

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МИКОБИОТЫ ХВОЙНЫХ ПОРОД В БЕЛАРУСИ

The information about the taxonomic structure of mycobiota in the consortium of the conifer plants in Belarus was given. In the course of our investigations 1997–2008 years our group identified more than 600 species of micromycetes. These species belonged to 329 genera, 68 families, 25 orders and 7 classes. The regularity of the taxonomic distribution of the ascertained species was established. In quantitative adjectives the cluster of hyphomycetes was more distinguished, ascomycetes and coelomycetes followed them, at that time all of the other groups, including such important as rust fungi presented only a few percents. The specialization of micromycetes to plant-hosts was separated on 5 levels.

**Введение.** Микромицеты являются неотъемлемой частью лесных биогеоценозов и представляют собой самую богатую по видовому составу и разнообразную по экологическим функциям группу грибов. Их видовое многообразие, специфические функциональные свойства позволяют им занимать самые различные экологические ниши. Взаимоотношения между микромицетами и другими организмами, а иногда и между разными видами грибов бывают столь тесными, что в результате возникают сообщества более высокого порядка, системы основанные на симбиозе, паразитизме, комменсализме.

Наиболее актуальным для Беларуси представляется изучение различных взаимоотношений, складывающиеся между представителями грибного сообщества и хвойными растениями, т. к. преобладающую площадь в нашей республике занимают хвойные леса (и наиболее распространённым подлеском во многих типах леса является можжевельник) и мероприятия по рациональному использованию и сохранению этих естественных биоценозов являются приоритетной задачей в системе охраны окружающей среды. Прогнозирование и контроль экологической и фитосанитарной ситуации требуют комплексного изучения микобиоты хвойных фитоценозов, в первую очередь микромицетов всех ниш обитания. Состояние лесов как сложной многокомпонентной экосистемы невозможно объективно оценить без анализа взаимосвязи высших растений с грибами на всех уровнях – начиная с биотрофов, вызывающих эпифитотии, и до микромицетов, перерабатывающих растительные остатки и участвующих в формировании лесной подстилки [1–3].

В данной статье мы постараемся показать общую структуру сообщества микромицетов, развивающихся на основных аборигенных хвойных породах нашей республики: сосне обыкновенной, ели европейской, пихте белой и можжевельнике обыкновенном.

**Материалы и методы.** В ходе проведенных нами исследований в 1997–2008 гг. микобиота изучалась путем выборочных микофлористических обследований хвойных насаждений

в различных ботанико-географических районах Беларуси, относящихся к 7 округам и 3 геоботаническим подзонам; на постоянных пробных площадях, а также путем изучения гербарного материала, хранящегося в гербариях Института экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (MSK-F), Института ботаники им. В. Г. Холодного НАНУ (KW) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

В ходе маршрутных обследований проводился отбор проб ризосферы, корней и надземных частей растений сосны, ели, пихты и можжевельника. При документировании и обработке гербарных образцов использовались общепринятые методы [2, 4]. Для повышения контрастности препаратов нами применялся эритрозин и конго. В случае изучения представителей оперкулятных дискомицетов для определения амилоидной, декстриноидной или отрицательной реакции апикальной поры сумок добавлялся йод. Выделение микромицетов из ризосферы и непосредственно из тканей растения проводилось следующими методами:

1) метод почвенных разведений. Им определяется количество грибных спор и фрагментов мицелия в 1 г сухой почвы путем прямого микроскопирования или посева на полноценную питательную среду для подсчета колоний;

2) метод прямого посева почвы на агаризованную питательную среду для определения более полного видового состава почвенных микромицетов;

3) метод мацерации тканей Н. А. Наумова для выделения эндофитов из корневых тканей. Культивирование проводилось в стандартных условиях при температуре 24°C в темноте на 9-сантиметровых чашках Петри в течение 2–3 недель (в зависимости от скорости роста гриба). Питательной средой служил картофельно-глюкозный агар, сусло агар или мальц-агар. В некоторых случаях в питательную среду добавлялся антибиотик (ампициллин) либо лимонная кислота [4].

