

Экологическая ниша *Fusarium roae* (Peck.) Wollenw. в Западной Сибири

И. Г. ВОРОБЬЕВА¹, Е. Ю. ТОРОПОВА²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: vorobig@ngs.ru

²Новосибирский государственный аграрный университет
630039, Новосибирск, ул. Добролюбова, 160

Статья поступила 17.01.2022

После доработки 10.02.2022

Принята к печати 14.02.2022

АННОТАЦИЯ

Микромицет *F. roae* (Peck.) Wollenw. является доминантным членом патогенного микоценоза органов растений-хозяев в Западной Сибири. Основной экологической нишей первого порядка, где реализуются тактики трофической активности (Т) и размножения (Р) фитопатогена, являются подземные органы растений-хозяев, дополнительной – генеративные органы. Реализация тактики выживания (В) осуществляется в эконишах второго порядка – почве (основная) и семенах (дополнительная). Степень реализации *F. roae* экологической ниши в подземных органах растений зависит от ряда факторов, среди которых основную роль играет устойчивость растения-хозяина, гидротермические условия вегетации, супрессирующая активность почвы и межвидовые отношения с другими фитопатогенами. В определенных условиях *F. roae* теряет доминирование и к концу вегетации может быть полностью вытеснен из подземных органов растений своими конкурентами – *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem. и *F. oxysporum* Schltdl. Перекрывание экологических ниш по частоте совместной встречаемости у *F. roae* было максимальным (до 100 %) с *F. oxysporum*, что указывает на острые конкурентные отношения. Минимальное перекрытие (5–10 %) было выявлено с *F. sporotrichioides* Sherb. и *F. sambucinum* Fuckel. Сила влияния года на супрессивность ризосферной почвы к *F. roae* по фазам развития растений варьируется от 29,2 до 90,9 % и статистически достоверна на 1%-м уровне значимости. Коэффициенты корреляции индукции сортами супрессивности почвы к *F. roae* и его представленности в патогенных комплексах по фазам вегетации составили $R = -0,546 \pm 0,216 \dots - 0,765 \pm 0,152$ ($p < 0,05$). Исследование межпопуляционных отношений показало, что у *F. roae* сложились антагонистические отношения с *F. oxysporum*, *F. solani* Koord. и *B. sorokiniana*, а нейтральные с признаками конкуренции – с *F. equiseti* (Corda) Sacc. и *F. sambucinum*. Реализация дополнительной экологической ниши первого порядка *F. roae* в генеративных органах растений определялась условиями года и структурой генеративных органов.

Ключевые слова: экологическая ниша, *F. roae* (Peck.) Wollenw., растение-хозяин, сорт, корневая гниль, конкуренция, межвидовые отношения.

ВВЕДЕНИЕ

Концепция экологической ниши занимает центральное положение в экологии и на со-

временном этапе развития науки смыкается с эволюционным учением и становится фундаментальной основой общей и эволюционной

© Воробьева И. Г., Торопова Е. Ю., 2022

экологии [Одум, 1975; Чулкина и др., 2017; Scheele et al., 2017; Шамсутдинов и др., 2018; Godoy et al., 2018].

В научной литературе термин “экологическая ниша” трактуется как принадлежность вида (уникальная, видоспецифическая), характеризующая способность вида решать проблемы, которые ставит перед ним окружающая среда. Ниша многомерна, характеризуется многими параметрами и обеспечивает виду размножение, выживание и осуществление трофических связей. На наш взгляд, понимание вполне “классическое”, но касается оно только потенциальной экологической ниши вида.

Компромиссом между потенциалом вида и ограничивающим влиянием факторов среды являются реализованные экологические ниши, которые отражают условия и механизмы реализации потенциальных ниш и которым в современной отечественной и зарубежной литературе уделяется недостаточно внимания.

Реализованные ниши имеют особое практическое значение для фитопатогенных микромицетов, которые обладают сложным жизненным циклом и являются компонентом особых биологических систем “хозяин – паразит”. В жизненном цикле фитопатогенных микромицетов (да и большинства других паразитических организмов) есть две контрастные фазы жизненного цикла – нахождение в организме хозяина, где происходит размножение и питание, а также нахождение в окружающей среде в поисках нового хозяина (период выживания). Для успешного прохождения этих фаз формируются особые структуры, отличающиеся геномным составом, т. е. для микромицетов характерен циклический полиморфизм. В связи с этими особенностями рассмотрение реализации экологических ниш именно на примере фитопатогенных микромицетов особенно важно, поскольку их жизненный цикл замкнут и реализация экологических ниш начинается ежегодно с “нулевой” отметки. Размер популяции крайне изменчив и зависит от активности набора (специфического!) природных и антропогенных факторов. Отсюда вытекает концепция “свободных экологических ниш” и “размера реализованной ниши”, которая отражает этапы и успех реализации фундаментальной экологической ниши, а также разграничения ниш на “первый и второй порядок”, механизмы реализации которых кардиналь-

но отличаются [Tomoshevich, Banaev, 2013; Vorobyeva, Toropova 2019; Vorob'eva, Toropova, 2020].

