

А. Г. Федосова, А. В. Тобиас

МИКОБИОТА ХВОИ НА НЕКОТОРЫХ ОСТРОВАХ КЕРЕТСКОГО АРХИПЕЛАГА (БЕЛОЕ МОРЕ)

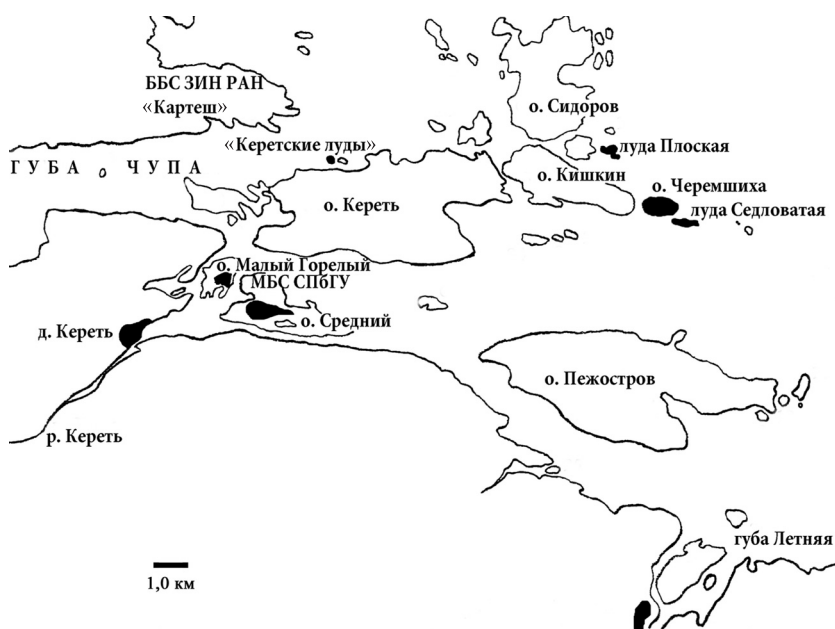
Керетский архипелаг Кандалакшского залива Белого моря территориально входит в состав беломорского Карельского берега в границах биогеографической провинции Karelia keretina. Более 40 различных по размеру островов общей площадью около 55 км² имеют хорошо развитый рельеф, представленный чередующимися небольшими возвышениями (сельгами) высотой до 60 м над уровнем моря и межсельговыми понижениями, низменными побережьями и скалистыми обрывами [1, 2].

Вся Керетская Карелия находится в пределах подзоны северной тайги. Большая часть территории крупных островов (Кереть, Пижостров, Сидоров, Кишкин, Средний) и некоторых более мелких занята характерными для подзоны сосновыми лесами. Еловые и смешанные леса с доминированием ели шире представлены на ближайшем материковом побережье, а на островах архипелага это лишь небольшие участки в закрытых межсельговых понижениях и на нижних частях внутренних склонов сельг. Лесотундровые сообщества на берегу нередко формируются из низких флаговидных деревьев можжевельника и сосны [1, 2].

Микобиота островов Керетского архипелага изучается с 70-х гг. XX в., после того как в 1974 г. о. Средний был передан в распоряжение биологического факультета ЛГУ. Опубликованные с того момента материалы содержат данные о 236 видах грибов, отмеченных на разных растениях [3, 4].

Очевидно, что при исследовании микобиоты любого региона особый интерес представляет комплекс видов, приуроченных к растениям, доминирующим на данной территории. Для островов Керетского архипелага и прилегающей части материкового побережья таковыми являются хвойные, в том числе сосна и можжевельник. Несмотря на это, специального изучения грибов, приуроченных к хвойным, на данной территории долгое время не проводилось, а сведения о них, содержащиеся в опубликованных работах, были скудны. Так, среди грибов, указанных для о. Средний, лишь для пяти субстратом оказалась хвоя [3, 4]. Начиная с 2007–2008 гг. авторами этой статьи проводилось исследование микромицетов Керетского архипелага, развивающихся на хвое ели, можжевельника и сосны [5, 6], а с 2009 г. — целенаправленное изучение грибов, приуроченных к хвое сосны.

