник петербургского профессора медико-хирургической академии Нестора Максимовича-Амбодика „Первоначальные основы ботаники“, изданный в Петербурге в 1796 г. и являющийся по указанию автора „первым в сем деле российским творением“. По этому учебнику можно судить о сравнительно высоком уровне состояния ботаники в России к концу XVIII в.».

Руководство Н. М. Максимовича-Амбодика свидетельствует о больших познаниях автора во многих вопросах морфологии, биологии и систематики растений. Оно насчитывает свыше 500 страниц, имеет приложение атласа цветных рисунков различных растений, служило учебным пособием в Петербургской

² Архаичное название растений.

Императорской военно-медицинской академии. В предисловии к нему автор пишет, что «ботаника есть наука, требующая немало труда, упражнения и подвига, и она обязательна для каждого врача, так как ботаника — это часть врачебной науки, изучение которой настоятельно необходимо». Нестор Максимович особенно интересовался лекарственными растениями. Его работы по описанию их целебных свойств были оригинальными, специалисты называют его первым русским фитотерапевтом (Российский, 1945, 1948; Рябов, 1953). Для изучающих ботанику Нестор Максимович ставит четыре задачи: «познание трав, познание их сил, умение собирать травы, познание болезней, растениям приключающиеся».

Некоторые историографы указывают, что Н. М. Максимович-Амбодик был профессором ВМА, однако, по данным архива ВМА и «Очерка по истории кафедры ботаники ВМА» (Бородин, 1898), преподавание на кафедре ботаники велось профессором Г. Ф. Соболевским по учебнику Н. М. Максимовича-Амбодика.

Проф. М. В. Горленко, ознакомленный с рукописью доклада Н. С. Новотельновой на 110-м заседании Микологической секции ВБО, посчитал необходимым привести в своем учебнике по фитопатологии (1968 г.) имя Максимовича-Амбодика как создателя первой классификации болезней растений.

Что касается широты известности в свое время имени Н. М. Максимовича-Амбодика, то читатели встречались с ним, например, в романе И. С. Тургенева «Дворянское гнездо» в том месте, где упоминается о «толстой книге сочинения некоего Максимовича-Амбодика».

Недавно Ботанический журнал отметил 200-летие учебника ботаники Н. М. Максимовича-Амбодика двумя статьями — А. К. Сытина (1996) и В. В. Благовещенской (1996).

Пусть и наше слово к 200-летию учебника будет знаком признания заслуг его автора в области фитопатологии.

Список литературы

- Баранов П. А. История развития эмбриологии растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 439 с.
- Благовещенская В. В. К 200-летию выхода в свет книги Нестора Максимовича-Амбодика «Первоначальные основы ботаники» // Бот. журн. 1996. № 6. С. 120—123.
- Большая Медицинская Энциклопедия. 1961. Т. 1. С. 897.
- Бородин И. П. Исторический очерк кафедры ботаники. СПб.: Имп. Военно-медицинской академии (1798—1898). 1898. С. 1—40.
- Горленко М. В. Частная патология растений. М.: Высш. шк., 1968. С. 5.
- Комарницкий Н. А. Очерки по истории русской ботаники. М., 1947.
- Новотельнова Н. С. К истории русской фитопатологии. (А. Т. Болотов. 1738—1833) // Тр. ИЗИФ. 1956. С. 204—215.
- Новотельнова Н. С. Микологические и фитопатологические исследования в учреждениях Академии наук в дореволюционной России // Микол. и фитопатол. 1975. Т. 9, вып. 3. С. 185—189.
- Российский Д. М. Основоположник отечественной фитотерапии — Нестор Максимович-Амбодик. К 200-летию со дня рождения // Клиническая медицина. 1945. № 23. С. 10—11, 75—78.
- Российский Д. М. Отец русского акушерства и основоположник медицинской ботаники и фитотерапии Нестор Максимович-Амбодик (1741—1812) // Акушерство и гинекология. 1948. № 6. С. 49—51.
- Рябов Г. З. Основоположник отечественного акушерства — Н. М. Максимович-Амбодик // Фельдшер и акушерка. 1953. № 2. С. 43.
- Сытин А. К. О ботанических трудах Нестора Максимовича-Амбодика // Бот. журн. 1996. № 8. С. 123—129.
- Щербакова А. А. История ботаники в России до 60-х годов XIX в. (додарвиновский период). Новосибирск, 1979. 366 с.

