

Динамика развития ржавчинных грибов

Е. Ю. БЛАГОВЕЩЕНСКАЯ

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1, стр. 12
E-mail: kathryn@yandex.ru

Статья поступила 26.01.2023

После доработки 19.02.2023

Принята к печати 21.02.2023

АННОТАЦИЯ

Представлены данные по динамике ржавчинных грибов на примере Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (ЗБС МГУ). Учеты проводились маршрутным методом в 2011–2019 гг. и 2021 г. Всего на ЗБС МГУ отмечен 81 вид ржавчинных грибов, число видов, выявляемое в течение одного года, варьирует от 36 до 56. Число выявляемых видов статистически значимо коррелируется ($r = 0,76$) с индексом G, который вычисляется на основе температуры и количества осадков в июне и августе. Ежегодно в течение сезона происходит смена преобладающих стадий ржавчинных грибов. В июне преимущественно отмечаются виды в эциостадии (I), в июле – в урединиостадии (II), в августе – в телиостадии (III). Число видов, выявляемых в стадии II в течение месяца, преимущественно определяется числом видов, выявленных в предшествующий месяц на стадии I ($r = 0,61$). Аналогично, число видов, выявляемых в стадии III в течение месяца, преимущественно определяется числом видов, выявленных в предшествующий месяц на стадии II ($r = 0,85$). Выявленные зависимости соответствуют биологии данной группы грибов.

Ключевые слова: ржавчинные грибы, Pucciniales, фитопатогены, динамика, ЗБС МГУ.

Ржавчинные грибы представляют собой узкую таксономическую группу специализированных паразитов высших растений (пор. Pucciniales, кл. Pucciniomycetes, подотд. Pucciniomycotina, отд. Basidiomycota). В порядке Pucciniales описано более 7000 видов [Aime, McTaggart, 2021], и хотя основная часть этого разнообразия приходится на тропики и субтропики, в умеренной зоне также встречается большое число представителей этой группы. Многие виды ржавчинных являются хозяйственно значимыми патогенами различных культурных растений, и большинство исследований этих грибов посвящено именно возбудителям заболеваний, опасных для сельского

хозяйства. При этом разнообразие ржавчинных грибов, развивающихся на дикорастущих растениях, чрезвычайно высоко [Азбукина, 2005; Termorshuizen, Swertz, 2011; Рахимова и др., 2015], и эти патогены отмечаются как в урбанизированных [Томошевич, Банаев, 2013], так и в ненарушенных [Рахимова и др., 2017] местообитаниях.

Важной и интересной особенностью развития ржавчинных грибов является то, что многие из них имеют жизненный цикл со сменой растений-хозяев. Данный аспект их биологии особенно важен с точки зрения патогенов культурных растений, многие из которых, или обязательно, или же

факультативно, проходят часть своего цикла на дикорастущих растениях. Причем даже для, казалось бы, хорошо изученных видов здесь возможны новые неожиданные находки, так, например, промежуточный хозяин для возбудителя желтой (полосатой) ржавчины пшеницы описан только в этом веке [Jin et al., 2010]. Всего при полном цикле традиционно отмечают пять типов спороношений: (0) – *спермогонии* или *пикнии*, формирующие спермации, выполняющие функции половых клеток; (I) – *эции*, формирующие эциоспоры; (II) – *урединии* с урединиоспорами; (III) – *телии* с телиоспорами; (IV) – *базидии* с базидиоспорами. В полевых условиях ржавчинные грибы обычно отмечаются в стадиях I, II и III. Основная функция стадии I – смена хозяина, и она характерна преимущественно для разнохозяинных видов; основные функции стадий II и III – распространение инфекции и переживание неблагоприятных условий (зимы) соответственно. В случае разнохозяинных видов растение, на котором развиваются стадии II и III, называется *основным*, а растение, на котором развивается стадия I, – *промежуточным*. Более подробно особенности жизненного цикла описываются в специализированной литературе, см., например, монографию З. М. Азбукиной [2005].

Подобные особенности жизненного цикла затрудняют анализ сезонной динамики ржавчинных грибов, так как патогены могут присутствовать на разных стадиях развития и на разных хозяевах (в том числе в одной и той же стадии). Кроме того, растения-хозяева могут иметь различную представленность в биоценозе, что создает дополнительные сложности для исследований. Поэтому неудивительно, что несмотря на многолетнюю историю исследований, данные по сезонной динамике ржавчинных грибов в природных ценозах практически отсутствуют. Основная часть исследований динамики грибных заболеваний посвящена, во-первых, возбудителям болезней культурных растений и, во-вторых, не столько фенологии возбудителя болезни, сколько интенсивности развития самой болезни и тому, какой эффект это окажет на урожай [Степанов, Чумаков, 1972; Николаев и др., 2019]. При этом фитопатогенные микроорганизмы являются важной частью природных биоценозов, выполняя регуляторные функ-

ции, и изучение изменений комплексов выявляемых видов патогенов позволяет лучше оценивать происходящие в природных экосистемах процессы, что особенно важно в условиях наблюдаемых изменений климата.