Важно понимание отличия потенциальных и реализованных экологических ниш. Если первая принадлежит виду как абстрактной категории, и в природе как таковая не существует, то вторая отражает степень жизненного успеха конкретной популяции, части популяции или отдельных особей, которые “на деле” реализуют экологическую нишу. Это требует принятия множественности экологических ниш, которые являются фрагментами общей реализованной ниши популяции. Целое не может существовать без частей, так и реализованная ниша популяции состоит из реализованных ниш отдельных особей или их групп. Общая реализованная ниша формируется в результате сложного взаимодействия конкретного фитопатогена прежде всего с растением-хозяином (тоже конкретным), который является для него средой первого порядка и главным условием существования в природе. Потенциальной нишей вида (первого порядка) являются все существующие в природе растения-хозяева, однако реализация этой ниши наталкивается на факторы устойчивости растений (различаются по видам и сортам) и факторы среды, меняющие характер этого взаимодействия. В результате степень реализации экологической ниши меняется во времени и пространстве и требует количественной оценки.

Фундаментальные экологические ниши фузариевых фитопатогенов отличаются сложностью и многомерностью. Паразитарная активность грибов рода *Fusarium* Link., локализация и размер их реализованных экологических ниш определяются активностью природных и антропогенных экологических факторов [Doohan et al., 2003; Bernhoft et al., 2012; Казакова и др., 2016; Toropova et al., 2021].

С точки зрения реализуемого авторами в ряде работ системного подхода к анализу экологических ниш фитопатогенных микромицетов, следует различать основные и дополнительные экологические ниши первого и второго порядков, функции и значение которых отличаются в сложном жизненном цикле фитопатогенных микромицетов [Воробьева, 2011; Чулкина и др., 2012; Vorobyeva Toropova, 2019].

Закономерное изменение степени реализации фундаментальных экологических ниш фитопатогенами в пространстве и времени в ходе онтогенеза видов растений-хозяев отражается в неоднородности видового состава патогенных микocenозов и обусловлено сложностью межвидовых отношений в системе “растение – фитопатоген – антагонисты почвы” [Vorob'eva, Toropova, 2020].

При реализации фузариевыми грибами дополнительных экологических ниш в генеративных органах зерновых культур может развиваться микотоксикоз зерна, поскольку грибы *p. Fusarium* и *F. roae* (Peck.) Wollenw., в частности, продуцируют ряд токсических соединений, крайне опасных для здоровья человека и животных [Hussein, Brasel, 2001; Иващенко и др., 2004; Chelkowski et al., 2007; Шипилова, Иващенко, 2008; Vogelgsang et al., 2008; Sebaert et al., 2009; Stenglein, 2009; Oerke et al., 2010; Fels-Klerxa et al., 2012; Stenglein et al., 2014; Мазыгула, Харламова, 2015; Монастырский, 2016; Karlsson et al., 2021].

Полученные авторами ранее данные свидетельствуют о том, что в Западной Сибири *F. roae* (Peck.) Wollenw. является доминирующим видом патогенного микocenоза корневых гнилей [Торопова и др., 2020а, б, 2021а, б], однако в литературе отсутствуют сведения о детальной характеристике его фундаментальной экологической ниши и параметрах ее реализации в условиях Сибири.

Цель исследования – определение параметров реализации экологической ниши *Fusarium roae* в Западной Сибири.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование проведено в 2020–2022 гг. на сортах яровой пшеницы, ячменя, сои в северной лесостепи Западной Сибири. Исследовали подземные органы, зерновки и стержни колосьев каждого сорта в динамике по фазам вегетации, определяя таксономический состав микромицетов. В исследованиях использовали общепринятые методы анализа [Чулкина и др., 2017].

Определение супрессивности почвы проводили по следующей методике. Образец нативной почвы с влажностью 60–70 % полевой влагоемкости массой 10 г помещали

в чашку Петри диаметром 90 мм и заливали охлажденной агаризованной питательной средой для культивирования тест-объекта. На поверхности застывшей среды размещали по 10 агаровых блоков одинакового диаметра (по 3–4 мм), вырезанных пробоотборником из 7–10-дневной чистой культуры тест-объекта. В качестве контроля использовали агаризованную среду без почвы, на которую размещали такие же агаровые блоки с тест-объектом. Бицидные вещества почвы (биотического или абиотического происхождения) диффундируют в среду и подавляют рост тест-объекта по поверхности среды и на агаровом блоке. Измерения диаметров колоний производили на третьи сутки. О супрессивности почвы свидетельствуют два показателя: полное подавление роста гриба (по числу блоков без признаков роста тест-объекта от общего числа исследуемых блоков) и ограничение радиального роста развивающихся из блоков колоний (по сравнению с контролем) [Toropova et al., 2021a].

