

ЭКОЛОГИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПУСТЫННЫХ ТРЮФЕЛЕЙ В АЛЖИРЕ

© 2025 г. З. Фортас*, С. Диб-Беллауэль*, Ж. Шевалье**

*Университет Оран-1, факультет естественных наук и наук о жизни, кафедра биотехнологии, Лаборатория биологии и биотехнологии микроорганизмов, Алжир, Оран, В.Р. 1524, Эль М'Науэр-31000. E-mail: zohra_fortas@yahoo.com

**Французский национальный центр научных исследований
Франция, 63800, Курнон д'Овернь, Резиденция Кристель, 33 Рю ди Вержи

Поступила в редакцию 27.12.2023. После доработки 16.06.2025. Принята к публикации 01.07.2025.

В данной работе мы проанализировали полевые исследования за 30 лет (1986-2016 гг.), которые велись в 3 регионах Алжира во время плодоношения пустынного трюфеля, и установили 61 место произрастания трюфеля, распределенное по нескольким биоклиматическим зонам. Также мы определили педоклиматические характеристики мест произрастания и идентифицировали виды трюфелей, их растений-хозяев и их естественные микоризные ассоциации. Эта работа дополняет наше предыдущее исследование характеристик пустынного трюфеля в Алжире с помощью макро- и микроморфологических методов и молекулярной филогении. Результаты показали, что естественная продуктивность видов трюфеля нерегулярна из года в год и тесно связана с интенсивностью и распределением осадков, температурой и частотой ливней во время сезонов их плодоношения. Девять видов трюфеля произрастают на супесчаных почвах, образуя эндомикоризу с солнцезветами *Helianthemum* spp. на карбонатных почвах и безмастичные эктомикоризы с *Tuberaria guttata* (L. Foureau) на кислых почвах.

Ключевые слова: распространение, микоризная ассоциация, педоклиматические характеристики, Picoa, Terfezia, Tirmania.

DOI: 10.24412/1993-3916-2025-3-118-129

EDN: POSDHS

Пустынные трюфели – это съедобные подземные грибы (или аскомицеты), включающие несколько видов из родов *Terfezia*, *Tirmania* и *Picoa* и произрастающих в основном на аридных и полуаридных территориях (Alsheikh, Trappe, 1983; Fortas, Chevalier, 1992; Kagan-Zur, Roth-Bejerano, 2008; Kagan-Zur, Akyuz, 2014; Khabar, 2014; Bawadekji et al., 2016; Bouzadi et al., 2017; Hashem et al., 2018). Эти грибы имеют высокую пищевую и экономическую ценность, а также используются в традиционной медицине, в частности, в медицине Северной Африки, Ближнего Востока и Аравийского полуострова. Большинство пустынных трюфелей часто формируют микоризные ассоциации с солнцезветами *Helianthemum* spp. из семейства Cistaceae (Slama et al., 2010; Morte et al., 2008; Bordallo et al., 2013). Как указано у G. Malençon (1973), сильнее всего климат влияет на состав флоры подземных грибов, в т.ч. пустынных трюфелей в аридных регионах. Различные исследования показали, что осадки и их распределение являются наиболее изменчивыми климатическими факторами, влияющими на естественное возобновление трюфелей (Awameh, Alsheikh, 1979; Morte et al., 2008, 2010; Bradai et al., 2015; Akyüz et al., 2017; Fortas et al., 2022), в особенности, на урожайность *Terfezia clavaryi* (Andrino et al., 2019). Видам из родов *Terfezia*, *Tirmania* и *Picoa* в разных районах Алжира посвящено множество исследований, особенно их макро-микроморфологическим и филогенетическим характеристикам и их микоризации с *Helianthemum* spp. и другими растениями (Fortas, Chevalier, 1992; Chafi et al., 2004; Zitouni-Naouar et al., 2014, 2018; Dib, Fortas, 2019, 2020). Однако исследования, посвященные их экологии, весьма малочисленны.

Мы посвятили данное исследование географическому распространению пустынных трюфелей в Алжире, их разнообразию и экологическим требованиям в период плодоношения в рамках 30-летнего (1986-2016 гг.) наблюдения за трюфелями в нескольких биоклиматических зонах страны.

Материалы и методы

Районы исследований и отбора проб. Алжир – это североафриканская страна, состоящая из 3 основных географических зон, каждая из которых имеет свой характерный климат (рис. 1):