В данной работе представлены результаты многолетних наблюдений за развитием ржавчинных грибов на территории Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (ЗБС МГУ) и сделаны некоторые обобщения полученных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

ЗБС МГУ имеет общую площадь 1116,3 га, расположена на западе Московской области, на правом берегу р. Москвы, основная часть территории покрыта лесами. Несмотря на небольшую площадь для биостанции отмечено более 800 видов сосудистых растений [Алексеев и др., 2011], на которых по первичным данным обнаружено 200 видов фитопатогенных микромицетов [Благовещенская, 2014].

В период с 2011 по 2021 г., за исключением 2020 г., когда был введен карантин, проводилось маршрутное обследование территории в течение летних месяцев, а также в отдельные годы – дополнительно весной и осенью. В работе использовали данные по числу видов ржавчинных грибов, обнаруженных на территории, как в целом, так и на отдельных стадиях развития. Для анализа встречаемости видов в отдельные месяцы использовались данные за 2014–2019 гг., так как именно в эти годы исследования были более подробны и включали май, июнь, июль и август.

Для оценки влияния погодных условий использовали данные сайта “Погода и Климат”. Обработка данных проводилась в программах MS Excel и Statistica. Названия грибов приведены по базе Index Fungorum, названия растений – по базе Плантариум (Plantarium).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего на ЗБС МГУ отмечен 81 вид ржавчинных грибов (таблица). При этом число видов, выявляемых в течение одного года, существенно варьирует – от 37 видов в 2011 г.

**Виды ржавчинных грибов, выявленные на территории ЗБС МГУ
(0 – стадия спермогониев, I – стадия эциев, II – стадия урединиев, III – стадия телиев)**

