

Новые виды в микобиоте мучнисторосяных грибов (Helotiales, Erysiphaceae) Южного Урала: вклад аборигенных и чужеродных таксонов

А.С. Будимиров

Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург

Ключевые слова: фитопатогенные грибы, микромицеты, биологические инвазии, изменение климата

Мучнисторосяные грибы (Erysiphaceae) – одна из самых распространённых групп биотрофных фитопатогенных микромицетов. Более 900 их видов заражает свыше 10 000 видов цветковых растений-хозяев, включая множество культурных и декоративных (Kiss et al., 2020). Семейство мучнисторосяных грибов в настоящее время демонстрирует тенденцию к эпидемическому распространению за пределы первичного ареала и расширению трофического спектра, и широко представлено в списках инвазивных видов грибов и грибоподобных организмов, наносящих ущерб как экономике, так и локальному биоразнообразию (Schertler et al., 2024; Voglmayr et al., 2023). В связи с большим количеством видов и частыми изменениями в систематике семейства для более точной идентификации широко применяют молекулярно-генетические методы (Bradshaw, Tobin, 2020).

Первые данные о мучнисторосяных грибах Южного Урала относятся к началу XX в. (Каракулин, Лобик, 1915; Ячевский, 1927). Последняя же до настоящего момента работа, в которой рассматривается экология мучнисторосяных грибов региона, датируется 1970-м годом (Степанова, Сирко, 1970). Возобновление исследований на Среднем Урале в XXI веке показало, что за аналогичный период в 50 лет микобиота семейства претерпела в этой части региона существенные изменения, в первую очередь благодаря появлению большого числа чужеродных видов, ранее не зафиксированных на Урале (Будимиров, 2023; Карелина, 2017; Bulgakov, Shiryayev, 2022), к которым относится, например, *Erysiphe palczewskii* (Jacz.) U. Braun & S. Takam. – агрессивный паразит *Caragana arborescens* Lam. восточноазиатского происхождения. Исследований мучнисторосяных грибов на Южном Урале в XXI веке ранее не проводилось, как и не были оценены изменения, произошедшие в их видовом составе за прошедшие полвека.

Цель данной работы: актуализировать список мучнисторосяных грибов на Южном Урале, определить основные регионы-доноры и долю чужеродных и аборигенных видов среди впервые обнаруженных

грибов сем. Erysiphaceae, молекулярными методами подтвердить присутствие на Южном Урале чужеродного вида *E. palczewskii*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В инвазионной экологии в силу относительной молодости данного направления исследований и экспоненциально растущего числа работ на множестве языков до сих пор не разработан универсальный терминологический аппарат, что иногда приводит к двойственным трактовкам одного понятия и затрудняет коммуникацию (Soto et al., 2024). В связи с этим, мы считаем необходимым определить границы, в которых мы используем ряд терминов. К «чужеродным видам» отнесены мучнисторосяные грибы, первичный ареал которых, по литературным данным, относится к существенно удалённым от Южного Урала экорегионам, в том числе расположенным на других континентах. В случае, если в источниках данные о филогеографии гриба отсутствуют, но присущие ему растения-хозяева естественно произрастают на юге Урала, он не учитывался в числе чужеродных. Также в качестве чужеродных не рассматривались такие виды, у специфичных хозяев которых по региону или его части проходит край естественного ареала. Таким образом, приводимая оценка доли чужеродных видов является консервативной. «Инвазивные виды» – это чужеродные виды, оказывающие значительное негативное воздействие на природные и антропогенные экосистемы и/или популяции видов-хозяев и причиняющие тем самым масштабные экономические потери.

Для составления списка мучнисторосяных грибов Южного Урала в XX веке был проведён анализ литературы. Помимо приведённых выше публикаций (Каракулин, Лобик, 1915; Степанова, Сирко, 1970), упоминания о сборах из региона обнаружены в статьях зарубежных авторов, например Darsaraei et al., 2023. Также совместно с сотрудниками музея ИЭРиЖ УрО РАН (SVER) был составлен каталог гербарных листов, где в графе «семейство» было указано «Erysiphaceae», а в графе «Область» – «Башкирия», «Челябинская» (сборы из Оренбургской области в гербарии отсутствовали). Актуальность названий организмов проверена по таксономическим базам данных Index Fungorum (для грибов) и POWO (для растений-хозяев). Подсчёт видов, описанных в XX веке, проведён с учётом более поздних систематических изменений – если тогда единый вид с *n* специализированных форм был позднее разделён на *n* равноправных видов, в списках грибов XX в. они будут указаны в соответствии с современной систематикой.