средиземноморский (или Csa по Классификация климатов Кёппена) на всей северной окраине (4% страны), включая побережье и горы Телль-Атлас, аридный (Bsk) на равнинах Хоутс (~ 8.5%) и пустынный (BWh) сразу после гор Сахарский Атлас (87%). На севере страны выпадет 400-800 мм осадков в год, 200-400 мм – на равнинах и в Сахарском Атласе, тогда как непосредственно в Сахаре осадки крайне редки и составляют менее 100 мм (National Office of Meteorology, 2012). Полевые исследования проводились в течение 30 последовательных сезонов плодоношения пустынных трюфелей на нескольких участках в различных биоклиматических зонах (рис. 1): субгумидной, полуаридной, аридной и сахарской (Le-Houérou, 1995; Medjerab, Henia, 2005). Местоположение участков было выбрано на основе наших предыдущих исследований (Fortas, Chevalier, 1992; Chafi, Fortas, 1999; Chafi et al., 2004; Dib-Bellahouel, Fortas, 2014; Zitouni-Haouar et al., 2018; Fortas et al., 2022) и при помощи местных кочевников, жителей и грибников, особенно в таких местах, как равнины Хоутс и сахарские регионы. Литература, посвященная пустынному трюфелю в Алжире (Chatin, 1891a, b; Maire, 1907), также помогла нам обнаружить некоторые места его произрастания на равнине и в Сахаре, хотя некоторые из них постепенно регрессировали вследствие различных антропогенных факторов (чрезмерный выпас, расчистка, лесоразведение, урбанизация).

Сбор образцов. Пустынные трюфели и их растения-хозяева отбирались с марта по апрель в каждой зоне исследования на участке 50×50 м. Трюфели отбирались на глубине 10 см рядом с *Helianthemum* spp. (табл. 1), а их присутствие вычислялось по подъемам и трещинам в почве, вызванным увеличением плодовых тел. Верхний слой почвы удалялся, а для извлечения грибов использовалась палка или любой другой примитивный инструмент. Для каждого вида трюфелей было отобрано 50 образцов; все они хранились в течение 5 дней при температуре +4°C для изучения их макроскопических характеристик. Некоторые образцы затем высушивались на солнце в течение 2 месяцев для помещения в лабораторную коллекцию Университета Оран-1 (Алжир). Также на каждом участке было собрано 20 образцов корневых систем *Helianthemum* spp., которые затем промывались водой и фиксировались в смеси формалина, уксусной кислоты и этанола. Помимо этого после сбора грибов на 30 участках, известных высоким урожаем трюфелей, были отобраны образцы почвы на глубине 10 см: на 2 участках в субгумидной зоне, на 2 в менее аридной зоне с умеренной зимой, на 2 в менее аридной зоне с умеренной зимой, на 12 в среднеаридной зоне с холодной зимой, на 6 в аридной зоне и на 6 в гипераридной зоне. Отбор почвы проводился путём объединения образцов из 5 биоклиматических зон на каждом участке.

Климатические данные за период с 1986-1987 по 2015-2016 гг. были собраны на различных метеорологических станциях в провинциях Алжира: станция Национального управления метеорологии (ONM), Гидрометеорологического института по подготовке кадров и исследований (I.N.F.R), Национального института почв, ирригации и дренажа (INSID) и Национального агентства гидроресурсов (INRH).

Анализ образцов. Филогенетический анализ с использованием последовательностей внутренних спейсеров ДНК (ITS) и 28S рибосомной ДНК прежде уже проводился для нескольких видов *Terfezia*, *Tirmania* и *Pisoa* из данной коллекции (Zitouni-Haouar et al., 2015, 2018). Однако макроморфологические характеристики, такие как размер, цвет, глеба, толщина перидия, были изучены на свежих образцах. Форму и размеры асков и аскоспор определяли на увлажненных срезах заранее высушенных плодовых тел с помощью реактива Мельцера и наблюдали под микроскопом Olympus CX22. Орнаментацию аскоспор изучали и фотографировали с помощью растрового электронного микроскопа.

Почвенные образцы высушивали при комнатной температуре и просеивали через сито с размером ячеек 2 мм. Физико-химический анализ почвы проводили в региональных лабораториях Национального института почв, ирригации и дренажа в Алжире (г. Оран, г. Мостаганем, г. Алжир, г. Матмар-Релизан, г. Тиарет, г. Аддрар, г. Бешар). Статистический анализ почвы проводили с использованием программного обеспечения SPSS 23.0. Данные анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA. Для определения статистической значимости различий ($p < 0.05$) между средними значениями применялся критерий Тьюки.

Образцы корней из корневых систем каждого вида *Helianthemum* spp. промывали водопроводной водой, обрабатывали по методу J.M. Philips и D.S. Nauman (1970), а затем окрашивали 0.05% раствором трипанового синего (с фенолом) в лактофеноле. В каждой системе колонизацию грибами исследовали с помощью световой микроскопии на 30 фрагментах корней длиной 1 см.

