

О. В. Камзолкина¹, О. В. Штаер¹,
О. А. Кудрявцева¹, А. Е. Соловченко¹,
Л. А. Поздняков¹, Е. В. Буданова¹,
В. А. Мухин², И. С. Мажейка¹

¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
г. Москва, Россия

²Уральский федеральный университет им. первого
Президента России Б. Н. Ельцина
г. Екатеринбург, Россия
e-mail: o-kamzolkina@yandex.ru

СТРАТЕГИИ РОСТА ГРИБОВ В УСЛОВИЯХ ДЕФИЦИТА АЗОТА*

При недостатке питательных веществ в субстрате грибная колония растет в поисковом режиме (forage) [8], который позволяет грибу преодолеть участки субстрата, лишенные питательных веществ или обедненные ими, и дорасти до нового источника пищи [5]. Одним из важнейших механизмов, обеспечивающих поисковый режим, является мощный однонаправленный транспорт органических и неорганических веществ из базальной части колонии в краевую, активно растущую [1–3, 6]. Полярный транспорт «перекачивает» в растущий фронт как вещества из уже освоенных питательных субстратов, так и содержащиеся в зрелых клетках грибной колонии. В последнем случае механизм «перекачки» часто называют рециклингом (recycling) или «повторным использованием» (reuse) клеточных ресурсов [7, 8]. Согласно современным представлениям, важную роль в рециклинге играет автофагия [4].

Ксилотрофные грибы давно вызывают у исследователей особый интерес, поскольку их естественный субстрат – древесина – отличается чрезвычайно низким содержанием азота по сравнению с типичными субстратами грибов из других экологических групп. Деворазрушающие базидиомицеты выработали разнообразие стратегий, которые позволяют им развиваться в условиях дефицита азота [1]. Во-первых, они обладают механизмами строгой экономии азота, начиная от снижения биомассы и толщины гиф и заканчивая оптимизацией ферментативно-метаболических путей. Во-вторых, ксилотрофы осуществляют очень эффективный рециклинг собственных ресурсов за счет гидролиза компонентов старых клеток и даже, в некоторых случаях, полного ли-

зиса содержимого гиф. В-третьих, им доступны дополнительные источники азота – камбий и молодая древесина живого дерева, азот других микроорганизмов и т. п. Наконец, не исключено получение ксилотрофами дополнительного питания посредством их ассоциации с дiazотрофами.

В настоящем исследовании мы охарактеризовали рост нескольких видов базидиомицетов, относящихся к разным эколого-трофическим группам, на различных питательных средах и провели комплексный анализ голодающего долгое время по азоту мицелия трутовых грибов с целью установить возможные механизмы, которые позволяют им длительное время сохранять непрерывный рост на безазотных средах. В экспериментах использовали следующие виды базидиомицетов: гумусовые сапротрофы – *Coprinus comatus* и *Agaricus bisporus*, ксилотрофы – *Fomes fomentarius*, *Stereum hirsutum* и *Trametes ohracea* (развиваются на живой и мертвой древесине), а также хищный ксилотрофный вид – *Pleurotus ostreatus* (развивается на мертвой древесине).

В результате проведенных нами экспериментов было показано, что афиллофоридные ксилотрофные грибы, в отличие от других базидиомицетов, предпочитающих богатые органикой субстраты, способны не только к достаточно длительному поисковому росту, который осуществляется за счет использования собственных ресурсов мицелия и/или потокового транспорта питательных веществ из ранее освоенного субстрата (*f*-режим, *f* – от англ. *forage*), но также выработали специфическую стратегию жизни в древесном субстрате (*x*-режим, *x* – от англ. *xylotrophic*), которая во

многим близка к поисковому режиму, но при этом требует получения азота не только из собственных запасов и обеспечивает потенциально бесконечное развитие грибного мицелия в бедном по азоту субстрате.

Относительно *x*-режима – основной формы жизни древоразрушающих грибов – стратегии роста разных видов различаются. Такой гриб, как вешенка, не способен эффективно концентрировать скромные количества азота, которые присутствуют в целостной древесине: вешенка живет в древесине в поиске богатых источников азота – других микроорганизмов и даже макроорганизмов (хищничество в отношении

мелких беспозвоночных). Отсутствие механизмов высокоэффективной концентрации азота у вешенки приводит к тому, что этот гриб невозможно поддерживать бесконечно долго на бедных по азоту плотных средах методом серийных пассажей (через 50–60 сут мицелий истощается и погибает). Афиллофороидные же способны к микропотреблению азота: эти организмы извлекают следовые количества азота древесины и включают его в рециклинг; поэтому и в лабораторных условиях удается поддерживать их потенциально бесконечно долго на средах без специального внесения соединений азота.

Список литературы

1. Cowling E. B., Merrill W. Nitrogen in wood and its role in wood deterioration // Canadian Journal of Botany. 1966. Vol. 44. P. 1539–1554.
2. Lilly W. W., Wallweber G. J., Higgins S. M. Proteolysis and amino acid recycling during nitrogen deprivation in *Schizophyllum commune* // Current Microbiology. 1991. Vol. 23. P. 27–32.
3. Paustian K., Schnurer J. Fungal growth response to carbon and nitrogen limitation: application of a model to field and laboratory data // Soil Biology and Biochemistry. 1987. Vol. 19. P. 621–9.
4. Pollack J. K., Harris S. D., Marten M. R. Autophagy in filamentous fungi // Fungal Genetics and Biology. 2009. Vol. 46. P. 1–8.
5. Richie D. L., Fuller K. K., Fortwendel J. et al. Unexpected link between metal ion deficiency and autophagy in *Aspergillus fumigatus* // Eukaryot. Cell. 2007. Vol. 6. P. 2437–2447.
6. Tlalka M., Watkinson S. C., Bebbler D., Fricker M. D. Emergence of self-organised oscillatory domains in fungal mycelia // Fungal Genetics Biology. 2007. Vol. 44. № 11. P. 1085–1095.
7. Watkinson S. C., Davison E. M., Bramah J. The effect of nitrogen availability on growth and cellulolysis by *Serpula lacrymans* // New Phytologist. 1981. Vol. 89. P. 295–305.
8. Watkinson S., Bebbler D., Darrah P. et al. The role of wood decay fungi in the carbon and nitrogen dynamics of the forest floor // Fungi in Biogeochemical Cycles. Ed. G. M. Gadd. Published by Cambridge University Press. British Mycological Society. 2006. P. 151–181.