Анализ параметров реализации экологической ниши *F. roae* проведен в соответствии с предложенной авторами эволюционно-экологической классификацией, согласно которой фундаментальные экологические ниши фитопатогенов можно разделить на ниши первого и второго порядков. Ниши первого порядка – это ниши патогенных микромицетов в организме растений-хозяев, служащие для питания и воспроизводства, ниши второго порядка обеспечивают выживание (циркуляцию) вида во времени и пространстве. Разделение связано с локализацией в соответствующих местах обитания патогенных микромицетов в период осуществления ими тактик жизненного цикла: Р – размножения, В – выживания и Т – трофической активности [Vorobyeva, Toropova, 2019; Воробьева, 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В сложном жизненном цикле *F. roae* реализуются основные и дополнительные экологические ниши первого и второго порядков. Основной экологической нишей первого порядка фитопатогена являются подземные органы растений-хозяев, дополнительной нишей первого порядка – генеративные органы. В этих органах реализуются тактики Т и Р, а реали-

зация тактики В осуществляется в эконишах второго порядка – почве (основная) и семенах (дополнительная).

Процессы питания и размножения *F. roae* совмещены в сезонной динамике при освоении экологических ниш в корневой системе, основании стебля и колосе при заселении их гифами гриба начиная с мая (прорастание семян) по август – сентябрь (уборка) (табл. 1).

Процесс выживания во времени (вертикальная передача) осуществляется в почве покоящимся мицелием, конидиями и хламидоспороподобными структурами. В тот же период параллельно фитопатоген сохраняется на ИРО.

В пространстве выживание *F. roae* происходит при помощи конидий и мицелия при их формировании на прикорневой части стебля при повышенной влажности воздуха, что увеличивает репродуктивный потенциал возбудителя и расширяет его возможности освоения новых экологических ниш.

Основная экологическая ниша второго порядка *F. roae* – почва, ИРО, дополнительная – зерно. Основные пропативные структуры гриба – микро- и макроконидии, дополнительные – мицелий.

Результаты исследования реализации основной экологической ниши *F. roae* в органах растений-хозяев по фазам вегетации в 2020–2021 гг. представлены в табл. 2.

В основной экологической нише *F. roae* (Peck.) Wollenw. доминировал и встречался на зерновых культурах в 2020 г. совместно с *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem., комплексом видов *F. oxysporum* Schltdl., *F. solani* Koord., *F. equiseti* (Corda) Sacc., *F. graminearum* Schwabe, *F. sporotrichioides* Sherb., *F. culmorum* Sacc., *F. heterosporum* Nees., *F. acuminatum* Ellis & Verh и др. В 2021 г. *F. roae* делил экологическую нишу с *B. sorokiniana*, *F. oxysporum*, дополнительными видами – *F. solani*, *F. equiseti*, и редко встречающимися – *F. sporotrichioides*, *F. semitectum* Berk. et Rav., *F. sambucinum* Fuckel. Уровень доминирования *F. roae* в патокмлексе корневых гнилей яровой пшеницы в 2021 г. несколько снизился по сравнению с 2020 г., к концу вегетации он был полностью вытеснен из подземных и околоземных органов ряда сортов *B. sorokiniana* и *F. oxysporum*. Размер его экологической ниши сократился на подземных органах сортов до 26 раз, в околоземных – до 21,5 раза. Коэффициент общности

Т а б л и ц а 1

Реализация экологической ниши в жизненном цикле *F. roae* на яровой пшенице

Тактика жизненного цикла	Экологическая ниша	Структура гриба	Месяц					
			V	VI	VII	VIII	IX	X–IV
Экологическая ниша первого порядка								
Т, Р	Корневая система, основание стебля	Мицелий, конидии						
	Колос	Мицелий, конидии						
Экологическая ниша второго порядка								
В	Во времени							
	Почва	Покоящийся мицелий, конидии (кратковременно), хламидоспоропо- добные структуры						
	Инфицированные растительные остатки (ИРО)	Мицелий, конидии						
	Зерно	Мицелий						
	В пространстве							
	Воздушные течения, капли дождя	Конидии, мицелий						

П р и м е ч а н и е. Т – тактика трофических связей, Р – тактика размножения, В – тактика выживания.