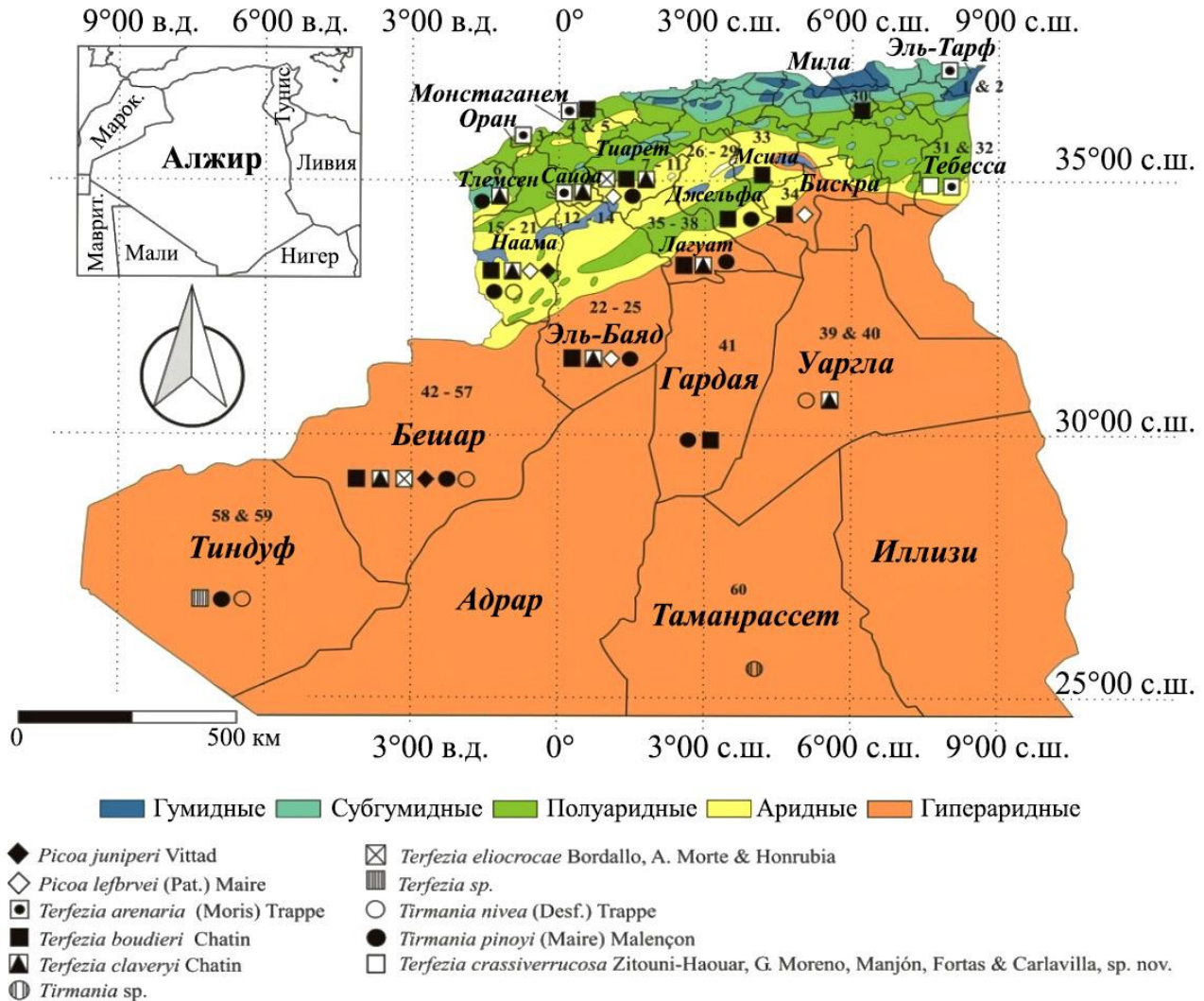


Рис. 1. Распространение видов пустынных трюфелей в разных биоклиматических районах Алжира (автор рисунка – М. Бумедьен Бутарф из Университета Оран-2). Условные обозначения: 1 – Мридима, 2 – национальный парк Эль-Кала, 3 – лес Мадей, 4 – донный лес Стдии, 5 – Харруба, 6 – Эль-Арика, 7 – Фараа, 8 – Бенхамел, 9 – Сиди Бу Зебудж, 10 – Бушуа, 11 – Сиди Буддудж, 12 – Аин Секуна, 13 – Джебел Бен Кадур, 14 – Зеригет, 15 – Тют, 16 – Мекалис, 17 – Оулалак, 18 – Мекерия, 19 – Мекман Бен Амар, 20 – Эйн Бен Келлил, 21 – Фортхасса, 22 – Боутуб, 23 – Мосбах, 24 – Бордж Эль-Мэй, 25 – Кеф Эль-Ахмар, 26 – Муджбара, 27 – Чареф, 28 – Хасси Бахбах, 29 – Эль-Абиод Сиди шейх, 30 – Сиди Калифа, 31 – Хаммамет, 32 – Черия, 33 – Эйн Уграб (Джебел Месаад), 34 – Коль де Сфа, 35 – Афлу, 36 – Брида, 37 – Хадж Эль-Мечери, 38 – Эль-Бейда, 39 – Уэд М'ья, 40 – Уэд Рай, 41 – Эль-Голея, 42 – Лахмар, 43 – Бензирег, 44 – Урия (Мугель), 45 – Умшгаг (Мугель), 46 – Уэд Намос, 47 – Ум Ларджем (Бени Униф), 48 – Гарет сид эльхадж (Бени Униф), 49 – Бени Аббе, 50 – Игли, 51 – Талхат Лемхара (Табалбала), 52 – Бени Униф, 53 – Хасси Манда (Табалбала), 54 – Эль-Тауэз (Табалбала), 55 – Мартоума (Тагит), 56 – Мтилик (Тагит), 57 – Уэд Даоура (Табалбала), 58 – Лакхаль, 59 – Ум Эль-Ассал, 60 – Уэд Турроумоут (Хоггар), 61 – Уэд Иссеменан (Хоггар).