Материал на Южном Урале (г. Уфа, Оренбург, Челябинск) собран автором в августе – сентябре 2023 г. Приоритетными точками для изучения являлись ботанические сады, дендрарии и выставки живых

растений, так как места с повышенной концентрацией растений-интродуцентов являются также центрами интродукции ассоциированных с ними грибов (Горленко, 1975). В сумме было просмотрено около 170 образцов. Растения-хозяева определялись на основе морфологических признаков. Определение мучнисторосяных грибов проводилось методом световой микроскопии с применением стандартных для таксона процедур (Гелюта, 1989).

Для проведения молекулярно-генетических исследований взяты два образца, собранные в августе 2023 г. в г. Оренбурге и по морфологическим признакам определенные как чужеродный восточноазиатский вид *Erysiphe palczewskii* (Jacz.) U. Braun & S. Takam. на *Caragana arborescens* Lam. Выделение ДНК проводили с использованием набора «Фитосорб» (Синтол, Россия) на магнитных частицах. Все манипуляции были произведены в соответствии с протоколом производителя. После выделения ДНК была поставлена ПЦР с ITS-регионом рДНК (ITS1 – ген 5.8S рРНК – ITS2) в качестве целевого участка. После электрофореза в 1% агарозном геле образцы, где ПЦР прошла успешно, были переданы для секвенирования в компанию «Евроген» (Россия). Секвенограммы были проанализированы в BioEdit, контиг использован для поиска гомологичных нуклеотидных последовательностей в базе данных GenBank (NCBI) с помощью инструмента Nucleotide BLAST. Выравнивание последовательностей было проведено алгоритмом MUSCLE в программе MEGA X. Для построения деревьев методом Maximum Likelihood была использована программа raxml GUI v. 2.0. В качестве эволюционной модели замены нуклеотидов была задана GTR+G+I, количество бутстрэп-повторов составило 1000. Филогения установлена с помощью Байесовского анализа в программе BEAST v. 2.7.6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В XXI веке к настоящему моменту найдено 57 видов грибов на 84 растениях-хозяевах (53 травянистых и 31 древесном, 63 и 37% соответственно) из 29 семейств. Из этих 57 видов 25 были впервые зарегистрированы автором на Южном Урале в ходе данного исследования. Среди 25 впервые зарегистрированных видов 11 (44%) имели неаборигенное происхождение. Список новых для региона чужеродных видов представлен в табл. 1. Впервые для региона как растения-хозяева мучнисторосяных грибов в ходе данного исследования указаны 58 видов покрытосеменных растений. Среди новых хозяев чужеродными являются 28 видов (48% от всех новых хозяев). Среди всех зарегистрированных в XXI веке растений-хозяев доля чужеродных видов составляет 35%, или 30 видов, ни один из которых не фигурировал в списках растений-хозяев к 1970 г. Более 50% растений-хозяев в XXI веке относилось к пяти семействам (рис. 1).

Табл. 1. Список чужеродных видов мучнисторосяных грибов, впервые обнаруженных на Южном Урале в ходе данного исследования.

Вид гриба	Субстрат	Регион происхождения гриба
<i>Erysiphe corylacearum</i>	<i>Corylus heterophylla</i> , <i>C. avellana</i>	Восточная Азия
<i>Erysiphe elevata</i>	<i>Catalpa bignonioides</i>	Северная Америка
<i>Erysiphe macleayae</i>	<i>Chelidonium majus</i>	Восточная Азия
<i>Erysiphe paeoniae</i>	<i>Paeonia anomala</i>	Южная Европа
<i>Erysiphe palczewskii</i>	<i>Caragana arborescens</i> , <i>Robinia pseudoacacia</i>	Восточная Азия
<i>Erysiphe russellii</i>	<i>Oxalis stricta</i>	Северная Америка
<i>Erysiphe salmonii</i>	<i>Fraxinus pennsylvanica</i>	Восточная Азия
<i>Erysiphe sambucina</i>	<i>Sambucus sibirica</i>	Восточная Азия
<i>Erysiphe syringae-japonicae</i>	<i>Syringa vulgaris</i>	Восточная Азия
<i>Golovinomyces asterum</i>	<i>Symphotrichum</i> sp.	Северная Америка
<i>Golovinomyces latisporus</i>	<i>Rudbeckia triloba</i> , <i>Helianthus tuberosus</i>	Северная Америка