Н. С. Новотельнова

Поступила 13 V 1997

ХРОНИКА

УДК 061.3 : 582.288.45

© ПИТАНИЕ ДРОЖЖЕЙ И ПРИРОДНЫЕ МЕСТООБИТАНИЯ
(XVIII МЕЖДУНАРОДНЫЙ СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫЙ СИМПОЗИУМ ПО ДРОЖЖАМ.
24—29 АВГУСТА 1997 г., БЛЕД, СЛОВЕНИЯ)

YEASTS NUTRITION AND NATURAL HABITATS
(XVIII INTERNATIONAL SPECIALISED SYMPOSIUM ON YEASTS. 24—29 AUGUST, 1997, BLED, SLOVENIA)

Очередной XVIII Специализированный симпозиум по дрожжам был организован Люблянским университетом совместно с Микробиологическим обществом Словении и Международной комиссией по дрожжам (ICY), которая входит в состав Международного союза микробиологических обществ (IUMS). Симпозиум был посвящен 50-й годовщине биотехнологического факультета Люблянского университета. Он проходил под председательством заведующего кафедрой биотехнологии этого университета д-ра Питера Распора (P. Raspor, Словения). Спонсорами симпозиума выступали Министерства науки и технологии, сельского хозяйства, лесоведения и пищевых производств, здравоохранения и окружающей среды, а также такие компании, как Alpe-Adria, Adria-Airways, Brewery Lasko, Karl Singer и др.

Заявки на участие по авторским спискам прислали 626 ученых, на симпозиуме присутствовало около 200 человек из более чем 30 стран всех обитаемых пяти континентов мира.

Научная программа симпозиума включала 3 пленарные лекции, 1 заседание круглого стола и 9 секционных заседаний, которые сопровождалась постерными сообщениями.

Две первые пленарные лекции, открывшие симпозиум, были прочитаны крупнейшими специалистами по систематике дрожжей — проф. К. Куртцманом (C. Kurtzman, США) и д-ром Дж. Барнеттом (J. Barnett, Англия). Проф. К. Куртцман в настоящее время возглавляет коллектив авторов готовящегося к изданию очередного определителя дрожжей, предыдущие издания которого до сих пор выходили в Голландии. Докладчик отметил, что к настоящему времени известно около 700 видов дрожжей, но по некоторым оценкам это число может составлять лишь 5 % всех живущих видов. Использование новых молекулярных методов анализа в дрожжевой таксономии показало, что многие распознаваемые в настоящее время роды филогенетически гетерогенны, так как их описание базировалось на ненадежных признаках, таких как морфология аскоспор и различные физиологические реакции.

В докладе Дж. Барнетта «Вклад таксономистов в понимание питания дрожжей» внимание было сосредоточено на том, как достижения систематиков стимулируют исследования по физиологии и биохимии обмена веществ у дрожжей. Результаты некоторых исследований в этой области представляют значительный академический и коммерческий интерес.

Третья, заключительная лекция была прочитана нынешним президентом Международной комиссии по дрожжам проф. Дж. Флитом (G. Fleet, Австралия) на тему «Дрожжи: какие связи и взаимодействия реально существуют в природных местообитаниях». В лекции была развернута широкая программа исследований, необходимых для эффективного контроля и управления ростом и активностью дрожжей природных и антропогенных экосистем. Наряду с традиционными направлениями практического использования дрожжей и интереса к ним как к возбудителям брожений, агентам порчи продуктов питания или с медицинских позиций современные интересы включают их потенциал как пробиотиков, агентов биоконтроля и биокаталитическую активность. Автор продемонстрировал на многих примерах текущее состояние знаний по перечисленным направлениям и отметил необходимость более точных исследований влияния внешних условий и факторов на рост дрожжей и межорганизменных взаимоотношений в экосистемах.