Результаты и обсуждение

Распространение. Девять видов пустынных трюфелей произрастают на 61 участке в 19 провинциях Алжира с различными биоклиматическими зонами: субгумидной и полуаридной в прибрежных районах страны, аридной на степных равнинах Хоутс, гипераридной в Сахаре (табл. 1, рис. 1): *Terfezia Arenaria* (Moris) Trappe (1971), *T. boudieri* Chatin (1891), *T. claveryi* Chatin. (1891), *T. eliocrocae* Bordallo, Morte & Honrubia (Bordallo et al., 2013), впервые обнаруженный в Северной Африке, и *T. crassiverrucosa* Zitouni-Haouar, G. Moreno, Manjón, Fortas & Carlavilla (Zitouni-Haouar

et al., 2018), *Tirmania pinoyi* (Maire) Malençon. (1973), *Tirmania nivea* (Desf. Fr.) Trappe (1971) и два вида *Picoa* (Lineage II = *Picoa juniperi* Vittad., Lineage VI = *P. lefebvrei* (Pat.) = *Phaeanglum lefebvrei* (Pat.; Zitouni-Haouar et al., 2015).

Места обитания. В Алжире экосистемы, благоприятные для размножения трюфелей, обычно представляют собой небольшие русла вади и впадины с застойной дождевой водой. Однако они также были обнаружены в долинах, а иногда – на некоторых холмах, как, например, на участках № 13, 14, 44 и 45 (табл. 1, рис. 1). *Terfezia arenaria* собирают рядом с каменной розой (*Tuberaria guttata*) в экосистемах прибрежных лесов, редко – в менее аридных районах. *T. boudieri* растет рядом с *Helianthemum ledifolium* в экосистемах прибрежных лесов на северо-западе Алжира, а также рядом с *H. salicifolium*, *H. hirtum* и *H. lippii* в менее аридных и слабоаридных районах и рядом с *H. lippii* в Сахаре (табл. 1, рис. 1). *T. claveryi* растет рядом с *H. hirtum* или *H. lippii* в менее аридных районах, реже – рядом с *H. salicifolium*, *H. hirtum* и *H. lippii* в слабоаридных и рядом с *H. lippii* в Сахаре. *T. eliocrocae* и *T. crassiverrucosa* растут в таких же местообитаниях, что и *T. claveryi*, рядом с *H. hirtum* или *H. salicifolium* (Zitouni-Haouar et al., 2018). Два вида *Tirmania pinoyi* и *T. nivea*, как правило, обитают в районах Сахары рядом с *H. lippii*. Два вида *Picoa* sp. растут поодиночке или группами по 8-10 на глубине 2-5 см: *P. juniperi* – рядом с *H. lippii*, редко – в районе Сахары, *P. lefebvrei* – рядом с *H. salicifolium* и *H. hirtum* на равнинах Хоутс (табл. 1; рис. 1; Zitouni-Haouar et al., 2015).

Таблица 1. Данные о видах трюфелей, собранных в Алжире.

Вид трюфеля	№ участка	Растение-хозяин	Биоклиматическая зона
<i>Terfezia arenaria</i> (Moris) Trappe	1, 2	<i>Tuberaria guttata</i> (L. Foureau)	Субгумидная с умеренной зимой
	3		Полуаридная с умеренной зимой
	13, 14, 31, 32		Менее аридная с холодной зимой
<i>Terfezia boudieri</i> Chatin	30	<i>Helianthemum hirtum</i> (L.) Mill.	Менее аридная с холодной зимой
	4, 5	<i>H. ledifolium</i> (L.) Mill.	Полуаридная с умеренной зимой
	15	<i>Helianthemum</i> sp.	Малоаридная
	22, 23, 24, 25	<i>H. lippii</i> (L.) Dum., <i>H. hirtum</i>	Менее аридная с холодной зимой
	7, 8, 9, 10, 11	<i>H. hirtum</i> , <i>H. salicifolium</i> (L.) Mill.	
	26, 27, 28	<i>H. hirtum</i>	
	33, 34	<i>Helianthemum</i> sp.	Малоаридная Сахарская или пустынная
	35, 36, 37, 38	<i>H. lippii</i>	
57			
<i>Terfezia claveryi</i> Chatin	6		Менее аридная с умеренной зимой
	7, 8, 9, 10, 11	<i>H. hirtum</i>	Менее аридная с холодной зимой
	12	<i>H. salicifolium</i>	
	15	<i>H. hirtum</i>	Малоаридная
	16, 17, 18, 19 20, 21	<i>Helianthemum</i> sp.	
	22, 23, 24, 25, 35, 36, 37, 38	<i>H. lippii</i> , <i>H. hirtum</i>	
	39, 40	<i>Helianthemum</i> sp.	Сахарская
50, 51, 53	<i>H. lippii</i>		
<i>Terfezia eliocrocae</i> Bordallo, Morte & Honrubia	49	<i>H. lippii</i>	Менее аридная с холодной зимой
	10	<i>H. hirtum</i> , <i>H. salicifolium</i>	

Продолжение таблицы 1.