Вид гриба	Стадия	Растение-хозяин	Год наблюдений									
			2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2021
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Arthuriomyces peckianus</i>	I	<i>Rubus saxatilis</i>	+							+		
<i>Chrysomyxa ledi</i>	I	<i>Picea abies</i>						+				
<i>Coleosporium tussilaginis</i>	I	<i>Pinus sylvestris</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	II, III	<i>Campanula latifolia</i> , <i>C. rapunculoides</i> , <i>C. trachelium</i> , <i>Lactuca serriola</i> , <i>Melampyrum nemorosum</i> , <i>Senecio sarracenicuss</i> , <i>Sonchus arvensis</i> , <i>Telekia speciosa</i> , <i>Tussilago farfara</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cronartium pini</i>	II, III	<i>Paeonia</i> sp.			+		+	+	+	+	+	+
<i>Cronartium ribicola</i>	II, III	<i>Ribes nigrum</i>							+	+	+	+
<i>Gymnosporangium cornutum</i>	0, I	<i>Sorbus aucuparia</i>	+	+	+			+	+	+	+	+
<i>Gymnosporangium sabinae</i>	0	<i>Pyrus communis</i>									+	
<i>Hyalopsora aspidiotus</i>	II	<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	+	+	+	+	+	+			+	+
<i>Melampsora allii-fragilis</i>	I	<i>Allium</i> sp.						+				
	II	<i>Salix fragilis</i>			+			+				+
<i>Melampsora caprearum</i>	II, III	<i>Salix aurita</i> , <i>S. caprea</i> , <i>S. myrsinifolia</i>	+	+	+			+	+	+	+	+
<i>Melampsora euphorbiae</i>	I	<i>Euphorbia</i> sp.							+		+	
<i>Melampsora populnea</i>	I	<i>Mercurialis perennis</i>									+	+
	II, III	<i>Populus tremula</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Melampsora ribis-viminalis</i>	II, III	<i>Salix viminalis</i>	+	+	+							
<i>Melampsorella elatina</i>	II	<i>Stellaria graminea</i> , <i>S. nemorum</i>				+	+	+	+	+	+	+
<i>Melampsoridium alni</i>	II	<i>Alnus incana</i>	+		+							
<i>Melampsoridium betulinum</i>	II	<i>Betula pubescens</i>				+	+	+	+	+	+	+
<i>Naohidemyces vaccinii</i>	II	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>V. vitis-idaea</i>			+	+		+	+	+	+	+
<i>Phragmidium bulbosum</i>	II, III	<i>Rubus caesius</i>				+			+	+		+
<i>Phragmidium mucronatum</i>	II, III	<i>Rosa cinnamomea</i>							+		+	+
<i>Phragmidium potentillae</i>	II, III	<i>Potentilla argentea</i> , <i>P. erecta</i>				+	+	+	+		+	+
<i>Phragmidium rubi-idaei</i>	I, II, III	<i>Rubus idaeus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Phragmidium tuberculatum</i>	I, III	<i>Rosa cinnamomea</i>										+
<i>Puccinia aegopodii</i>	III	<i>Aegopodium podagraria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia arenariae</i>	III	<i>Melandrium album</i> , <i>Moehringia trinervia</i> , <i>Stellaria holostea</i> , <i>S. media</i> , <i>S. nemorum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Puccinia argentata</i>	II, III	<i>Impatiens nolitangere</i>			+							
<i>Puccinia asarina</i>	III	<i>Asarum europaeum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Puccinia behenis</i>	II	<i>Melandrium dioicum</i>			+							
<i>Puccinia calcitrapae</i>	II, III	<i>Arctium tomentosum</i> , <i>Carduus crispus</i> , <i>Centaurea jacea</i> , <i>C. scabiosa</i> , <i>Cirsium arvense</i> , <i>C. oleraceum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia calthae</i>	II, III	<i>Caltha palustris</i>			+	+		+	+			
<i>Puccinia caricina</i>	I	<i>Ribes nigrum</i>										+
<i>Puccinia carthami</i>	II	<i>Centaurea jacea</i>		+								
<i>Puccinia chaerophylli</i>	I, II, III	<i>Anthriscus sylvestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia chrysanthemi</i>	II, III	<i>Artemisia vulgaris</i> , <i>Tanacetum vulgare</i>	+	+	+	+		+			+	
<i>Puccinia chrysosplenii</i>	III	<i>Chrysosplenium alternifolium</i>				+			+	+	+	+
<i>Puccinia cnicioleracei</i>	III	<i>Cirsium oleraceum</i> , <i>C. heterophyllum</i>				+				+	+	
<i>Puccinia convolvuli</i>	I	<i>Convolvulus arvensis</i>				+						
<i>Puccinia coronata</i>	I	<i>Frangula alnus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	II, III	<i>Agrostis tenuis</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Calamagrostis arundinacea</i> , <i>C. epigeios</i> , <i>Festuca gigantea</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Poa nemoralis</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia cyani</i>	II, III	<i>Centaurea scabiosa</i>		+								
<i>Puccinia dioicae</i>	I	<i>Taraxacum officinale</i>			+			+	+		+	
<i>Puccinia glechomatis</i>	III	<i>Glechoma hederacea</i>	+	+	+		+	+	+	+		
<i>Puccinia graminis</i>	I	<i>Berberis vulgaris</i>	+	+	+	+	+	+		+	+	+
	II, III	<i>Alopecurus pratensis</i> , <i>Arrhenatherum elatius</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Dactylis glomerata</i> , <i>Deschampsia cespitosa</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Festuca arundinacea</i> , <i>F. gigantea</i> , <i>F. pratensis</i> , <i>Lolium perenne</i> , <i>Melica nutans</i> , <i>Phleum pretense</i> , <i>Poa sp.</i>	+	+	+	+	+			+		
<i>Puccinia hieracii</i>	II, III	<i>Centaurea jacea</i> , <i>Hieracium umbellatum</i> , <i>Taraxacum officinale</i>		+	+	+	+	+		+	+	+
<i>Puccinia komarovii</i>	I, II, III	<i>Impatiens parviflora</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia lapsanae</i>	I, II, III	<i>Lapsana communis</i>		+	+	+						
<i>Puccinia libanotidis</i>	II, III	<i>Seseli libanotis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia luzulae</i>	II, III	<i>Luzula pilosa</i>	+	+	+	+		+	+	+	+	+
<i>Puccinia menthae</i>	II, III	<i>Clinopodium vulgare</i> , <i>Melissa officinalis</i> , <i>Mentha arvensis</i>			+	+	+		+	+	+	
<i>Puccinia obscura</i>	II	<i>Luzula pallescens</i>				+						
<i>Puccinia phragmitis</i>	I	<i>Rumex confertus</i>			+		+	+			+	+
<i>Puccinia poarum</i>	I	<i>Tussilago farfara</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	II	<i>Poa annua</i> , <i>P. nemoralis</i> , <i>P. pratensis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia polygoni-amphibii</i>	I	<i>Geranium pratense</i> , <i>G. sylvaticum</i>	+	+			+	+	+		+	