Полевые работы проводились в окрестностях Морской биологической станции СПбГУ. Материал был собран в июне–июле 2007 и июле 2009 г. на островах Керетского архипелага в устье губы Чупа: о. Черемшиха, Седловатая луда, Плоская луда, на небольших лудах островов Кереть («Керетские луды»), Средний, Малый Горелый, на побережье губы Летняя Кандалакшского залива Белого моря, а также около дер. Кереть (рисунок). Сбор образцов осуществлялся маршрутным методом. Отбирали хвою с верхнего слоя опада, в котором она еще идентифицируется, и прикрепленную хвою сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.),



Карта района исследования (черным цветом отмечены места сбора материала)

ели (*Picea* sp.), а также сосны сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) с единственного дерева на о-ве Средний. Образцы хранятся в коллекции авторов.

В результате проведенных исследований и данных литературы на хвое было выявлено 25 видов грибов, большинство из которых микромицеты. Обнаруженные виды относятся к 20 родам, 10 порядкам отделов Ascomycota и Basidiomycota (таблица).

Распределение видов грибов по таксономическим группам

| Систематические группы | | Количество | | |
|------------------------|-------------------------|----------------|-------|---|
| Отдел | Порядок | родов | видов | |
| Ascomycota | Rhytismatales | 4 | 8 | |
| | Helotiales | 4 | 5 | |
| | Diaporthales | 2 | 2 | |
| | Capnodiales | 1 | 1 | |
| | Dothideales | 1 | 1 | |
| | Hypocreales | 1 | 1 | |
| | Pleosporales | 1 | 1 | |
| | Xylariales | 1 | 1 | |
| | “Anamorphic Ascomycota” | Incertae sedis | 2 | 2 |
| | Basidiomycota | Agaricales | 2 | 2 |
| Pucciniales | | 1 | 1 | |
| Всего | 10 | 20 | 25 | |

Самой многочисленной группой оказались сумчатые грибы (отд. Ascomycota). К ней относится почти 90% (22 вида) выявленного видового состава. При этом 15 видов аскомицетов обнаружены в телеоморфной стадии развития, что составляет 75% их видового разнообразия. Наибольшее число видов относится к порядку Rhytismatales (8 видов, 36% от общего числа сумчатых грибов). Из отдела Basidiomycota обнаружено всего 3 вида — 12% видового разнообразия.

Ниже приводится аннотированный список видов, включающий все известные для обследованных островов Керетского архипелага грибы, обнаруженные на хвое. Латинские названия грибов, сокращения фамилий авторов и таксономическое положение видов даны в соответствии с базой данных “Index Fungorum” [7]. Род *Stomiopeltis* Theiss., относящийся к семейству *Micropeltidaceae* неясного таксономического положения, помещен в порядок Dothideales, согласно представлениям К. Дж. Алексопулоса с соавторами [8].

Для видов, указывавшихся для обследованной территории ранее, дана ссылка на источник литературы. Не выделены жирным шрифтом виды, включенные в список только по данным литературы. Звездочкой отмечены виды, которые впервые приводятся для района исследования. Используются следующие обозначения: Пл — Плоская луда, Сед — Седловатая луда, Ч — о. Черемшиха, Ср — о. Средний, Л — губа Летняя, Кер — «Керетские луды», МГ — о. Малый Горелый, К — дер. Кереть; цифрами указана встречаемость по шкале Гааса [9].