Реализация основной экологической ниши *F. roae* в органах растений-хозяев (яровая пшеница, ячмень, соя) по фазам вегетации, 2020–2021 гг., %

Фаза	Подземные (корневая система)		Околоземные (основание стебля)	
	Встречаемость	Представленность	Встречаемость	Представленность
2020 г.				
Начало вегетации	95	0–73,8	100	25,0–95,0
Середина вегетации	95	0–66,6	100	15,8–60,3
Зрелость	100	10,0–67,0	100	15,0–83,0
2021 г.				
Начало вегетации	100	24,6–81,2	100	6,2–66,7
Середина вегетации	100	17,7–55,8	100	22,4–60,0
Зрелость	93	0–50,9	95	0–62,3

по годам видового состава возбудителей фузариозной корневой гнили яровой пшеницы составил на фазе всходов 0,57, на фазе цветения – 0,45, на фазе зрелости – 0,63, отражая существенную роль условий года в этиологии инфекции и условиях реализации основных экологических ниш фузариевыми грибами. Перекрытие экологических ниш по частоте совместной встречаемости видов у *F. roae* было максимальным, до 100 %, с *F. oxysporum*, что указывает на наличие острых конкурентных отношений этих видов. Минимальное перекрытие (5–10 %) основных экологических ниш в органах яровой пшеницы у *F. roae* было выявлено с *F. sporotrichioides* и *F. sambucinum*. В подземных органах сои в начале вегетации *F. roae* встречался совместно с *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. equiseti*, *F. sambucinum*, а в конце вегетации – с *F. oxysporum*, *F. sporotrichioides*, *F. solani*, *F. equiseti*, а также грибами из родов *Pythium* и *Alternaria*.

Исследование попарных межпопуляционных отношений показало, что в процессе коэволюции у *F. roae* сложились антагонистические отношения с *F. oxysporum*, *F. solani*, *B. sorokiniana*. При совместном культивировании *F. roae* с указанными микромицетами происходило замедление его радиального роста на 10–20 % по сравнению с контролем (моноколония), между колониями при встречном росте формировалась зона лизиса 1–10 мм. *F. roae* при совместном культи-

вировании с антагонистическими видами давал более раннюю и яркую пигментацию, его мицелий был менее воздушным по сравнению с контролем. По нашим данным, *F. roae* и *B. sorokiniana* имели преимущество при реализации экологических ниш во влажных условиях, остальные рассмотренные виды фузариев предпочитали длительные засушливые условия, сменяющиеся периодами увлажнения [Togorova et al., 2018].

Нейтральные отношения с признаками конкуренции сформировались у *F. roae* с *F. equiseti* и *F. sambucinum*, зоны лизиса между колониями не формировались, но *F. equiseti* и *F. sambucinum* имели более высокую (до 2 раз) скорость радиального роста по сравнению с *F. roae*.

Будучи, как и все почвенные микромицеты, К-стратегом, *F. roae* реализует свою основную экологическую нишу в конкурентной среде, на ее размеры оказывают влияние биотические и абиотические факторы, определяющие супрессивность почвы (табл. 3).

Супрессивность неризосферной почвы (выщелоченный чернозем) к *F. roae* варьировалась от слабой (начало вегетации в 2020 г.) до значительной (середина вегетации 2021 г.). Был отмечен максимум супрессивности неризосферной почвы к *F. roae* в середине вегетации, что совпадает с пиком численности большинства трофических групп сапротрофных почвенных микроорганизмов. В ризосфере сортов отмечена как индукция (до 47,4 %), так и подав-

Супрессивность ризосферной почвы сортов яровой пшеницы разного происхождения к *F. roae*, %

Фаза вегетации	2020 г.		2021 г.	
	Неризосферная почва	Ризосфера сортов	Неризосферная почва	Ризосфера сортов
Всходы	36,5	8,1–69,4	50,7	58,8–78,5
Цветение	62,6	31,8–91,9	70,1	66,4–79,4
Зрелость	44,9	17,1–77,3	40,9	20,9–79,6

ление (до 4,5 раза) супрессивности почвы к *F. roae*, что свидетельствует о специфичности отношений между микромицетом и растениями-хозяевами с разным генотипом. В целом, сила влияния года на супрессивность ризосферной почвы по фазам развития растений варьировалась от 29,2 до 90,9 % и была во всех случаях статистически достоверна на 1%-м уровне значимости, роль сортовых характеристик в динамике супрессивности возрастала в течение вегетации и достигла к фазе зрелости 33,4 % с достоверностью на 5%-м уровне значимости.

Индукция (или подавление) ризосферой сортов яровой пшеницы супрессивности почвы к фитопатогенам влияла на их представленность в патогенном комплексе корневых гнилей. Коэффициенты корреляции индукции сортами супрессивности почвы к *F. roae* и его представленности в патогенных комплексах по фазам вегетации составили $R = -0,546 \pm 0,216$... $-0,765 \pm 0,152$ и были достоверными на 5%-м уровне значимости. Более высокая фоновая супрессивность почвы к *F. roae* в 2021 г. привела к потере им безусловного доминирования в основной экологической нише, особенно во второй половине вегетации, чего не было отмечено в 2020 г. Супрессивность к *F. roae* определяли бактерии-потребители минерального азота ($R = 0,545 \pm 0,123$), бактерии-потребители органического азота

($R = 0,565 \pm 0,122$), а также олиготрофные бактерии ($R = 0,549 \pm 0,123$).