Вид трюфеля	№ участка	Растение-хозяин	Биоклиматическая зона
<i>Terfezia crassiverrucosa</i> Zitouni-Haouar, G. Moreno, Manjón, Fortas & Carlavilla, sp. nov	31, 32	<i>H. hirtum</i> , <i>H. salicifolium</i>	–
<i>Tirmania pinoyi</i> (Maire) Malençon	6	<i>H. lippii</i>	Менее аридная с умеренной зимой
	16, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25	<i>H. lippii</i> , <i>H. hirtum</i>	Менее аридная с холодной зимой
<i>Tirmania pinoyi</i> (Maire) Malençon	29	<i>H. lippii</i>	Менее аридная с холодной зимой
	35, 36, 37, 38	<i>Helianthemum</i> sp.	Малоаридная
	8, 7	<i>H. hirtum</i>	Менее аридная с холодной зимой
	41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 52, 55, 56, 51, 53, 54, 57, 58, 59	<i>H. lippii</i>	Сахарская
<i>Tirmania nivea</i> (Desf.; Fr.) Trappe	39, 40, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 52, 55, 56, 51, 53, 54, 57, 58, 59, 60, 61	<i>H. lippii</i>	Сахарская
<i>Picoa juniperi</i> Vittad.	53		
<i>Picoa lefebvrei</i> (Pat.) = <i>Phaeangium lefebvrei</i> (Pat.)	8, 11	<i>H. hirtum</i> , <i>H. salicifolium</i>	Менее аридная с холодной зимой
	34		Малоаридная
	16, 17, 18, 19, 20, 21	<i>H. lippii</i>	Менее аридная с холодной зимой

Климатические параметры. Для развития пустынных трюфелей необходимы особые условия в течение всего жизненного цикла: благоприятная температура и достаточное количество осадков. Данные по климату фиксировались ежегодно в течение 30 лет за период 1986-2016 гг. на метеорологических станциях. *Terfezia arenaria* произрастает рядом с *T. guttata* в субгумидных биоклиматических зонах с мягким влажным климатом зимой, средней температурой +11.5°C в январе и +25.5°C в августе. Для их плодоношения необходимо общее количество осадков 350-400 мм, выпадающих с сентября по апрель. Эти трюфели собирают в апреле-мае, как правило, в небольших количествах, поскольку данные участки более влажные, чем прочие, на которых плодоносят трюфели.

Terfezia boudieri растёт рядом с *H. ledifolium* в полуаридном климате на северо-западном побережье страны, для его развития требуется общее количество осадков 430-465 мм, выпадающих с сентября по апрель (Fortas et al., 2022). Большинство видов пустынных трюфелей (*Terfezia*, *Tirmania*, *Picoa*; табл. 1, рис. 1) произрастают в менее аридных районах на степных равнинах с небольшими и нерегулярными осадками (200-400 мм/год), где температура часто опускается ниже 0°C зимой и превышает +30-40°C летом. Общее количество осадков в течение сезона их плодоношения колеблется от года к году от 250 до 275 мм, в исключительных случаях – от 320 до 350 мм (рис. 2а).

Плодоношение трюфеля тесно связано с общим количеством осадков и их ежемесячным распределением с сентября по март, а также с микоризной связью грибов с растением-хозяином. Дожди в сентябре не оказывали бы благоприятного влияния, особенно в периоды засухи, если бы в октябре/ноябре за ними не приходили ливни. Так было в 1986-1987 и 2012-2013 гг. (рис. 2б), когда достаточное количество осадков (321 и 274 мм) с сентября по март (количество осадков в октябре-ноябре – 80-96 мм), обеспечило плодоношение трюфеля и, соответственно, его последующий сбор в апреле. И, напротив, в 1987-1988 и 2013-2014 гг. плодоношение не наблюдалось, т.к. количество осадков было низким (105 и 82 мм; в октябре-ноябре – 18-34 мм). Средняя температура в период плодоношения составляла +22.5°C в сентябре, +13°C в ноябре-декабре и +19°C в марте-апреле (рис. 2с).

Некоторые виды трюфелей (табл. 1, рис. 1) обитают как в предсахарских, так и в гипераридных (сахарских) районах. К югу от Сахары общее количество осадков в период их плодоношения варьирует от 130 до 245 мм и распределяется с сентября по март (в октябре-ноябре – 90-100 мм, в исключительных случаях – >100 мм), тогда как в гипераридных районах оно крайне неравномерно из года в год (рис. 3а).

В 1993-1994 и 2008-2009 гг. (рис. 3б) общее количество осадков (177 и 222 мм) и их количество в октябре-ноябре (114.5-163 мм) обеспечили благоприятные условия для плодоношения и последующего сбора трюфелей в марте-апреле. Однако в 1992-1993 и 2007-2008 гг. плодоношение не наблюдалось, т.к. количество осадков было низким (91 и 56 мм), а в октябре-ноябре и вовсе составило 3-19 мм. Средняя температура в период вегетации, также необходимая для развития растений-хозяев, составила +29°C в сентябре, +16.5°C в октябре-ноябре и +30°C в марте-апреле (рис. 3с). В районах Сахары *Tirmania* spp. обычно собирают в декабре-январе в больших количествах в очень дождливые сезоны, например, в 2014-2015 гг., когда общее количество осадков составило 236 мм, плодоношение трюфелей было настолько массовым, что их сбор продолжался с января по апрель.