O. V. Kamzolkina¹, O. V. Shtaer¹,
O. A. Kudryavtseva¹, A. E. Solovchenko¹,
L. A. Pozdnyakov¹, E. V. Budanova¹,
V. A. Mukhin², I. S. Mazheika¹

¹ Moscow State University by named M. V. Lomonosov, Moscow

² Ural Federal University, Ekaterinburg

e-mail: o-kamzolkina@yandex.ru

STRATEGIES FOR THE GROWTH OF FUNGI UNDER CONDITIONS OF NITROGEN DEFICIENCY

Summary. Xylotrophic fungi are in the focus of scientists because of their capacity to grow under conditions of marked nitrogen deficiency. Basidiomycetes growing on wood developed some strategies that allow them find and consume nitrogen not easy accessible for many other organisms. In our experiments it was demonstrated that xylotrophic

fungi, in contrast to basidiomycetes preferred rich organic substrates, are capable of not only prolonged searching growth (f-growth or forage growth) but also developed specific strategy to life in the wood (x-growth or xylotrophic growth). F-growth is characterized by a predominant use of resources accumulated by fungal mycelium before

– that is such kind of growth is limited. X-growth is quite similar to f-growth but it is required additional nitrogen consumption and let the fungus occupy wooden substrates without limitation. Both types of growth are required recycling, but xylo-trophic basidiomycetes belonging to different eco-

logical groups use not compatible strategies to get nitrogen. While oyster mushroom could search for the rich nitrogen sources (living micro- and macroorganisms and so on) aphylophoroids are able to extract of the trace nitrogen and include it in the recycling.

В. И. Капитонов

Удмуртский государственный университет

г. Ижевск, Россия

Тобольская комплексная научная станция УрО РАН

г. Тобольск, Россия

e-mail: kvi@uni.udm.ru

МАТЕРИАЛЫ К МИКОБИОТЕ ТАЗОВСКОГО ПОЛУОСТРОВА (ЯМАЛО-НЕНЕЦКИЙ АВТОНОМНЫЙ ОКРУГ)*

Материал для данного сообщения был собран в ходе экспедиционных работ летом 2013–2014 гг. в окрестностях пос. Ямбург (Надымский р-н, Ямало-Ненецкий автономный округ, Тюменская область). Изученная территория находится на севере Западно-Сибирской равнины (Тазовский п-ов) и, согласно геоботаническому районированию Арктики [1], относится к Восточноевропейско-Западносибирской провинции субарктических тундр, для которой характерно широкое распространение растительных сообществ с участием карликовой березки, или ерника (*Betula nana*).

Микобиота района исследований изучалась с использованием маршрутного и площадочного методов на 3 ключевых участках, на каждом из которых закладывались по 3–4 учетных площадок размером 400 м². При сборе и обработке материала использовали общепринятые методики [2, 3]. Всего собрано 80 образцов грибов, относящихся к сумчатым и базидиальным макромицетам. Гербарные образцы хранятся в личной коллекции автора.

Ниже представлен аннотированный список видов, идентифицированных в результате обработки собранного материала. Объем надвидовых таксонов указан в соответствии с системой, принятой в 10-м издании «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» [4]. Видовые названия и сокращения авторов при таксонах приводятся по данным ресурса Index Fungorum [5].

Звездочкой (*) отмечены виды, не указанные в сводке «Грибы Российской Арктики» [6].

Отдел ASCOMYCOTA

Порядок PEZIZALES

Семейство Helvellaceae

Helvella corium (O. Weberb.) Massee. На почве в мохово-кустарничковой тундре. 26.07.2014. KVI_P7263250.

Семейство Pyronemataceae

Octospora humosa (Fr.) Dennis. На песке среди зеленых мхов (*Polytrichum* spp.) в пойменном псаммофитном злаково-кустарничковом сообществе. 27.07.2014. KVI_P7273487.

Pseudombrophila coprina (Eckblad) Brumm. На экскрементах полевки-экономки (*Microtus oeconomus*) на участке кустарничково-лишайниковой тундры. 26.07.2014. KVI_P7263221.

Отдел BASIDIOMYCOTA

Порядок TREMELLALES

Семейство Tremellaceae

**Tremella mesenterica* Retz. На сухой ветке ольховника кустарничкового (*Duschekia fruticosa*) на участке ольховниково-осоковой сырой тундры вблизи поймы р. Нюдя-Адлюдрепоко. 27.07.2014. KVI_P7273508.

Порядок AGARICALES

Семейство Cortinariaceae

Cortinarius croceus (Schaeff.) Gray. На участке мохово-кустарничковой тундры. 27.07.2014. KVI_P7273399. В мохово-лишайниково-кустарничковой тундре. 27.07.2014. KVI_P7273443.