Заметим, что анализ встречаемости проводился только для видов, собранных с хвои *P. sylvestris* в ходе собственных исследований авторов, поэтому для видов *Mycosphaerella juniperina*, *Lirula macrospora*, *Lophodermium abietis*, *Lophodermium juniperinum* и *Rhizosphaera kalkhoffii*, отмеченных на хвое можжевельника и ели, а также для видов, включенных в список только по данным литературы, такие сведения не приводятся. Встречаемость каждого вида рассчитывалась как отношение числа образцов, в которых данный вид был найден, к общему числу исследованных образцов, выраженное в процентах. После этого виды согласно шкале Гааса с небольшими изменениями были разделены на 6 классов, характеризующихся своей частотой: «5» (всюду, часто) — вид отмечался более чем в 50% образцов, «4» (во многих местах) — от 20 до 50% образцов содержали грибы этого вида, «3» (неравномерно, рассеянно) — для 11–20% образцов был характерен этот вид, «2» (очень рассеянно) — вид отмечался в 7–11% образцов, «1» (единично) — лишь 3–7% образцов содержали грибы этого вида и «+» — вид был отмечен только однажды.

Отдел ASCOMYCOTA Caval.–Sm.

Порядок CAPNODIALES Woron.

Mycosphaerella juniperina (Ellis) Tomilin — на *Jun. communis* [5], хвоя с дерева, Сед, Ср.

Порядок DIAPORTHALES

Cytospora pinastri Fr. (анаморфный) — на *P. sylvestris* и *Jun. communis* [5], хвоя с дерева, на опавшей хвое остаются старые стромы, Сед, Пл, Ч, Ср, Кер (20,6% — 4).

**Phomopsis conorum* (Sacc.) Died (анаморфный) — на хвое *P. sylvestris*, опад, единжды на отмершей хвое с дерева, Пл, Ч, Ср, Л (22,2% — 4).

Порядок DOTHIDEALES Lindau

**Stomiopeltis pinastri* (Fuckel) Arx — на *P. sylvestris*, хвойный опад, Пл, Сед, Ч, Ср, Л, Кер (38,1% — 4).

Порядок HELOTIALES Nannf. ex Korf et Lizoň

Cenangium acicola (Fuckel) Rehm (= *Cenangium aciculum* (Fuckel) Rehm) — на хвое сосны, Ср. [3].

**Cenangium acuum* Cook et Peck — на *P. sylvestris*, хвоя с дерева (преобладает) и хвойный опад, Пл, Ч, Ср, Л (14,2% — 3).

**Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet — на *P. sylvestris*, хвойный опад, Ч, (1,6% — +).

**Lachnum pulverulentum* (Lib.) P. Karst — на *P. sylvestris*, хвойный опад, Пл, Л (1,6% — +).

Phacidium lacerum Fr. — на хвое *P. sylvestris*, Ср [3]. Анаморфа **Dothiorella pinastri* Saccardo — на *P. sylvestris*, хвойный опад, Сед, Пл, Ч (4,8% — 1).

Порядок HYPOCREALES

**Zythiostroma pinastri* (P. Karst.) Höhn. (анаморфный) — на *P. sylvestris*, отмершая хвоя с дерева, одиножды в опаде, Ч, Ср, Кер (14,3% — 3).

Порядок PLEOSPORALES Luttr. ex M. E. Barr

**Rhizosphaera kalkhoffii* Bubák (анаморфный) — на хвое *Picea* sp., Ср.

Порядок RHYTISMATALES M. E. Barr ex Minter

**Leptostroma pinastri* Desmazieres (анаморфный) — на *P. sylvestris* [6], отмершая хвоя с дерева, одиножды в опаде, Пл, Сед, Ср (9,5% — 2). Анаморфа видов рода *Lophodermium*, но указывается и как анаморфа *Stomiopeltis pinastri* [7].

**Lirula macrospora* (R. Hartig) Darker — на хвое *Picea* sp., Ср.

**Lophodermella sulcigena* (Link) Tubeuf — на *P. sylvestris*, хвоя с дерева, Пл, Ср, Кер (6,3% — 1).

Lophodermium abietis Postr. — на хвое *P. sibirica* [6], Ср около биостанции.

Lophodermium conigenum (Brunaud) Hiltzer — на *P. sylvestris*, отмершая хвоя с дерева (преобладает), хвойный опад, Пл, Ч, Ср, Л, Кер (17,5% — 3).