Заседание круглого стола было посвящено обсуждению результатов исследований по расшифровке генома дрожжей в течение последнего десятилетия. Во второй половине 80-х гг. дрожжи были предложены как модель низшей эукариотической клетки для анализа нуклеотидных последовательностей ДНК, и 35 лабораторий в разных странах включились в эту работу. Обобщение результатов этих исследований и перспектив в области генетики дрожжей было сделано в блестящем сообщении К. Бруши (С. Bruschi, Италия). К середине 1996 г. сообщество европейских ученых в сотрудничестве с широкой сетью исследователей в США, Канаде и Японии закончило секвенирование всего дрожжевого генома. Новая информация была получена в отношении плотности и распределения приблизительно 6200 генов *Saccharomyces cerevisiae*, 2000 из которых были абсолютно неизвестными. Новая программа, финансируемая ЕС (European Commission), была названа EUROFAN. Изучение вторичной структуры геномной ДНК, намеченное в этой программе, может привести к открытию хранения генетической суперинформации. В лекции было отмечено три потенциальных преимущества, которые могут быть выведены из решения проблемы полной последовательности ДНК хромосом:

впервые появится возможность увидеть непосредственно, как организована генетическая информация эукариотической клетки;

открытие в процессе секвенирования новых генов может привести к выявлению кодируемых ими тех белковых структур, которые могут иметь важное значение для биотехнологии и промышленного использования;

многие дрожжевые гены гомологичны генам человека, при мутации которых возникают болезни; таким образом, открывается возможность ранней диагностики этих заболеваний.

Приведем далее краткий анализ секционных заседаний.

Секция 1. Дрожжи в традиционных, необычных и экстремальных местообитаниях

В докладе проф. А. Хаглера (А. Nagler, Бразилия) «Дрожжи в водных средах» был обобщен большой материал по распространению дрожжей в морских и пресных водоемах, в экспериментальных танках, в сообществах с водными растениями и животными. К наиболее распространенным в морских водах относятся аскоспоровые дрожжи *Debaryomyces hansenii* и виды рода *Metschnikowia*: *M. bicuspidata*, *M. australis*, *M. zobellii*, *M. krissi*. Последние, предположительно, являются паразитами некоторых беспозвоночных. В чистых морских и пресных водах доминируют виды родов *Rhodotorula* и *Cryptococcus*, а также «черные дрожжи». Такое сообщество типично и для филлопланы наземных растений. Более специфичны ассоциации дрожжей в сообществах с морскими растениями (*Pichia spartinae*) и животными — крабами и моллюсками, питающимися детритом в маршевых эстуариях (*Kluveromyces aestuarii*).

Ассоциациям дрожжей с термитами был посвящен доклад Х. Приллингера (Н. Prillinger, Австрия). Из термитов, принадлежащих к 7 семействам, было выделено 13 видов дрожжей, из которых только два вида встречались в разных термитах, а остальные были узкоспециализированными. Почти все виды из кишечника низших термитов принадлежали к порядку *Saccharomycetales*. Относительно их симбиотической природы требуются дополнительные доказательства.

Разнообразие дрожжей в средах, созданных человеком, в частности в пищевых продуктах, было рассмотрено в докладе Т. Диака (Т. Deak, Венгрия). Микробная экология продуктов питания рассматривается на современном уровне как самостоятельный раздел экологической науки, который вносит много нового в понимание структурной и функциональной сторон микробных сообществ, разнообразия дрожжей и проблем видообразования в связи с «одомашниванием» некоторых представителей рода *Saccharomyces*.

Другие лекционные сообщения первой секции были посвящены ответным реакциям дрожжевых клеток на стрессовые условия: высокое осмотическое давление (В. Priog et al., Южная Африка) и дегидратацию (А. Рапорт, Латвия) на молекулярном и ультраструктурном уровнях.

Материалы, освещающие разные аспекты географического направления в экологии дрожжей, были представлены И. П. Бабьевой, И. Ю. Черновым (Россия) и М. ван Брук (М. van Broock, Аргентина). Сообщения этих авторов касались распространения дрожжей в таких природных регионах, как Беломорское побережье на широте полярного круга, пустыня Негев в Израиле, предгорья Анд в Патагонии.