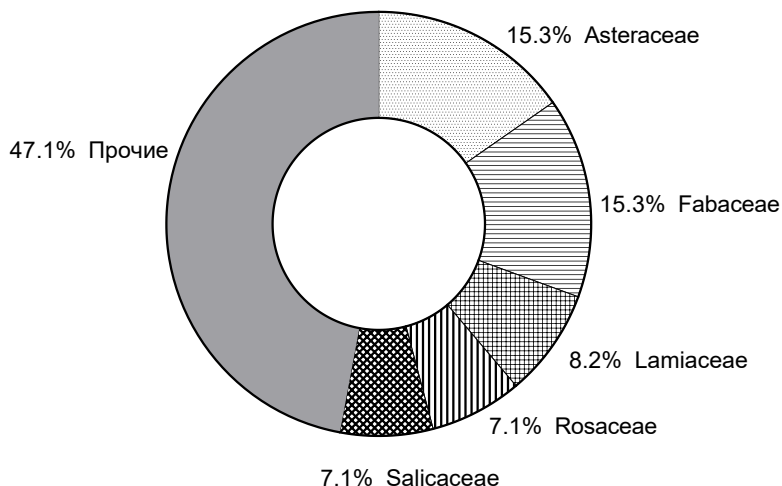


Рис. 1. Доли семейств растений и 5 главных семейств-хозяев мучнисторосяных грибов на Южном Урале в XXI веке

Полный перечень грибов сем. Erysiphaceae, зарегистрированных на Южном Урале за всю историю изучения, включает 85 видов 8 родов, паразитирующих на 156 видах растений-хозяев из 113 родов и 42 семейств.

Присутствие одного из чужеродных видов подтверждено с использованием молекулярно-генетических методов. Изученные образцы по результатам анализа нуклеотидной последовательности ITS-региона образовали кладу с другими последовательностями *E. palczewskii* при построении деревьев как методом Байесовского анализа (рис. 2), так и методом Maximum Likelihood (рис. 3). Деревья обладали практически идентичной топологией ветвей.

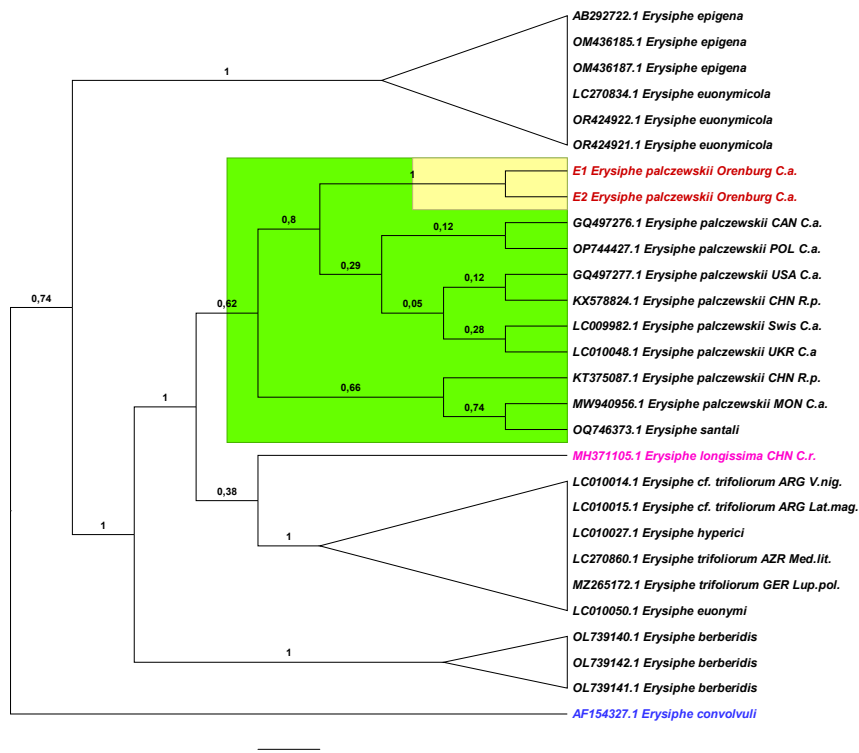


Рис. 2. Филогенетическое дерево мучнисторосяных грибов, построенное методом Байесовского анализа на основе наиболее схожих нуклеотидных последовательностей. Секвенированные локусы – ITS1, полный/частичный сиквенс; ген 5.8S рРНК и ITS2, полные сиквенсы; ген большой рибосомальной субъединицы, частичный сиквенс. Модель нуклеотидных замен «GTR+G+I». Сиквенсы, полученные в ходе данной работы выделены тёмно-красным.