Lophodermium juniperinum (Fr.) De Not. — на хвое *Jun. communis* [3, 6], Сед, Ч, К, Пл, Ср, МГ.

Lophodermium pinastri (Schrad.) Chevall. — на *P. sylvestris* и *P. sibirica* [3, 6], хвойный опад (преобладает), отмершая хвоя с дерева, Пл, Сед, Ч, Ср, Л, Кер (84,1% — 5).

Lophodermium seditiosum Minter, Staley et Millar — на *P. sylvestris* [6], отмершая хвоя с дерева (преобладает), хвойный опад, Пл, Сед, Ч, Ср, Кер (52,4% — 5).

Порядок XYLARIALES Nannf

**Anthostomella formosa* Kirschst. — на *P. sylvestris*, хвойный опад, отмершая хвоя с дерева, Пл, Сед, Ч, Кер (9,5% — 2).

ANAMORPHIC ASCOMYCOTA

**Linodochium hyalinum* (Lib.) Höhn — на *P. sylvestris*, хвойный опад, одиножды на отмершей хвое с дерева, Пл, Ч, Ср, Л, Кер (11,1% — 3).

**Septoplatella septata* (Jaap) Petr. — на *P. sylvestris*, хвойный опад, Л, Кер (6,3% — 1).

Отдел BASIDIOMYCOTA R. T. Moore

Порядок AGARICALES Underw

Marasmius androsaceus (L.: Fr.) Fr. — на *P. sylvestris* [3], опад, Ср (1,6% — +).

Marasmiellus ramealis (Bull.) Singer (= *Marasmius ramealis* (Bull.) Fr.) — на опавшей хвое *Picea abies*. Ср [4].

Порядок PUCCINIALES Clem. et Shear

**Coleosporium* sp. (I) — на хвое *P. sylvestris*, живая хвоя, Ср (7,9% — 2). Видовая принадлежность этого микромицета не определена из-за отсутствия сведений о втором хозяине и морфологического сходства видов этого рода.

Анализ видового состава показал, что 15 из 25 включенных в список видов впервые приводятся для обследованных островов Керетского архипелага.

Обращает на себя внимание тот факт, что основная часть родов грибов представлена одним-двумя видами. Исключение составляет род *Lophodermium* из отдела Ascomycota, который включает 5 видов.

Повсеместно и часто (группа 5) встречались два вида рода *Lophodermium*. При этом наиболее часто и на всех островах отмечался *L. pinastri* (84,1%), который и в предыдущих работах оценивался как частый и обильный вид [3]. Вторым по встречаемости оказался *L. seditiosum* (52,4%), отмеченный практически повсеместно. Таким образом, эти два вида рода *Lophodermium* можно назвать доминантными для данной территории. Примечательно, что долгое время (до 90-х гг. XX в.) большая часть исследователей в России не разделяла виды этого рода, поселяющиеся на хвое сосны, между собой [10].

Далее можно выделить субдоминантный комплекс видов, встречаемость которых лежит в интервале от 20 до 50%. К нему относятся *Stomiopeltis pinastri* (38,1%), *Phomopsis conorum* (22,2%), *Cytospora pinastri* (20,6%). Эти виды также отмечены на большинстве обследованных островов, а *Stomiopeltis pinastri* был собран на всех островах.

Исходя из вышесказанного, именно эти пять видов составляют группу, наиболее часто и почти повсеместно отмечаемую на хвое сосны обследованных островов Керетского архипелага. Интересно отметить, что все пять видов микромицетов представляют собой специализированные виды, приуроченные к хвойным растениям [11, 12].

Среди обнаруженных видов отметим некоторые, представляющие особый интерес. Как уже отмечалось, на опавшей хвое сосны повсеместно встречается *Stomiopeltis pinastri*. Ископаемый вид этого рода *Stomiopeltites cretacea* Alvin et Muir, находки которого датируются меловым периодом мезозойской эры, был обнаружен на хвойных растениях из рода *Frenopsis* Schenk. [13]. Это, возможно, свидетельствует о длительной коэволюции и совместном распространении грибов данного рода и хвойных.