Поскольку *F. roae* обладает способностью в благоприятных условиях расширять экологическую нишу на надземные генеративные органы растений, реализуя дополнительную нишу первого порядка, была рассмотрена его встречаемость в зерновках и стержнях колосьев.

Результаты учета микромицетов рода *Fusarium* в генеративных органах сортов яровой пшеницы представлены в табл. 4.

Данные таблицы свидетельствуют о том, что в оба года исследований зерновки сортов яровой пшеницы были инфицированы грибами рода *Fusarium*, хотя в 2020 г. встречались сорта яровой пшеницы, в зерне которых не было представителей этого рода. В 2021 г. зерновки всех изученных сортов содержали фузариевые микромицеты, что отражает стабильность реализации дополнительных экологических ниш разными видами фитопатогенов.

Представленность таксонов грибов в патогенных комплексах зерновок также различалась по годам. Самую высокую и стабильную представленность в патогенных комплексах зерновок имел *Bipolaris sorokiniana*, вторую позицию занимали грибы рода *Alternaria*, затем шли фузариевые микромицеты, что отражает степень зависимости этих таксонов от воздушно-капельной передачи. Ранее проведенными исследованиями установлена

Фитосанитарное состояние генеративных органов яровой пшеницы по годам, %

Показатель	2020 г.		2021 г.	
	Зерновка	Стержень колоса	Зерновка	Стержень колоса
Пределы колебаний представленности в патогенном комплексе	0–96,7	6,7–93,3	3,3–36,7	13,3–33,3
Средняя представленность	21,4	22,9	17,1	23,4
Встречаемость	71,4	100	100	100

зависимость уровня инфицирования зерновок разными фитопатогенами от суммы осадков августа [Торопова и др., 2019]. По многолетним (9 лет) данным коэффициент корреляции для грибов рода *Fusarium* составлял $0,865 \pm 214$ и был достоверным на 1%-м уровне значимости. Интересно, что в подземных органах тех же сортов представленность была контрастной: первыми шли грибы рода *Fusarium*, затем *B. sorokiniana*, а альтерналиевые грибы были представлены весьма незначительно [Tоропова et al., 2021].

В целом, вегетация 2021 г. обеспечила менее благоприятные условия для заражения зерна яровой пшеницы грибами рода *Fusarium*, чем предыдущая вегетация. Несколько иная картина выявлена по инфицированию микромицетами стержня колоса. Он стабильно, на уровне 100 %, инфицировался по годам грибами рода *Fusarium*, причем представленность фузариевых микромицетов в стержнях колосьев меньше зависела от условий года, что может свидетельствовать об их способности к распространению по сосудам растений-хозяев.

Видовой состав грибов рода *Fusarium* был представлен следующими таксонами в порядке убывания распространенности: на зерновках – *F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. culmorum* Sacc., на стержне колоса – *F. poae*, *F. culmorum*, *F. verticilloides* (Sacc.) Nirenberg, *F. equiseti*, *F. heterosporum*. Коэффициент общности видового состава грибов рода *Fusarium* на стержне колоса и зерновках составил 0,33, т. е. был относительно низким и свидетельствовал о приуроченности видов к определенным генеративным органам яровой пшеницы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные данные свидетельствуют, что *F. poae* является доминантным членом патогенного микоценоза систем органов растений-хозяев в условиях Западной Сибири, что подтверждает данные литературы о повсеместном распространении микромицета [Langseth et al., 1999; Bateman et al., 2001; Hörberg, 2002; Шипилова, Иващенко, 2008; Торопова и др., 2020а, б; 2021а, б]. Степень реализации *F. poae* основной экологической ниши первого порядка в подземных органах растений зависит от ряда биотических

и абиотических факторов, среди которых существенную роль играет устойчивость растения-хозяина, гидротермические условия вегетации, супрессирующая активность почвы и межвидовые отношения с другими фитопатогенными микромицетами [Rossi et al., 2001; Xu et al., 2008; Kriss et al., 2012]. Реализация дополнительной экологической ниши первого порядка *F. poae* в генеративных органах растений более вариабельна и определяется условиями года и структурой генеративных органов [Rossi et al., 2001].

Представляет интерес более детальное исследование размеров и количественных параметров реализации экологической ниши *F. poae* в органах зерновок, а также уточнение способности (или неспособности) микромицета к продвижению по сосудистой системе растений в процессе реализации дополнительной экологической ниши в надземных органах, что характерно, например, для *F. oxysporum* – кодоминанта *F. poae* [Билай, 1977; Литовка, 2017; Будынков, Михалева, 2019].