В XX веке на территории Южного Урала было зафиксировано присутствие всего трёх чужеродных видов мучнисторосяных грибов – *E. alphitoides* на *Quercus robur*, *E. ehrenbergii* на *Lonicera tatarica* и *Podosphaera*

mors-uvae на видах рода *Ribes*. Ранее в XXI веке список чужеродных видов дополнили *E. berberidis* на *Berberis vulgaris* и *P. amelanchieris* (указан как *Podosphaera oxyacanthae* (DC.) de Bary f.padi Jacz) на *Amelanchier rotundifolia* (Федорова и др., 2020). По результатам данного исследования число чужеродных видов, обнаруженных на Южном Урале, увеличено более чем в три раза. Доля чужеродных видов среди всех известных в XXI веке мучнисторосяных грибов, таким образом, составляет 26%.

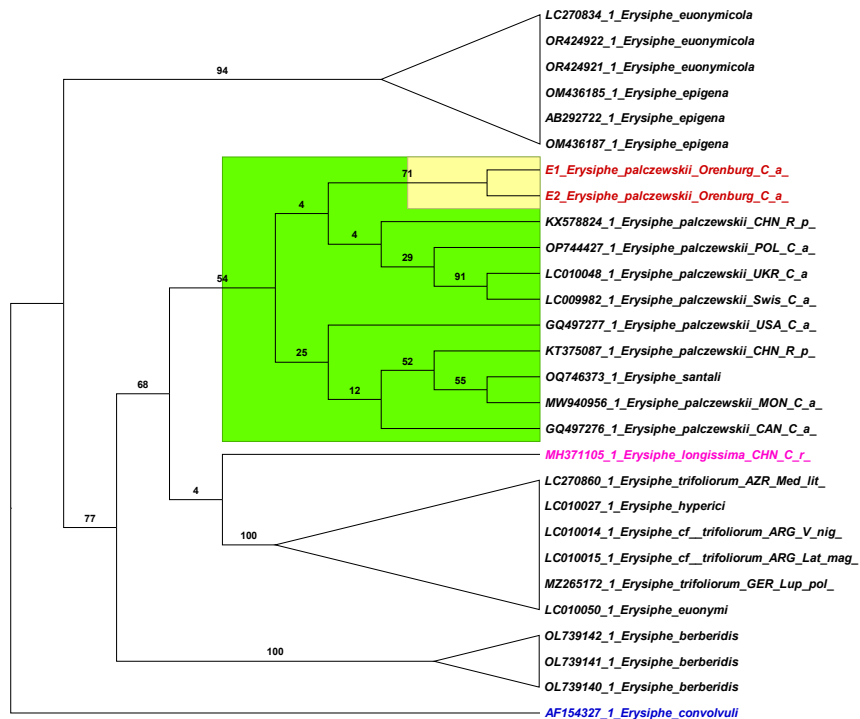


Рис. 3. Филогенетическое дерево мучнисторосяных грибов, построенное методом Maximum Likelihood на основе наиболее схожих нуклеотидных последовательностей. Секвенированные локусы – ITS1, полный/частичный сиквенс; ген 5.8S рРНК и ITS2, полные сиквенсы; ген большой рибосомальной субъединицы, частичный сиквенс. Модель нуклеотидных замен «GTR+G+I». Количество бутстрэп-повторов – 1000. Сиквенсы, полученные в ходе данной работы, выделены тёмно-красным.

Наиболее важным для Южного Урала регионом-донором чужеродных видов является Восточная Азия, откуда происходит 50% неаборигенных для изучаемой территории видов. Данный вывод

совпадает с результатами, полученными ранее для Среднего Урала (Будимиров, 2023).

Вероятно, именно увеличение числа растений-интродуцентов привело к увеличению числа видов чужеродных мучнисторосяных грибов на Южном Урале. В распространении по миру паразитических грибов ведущую роль играет бурно растущий глобальный рынок торговли живыми растениями (Liebhold et al., 2012). Важным фактором успеха инвазий является и потепление климата, позволяющее грибам переживать холодное время года. Средняя годовая температура в крупнейших городах Южного Урала увеличилась на 2–2.5 градуса (рис. 4).