В 9 постерных сообщениях были представлены результаты исследований по влиянию на дрожжи разных факторов (осмотическое давление, температура и др.) и по разнообразию дрожжей в природных и антропогенных местообитаниях (воды р. Моравы, кустарные спиртовые производства, сточные воды фармацевтического производства, солнечные морские солтерны). Последнее местообитание наиболее

экстремально, и состав дрожжевых грибов в нем весьма специфичен: доминантом обычно выступает *Debaryomyces hansenii*, выдерживающий до 30 % NaCl. Из гиперсоленых вод в соляных чанах на побережье Адриатического моря в Словении были также выделены новые необычные черные галофильные виды грибов (P. Zalar, N. Gunde-Cimerman, Словения).

Секция 2. Органическое и неорганическое питание дрожжей

Почти все лекции и постерные сообщения этой секции были основаны на результатах исследования разных аспектов метаболизма *S. cerevisiae*: сигнальной трансдукции (13 авторов из Швеции и Бельгии), регуляции азотной репрессии (Ter Schure, Голландия), питания и клеточного цикла (D. Porro et al., Италия), транспорта глюкозы (M. Walsh, Голландия). Три сообщения из Словении (P. Raspor et al.) были посвящены новому аспекту физиологии дрожжей — аккумуляции хрома и его влиянию как неорганического субстрата на выживаемость клеток. Метилотрофные дрожжи обсуждались лишь в одном докладе (А. Сибирный, Украина) и двух постерных сообщениях из Италии. Вероятно, интерес к этим дрожжам значительно уменьшился по сравнению с предыдущим десятилетием.

Секция 3. Физиология и энергетический метаболизм

Эта секция является логическим продолжением предыдущей. В основном на примере *S. cerevisiae* были рассмотрены некоторые аспекты метаболизма, транспорта, синтеза фосфолипидов, рекомбинантных белков, а также влияние органических соединений азота (T. Lachowicz, Польша) и осмотического давления (J. Rаса, Чешская Республика) на дрожжи.

Наиболее интересные материалы на этой секции были представлены в двух сообщениях из России: Е. П. Исаковой с соавторами по биоэнергетике нового термотолерантного вида дрожжей *Candida blankii* и Р. А. Звягильской с соавторами по энергетическому метаболизму экстремально солетолерантного вида *Yarrowia lipolytica*. В этих исследованиях получены оригинальные материалы по механизму функционирования митохондриальной дыхательной цепи в экстремальных для дрожжей условиях.

Единственное сообщение на симпозиуме было представлено тремя авторами из Китая и оно касалось метаболизма дрожжей в твердофазной ферментации для получения белка одноклеточных. Эта проблема, судя по материалам настоящего симпозиума, почти перестала интересовать мировую научную общественность.

Секция 4. Экофизиология дрожжей

В ряде докладов этой секции были представлены материалы по изменчивости и устойчивости дрожжей в условиях сильного подкисления и осмотического стресса (C. Leao, Португалия), высокой солености среды (A. Blomberg, Швеция), при дефиците цинка (6 авторов из Голландии) или высокой концентрации кадмия (6 авторов из Германии). Большой интерес вызвал доклад Г. И. Наумова (Россия) «Генетический полиморфизм дрожжей рода *Saccharomyces* в природных местообитаниях». При изучении генетических вариаций в диких популяциях *S. paradoxus* автором были обнаружены значительные различия между изолятами из континентальной Европы, с одной стороны, и из дальневосточных регионов России и Японии — с другой. Высказана гипотеза об аллопатрическом видообразовании в группе *Saccharomyces sensu stricto*.

В большинстве постерных сообщений по этой секции авторы использовали современные методы электрофоретического кариотипирования и рестрикционного анализа митохондриальной ДНК для оценки популяционной гетерогенности *S. cerevisiae* в природных биотопах и производственных процессах виноделия в разных странах: Италии, Испании, Словении, Южной Африке, Калифорнии.

Секция 5. Методология обнаружения и характеристики дрожжей в простых и сложных средах

На тему «Прогресс в области традиционных методов обнаружения и учета дрожжей в пищевых продуктах» был сделан доклад Л. Бешо (Beuchat, США). Автором был приведен большой список сред с антибиотиками и специальные среды, разработанные для учета ксеротолерантных и ксерофитных дрожжей.