Выросшие колонии грибов изолировались в пробырки с КГА (картофельно-глюкозный агар) или сусло-агаром для длительного хранения. Идентификация микромицетов прово-

дидась в соответствие с культуральными и морфологическими признаками по определителям Л. Н. Васильевой, В. А. Мельника, А. Й. Минкявичуса, М. Ф. Смицкой, Аркса, Элліса, Эриксона, Хауксворта, Гамса, Сабраманиана, Саттона [5–15]. При определении таксономического положения возбудителей мы базировались на системе, опубликованной в словаре грибов Айнсворта и Бисби [3].

**Результаты и их обсуждение.** Таксономический состав биоты микроскопических грибов на хвойных породах специфичен на уровне отдельных лесных ассоциаций, где различная видовая насыщенность тех или иных родов является непосредственным отражением экологотрофической структуры. Однако в целом просматриваются определенные закономерности распределения грибов по крупным таксонам.

Рассмотрим обобщенные таксономические особенности микобиоты в консорции каждой из хвойных пород.

Для удобства анализа мы выделяем традиционные морфо-экологические группы, такие как гифо- и целомицеты, пирено-, дискомицеты и т. д.

Согласно полученным в результате исследований данным, с сосной обыкновенной связан 331 вид микромицетов. Большая часть из них относится к гифальным грибам, типичным сапротрофам – 47,5 %. Далее следуют аскомицеты – 31,5%, и целомицеты – 14,8% (рис. 1).

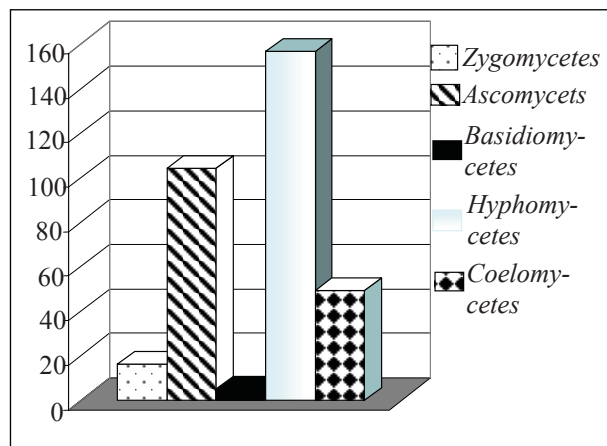


Рис. 1. Таксономический состав микобиоты в консорции сосны обыкновенной

Среди пиреномицетов преобладают представители *Sordariomycetes*, в то же время грибы класса *Dothideomycetes* встречаются практически в 2 раза реже.

Наибольшее количество видов аскомицетов относятся к дискомицетам класса *Leotiomycetes*. Необходимо отметить, что в эту группу входят основные возбудители болезней хвои сосны – лофодермиумовые и фацидиальные грибы.

В микобиоте сосны значительно меньше зигомицетов – 4,7%. Все они развиваются либо на

опале хвои, либо в ризосфере и представлены преимущественно родами *Mucor* и *Mortierella*.

Последнее место по количеству видов занимают ржавчинные грибы – всего 1,5% от общего числа видов в консорции сосны обыкновенной. Однако к ржавчинным относятся наиболее опасные возбудители заболеваний сосны, таким образом эта группа оказывается наиболее малочисленной, но весьма важной в экологическом отношении.

В целом достаточно выражена специализированность и около половины всех выявленных видов приурочены к хвойным, примерно треть встречается только на сосне.