Полученные данные расширяют представления об условиях реализации экологических ниш почвенными микромицетами и показывают, что в основной (подземные вегетативные органы), и в дополнительной (надземные генеративные органы) происходит дивергенция экологических трофических ниш между видами фитопатогенов [Bell, 2001; Whitfield, 2002].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эволюционные адаптации *F. poae* позволяют микромицету реализовывать основные (обуславливающие непрерывность жизненного цикла) и дополнительные (способствующие расширению основной ниши) ниши в условиях Западной Сибири. Основными структурами, обеспечивающими реализацию тактик жизненного цикла, являются конидии (микро-, макро) и мицелий.

Условия года играют существенную роль в реализации грибом основной экологической ниши. В условиях достаточного увлажнения *F. poae* имеет преимущество перед другими участниками патогенного микоценоза в ее реализации.

Несмотря на доминирование гриба в патокомплексе фузариевых грибов, степень перекрытия их экологических ниш (до

100 %) свидетельствует об остром характере конкурентных отношений. Антагонистическое межпопуляционное взаимодействие установлено у *F. poae* с *F. oxysporum*, *F. solani*, *B. sorokiniana*, нейтральное с признаками конкуренции – с *F. sporotrichioides* и *F. sambucinum*.

Размер основной экологической ниши *F. poae* в подземных органах растений-хозяев определяется супрессивностью ризосферной почвы, уровень и динамика которой зависят от сорта и условий года. Высокая фоновая супрессивность почвы к *F. poae* может приводить к потере им доминирования в указанной нише, особенно во второй половине вегетации.

При благоприятных условиях (воздушно-капельная передача) происходит расширение ниши фитопатогена на генеративные органы растений. На пшенице заселение зерновок в большей степени зависит от условий года, чем инфицирование стержня колоса.

Основная часть исследования выполнена в рамках проекта ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290027-6 «Теоретические и прикладные аспекты изучения генофондов природных популяций растений и сохранения растительного разнообразия “вне типичной среды обитания” (ex situ)».

Исследование микоценоза генеративных органов яровой пшеницы и межвидовых взаимоотношений микромицетов выполнено при поддержке гранта РНФ № 22-26-00066.