Новые подходы с использованием методов молекулярной биохимии для идентификации видов, анализа структуры сообщества и филогенетических связей между видами и родами дрожжей были освещены в очень содержательном докладе известного специалиста по морской микробиологии Дж. Фелла (J. Fell, США) «Обнаружение и характеристика базидиомицетных дрожжей из морских

местообитаний». Последовательность 18S рДНК была определена для 300 видов из 25 родов дрожжей и 16 родов мицелиальных базидиомицетов. Автор полагает, что более 50 % дрожжей морских местообитаний — это неописанные виды. Была продемонстрирована полифилетичность родов *Rhodotorula* и *Cryptococcus*.

О полифилетичности некоторых родов аскоспоровых дрожжей (*Saccharomyces*, *Pichia*, *Metschnikowia* и др.) свидетельствуют данные, представленные в докладе Л. Мендонка-Хаглер и А. Хаглера (L. Mendonca-Hagler, A. Hagler, Бразилия). Авторы использовали новый метод молекулярного анализа для оценки филогенетических связей и родства анаморфных и телеоморфных таксонов.

В нескольких сообщениях из лаборатории проф. Х. Приллингера (H. Prillinger, Австрия) были изложены результаты приложения метода RAPD—PCR в идентификации дрожжей для доказательства конспецифичности и описания новых видов. В частности, было описано 5 новых видовых таксонов рода *Fellomyces*, выделенных из лишайников в Индонезии, Китае и Таиланде.

Секция 6. Дрожжи, патогенные для человека

Эта секция была представлена 8 докладами и 5 постерными сообщениями. Лишь один из этих докладов был посвящен *Cryptococcus neoformans* (I. Polacheck, Израиль), из оставшихся пять — кандидозам и два — грибным аллергенам. Относительно криптококкоза к новым материалам можно отнести сведения о расширяющейся инфекции в связи с распространением СПИДа: 10 % пациентов, инфицированных вирусом СПИД, больны криптококкозом. Известно, что возбудители криптококкоза серотипов А и D — это *C. neoformans* var. *neoformans*, распространенный по всему земному шару, и наиболее частое местообитание этой разновидности — помет голубей. Серотипы В и С — *C. neoformans* var. *gattii*, который встречается только в тропических областях. Единственное известное его местообитание в природе — *Eucalyptus camaldulensis*. Недавно было показано, что больные СПИДом с криптококкозом поражены *C. neoformans* var. *neoformans* серотип А. На вирулентность влияют такие свойства, как синтез меланина, фенол-оксидазная активность и образование капсул.

В докладе С. Мейер (S. Meyer, США) «Гетерогенность *C. parapsilosis* и *C. haemulonii*» были приведены результаты молекулярно-генетического исследования клинических изолятов указанных видов из морских сред и других местообитаний. Было показано, что эти «виды» на самом деле представляют собой сложные комплексы, а не индивидуальные видовые таксоны.

В двух докладах Р. Крамери (R. Cramer) с соавторами из Голландии и Австрии приведен большой материал по грибным аллергенам *Cladosporium herbarum*, *Alternaria alternata*, *Aspergillus fumigatus*.

Секция 7. Дрожжи в производстве и порче пищевых продуктов

По этой секции было наибольшее число сообщений — 8 лекций и 30 постеров. Были рассмотрены разные аспекты таких традиционных производств, как пивоварение и виноделие, а также производства молочнокислых продуктов, кукурузного силоса, этанола, глицерина, пекарских дрожжей. Один из интересных докладов был посвящен исследованию дрожжей кумыса (G. Montanari, L. Grazia, Италия). Кумыс — древний напиток, который традиционно получают на огромной территории Центральной Азии. Возбудителем спиртового брожения в этом процессе является *Saccharomyces unisporus* — дрожжи, сбраживающие глюкозу и галактозу. Этот вид обнаружен в 68 % из 94 образцов кумыса из Казахстана и Кыргызстана.

Секция 8. Взаимодействия дрожжей в природных местообитаниях

Наиболее необычным сообщением на симпозиуме был доклад М.-А. Лашанса (M.-A. Lachance et al., Канада) на тему «Дрожжи как местообитание дрожжей». Авторы впервые обнаружили явление паразитирования одних видов дрожжей на других, которое они трактуют как хищничество. Все хищные дрожжи, известные к настоящему времени, являются природными ауксотрофами по органической сере. В зависимости от условий органическая сера может служить либо стимулом, либо ингибитором хищнического поведения. Роль органической серы меняется от вида к виду. Хищничество присуще большинству видов рода *Saccharomycopsis* в его современном объеме, а именно с включением в него родов *Arthroascus*, *Botryosacculus* и *Guilliermondella* (Kurtzman et Robnett, 1995).