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Puccinia pulverulenta</i>	II, III	<i>Epilobium</i> sp.										+
<i>Puccinia punctata</i>	I, II, III	<i>Galium aparine</i> , <i>G. boreale</i> , <i>G. mollugo</i> , <i>G. rivale</i> , <i>G. spurium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia recondita</i>	I	<i>Pulmonaria obscura</i> , <i>Symphytum</i> <i>officinale</i> , <i>Thalictrum simplex</i> , <i>T. minus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	II, III	<i>Calamagrostis</i> sp., <i>Dactylis</i> <i>glomerata</i>				+		+				
<i>Puccinia sessilis</i>	I	<i>Convallaria majalis</i> , <i>Maianthemum</i> <i>bifolium</i> , <i>Paris quadrifolia</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	II	<i>Phalaroides arundinacea</i>			+	+		+				
<i>Puccinia suaveolens</i>	0, II, III	<i>Cirsium arvense</i> , <i>C. incanum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia urticata</i>	I	<i>Urtica dioica</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
	II, III	<i>Carex acuta</i> , <i>C. digitata</i> , <i>C. hirta</i> , <i>C. pilosa</i> , <i>C. vesicaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Puccinia variabilis</i>	I, II	<i>Taraxacum officinale</i>	+		+							+
<i>Puccinia verruca</i>	III	<i>Centaurea scabiosa</i>	+		+			+				+
<i>Puccinia violae</i>	I, II, III	<i>Viola hirta</i>	+	+	+		+	+	+		+	+
<i>Pucciniastrum agrimoniae</i>	II	<i>Agrimonia eupatoria</i>										+
<i>Pucciniastrum brachybotrydis</i>	II	<i>Brunnera macrophylla</i>				+						
<i>Pucciniastrum epilobii</i>	II	<i>Chamaenerion angustifolium</i> , <i>Epilobium</i> sp.			+	+		+		+	+	+
<i>Rossmannomyces pyrolae</i>	II	<i>Pyrola</i> sp.	+									
<i>Thekopsora areolata</i>	II, III	<i>Padus avium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trachyspora alchemilla</i>	I	<i>Alchemilla</i> sp.			+	+		+	+	+		
<i>Tranzschelia pruni-spinosae</i>	0, I	<i>Anemone ranunculoides</i>							+	+	+	
	II, III	<i>Prunus domestica</i>					+	+		+	+	
<i>Triphragmium ulmariae</i>	II, III	<i>Filipendula ulmaria</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uromyces acetosae</i>	II	<i>Rumex acetosa</i>				+						+
<i>Uromyces dactylidis</i>	I	<i>Ficaria verna</i> , <i>Ranunculus cassubicus</i> , <i>R. repens</i>						+	+	+	+	
	II, III	<i>Dactylis glomerata</i> , <i>Festuca</i> <i>gigantea</i>				+	+				+	+
<i>Uromyces geranii</i>	I, II, III	<i>Geranium palustre</i> , <i>G. pratense</i> , <i>G. sylvaticum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uromyces inaequialtus</i>	I	<i>Silene tatarica</i>										+
<i>Uromyces junci</i>	II, III	<i>Juncus bufonius</i> , <i>J. tenuis</i>			+	+	+		+	+	+	+
<i>Uromyces magnusii</i>	II, III	<i>Medicago falcata</i>	+		+							
<i>Uromyces pisisativi</i>	II, III	<i>Lathyrus pratensis</i> , <i>L. vernus</i>						+				+
<i>Uromyces polygoni-avicularis</i>	I, II, III	<i>Polygonum aviculare</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uromyces rumicis</i>	II, III	<i>Rumex confertus</i>					+	+			+	+
<i>Uromyces trifolii</i>	III	<i>Trifolium repens</i>	+	+								
<i>Uromyces trifolii-repentis</i>	I, II, III	<i>Trifolium medium</i> , <i>T. pratense</i> , <i>T. repens</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Uromyces viciae-craccae</i>	II, III	<i>Vicia cracca</i> , <i>V. sepium</i>	+		+				+			
<i>Uromyces viciae-fabae</i>	I, II, III	<i>Lathyrus pratensis</i> , <i>L. vernus</i> , <i>Vicia cracca</i> , <i>V. faba</i> , <i>V. sepium</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	+

до 56 в 2013 г. (рис. 1). Среди выявленных видов 37 относятся к разнохозяйным, но только 13 из них обнаружены и на основном хозяине, и на промежуточном. Среди однохозяйных видов отдельно стоит отметить 7 микроциклических видов, для которых известна только телиостадия: *Puccinia aegopodii* (Schumach.) Link, *P. arenariae* (Schumach.) J. Schröt., *P. chrysosplenii* Grev., *P. cnicoleracei* Pers., *P. glechomatis* DC., *P. verruca* Thüm., *Uromyces trifolii* (Hedw.) Lév.

ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из таблицы, лишь часть видов выявляется на территории постоянно. Из 81 вида ржавчинных грибов только 10 отмечались каждый год. Это связано как с тем, что развитие болезни в разные года может иметь разную интенсивность, так и с редкостью растений-хозяев. Для разнохозяйных видов ситуация еще более усложняется. Некоторые патогены, регулярно отмечаемые на основном хозяине, скорее всего, проходят свой жизненный цикл в сокращенном варианте, как, например, паразит черники *Nachidomyces vaccinii* (Jørst.) S. Sato, Katsuya & Y. Hirats. ex Vanderweyen & Fraiture, который на своем промежуточном хозяине *Tsuga* sp. в Европе на настоящий момент не выявлялся. Другим примером может служить возбудитель ржавчины ситников *Uromyces juncei* Tul. & C. Tul. Несмотря на то что, если данное заболевание не искать специально, обнаружить его практически невозможно, данный патоген распространен на территории ЗБС очень широко, что косвенно подтверждается еще и тем, что на этом ржавчинном грибе часто выявляется гиперпаразит *Sphaerellopsis filum* (Biv.) B. Sutton (= *Darlucal filum* (Biv.) Castagne). Но промежуточные хозяева этого патогена, *Vipphthalmum* sp. и *Pulicaria* sp., на территории биостанции отсутствуют [Алексеев и др., 2011]. То есть, либо вид проходит развитие по сокращенному циклу, либо же, возможно, в качестве промежуточного выступает другой представитель сем. Asteraceae, не выявленный на настоящее время.

Ситуация с разнохозяйными видами, выявленными и на основном, и на промежуточном хозяеве, тоже неоднозначная. Например, *P. sessilis* в эциостадии регулярно обнаруживается

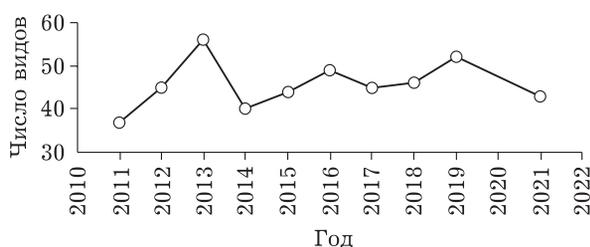


Рис. 1. Число видов ржавчинных грибов, выявленных на территории ЗБС МГУ в разные годы

на ландыше (*Convallaria majalis* L.), который в лесной части встречается сравнительно часто, особенно на опушках и вдоль тропинок. Но также эту стадию иногда можно обнаружить на *Maianthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt и *Paris quadrifolia* L. А вот на основном хозяине (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert) этот вид был отмечен только в 2012, 2013 и 2016 гг., причем только в урединиостадии. Скорее всего, конечно, вид проходит полный цикл развития, но просто развитие урединио- и телиостадий не столь интенсивно и поэтому не всегда выявляется в ходе маршрутных обследований территории. Для упрощения в настоящей работе учитывали только обнаружение вида гриба, независимо от того, на одном растении-хозяине он был обнаружен или на нескольких. При этом можно наблюдать закономерную смену стадий ржавчинных грибов в течение лета (рис. 2).

Виды, выявляемые в телиостадии в июне, в большинстве случаев относятся к “микроциклическим”, для которых эта стадия единственная. Обнаружение в августе

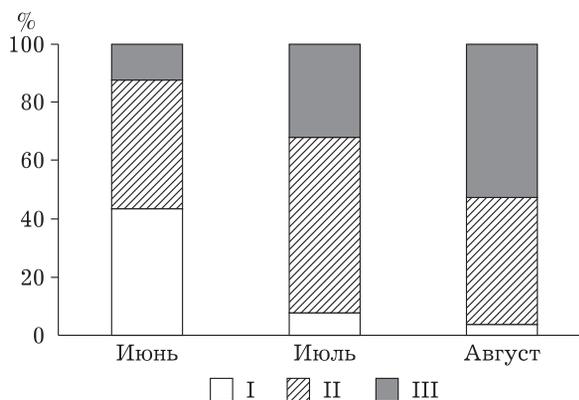


Рис. 2. Соотношение числа видов ржавчинных грибов, выявленных на территории ЗБС МГУ на разных стадиях развития. Усредненные данные за 2014–2019 гг. I – эциостадия, II – урединиостадия, III – телиостадия

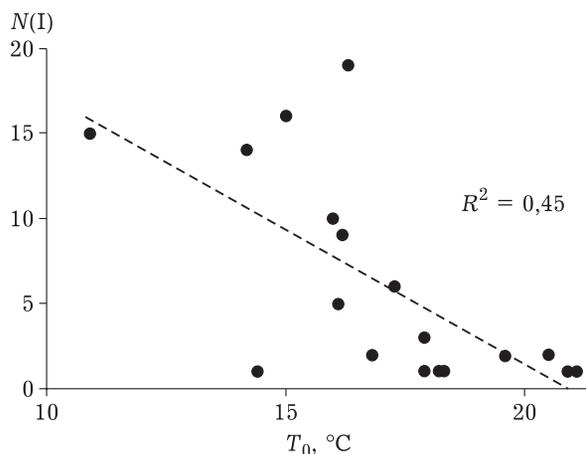


Рис. 3. Пример “ложной корреляции” – зависимость числа видов в стадии I, $N(I)$, от средней температуры в предшествующий месяц, T_0 . Данные за 2014–2019 гг.