Рис. 2. Изменение осадков и температуры в сезоны плодоношения трюфелей на равнине Хоутс (аридные районы): а) – общего количества осадков с 1986-1987 по 2014-2015 гг., б) – ежемесячного количества осадков, в) – температуры за 4 вегетационных сезона 1986-1987, 1987-1988, 2012-2013 и 2013-2014 гг.

Характеристики пустынных почв. Анализ почв показал, что на исследуемых участках они неоднородны за счет собственного биоклимата (табл. 2, рис. 4). Дисперсионный анализ ANOVA выявил, что большинство их характеристик значительно варьирует, в частности, мелкий и крупный ил ($p < 0.05$), мелкий песок и Mg^{++} ($p < 0.01$), общий азот ($p < 0.001$), $pH(H_2O)$, общий углерод, общее соотношение углерода и $CaCO_3$ ($p < 0.0001$). Показатели крупноглинистой фракции, органического вещества, электропроводности, Ca^{++} , K^+ и P оказались незначимы.

Статистический анализ с использованием пост-хок теста Тьюки выявил различия в характеристиках почв. Согласно текстурному треугольнику Ферре, почвы с разных участков были в основном супесчаными (Schoeneberger et al., 2012). Они не засолены и имеют низкую электропроводность – от 0.23 ± 0.02 до 0.8 ± 0.08 мСм/см. В прибрежных районах с субгумидным биоклиматом для местообитаний *Terfezia arenaria* характерна кислая почва ($pH = 6.2 \pm 0.52$), с очень низким содержанием карбоната кальция $CaCO_3$ ($0.0023 \pm 0.0024\%$), высоким содержанием органического вещества ($1.12 \pm 0.8\%$) и азота ($2.5 \pm 1.42\%$) и низким содержанием фосфора (34 ± 30.2 ppm). В полуаридных и менее аридных районах местообитания трюфеля характеризуются щелочными почвами ($pH =$ от 7.8 ± 0.53 до 8.8 ± 0.00), высоким содержанием органического вещества (от 1.42 ± 2.3 до $3.4 \pm 0.00\%$) и $CaCO_3$ (от 18.5 ± 6.7 до $38.4 \pm 0.00\%$) и низким – фосфора (от 25 ± 0.03 до 111.2 ± 101.7 ppm). Слабоаридные и сахарские (гипераридные) местообитания характеризуются щелочными почвами ($pH =$ от 8.3 ± 0.5 до 8.4 ± 0.3), умеренным содержанием $CaCO_3$ (от 10.4 ± 8.3 до $12.4 \pm 7.6\%$), низким – органического вещества (от 0.06 ± 0.03 до $0.8 \pm 1.2\%$), азота (от 0.2 ± 0.13 до $0.7 \pm 0.4\%$) и фосфора (о 38.8 ± 33.4 до 64.0 ± 6.0 ppm).