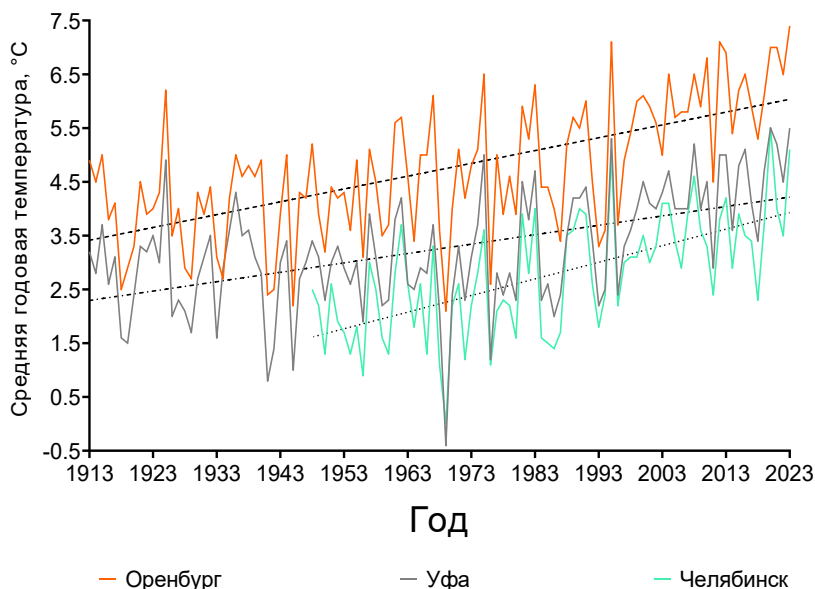


Рис. 4. Динамика среднегодовых температур за 110 лет в изученных городах Южного Урала (данные взяты с портала «Погода и климат»). Пунктиром проведены линии тренда. В архивах погодных наблюдений по г. Челябинску данные без больших пробелов начинают вестись лишь с 1948 г.

ВЫВОДЫ

1. На Южном Урале выявлено 25 видов мучнисторосяных грибов, не известных к 1970 г., 11 из которых имеют чужеродное происхождение.
2. В качестве новых для региона хозяев мучнисторосяных грибов указано 58 видов цветковых растений, 28 из них являются чужеродными.

3. Наиболее важным донорным регионом чужеродных видов грибов для Южного Урала является Восточная Азия, откуда происходит 50% неаборигенных для района исследований видов.
4. Получены первые молекулярные свидетельства присутствия восточноазиатского вида *E. palczewskii* на Южном Урале.
5. Вероятными факторами, обусловившими появление новых чужеродных растений и мучнисторосяных грибов на Урале, стали а) потепление климата, сделавшее возможным выживание более теплолюбивых видов растений; б) рост торговли живыми растениями, что привело к увеличению числа интродуцентов и случаев непреднамеренного заноса чужеродных грибов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания ИЭРиЖ УрО РАН № 122021000092-9. Полевые работы, в ходе которых был собран материал, были поддержаны руководством ИЭРиЖ УрО РАН по результатам конкурса «Полевые исследования для сотрудников до 39 лет». Автор благодарит А.Г. Ширяева и Т.С. Булгакова за консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будимиров А.С. Мучнисторосяные грибы (Erysiphaceae, Helotiales) Среднего Урала: прошлое и настоящее аборигенных и чужеродных видов // Экология: факты, гипотезы, модели: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Екатеринбург: Альфа Принт, 2023. С. 49–51.
- Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. Киев: Наукова думка, 1989. 256 с.
- Горленко М.В. Миграции фитопатогенных микроорганизмов. М.: Издательство Московского университета, 1975. 108 с.
- Каракулин Б.П., Лобик А.И. Материалы по микологическому обследованию России. Выпуск II. К микологической флоре Уфимской губернии. Петроград: типография М. Меркушева, 1915. 86 с.
- Карелина Е.Д. Первое сообщение о мучнисторосяных грибах города Екатеринбурга // Вестник института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН. 2017. Т. 200. № 2. С. 15–19.
- Степанова Н.Т., Сирко А.В. К флоре сумчатых и несовершенных грибов Урала // Споры растений Урала. Материалы по изучению флоры и растительности Урала: труды Института экологии растений и животных. Т. 4. № 70. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1970. С. 3–52.
- Федорова Д.Г. Болезни и вредители древесно-кустарниковых растений города Оренбурга: справочник. Оренбург: ОГУ, 2020. 85 с.
- Ячевский А.А. Карманный определитель грибов. Вып. 2. Мучнисторосяные грибы. Л.: Микологическая лаб. им. А.А. Ячевского, 1927. 626 с.