Ниже приводится список наиболее строго приуроченных в своем развитии к сосне видов: 1) **Ascomycetes**: *Ceratocystis coerulea*, *Endoxylina pini*, *Keissleriella pinicola*, *Klasteriskya acuum*, *Kriegeriella mirabilis*, *Lophiostoma vicinum*, *Nectria pinea*, *Scirrhia pini*, *Scolecocetraria cucurbitula*, *Lophodermella conjuncta*, *Lophodermium conigenum*, *L. pinastri*, *L. pinicelsae*, *L. seditiosum*, *Therrya pini*; 2) **Hyphomycetes**: *Dendrodochium pinastri*, *Endophragmiella pinicola*, *Pseudocercospora deightonii*; 3) **Coelomycetes**: *Pseudocenangium*, *Pseudo-pateella conigena*, *Zythiostroma state Scolecocetraria cucurbitula*; 4) **Basidiomycetes**: *Coleosporium tussilaginis*, *Cronartium flaccidum*, *Melampsora pinitorqua*.

Интересно отметить, что большинство трофических групп таксономически связано. Примером может служить распределение аскомицетов в консорции сосны обыкновенной, при котором основная масса видов иноперкулятных дискомицетов и пиреномицетов относятся к группе биотрофов, в то время как большинство перкулятных дискомицетов – к сапротрофам.

В консорцию ели европейской входит 209 видов микромицетов. Их распределение представлено на рис. 2.

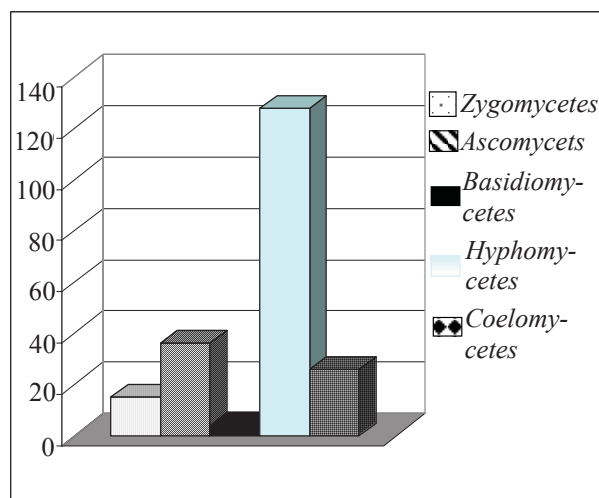


Рис. 2. Таксономическая структура микобиоты ели европейской

Еще большая доля, чем в консорции сосны, приходится на гифомицеты – в общем видовом составе более 60%. Значительно меньше аскомицетов – 17,1%. Количество видов целомицетов относительно схоже с таковым у сосны – 12,3%. Зигомицеты занимают 7,4% и ржавчинные грибы – менее 2% от всех видов.

При этом часто именно такие немногочисленные роды, как *Chrysomyxa* оказывают наиболее значительное влияние на фитосанитарную ситуацию в посадках ели.

В то же время многочисленные сапротрофные гифомицеты зачастую сосуществуют с растением, практически не влияя на рост и развитие последнего. Исключительно к ели приурочены следующие микромицеты: **Ascomycetes**: *Lasiosphaeria hirsuta*, *Pleonectria pinicola*, *Colpoma crispum*, *Lirula macrospore*, *Lophodermium abietis*, *Pseudophacidium piceae*; **Hyphomycetes**: *Catenularia piceae*; **Coelomycetes**: *Fusicoccum bacillare*; **Basidiomycetes**: *Chrysomyxa abietis*, *Ch. ledi*, *Pucciniastrum areolatum*.

Значительно меньше видов выявлено на пихте белой – всего 56, что объясняется малым распространением данной породы, сохранившейся в виде реликтовой рощи на территории Беловежской Пуши и в зеленых насаждениях. Однако и в этом случае их процентное распределение оказалось весьма схожим с сосной (в первую очередь) и с елью. Так, гифомицеты занимают 41% всех видов, аскомицеты – около 25% и целомицеты – 23%. Остальные виды относятся к зигомицетам и ржавчинным грибам – примерно по 7% в каждом случае (рис. 3).