видов в эциостадии тоже является иллюстрацией своеобразия биологии этих видов. Во-первых, это *Gymnosporangium cornutum* Arthur ex F. Kern, формирующий на листьях рябины (*Sorbus aucuparia* L.) своеобразные эции в виде рожек около 0,5 см высоты (так называемые эции типа “рестелий”). Виды данного рода имеют инвертированный по времени жизненный цикл, заражение основного хозяина (можжевельника) происходит в начале осени, после чего следуют развитие и зимовка мицелия в тканях растения-хозяина, и образование телиостадии происходит ранней весной (март – начало апреля). Во-вторых, некоторые виды иногда способны за сезон повторно запускать

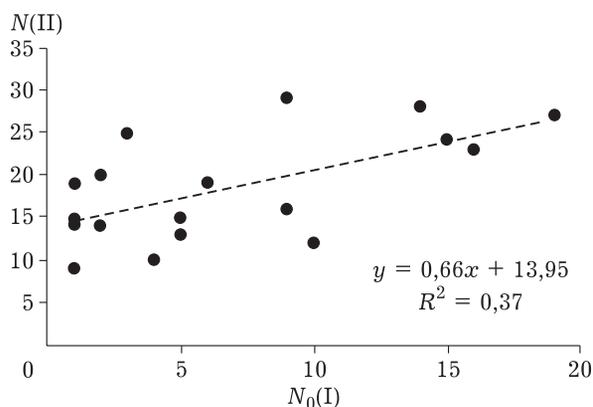


Рис. 4. Зависимость числа видов в урениниостадии, $N(II)$, выявленных в определенный месяц (июнь, июль, август), от числа видов, $N_0(I)$, выявленных в предшествующий месяц (май, июнь, июль) в эциостадии на территории ЗБС МГУ. Данные за 2014–2019 гг.

цикл развития, что, в частности, неоднократно наблюдалось для *P. roarum*.

На рис. 2 представлены данные, усредненные за многолетний период; от года к году и число видов на определенной стадии развития, и общее число выявленных за месяц видов заметно варьируют. Явной связи с метеоданными в данном случае выявлено не было, хотя климатические условия в конкретный период, несомненно, оказывают влияние на интенсивность развития патогенных микромицетов. Так, например, чем раньше образуется устойчивый снежный покров, тем больше вероятность того, что часть видов перезимует в урениниостадии, что повлияет на цикл развития в следующий сезон. То же самое справедливо и в случае теплой зимы.

Можно обнаружить, что число видов в эциостадии обратно пропорционально температуре за предшествующий месяц (рис. 3), коэффициент корреляции составил $r = -0,67$ ($p < 0,05$). Тем не менее эти данные представляют классический случай так называемой “ложной корреляции”, когда совместное варьирование данных связано не с наличием причинно-следственной связи, а с тем, что обе величины зависят от какого-то третьего параметра. В данном случае таким параметром является время. Действительно, в последовательном ряду июнь – июль – август происходит уменьшение представленности эциостадии, так как данная стадия является начальной стадией жизненного цикла в течение вегетационного сезона. С другой стороны, в ряду май – июнь – июль закономерно происходит увеличение среднемесячной температуры. Оба этих явления и приводят к возникновению статистически значимого отрицательного коэффициента корреляции.

С точки зрения биологии более достоверной выглядит зависимость между встречаемостью разных стадий. Для данных за отдельный месяц показано, что на число видов, выявляемых в стадиях II и III, основное влияние оказывает число видов, выявленных в предшествующий месяц на предшествующей стадии (рис. 4, 5). Коэффициент корреляции между числом видов на стадии II и числом видов на стадии I в предшествующий период составил $r = 0,61$, для стадий III и II – $r = 0,85$, оба коэффициента статистически значимы ($p < 0,05$).

Для обоих уравнений, представленных на рисунках, значения параметров регрессии являются статистически значимыми ($p < 0,05$).

Если вернуться на более крупный уровень и посмотреть на число видов, выявляемых в целом за год, то здесь все же можно обнаружить связь с климатическими условиями. Был введен индекс G , вычисляемый следующим образом:

$$G = \frac{P_{VII} + P_{VIII}}{(T_{VII} - 15) + (T_{VIII} - 15)},$$

где P_{VII} – сумма осадков в июле, мм; P_{VIII} – сумма осадков в августе, мм; T_{VII} – средняя температура в июле, °С; T_{VIII} – средняя температура в августе, °С.