ЛИТЕРАТУРА

- Билай В. И. Фузариоз. Киев: Наук. думка, 1977. 442 с.
- Будынков Н. И., Михалева С. Н. Возбудители болезней нута на полях Черноземной зоны и Нижнего Поволжья // Агрохимия. 2019. № 11. С. 63–71.
- Воробьева И. Г. Экологические ниши патогенных микромицетов растений в Западной Сибири: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08. Новосибирск, 2011. 34 с.
- Иващенко В. Г., Шипилова Н. П., Назаровская Л. А. Фузариоз колоса хлебных злаков. СПб., 2004. 164 с.
- Казакова О. А., Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г. Взаимоотношения фитопатогенов семян ячменя в Западной Сибири // АПК России. 2016. Т. 23, № 5. С. 931–934.
- Литовка Ю. А. Видовой состав и представленность грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах (пшеница и ячмень), выращиваемых в условиях Средней Сибири // Вестн. КрасГАУ. 2017. № 6. С. 140–149.
- Мазыгула Е. Д., Харламова М. Д. Оценка токсичности и экологической опасности сырья и кормов, содержащих микотоксины // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. экология и безопасность жизнедеятельности. 2015. № 1. С. 50–56.
- Монастырский О. А. Микотоксины – глобальная проблема безопасности продуктов питания и кормов // Агрохимия. 2016. № 6. С. 67–71.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г., Кириченко А. А., Пискарев В. В., Трунов Р. И. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на устойчивость к почвенным инфекциям // Вестн. НГАУ. 2020а. Т. 57, № 4. С. 46–55.
- Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г., Мустафина М. А., Селюк М. П. Грибы рода *Fusarium* на зерне пшеницы в Западной Сибири // Защита и карантин растений. 2019. № 1. С. 21–23.
- Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г., Пискарев В. В., Трунов Р. И. Экологические ниши грибов рода *Fusarium* Link. на растениях разных сортов яровой пшеницы в Западной Сибири // Агрохимия. 2021а. № 10. С. 53–61.
- Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г., Стецов Г. Я., Казанцева О. А., Кириченко А. А. Фитосанитарный мониторинг и контроль фитопатогенов яровой пшеницы // Достижения науки и техники АПК. 2021б. Т. 35, № 6. С. 25–32.
- Торопова Е. Ю., Стецов Г. Я., Воробьева И. Г., Сухомлинов В. Ю. Взаимодействие консортов в агроценозах яровой пшеницы Западной Сибири // Достижения науки и техники АПК. 2020б. Т. 34, № 9. С. 50–57.
- Чулкина В. А., Торопова Е. Ю., Воробьева И. Г., Ховалыг Н. А. Значение экологических ниш вредных организмов в агроэкосистемах // Защита и карантин растений. 2012. № 1. С. 14–17.
- Чулкина В. А., Торопова Е. Ю., Стецов Г. Я., Кириченко А. А., Мармулева Е. Ю., Гришин В. М., Казакова О. А., Селюк М. П. Фитосанитарная диагностика агроэкосистем. Барнаул, 2017. 201 с.
- Шамсутдинов З. Ш., Косолапов В. М., Шамсутдинова Э. Э., Благоразумова М. В., Шамсутдинов Н. З. О концепции экологической ниши и ее роли в практике конструирования адаптивных аридных пастбищных агроэкосистем // С.-х. биология. 2018. Т. 53, № 2. С. 270–281.
- Шипилова Н. П., Иващенко В. Г. Систематика и диагностика грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах. СПб., 2008. 84 с.
- Bateman G. L., Murray G. Seasonal variations in populations of *Fusarium* species in wheat-field soil // Appl. Soil Ecol. 2001. Vol. 18. P. 117–128.
- Bell G. Neutral macroecology // Science. 2001. Vol. 293. P. 2413–2418.
- Bernhoft A., Torp M., Clasen P.-E., Loes A.-K., Kristoffersen A. B. Influence of agronomic and climatic factors on *Fusarium* infestation and mycotoxin contamination of cereals in Norway // Food Addit. Contamin. 2012. Part A. P. 1–12.
- Chelkowski J., Ritieni A., Wisniewska H., Mulé G., Logrieco A. Occurrence of toxic hexadepsipeptides in pre-harvest maize ear rot infected by *Fusarium poae* in Poland // J. Phytopathol. 2007. Vol. 155. P. 8–12.
- Doohan F. M., Brennan J., Cooke B. M. Influence of climatic factors on fusarium species pathogenic to cereals // Europ. J. Plant Pathol. 2003. Vol. 109, N 7. P. 755–768.
- Fels-Klerxa van der H. J., Rijka de T. C., Booijs C. J. H., Goedhart P. W., Boersa E. A. M., Zhaobd C., Waalwijkb C., Molaand H. G. J. Lee van der T. A. J. Occurrence of *Fusarium* Head Blight species and *Fusarium* mycotoxins in winter wheat in the Netherlands in 2009 // Food Additives & Contaminants: Part A. 2012. Vol. 29, N 11. P. 1716–1726.