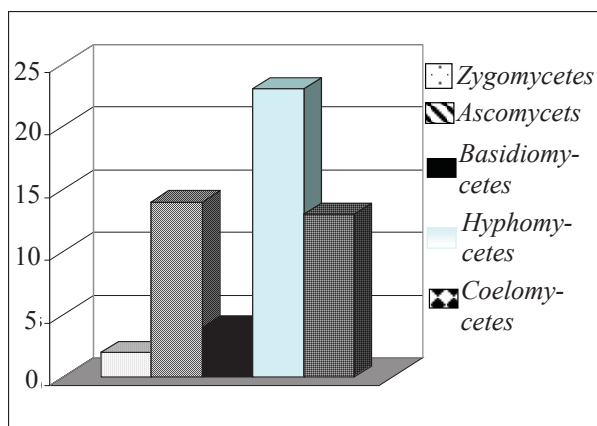


Рис. 3. Таксономическая структура микобиоты пихты белой

Представляется весьма интересным, что общая закономерность в распределении видов по категориям сохраняется и в случае, когда выборка была во много раз меньшей, чем, например, для сосны.

Фактически единственным существенным различием оказывается относительно высокая

доля целомицетов, во всех остальных случаях она не поднимается выше 15%.

Большинство видов, образующих плодовые тела в виде пикнид, развивается на хвое, в то же время виды с гифальным конидиогенным аппаратом развиваются чаще на отмирающих частях растений.

Возможно это связано с тем, что пихта изучалась в значительной степени в культурценозах, в то время как остальные породы – преимущественно в лесных фитоценозах.

Список строго приуроченных видов весьма ограничен: **Ascomycetes**: *Herpotrichia parasitica*, *Phacidium abietinum*; **Basidiomycetes**: *Melampsorella caryophyllacearum*, *Milesina blechni*, *Milesina krigeriana*, *Pucciniastrum epilobii*.

Как можно заметить, в нем отсутствуют анаморфные грибы, что, вероятно, связано с их большей приспособляемостью к различным типам субстрата. Практически все конидиообразующие виды, встречающиеся на пихте, развиваются чаще на сосне и ели.

Наиболее представительной группой грибов на можжевельнике являются сапротрофы из класса гифомицетов и значительно меньшую группу по численности составляют целомицеты, в основном относящиеся к биотрофам.

Характеризуя таксономический состав микобиоты можжевельника обыкновенного в целом, следует отметить, что к митоспоровым грибам относится 58,7% видов, далее идут соответственно аскомицеты – 23,8% (рис. 4).

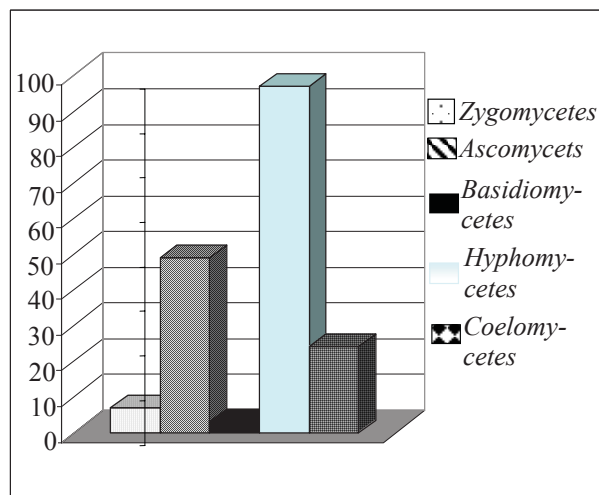


Рис. 4. Таксономическая структура микобиоты можжевельника обыкновенного

Средняя видовая насыщенность рода составляет 1,6. Самыми крупными родами являются *Penicillium* (9 видов), *Fusarium* (6 видов) и *Verticillium* (5 видов), т. е. преобладают в микобиоте грибы, относящиеся к типичным почвенным сапробионтам.