Коэффициент корреляции между числом выявленных за год видов и индексом G является статистически значимым ($p < 0,05$) и составляет $r = 0,76$ (рис. 6).

Нетрудно заметить, что данный индекс является аналогом стандартного гидротермического коэффициента Т. Г. Селянинова, который служит оценкой влагообеспеченности территории и широко используется при изучении растительности [Жуйкова и др., 2018]. В данном случае в знаменателе использовали величину, на которую среднемесячная температура превышает 15 °С, так как, несмотря на различия в биологии отдельных видов, развитие ржавчинных грибов в целом происходит при достаточно теплой погоде. Включение в формулу данных за другие месяцы не приводило к улучшению показателей. Это, конечно, не говорит о том, что погода весной и летом не оказывает влияние на развитие ржавчинных грибов, но, во всяком случае по нашим данным, можно считать, что определяющими факторами для числа выявляемых видов являются осадки и температура в июле и августе, когда происходит пик развития ржавчины.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На примере Звенигородской биостанции впервые представлены колебания динамики числа видов ржавчинных грибов, выявляемых в ходе обследования. В течение вегетационного сезона редко выявляется более 50 видов при общем списке в 81 вид, что отражает

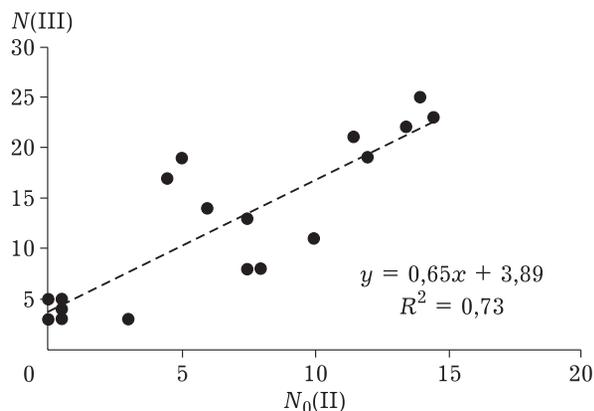


Рис. 5. Зависимость числа видов в телиостадии, $N(III)$, выявленных в определенный месяц (июнь, июль, август), от числа видов, $N_0(II)$, выявленных в предшествующий месяц (май, июнь, июль) в урединостадии на территории ЗБС МГУ. Данные за 2014–2019 гг.

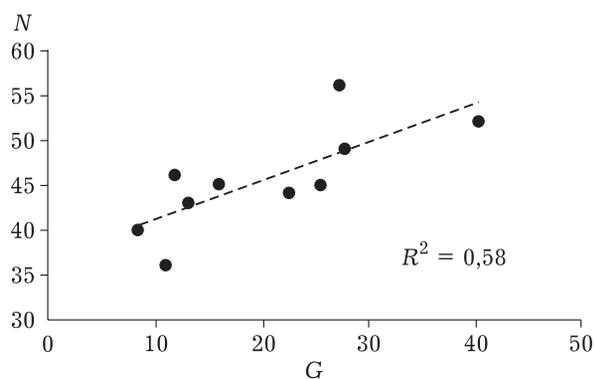


Рис. 6. Зависимость числа видов (N) ржавчинных грибов, выявленных на территории ЗБС МГУ за год, от значения индекса G для этого года. Пояснения в тексте. Данные за 2011–2019 гг. и 2021 г.

колебания и в интенсивности развития видов, так как патогены с высокой частотой встречаемости и с высокой интенсивностью поражения более вероятно будут обнаружены в ходе маршрутных исследований. Показано, что подобные колебания статистически достоверно связаны с температурой и осадками в июле и августе, когда обычно наблюдается интенсивное развитие ржавчинных грибов.

В течение сезона происходит смена преобладающих стадий ржавчинных грибов, при этом на число видов, выявляемых в стадии II, основное влияние оказывает число видов, выявленных в предшествующий месяц на стадии I, и, аналогично, на число видов, выявляемых в стадии III, основное влияние оказывает число видов, выявленных в пред-

шествующий месяц на стадии II, что отражает усредненную картину жизненного цикла представителей порядка Russcinales.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания МГУ № 121032300081-7.