Интересными представляются находки, позволяющие проследить полный цикл развития некоторых видов грибов. Примером могут служить грибы рода *Lophodermium*, широко распространенные на исследуемой территории и обнаруженные как в стадии телеоморфы, так и в стадии анаморфы (*Leptostroma pinastri*), ранее на обследованной территории не отмечавшейся. Кроме того, впервые был обнаружен анаморфный гриб *Dothiorella pinastri*, телеоморфа которого, *Phacidium lacerum*, уже указывалась для о. Средний Керетского архипелага [3]. В ходе нашей работы сумчатая стадия об-

наружена не была. Это объясняется тем, что формирование плодовых тел происходит не каждый год и зависит от таких факторов, как, например, погодные условия данного года или состояние хвои.

Анализ обнаруженных грибов по типам питания был проведен по собственным наблюдениям и данным литературы. Заметим, что выявление трофических групп грибов, обитающих на многолетних древесных растениях, связано с определенными трудностями: многие из них имеют жизненный цикл, не ограничивающийся одним вегетационным сезоном, и включают стадии, характеризующиеся различными типами питания.

Из выявленных видов грибов патогенами являются: ржавчинный гриб из рода *Coleosporium* Lév.; сумчатые грибы из пор. Rhythmatales: *Lophodermium seditiosum*, *L. pinastri*, *Lophodermella sulcigena* и *Lirula macrospora*; а также *Rhizosphaera kalkhoffii* из пор. Pleosporales. Наиболее выраженными паразитическими свойствами обладает *Coleosporium* sp. — возбудитель весенней ржавчины сосны, эцидиальная стадия которого была обнаружена исключительно на живой зеленой хвое. Гриб вызывает ослабление и пожелтение хвои, благоприятствует развитию других видов грибов, сам же, характеризуясь двухозяйственным жизненным циклом, переходит в следующую стадию на покрытосеменном растении. Возбудитель еще одного заболевания, обыкновенного шютте сосны — *Lophodermium seditiosum*. Нередко причиной этой болезни считают развитие другого вида этого же рода — *L. pinastri* [14]. Однако по нашим наблюдениям и данным литературы [10, 15] *L. pinastri* ведет сапротрофный образ жизни и развивается на отмершей хвое различного возраста, лишь изредка переходя к паразитическому образу жизни на ослабленной хвое. Патогенными свойствами обладает также *Lophodermella sulcigena* (отд. Ascomycota) — возбудитель серого шютте сосны. На хвое ели были обнаружены виды *Lirula macrospora* и *Rhizosphaera kalkhoffii*, которые вызывают усыхание и опадение хвои, проявляя разную степень агрессивности на разных видах ели [16, 17]. По нашим наблюдениям, в обследованном регионе эти виды не представляют серьезной опасности, что согласуется с данными литературы [14].

Большая часть обнаруженных грибов относится к группе сапротрофов, принимающих участие в разложении лесной подстилки. Биоценотическая роль этих видов особенно велика, поскольку хвоя относится к числу трудно разлагаемых субстратов, а в условиях района исследования на ее долю приходится существенная часть листового опада [18]. Большинство видов было найдено на мертвой и отмирающей хвое *P. sylvestris*. Типичными сапротрофами, отмеченными только в опаде, оказались сумчатые грибы *Stomiopeltis pinastri*, *Septopatella septata*, *Dothiorella pinastri*, *Lachnum pulverulentum*. Согласно данным литературы [14] к подстилочным сапротрофам относится и базидиальный гриб *Marasmius androsaceus*, обнаруженный на о-ве Средний.