- Godoy O., Bartomeus I., Rohr R. P., Saavedra S. Towards the Integration of Niche and Network Theories // Trends in Ecol. & Evolut. 2018. Vol. 33, N 4. P. 287–300.
- Hörberg H. M. Patterns of splash dispersed conidia of *Fusarium poae* and *Fusarium culmorum* // Eur. J. Plant Pathol. 2002. Vol. 108. P. 73–80.
- Hussein H. S., Brasel J. M. Toxicity, metabolism, and impact of mycotoxins on humans and animals // Toxicology. 2001. Vol. 167, N 2. P. 101–134.
- Karlsson I., Persson P., Friberg H. *Fusarium* head blight from a microbiome perspective // Front. Microbiol. 2021. Vol. 12. P. 628373.
- Kriss A. B., Paul P. A., Xu X., Nicholson P., Doohan F. M., Hornok L., Rietini A., Edwards S. G., Madden L. V. Quantification of the relationship between the environment and *Fusarium* head blight, *Fusarium* pathogen density, and mycotoxins in winter wheat in Europe // Eur. J. Plant Pathol. 2012. Vol. 133. P. 975–993.
- Langseth W., Bernhoft A., Rundberget T., Kosiak B., Gareis M. Mycotoxin production and cytotoxicity of *Fusarium* strains isolated from Norwegian cereals // Mycopathologia 1999. Vol. 144. P. 103–113.
- Oerke E.-C., Meier A., Dehne H.-W., Sulyok M., Krska R., Steiner U. Spatial variability of *Fusarium* head blight pathogens and associated mycotoxins in wheat crops. // Plant Pathology. 2010. Vol. 59. P. 671–682.
- Rossi V., Ravanetti A., Patteri E., Giosuè S. Influence of temperature and humidity on the infection of wheat spikes by some fungi causing *Fusarium* head blight. // J. Plant Pathol. 2001. Vol. 83. P. 189–198.
- Scheele Ben C., Foster Claire N., Banks Sam C., Lindenmayer David B. Niche contractions in declining species: mechanisms and consequences // Trends in Ecol. & Evolut. 2017. Vol. 32, N 5.
- Sebaert S., de Saeger S., Devresse R., Verhoeven R., Maene P., Heremans B., Haesaert G. Mycotoxin-producing *Fusarium* species occurring in winter wheat in Belgium (Flanders) during 2002–2005 // J. Phytopathol. 2009. Vol. 157. P. 108–116.
- Stenglein S. A. *Fusarium poae*: A pathogen that needs more attention // J. Plant Pathol. 2009. Vol. 91. P. 25–36.
- Stenglein S. A., Dinolfo M. I., Barros G., Bongiorno F., Chulze S. N., Moreno M. V. *Fusarium poae* pathogenicity and mycotoxin accumulation on selected wheat and barley genotypes at a single location in Argentina // Plant Dis. 2014. Vol. 98. P. 1733–1738.
- 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.
- Toropova E. Yu., Glinushkin A. P., Selyuk M. P., Kazakova O. A., Ovsyankina A. V. Development of Soil-Borne Infections in Spring Wheat and Barley as Influenced by Hydrothermal Stress in the Forest-Steppe Conditions of Western Siberia and the Urals // Rus. Agricult. Sci. 2018. Vol. 44 (3). P. 241–244.
- Toropova E. Yu., Vorob'ova I. G., Kirichenko A. A., Trunov R. I. Parasitic activity of plant pathogens at the underground organs of spring wheat in the West Siberia // J. Phys.: Conf. Ser. 2021. 1942. 0120791942.
- Vogelgsang S., Sulyok M., Hecker A., Jenny E., Krska R., Schuhmacher R., Forrer H. R. Toxigenicity and pathogenicity of *Fusarium poae* and *Fusarium avenaceum* on wheat // Eur. J. Plant Pathol. 2008. Vol. 122. P. 265–276.
- Vorob'eva I. G., Toropova E. Yu. Fungi ecological niches of the genus *Fusarium* Link // BIO Web of Conferences. 2020. 24.00095.
- Vorobyeva I. G., Toropova E. Yu. On the Issue of Ecological Niches of Plant Pathogens in Western Siberia // Contemp. Probl. Ecol. 2019. Vol. 12, N 6. P. 667–674.
- Whitfield J. Ecology: neutrality versus the niche // Nature. 2002. Vol. 417. P. 480–481.
- Xu X., Nicholson P., Thomsett M. A., Simpson D., Cooke B. M., Doohan F. M., Brennan J., Monaghan S., Moretti A., Mule G., Hornok L., Beki E., Tatnell J., Ritieni A., Edwards S. G. Relationship between the fungal complex causing *Fusarium* head blight of wheat and environmental conditions // Phytopathology. 2008. Vol. 98. P. 69–78.

Ecological niche of *Fusarium poae* (Peck.) Wollenw. in Western Siberia

I. G. VOROB'EVA¹, E. Yu. TOROPOVA²

¹Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: vorobig@ngs.ru

²Novosibirsk State Agrarian University
630039, Novosibirsk, Dobrolyubova str., 160

Micromycete *F. poae* (Peck.) Wollenw. is a dominant member of pathogenic mycocenosis of host plant organs in Western Siberia. The main ecological niche of the first order, where the T and R tactics of the phytopathogen are implemented, are the underground organs of host plants, and the additional ones are generative organs. Implementation of tactics B is carried out in econiches of the second order – soil (main) and seeds (additional). The degree of implementation of the *F. poae* ecological niche in underground plant organs depends on a number of factors, among which the main role is played by the resistance of the host plant, hydrothermal conditions of vegetation, suppressive soil activity, and interspecific relationships with other phytopathogens. Under certain conditions, *F. poae* loses its dominance and, by the end of the growing season, can be completely displaced from the underground organs of plants by its competitors *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem. and *F. oxysporum* Schltdl. The overlap of ecological niches in terms of the frequency of joint occurrence in *F. poae* was maximum (up to 100 %) with *F. oxysporum*, which indicates a sharp competitive relationship. Minimal overlap (5–10 %) was found with *F. sporotrichioides* Sherb. and with *F. sambucinum* Fuckel. The strength of the influence of the year on the suppressiveness of the rhizosphere soil to *F. poae* in the phases of plant development varies from 29.2 % to 90.9 % and is statistically significant at the 1 % significance level. The coefficients of correlation between the induction of varieties of soil suppression to *F. poae* and its representation in pathogenic complexes by vegetation phases were $R = -0.546 \pm 0.216$... -0.765 ± 0.152 ($p < 0.05$). relationship with *F. oxysporum*, *F. solani* Koord. and *B. sorokiniana*, and neutral ones with signs of competition with *F. equiseti* (Corda) Sacc. and *F. sambucinum*. The implementation of an additional ecological niche of the first order *F. poae* in the generative organs of plants was determined by the conditions of the year and the structure of the generative organs.

Keywords: ecological niche, *F. poae* (Peck.) Wollenw., host plant, variety, root rot, competition, inter-specific relationships.