ЛИТЕРАТУРА

- Азбукина З. М. Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Грибы. Ржавчинные грибы. Владивосток: Дальнаука, 2005. Т. 5. 616 с.
- Алексеев Ю. Е., Жмылев П. Ю., Карпущина Е. А. Флора сосудистых растений ЗБС и ее окрестностей // Руководство по летней учебной практике студентов-биологов на Звенигородской биостанции им. С. Н. Скадовского / под ред. В. М. Гаврилова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2011. С. 158–230.
- Благовещенская Е. Ю. Фитопатогенные микромицеты Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского // Вестн. МГУ. Сер. 16; Биология. 2014. № 2. С. 42–45. [Blagoveshchenskaya E. Yu. Phytopathogenic fungi of Skadovsky Zvenigorod Biological Station // Moscow University Biological Sciences Bulletin. 2014. Vol. 69. N 2. P. 80–84.]
- Жуйкова Т. В., Безель В. С., Бергман И. Е., Гордеева В. А., Мелинг Э. В. Зависимость фитомассы травяных сообществ, произрастающих на антропогенно трансформированных территориях, от погодных факторов // Сиб. экол. журн. 2018. Т. 25, № 4. С. 489–501. [Zhuikova T. V., Bezel' V. S., Bergman I. E., Gordeeva V. A., Meling E. V. Dependence of phytomass of herbaceous cenoses on weather factors in anthropogenically impacted areas // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 4. P. 428–437.]
- Николаев С. В., Зубаирова У. С., Сколотнева Е. С., Орлова Е. А., Афонников Д. А. Системный подход к моделированию развития листостебельных грибных инфекций пшеницы // Вавилов. журн. генетики и селекции. 2019. Т. 23, № 1. С. 100–109.
- Плантариум. Определитель растений on-line: Открытый атлас растений России и сопредельных стран. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.plantarium.ru/> (дата обращения: 10.01.2023).
- Погода и Климат [Электронный ресурс]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 10.01.2023).
- Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермакова Б. Д., Абиев С. А., Джетигонова У. К., Есенгулова Б. Ж. Краткий иллюстрированный определитель ржавчинных грибов Казахстана. Алматы, 2015. 308 с.
- Рахимова Е. В., Нам Г. А., Ермакова Б. Д., Джетигонова У. К., Есенгулова Б. Ж. Эколого-трофическая дифференциация разнообразия грибов заповедника Аксу-Жабаглы (Казахстан) // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 5. С. 595–608. [Rakhimova Ye. V., Nam G. A., Yermekova B. D., Jetigenova U. K., Yessengulova B. Zh. Ecological and trophic differentiation of fungal diversity in Aksu-Zhabagly nature reserve (Kazakhstan) // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 5. P. 511–523.]
- Степанов К. М., Чумаков А. Е. Прогноз болезней сельскохозяйственных растений. Л.: Колос, 1972. 271 с.
- Томошевич М. А., Банаев Е. В. О закономерностях структуры комплексов патогенных микромицетов листьев древесных растений в урбоэкосистемах Сибири // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 4. С. 515–521. [Tomoshevich M. A., Banaev E. V. Concerning regularities in the structure of pathogenic micromycetes on leaves of woody plants in urban ecosystems of Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2013. Vol. 6, N 4. P. 396–401.]
- Aime M. C., McTaggart A. R. A higher-rank classification for rust fungi, with notes on genera // Fungal System. and Evolut. 2021. Vol. 7. P. 21–47.
- Index Fungorum [Электронный ресурс]. URL: <http://www.indexfungorum.org/> (дата обращения: 10.01.2023).
- Jin Y., Szabo L. J., Carson M. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternate host // Phytopathology. 2010. Vol. 100, N 5. P. 432–435. doi: 10.1094/PHYTO-100-5-0432
- Termorshuizen A. J., Swertz C. A. Roesten van Nederland, 2011. 423 b.

Rust fungi dynamics

E. Yu. BLAGOVESHCHENSKAYA

*Lomonosov Moscow State University
119234, Moscow, Leninskie Gory, 1-12
E-mail: kathryn@yandex.ru*

Data on the dynamics of rust fungi are presented on the example of the Skadovsky Zvenigorod Biological Station of Lomonosov Moscow State University. The survey was carried out by the route method in years 2011–2019 and 2021 during vegetative season. 81 species of rust fungi were recorded on the territory of the biological station, the number of species detected during one year varies from 36 to 56. The number of species detected per year shows a significant correlation ($r = 0.76$) with the G index calculated from temperature and rainfall in June and August. During each season there is a change in the dominant stages of rust fungi. Species with aeciospores (I) are more common in June, species with urediniospores (II) are more common in July, and species with teliospores (III) predominate in August. The number of species detected in stage II per month is mainly determined by the number of species identified in the previous month in stage I ($r = 0.61$). Similarly, the number of species detected in stage III in a month is predominantly determined by the number of species detected in the previous month in stage II ($r = 0.85$). The revealed dependencies correspond to the biology of the Pucciniales.

Key words: rust fungi, Pucciniales, phytopathogenes, dynamics, ZBS MSU.