Большой интерес вызвал доклад Б. А. Бызова с соавторами (Россия) на тему о взаимодействии дрожжей с почвенными многоножками (кивсяками). В зависимости от микробной жертвы животные селективно «фильтруют» поглощенную живую пищу, переваривая одни клетки и культивируя в кишечном тракте другие, адаптированные к жизни в «реакторе» пищеварительного тракта.

Новые интересные факты о жизни дрожжей в природе были приведены в докладе ученых из Аргентины (A. Ruffini, M. van Broock). Авторы исследовали дрожжи, ассоциированные с паразитическими грибами *Cyttaria*, которые образуют плодовые тела только на деревьях *Nothofagus* в субантарктических лесах Патагонии. Эти грибы богаты углеводами. Аборигены — индейцы используют их в пищу в свежем виде и готовят напиток «chicha». Из плодовых тел четырех видов *Cyttaria* авторы выделили 37 штаммов дрожжей, из которых 25 % не идентифицируются как известные виды и, возможно, являются новыми для науки.

«Вечной» проблеме — об источнике дрожжей в производстве вина — был посвящен доклад известного американского ученого Р. Мортимера (R. Mortimer et al., США). Начало ее восходит к Пастеру (1872). Не решая окончательно этой проблемы, авторы делают акцент на роль насекомых (пчел, ос, дрозофил) в распространении винных дрожжей и первичном заражении ягод винограда.

Восемь сообщений было посвящено исследованию киллерных взаимодействий среди дрожжей. Два сообщения касались вопросов биоконтроля: использования дрожжей против гнили яблок, вызываемой *Botrytis cinerea* и *Penicillium expansum* (В. И. Голубев с соавторами, Россия), и в хранении зерна — против 17 различных видов «плесеней» (J. Schnurer, Швеция). Было показано, что *Pichia anomala* в концентрации 10^5 — 10^6 /г зерна полностью подавляет развитие *Penicillium roquefortii* на пшенице.

Секция 9. Внеклеточные ферменты в питании дрожжей и в экологии

В одном из основных докладов (P. Viety et al., Словакия) были рассмотрены ферментные системы дрожжей (ксилаказы, галактоманнан-деполимеразы, пектиназы) в связи с проблемами таксономии и экологии. Почти все другие доклады этой секции содержали материалы по исследованию дрожжевых ферментов, которые могут быть использованы в производственных процессах: в трансформации сельскохозяйственных субстратов, в виноделии, в деградации растительного сырья.

В заключение нельзя не отметить прекрасную организацию симпозиума: четкую работу всех заседаний, активное обсуждение постерных сообщений, замечательные экскурсии по озеру и в горные районы Альп. Личное общение ученых в перерывах между заседаниями, во время экскурсий и приемов за банкетными столами — это важнейший элемент таких встреч. Во время работы симпозиума было организовано заседание Международной комиссии по дрожжам (ICY), на котором был сделан краткий отчет президента ICY проф. Дж. Флита и утвержден план проведения предстоящих симпозиумов: специализированных — в Португалии (1998) и на Украине (1999) и юбилейного, X Генерального симпозиума по дрожжам в Голландии в 2000 г.

И. П. Бабьева

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступила 18 XII 1997

**МИКОЛОГИЯ
И ФИТОПАТОЛОГИЯ**
32, 4, 1998

**MYCOLOGY
AND PHYTOPATHOLOGY**
32, 4, 1998

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА,
ЭКОЛОГИЯ**

**BIODIVERSITY, TAXONOMY,
ECOLOGY**

- Богачева А. В.* Дискомицеты Уссурийского заповедника 1
Левицкая Г. Е. К флоре шляпочных грибов Приокско-террасного заповедника. IV. 7
Предтеченская О. О. Влияние лишайникового и мохового покровов на развитие мицелия макромицетов в почве сосняка брусничного 14
Фомина В. И., Бисько Н. А., Билай В. Т. Особенности роста мицелия штаммов *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. на растительных субстратах 18