Всего в результате проведенных исследований микобиоты можжевельника обыкновенного



в Беларуси выявлено 136 видов микроскопических грибов, для которых можжевельник может выступать в качестве субстрата либо образовывать с ними симбиотрофические связи.

Строго приуроченными к можжевельнику видами являются: **Ascomycetes**: *Chloroscypha sabina*, *Colpoma juniperi*, *Didymascella tetrastoma*, *Gibbera barrii*, *Gremmeniella juniperina*, *Lophodermium juniperinum*, *Mollisia juniperina*, *Pithya cupressina*, *Rutstroemia juniperi*, *Seynesiella juniperi*, *Stomiopeltis juniperina*, *Teichospora juniperina*, *Velutarina juniperi*; **Hyphomycetes**: *Asperisporium juniperinum*, *Capnophialophora* стадия *Metacapnodium juniperi*, *Stigmina deflectens*, *Stigmina gromelurosa*; **Coelomycetes**: *Diplodia juniperi*, *Kabatina thujae* var. *juniperi*, *Phomopsis juniperivora*, *Seimatosporium foliicola*, *Seiridium juniperi*; **Basidiomycetes**: *Gymnosporangium clavariiforme*, *G. cornutum*, *G. Tremelloides*.

Как видно из списка, большинство «стеносенов» встречается именно на можжевельнике. Возможно это связано с большим количеством адвентивных видов в микобиоте.

Отдельную группу представляют виды, развивающиеся исключительно на хвойных породах, но относящихся к разным родам (на сосне и ели, можжевельнике, пихте, лиственнице и т. д.).

**Ascomycetes**: *Cenangium acuum*, *Coniochaeta niesslii*, *Lophium mytilinum*, *Microthyrium pinophyllum*, *Mycosphaerella maculiformis*, *Mytilinidion acicola*, *M. tortile*, *Nectria macrocarpa*, *Niesslia exilis*, *Phacidium lacerum*, *Pithya vulgaris*, *Tympanis pinastri*, *Velutarina rufo-olivaceae*; **Hyphomycetes**: *Coniothecium chomatosporum* var. *variegatum*, *Ojibwaya perpulchra*, *Trimmatostroma scutellare*; **Coelomycetes**: *Camarosporium picastrum*, *Cytospora kunzei*, *C. leucostoma*, *C. pinastri*, *Discosia strobilina*, *Microsphaeropsis olivacea*, *Pestalotia hartigii*, *P. funereal* var. *Conigena*, *Pestalotiopsis stevensonii*, *Phomopsis inconstans*, *Sclerophoma pythiophila*.

Как видно из вышеприведенного списка, среди более широкопециализированных видов практически отсутствуют ржавчатые грибы.

Виды, строго приуроченные к древесным породам, но способные развиваться и на хвойных и на лиственных растениях являются одной из наиболее малочисленных групп: **Ascomycetes**: *Barrmaelia oxyacanthae*, *Eutypa lejo-placa*, *Nectria cinnabarina*, *Orbilia delicatula*, *O. sarraziniana*, *Valsa leucostoma*; **Hyphomycetes**: *Chalara austriaca*, *Chalara piceae* – *abietis*, *Excipularia fusispora*, *Tubercularia vulgaris*; **Coelomycetes**: *Coleophoma cylindrospora*, *C. empetri*, *Pleurophoma pleurospora*, *Seimatosporium lichenicola*.