- Bradshaw M., Tobin P.C.* Sequencing Herbarium Specimens of a Common Detrimental Plant Disease (Powdery Mildew) // *Phytopathology*. 2020. Vol. 110. № 7. P. 1248–1254.
- Bulgakov T.S., Shiryayev A.G.* Powdery mildews (Erysiphaceae) on woody plants in urban habitats of Sverdlovsk region (Russia) // *Mikologiya i Fitopatologiya*. 2022. Vol. 56. № 5. P. 323–331.
- Darsaraei H., Afshan N., Afzal S., Zafar I.* et al. A re-assessment of *Erysiphe polygoni*: Phylogenetic analyses suggest an undescribed species // *Sydowia*. 2023. Vol. 75. P. 233–242.
- Kiss L., Vaghefi N., Bransgrove K.* et al. Australia: A Continent Without Native Powdery Mildews? The First Comprehensive Catalog Indicates Recent Introductions and Multiple Host Range Expansion Events, and Leads to the Re-discovery of *Salmonomyces* as a New Lineage of the Erysiphales // *Frontiers in microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 1571–1601.
- Liebold A.M., Brockerhoff E.G., Garrett L.J.* et al. Live plant imports: the major pathway for forest insect and pathogen invasions of the US // *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2012. Vol. 10. № 3. P. 135–143.
- Schertler A., Lenzner B., Dullinger S.* et al. Biogeography and global flows of 100 major alien fungal and fungus-like oomycete pathogens // *Journal of Biogeography*. 2024. Vol. 51. № 4. P. 599–617.
- Soto I., Balzani P., Carneiro L.* et al. Taming the terminological tempest in invasion science // *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 2024. Vol. 99. № 4. P. 1357–1390.
- Voglmayr H., Schertler A., Essl F.* et al. Alien and cryptogenic fungi and oomycetes in Austria: an annotated checklist (2nd edition) // *Biological Invasions*. 2023. Vol. 25. P. 27–38.
- Погода и климат. Летопись погоды [Электронный ресурс]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/history.php?id=ru> (дата обращения: 14.05.2024).
- Index Fungorum [Электронный ресурс]. URL: <https://indexfungorum.org/Names/Names.asp> (дата обращения: 13.05.2024).
- Plants of the World Online | Kew Science [Электронный ресурс]. URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения: 13.05.2024).

DOI: [10.5281/zenodo.14754464](https://doi.org/10.5281/zenodo.14754464)

УДК 574 (061.3)

Э 40

ИЭРиЖ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ
РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ



**Совет молодых
учёных ИЭРиЖ**

Экология: факты, гипотезы, модели : материалы конф. молодых
Э 40 ученых, 14–18 октября 2024 г. / Институт экологии растений
и животных УрО РАН; редкол.: А.Н. Созонтов и др. — Екатеринбу-
рг: Альфа Принт, 2024. — 259 с.

В сборнике опубликованы материалы Всероссийской конференции молодых ученых «Экология: факты, гипотезы, модели», посвященной 80-летию ИЭРиЖ УрО РАН. Конференция проходила с 14 по 18 октября 2024 г. на базе Института экологии растений и животных УрО РАН. Организаторами мероприятия выступили ИЭРиЖ УрО РАН, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина и Информационный центр по атомной энергии.

Работы участников конференции молодых ученых были представлены в форме устных и постерных докладов в рамках традиционного конкурса научных работ. Представленные исследования были посвящены проблемам дендрохронологии и структуре сообществ в контексте климатогенной и антропогенной динамики, многоуровневому изучению биоразнообразия, анализу ископаемых остатков и экологических закономерностей эволюции, выявлению механизмов инвазии чужеродных видов, а также популяционным аспектам экотоксикологии.

*В оформлении обложки использована фотография победителя
фотоконкурса конференции Петренко Татьяны Яковлевны.*

ISBN 978-5-907887-51-0



© Авторы, 2024
© ИЭРиЖ УрО РАН, 2024
© ООО Универсальная Типография
«Альфа Принт»