Некоторые виды — *Cenangium acuum*, *Lophodermium conigenum*, *L. pinastri*, *Lindochium hyalinum* — были отмечены как на отмершей хвое с живых деревьев, так и в опаде, что может свидетельствовать о способности этих грибов сначала поселяться на ослабленной отмирающей хвое, а затем продолжать свое развитие на опавшей. Это объясняется биохимической близостью свойств этих субстратов. Таким образом, можно проследить сукцессию видов на хвое: одни грибы начинают развиваться на живой хвое, вызывая ее отмирание, другие поселяются на сильно ослабленной или/и отмирающей хвое и после ее опадения переходят в лесную подстилку, а третьи появляются только на опавшей хвое, завершая ее разложение.

Итак, выявленный комплекс видов грибов, приуроченных к хвое на обследованных островах Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря, отличается таксономическим и биологическим разнообразием. Наиболее широко распространены микромицеты, для которых именно хвоя является типичным местообитанием.

* * *

Авторы выражают благодарность Е. С. Кузнецовой (СПбГУ) и Д. Е. Гимельбранту (СПбГУ) за помощь в полевых исследованиях, а также бесценные советы при написании и оформлении работы.

Литература

1. Балашова Н. Б., Тобиас А. В., Гимельбрант Д. Е. Летняя практика по альгологии и микологии в Санкт-Петербургском университете СПб., 2005. 236 с.
2. Наумов А. Д., Федяков В. В. Вечно живое Белое море. СПб., 1993. 335 с.
3. Черепанова Н. П., Перфильева О. В., Тобиас А. В. О флоре грибов о-ва Средний (Кандалакшский залив Белого моря) // Новости систематики низших растений. 1981. Т. 24. С. 107–110.
4. Николаев П. М., Тобиас А. В., Попов Е. С. Дополнения к списку грибов о-ва Средний (Кандалакшский залив Белого моря) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3. 1997. Вып. 2 (№ 10). С. 45–47.
5. Тобиас А. В., Федосова А. Г. Микромицеты хвои можжевельника некоторых островов Керетского архипелага // Современная микология в России: тез. докл. Второго съезда микологов России. Т. 2. М., 2008. С. 93.
6. Fedosova A. G., Tobias A. V. Lophodermium species on conifers of Keretsky archipelago (White Sea) // XVII Symposium of the Baltic Mycologists and Lichenologists. Abstracts. Tartu, 2008. P. 18–19.
7. Index Fungorum 2008. URL: <http://www.indexfungorum.org/names/Names.asp> (дата обращения: 14.12.2011).
8. Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. Introductory mycology. New York: John Wiley & Sons, 1996. 869 p.
9. Великанов Л. Л., Сидорова И. И., Успенская Г. Д. Полевая практика по экологии грибов и лишайников. М., 1980. 112 с.
10. Васильева Л. Н., Морозова Т. И. Сумчатые грибы Сибири II. Виды рода *Lophodermium* на *Pinus* spp. // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 5. С. 42–47.
11. Гвретишвили М. Н. Грибы рода *Cytospora* Fr. в СССР. Тбилиси, 1982. 214 с.
12. Ellis M. B., Ellis J. P. Microfungi on land plants. An identification handbook. Richmond, 1997. 868 p.
13. Alvin K. L., Muir M. D. An epiphyllous fungus from the Lower Cretaceous // Biological J. Linnean Society. 1970. Vol. 2 (1). P. 55–59.
14. Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области. Л., 1979. 107 с.
15. Minter D. W. Lophodermium on pines // Mycological papers. 1981. N 147. P. 1–54.
16. Westcott's plant disease handbook / ed. by R. K. Horst. New York, 2008. 1317 p.
17. Fungal databases nomenclature and species banks online taxonomic novelties submission. 2004–2011. URL: <http://www.mycobank.org/MycoTaxo.aspx?Link=T&Rec=120717> (дата обращения: 14.12.2011).
18. Дьяков Ю. Т. Грибы и растения // Природа. 2003. № 3. С. 2–10.

Статья поступила в редакцию 7 июня 2012 г.