Чаще всего в микобиоте хвойных встречаются широко специализированные или вообще неспециализированные виды (например, пред-

ставители родов триходерма или пеницилл, которые могут оккупировать практически любые субстраты). Ниже приводится список характерных убиквистов развивающихся на всех изучаемых хвойных: **Ascomycetes**: *Chaetomium globosum*, *Gymnoascus reesii*, *Talaromyces luteus*, *T. wortmannii*, *Thielavia terricola*; **Hyphomycetes**: *Acremonium butyri*, *A. roseo-griseum*, *A. roseum*, *Alternaria alternata*, *A. tenuissima*, *Arthrobotrys arthrobotryoides*, *Arthrobotrys conoides* Drechsler, *Aspergillus* spp., *Aureobasidium pullulans*, *Botrytis cinerea*, *Botrytis epigaea*, *Brachysporium nigrum*, *Chalara cylindrospora*, *Chloridium chlamydosporis*, *Ch. virescens* var. *virescens*, *Chrysosporium merdarium*, *Cladosporium cladosporioides*, *C. herbarum*, *C. oxysporum*, *Costantinella micheneri*, *Curvularia lunata*, *Cylindrocarpon candidum*, *Epicoccum purpurascens*, *Fusarium* spp., *Geotrichum candidum* Link, *Gliocladium* spp., *Gliomastix murorum*, *Matsushimaea fasciculata*, *Monilia brunnea*, *M. pruinosa*, *Monodictys levis*, *Myrothecium roridum*, *Oedocephalum glomerulosum*, *Paecilomyces* spp., *Penicillium* spp., *Ramichloridium anceps*, *R. subulatum* de Hoog, *Sphaeridium candidum*, *Sporothrix schenckii*, *Stachybotrys cylindrospora*, *Stemphylium verruculosum*, *Torula herbarum*, *Trichoderma* spp., *Trichocladium asperum*, *Trichothecium roseum*, *Ulocladium consortiale*, *Verticillium* spp.; **Coelomycetes**: *Phoma glomerata*, *P. levellei*.

Как видно из вышеприведенного списка, привалируют среди неспециализированных видов анаморфные грибы с гифальным типом конидиогенеза.

Таким образом, если учитывать все литературные данные и гербарные образцы, собранные в Беларуси, но хранящиеся в других гербариях, то на настоящий момент у нас имеются сведения о 612 видах микромицетов, ассоциированных с хвойными породами. Ниже приводится график их распределения в зависимости от растения-хозяина и таксономического положения (рис. 5).

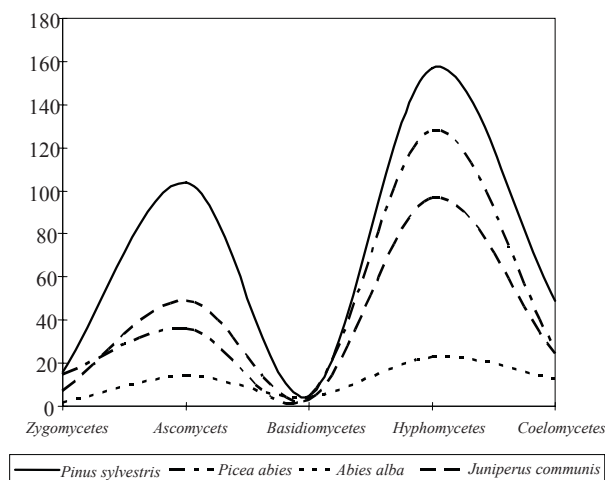


Рис. 5. Структура микобиоты хвойных

Как видно из рис. 5, имеется совершенно явная закономерность в таксономическом распределении выявленных видов. Причем, она практически не меняется, независимо от того, какое общее количество образцов было изучено. Это означает, что в том случае, если методика исследований предполагает выявление всех вышеперечисленных групп микромицетов, то и при наличии такой большой выборки, как образцы микобиоты сосны обыкновенной и при меньших – как пробы, взятые с ели и можжевельника, и даже при совсем небольшом количестве изученного материала, как это происходит с пихтой, все равно распределение происходит по одной схеме. Больше всего гифомицетов, затем идут аскомицеты и целомицеты, в то же время все остальные группы, включая такую важную в хозяйственном отношении, как ржавчинные, представлены всего несколькими процентами.