- Bogatchova A. V.* Discomycetes from Ussurijsky nature reserve 1
Levitskaya G. E. To the flora of agaricoid fungi of Pryoksko-Terrasny nature reserve. IV 7
Predtechenskaya O. O. Effect of lichen and moss covers on development of macromycetes' mycelia in cowberry pine forest soils 14
Fomina V. I., Bisko N. A., Bilaj V. T. Peculiarities of *Lentinus edodes* (Berk.) Sing. strains mycelium growth on plant substrates 18

**ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ,
БИОТЕХНОЛОГИЯ**

**PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY,
BIOTECHNOLOGY**

- Бабицкая В. Г., Малама А. А., Филимонова Т. В., Щерба В. В.* Сравнительная характеристика меланинового комплекса, образуемого *Phellinus robustus* и *Alternaria alternata* 25
Капич А. Н., Гвоздкова Т. С. Содержание в грибах продуктов перекисного окисления липидов, реагирующих с тиобарбитуровой кислотой 30

- Babitskaya V. G., Malama A. A., Filimonova T. V., Scherba V. V.* Comparative characteristics of melanin complexes produced by *Phellinus robustus* and *Alternaria alternata* 25
Kapich A. N., Gvozdikova T. S. Content of lipid peroxidation products reacting with thiobarbituric acid in fungi 30

**ГРИБЫ — ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ
РАСТЕНИЙ**

PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Конonenко Г. П., Малиновская Л. С., Пирязева Е. А., Соболева Н. А.* Видовой состав и токсигенность возбудителей фузариоза всходов пшеницы в Московской области 37
Коломиец Т. М., Коваленко Е. Д., Стрижекозин Ю. А., Руденко М. И., Пухальский В. А. Изучение параметров частичной устойчивости сортов ячменя к возбудителям темно-бурой и сетчатой пятнистостей 42
Багирова С. Ф., Ан Цзян Ли, Дьяков Ю. Т. Механизмы генетической изоляции специфических патогенных форм *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. в половых и бесполовых популяциях 47
Аусубел А., Плотникова Ю. М. Развитие мучнистой росы на листьях и стеблях дикорастущих и мутантных растений *Arabidopsis thaliana* 51
Трошина Н. Б., Исаев Р. Ф., Яхин И. А., Яхин О. И. Влияние факторов среды на рост и развитие устойчивого к байтану штамма *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. в культуре и на растениях лука 58

- Kononenko G. P., Malinovskaya L. S., Pirjazeva E. A., Soboleva N. A.* Species content and toxigenicity of wheat seedling fusariosis agents in Moscow region 37
Kolomiets T. M., Kovalenko E. D., Strizhekozin Yu. A., Rudenko M. I., Puhalsky V. A. Investigation of a parameters of barley varieties' partial resistance to dark greyish-brown and netlike spots agents 42
Bagirova S. F., An Tzian Li, Dyakov Yu. T. Mechanisms of genetic isolation of *Phytophthora infestans* (Mont.) d By. specific pathogenic forms in sexual and asexual populations 47
Ausubel A., Plotnikova Yu. M. Powdery mildew development on wild and mutant *Arabidopsis thaliana* plant leaves and stems 51
Troshina N. B., Isaev R. F., Yakhin I. A., Yakhin O. I. Effect of environmental factor on growth and development of resistant to baytan *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. strain in culture and on onion plants 58

ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ*Селочник Н. Н.* Трахеомикоз дуба 63**КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ***Новотельнова Н. С.* К истории отечественной фитопатологии. Н. М. Максимович-Амбодик. Первое русское руководство по болезням растений 75**ХРОНИКА***Бабьева И. П.* Питание дрожжей и природные местообитания (XVIII Международный специализированный симпозиум по дрожжам. 24—29 августа 1997 г., Блед, Словения) 79**REVIEWS AND DISCUSSIONS***Selotchnik N. N.* Oak tracheomycosis 63**CRITICS AND BIBLIOGRAPHY***Novotelnova N. S.* To the history of national phytopathology. N. M. Maksimovitch-Ambo-dik. The first Russian guidebook on plant diseases 75**CHRONICLES***Babyeva I. P.* Yeasts nutrition and natural habitats (XVIII International Specialised Symposium on Yeasts. 24—29 August, 1997, Bled, Slovenia) 79