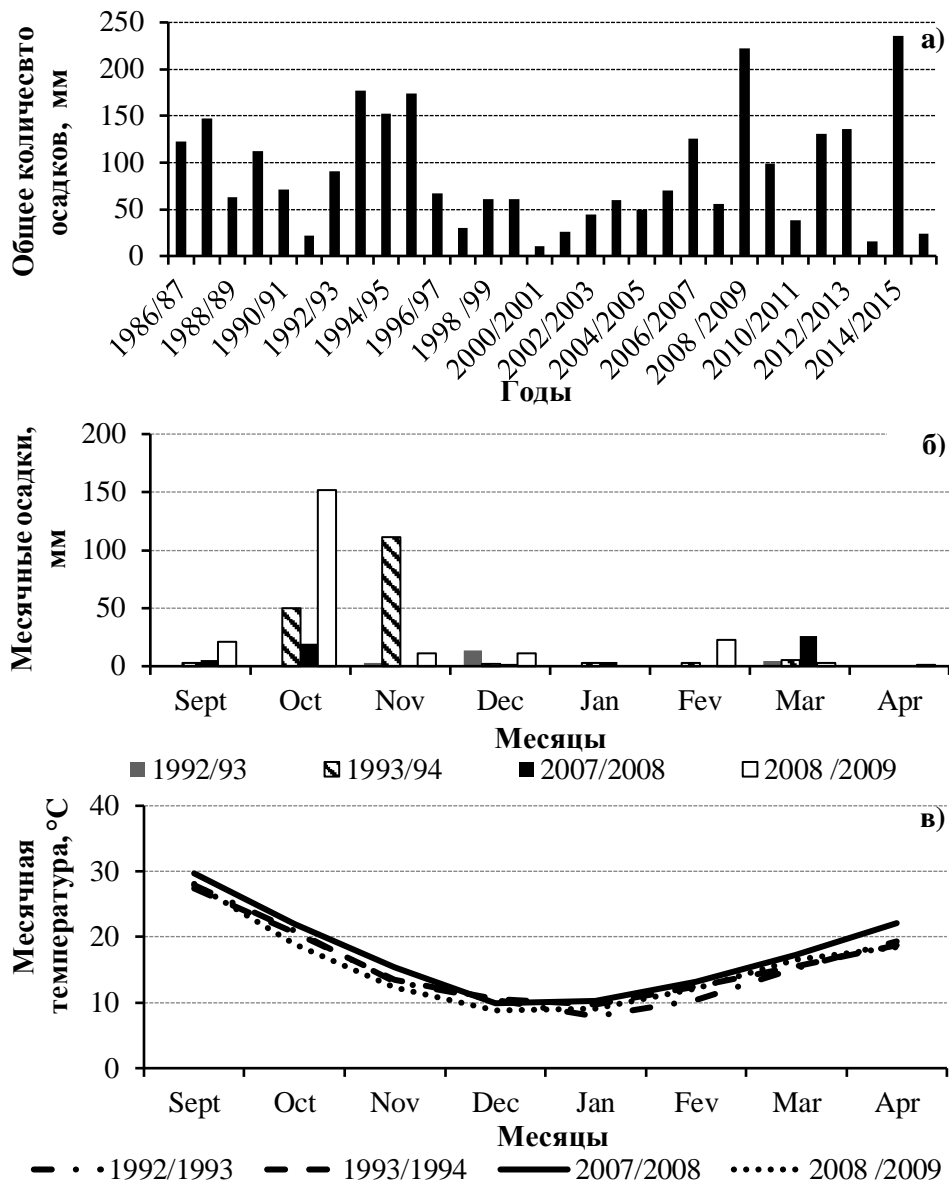


Рис. 3. Изменение осадков и температуры в сезоны плодоношения трюфелей на участке в Сахаре: а) – общего количества осадков с 1986-1987 по 2014-2015 гг., б) – ежемесячного количества осадков, в) – температуры в течение 4 вегетационных сезонов 1992-1993, 1993-1994, 2007-2008 и 2008-2009 гг.

Растения-хозяева – это третий основной фактор географического распространения трюфелей (табл. 1). В условиях субгумидного биоклимата и на кислых супесчаных почвах *Tuberaria guttata* (L. Foureau) в ассоциации с *T. arenaria* образует эктомикоризу без оболочки (мантии), а гифы внедряются между клетками коры, образуя сеть Гартига. В аридном, полуаридном и гипераридном биоклимате и на щелочной песчаной почве *Helianthemum ledifolium* (L.) Mill., *H. salicifolium* (L.) Mill., *H. lippii* (L.) Dum. и *H. hirtum* (L.) Mill. в ассоциации с видами *Terfezia*, *Tirmania* и *Picoa* (табл. 1) также образуют эндомикоризу без оболочки, а гифы проникают в корковые клетки корней, где сворачиваются кольцами, образуя «пелотоны» (англ. «pelotons»). При этом главный корень трюфелями не колонизируется.

Полевые исследования позволили впервые нанести на карту 61 местонахождение пустынного трюфеля и его растений-хозяев *Helianthemum* spp.: 9 видов из родов *Terfezia* (*T. arenaria*, *T. boudieri*, *T. claveryi*, *T. eliocrocae*, *T. crassiverrucosa*), 2 – из рода *Tirmania* (*T. pinoyi*, *T. nivea*) и 2 – из рода *Picoa* (Lineage II = *P. juniperi*, Lineage VI = *P. lefebvrei*).

Таблица 2. Средние значения (\pm стандартное отклонение) физико-химических анализов почв на участках произрастания пустынных трюфелей в разных биоклиматических зонах; согласно тесту Тьюки, средние значения в одном столбце, но с разными буквами значительно отличаются друг от друга ($p < 0.05$).