**Заключение.** В ходе наших исследований, охвативших все 3 ботанико-географические зоны республики, было установлено, что в консорцию хвойных пород входит более 600 видов микромицетов. При сравнении микобиоты сосны с микобиотой других хвойных пород (ели, можжевельника, пихты) была определена общая для хвойных зависимость в таксономическом распределении видов и их биотрофной либо сапротрофной специализации.

Биотрофные виды аскомицетов и сапротрофные виды гифомицетов, проанализированные в их количественном выражении, вне зависимости от вида растения хозяина дают 2 пика. Распределение по всем хвойным породам имеет сходный характер. Примененный нами подход «сплошного скрининга» (при котором учитываются все группы микромицетов на всех органах и тканях растения) позволил установить, что данная закономерность проявляется вне зависимости от величины выборки по каждой породе (варьировавшей от 350 видов у сосны до весьма ограниченной – менее 50 видов у пихты). В количественном отношении наиболее выделяется группа гифомицетов, за ними следуют аскомицеты и целомицеты, а все остальные группы, включая такую важную в хозяйственном отношении, как ржавчинные, представлены всего несколькими процентами.

## Литература

1. Беломесяцева, Д. Б. Гифомицеты в консорции сосны обыкновенной / Д. Б. Беломесяцева, Т. Г. Шабашова // Труды БГТУ. Сер. I, Лесн. хоз-во. – 2008. – Вып. XVI. – С. 311–314.
2. Федоров, Н. И. Лесная фитопатология / Н. И. Федоров. – Минск: БГТУ, 2004. – 462 с.
3. Ainsworth and Bisby's dictionary of the fungi / P. M. Kirk [et al.]. – 9th ed. – Wallingford: CABI Publishing, 2001. – 655 p.
4. Билай, В. И. Методы экспериментальной микологии / В. И. Билай. – Киев: Наукова думка, 1982. – 551 с.
5. Васильева, Л. Н. Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Пиреномицеты и локулоаскомицеты / Л. Н. Васильева. – СПб.: Наука, 1998. – Т. 4. – 419 с.
6. Визначник грибів України: в 5 т. / С. Ф. Морочковский [и др.]; под ред. Д. К. Зерова. – Київ: Наукова думка, 1969. – Т. 2: Аскомицеты. – 516 с.
7. Мельник, В. А. Определитель грибов России. Класс *Hyphomycetes*. Сем. *Dematiaceae* / В. А. Мельник. – СПб.: Наука, 2000. – 371 с.
8. Мельник, В. А. Определитель грибов России. Класс *Coelomycetes*. Редкие и малоизвестные роды / В. А. Мельник. – СПб.: Наука, 1997. – 281 с.
9. Минкявичус, А. Й. Определитель ржавчинных грибов Литовской ССР (с учетом соседних территорий) / А. Й. Минкявичус. – Вильнюс: Мокслас, 1984. – 273 с.
10. Arx, J. A. von. The genera of fungi sporulating in pure culture / J. A. von Arx. – 3rd ed. – Vaduz: Cramer, 1981. – 424 p.
11. Dennis, R. W. G. British *Ascomycetes* / R.W.G. Dennis. – Vaduz: Cramer, 1978. – 603 p.
12. Ellis, M. B. *Dematiaceous Hyphomycetes* / M. B. Ellis. – Kew: CAB, 1971. – 608 p.
13. Ellis, M. B. More *Dematiaceous Hyphomycetes* / M. B. Ellis. – Kew: CAB, 1976. – 507 p.
14. Eriksson, O. E. Outline of the *Ascomycetes* / O. E. Eriksson, D. L. Hawksworth // Syst. Ascomycetum. – Lund, 1993. – Vol. 12. – P. 51–277.
15. Sutton, B. C. The *Coelomycetes*. Fungi imperfecti with pycnidia, acervuli and stromata / B. C. Sutton. – Kew: CAB, 1980. – 696 p.