Почвы / Показатель	Суб-гумидная	Полу-аридная с умеренной зимой	Менее аридная с умеренной зимой	Менее аридная с холодной зимой	Слабо-аридная	Гипер-аридная	ANOVA
Глина < 2 мкм (%)	н/д*	4.012 \pm 0.00	4.28 \pm 3.32	7.92 \pm 6.3	5.11 \pm 08	6.54 \pm 1.59	0.725ns**
Мелкий ил (%)	н/д	19.03 \pm 0.00	4.98 \pm 1.64	13.40 \pm 6.46	7.98 \pm 4.65	13.52 \pm 8.00	3.046***
Крупный ил (%)	н/д	12.07 \pm 0.00	ND	7.59 \pm 3.09	11.6 \pm 1.57	н/д	4.87***
Мелкий песок (%)	н/д	5.01 \pm 0.00	70.13 \pm 1.17	50.98 \pm 9.17	6.09 \pm 22.81	79.93 \pm 8.68	5.80****
Крупный песок (%)	н/д	26.02 \pm 0.00	20.60 \pm 0.50	20.26 \pm 7.96	31.16 \pm 6.84	н/д	2.39ns
pH	6.18 \pm 0.52a	8.8 \pm 0.00b	8.11 \pm 0.26b	7.87 \pm 0.53b	8.32 \pm 0.53b	8.41 \pm 0.25b	20.09 *****
Органическое вещество (%)	1.12 \pm 0.79a	3.37 \pm 0.00a	1.93 \pm 1.4a	1.42 \pm 2.27a	0.80 \pm 1.16a	0.06 \pm 0.03a	1.44ns
Общий азот (%)	2.50 \pm 1.42	н/д	0.055 \pm 0.0325	0.218 \pm 0.21	0.23 \pm 0.17	0.38 \pm 0.125	8.588 *****
Общий углерод (%)	н/д	1.96 \pm 0.00	2.64 \pm 0.97	0.98 \pm 0.61	0.152 \pm 0.13	0.039 \pm 0.029	15.01 *****
Углерод/азот	н/д	н/д	17.78 \pm 1.42	9.69 \pm 0.44	н/д	7.3 \pm 0.10	123.23 *****
Электропроводимость (S/cm)	0.23 \pm 0.02a	0.42 \pm 0.00ab	0.53 \pm 0.23ab	0.46 \pm 0.29ab	0.53 \pm 0.28ab	0.76 \pm 0.077bc	2.72ns
Общий CaCO ₃ (%)	0.0023 \pm 0.002a	38.4 \pm 0.00b	н/д	18.49 \pm 6.67ec	12.34 \pm 7.60ae	10.39 \pm 8.27ae	15.04 *****
Ca ⁺⁺ (ppm)	н/д	140 \pm 0	н/д	257.2 \pm 205.6	226.6 \pm 16	282.6 \pm 20.6	9.8 ns
Mg ⁺⁺ (ppm)	3.48 \pm 3.72	н/д	н/д	36.67 \pm 22.56	131.04 \pm 78.48	12.12 \pm 2.88	109.56****
K ⁺ (ppm)	113.49 \pm 112.3	н/д	н/д	52.26 \pm 110.76	55.77 \pm 35.1	0.663 \pm 0.156	34.32 ns
P (ppm)	33.9 \pm 30.20ac	111.2 \pm 101.6a	50.05 \pm 49.9ac	25 \pm 0.033ac	38.75 \pm 33.3bc	64.0 \pm 6.0ac	2.68ns

Примечания к таблице 2: н/д* – нет данных, ns** – показатель незначим, *** – $p < 0.05$, **** – $p < 0.01$, ***** – $p < 0.001$, ***** – $p < 0.0001$.

Terfezia arenaria, связанный с *Tuberaria guttata*, распространен на прибрежных субгумидных участках, *T. boudieri*, связанный с *Helianthemum* spp., – на полуаридных прибрежных и на менее аридных участках, *T. claveryi*, *Tirmania pinoyi*, *T. nivea* и две ксеротермофильные линии *Picoa* – на аридных и гипераридных участках рядом с *H. hirtum* и *H. lippii*. *Tirmania pinoyi* и *T. nivea*, преобладающие в гипераридных районах, связаны в основном с *H. lippii*. После изучения биогеографических и филогенетических связей между различными линиями рода *Picoa* (Zitouni-Naouar et al., 2015) мы предположили, что экологические характеристики и растений-хозяев рода *Helianthemum*, а вовсе не морфологические критерии, – наиболее четкие признаки, помогающие различить 2 линии *Picoa*. Аналогичное распространение пустынных трюфелей уже было описано в литературе (Alsheikh, Trappe, 1983; Kagan-Zur, Roth-Bejerano, 2008; Bordallo et al., 2013; Chevalier, 2014; Khabar, 2014; Bouzadi et al., 2017).

Хотя некоторые виды пустынных трюфелей произрастают в Южной Европе, большинство из них все же процветает в аридных и гипераридных экосистемах Северной Африки, Ближнего Востока

и Аравийского полуострова. В особенности североафриканские страны имеют благоприятные биотопы для распространения и плодоношения трюфелей (Chatin, 1891a, b).



Рис. 4. Диаграмма гранулометрического состава почв в местах произрастания пустынных трюфелей в различных биоклиматических зонах. Условные обозначения: НА – гипераридная или сахарная, SA – полуаридная, IF – малоаридная, Macw – менее аридная с холодной зимой, Matw – менее аридная с умеренной зимой.

Для роста трюфельной аскоматы необходимы дожди с сентября по апрель с максимумом в октябре-ноябре. Хотя количество осадков значительно варьирует из года в год, их общее количество в период плодоношения колеблется в пределах 350-450 мм в прибрежных районах с субгумидным или полуаридным биоклиматом, в пределах 250-275 мм (редко – 320-350 мм) на степных равнинах Хоутс и выше 100 мм (170-235 мм) в Сахаре. Небольшие и нерегулярные осадки осенью влияют на жизненный цикл гриба и, следовательно, на его плодоношение. В аридных и сахарских районах средняя температура в период плодоношения составляет +22.5 и +29°C в сентябре, +13 и +16.5°C в октябре-ноябре и около +20°C в марте-апреле. Осенние осадки запускают цикл роста, а весенние осадки слабой интенсивности – созревание аскомат, которые обильно поглощают воду через мицелий, быстро увеличиваясь в размерах и вызывая вздутие и растрескивание поверхности почвы вблизи растений-хозяев после непродолжительной засухи, что и помогает обнаружить их присутствие.

Аналогичные результаты по распределению осадков во время сезона плодоношения трюфелей и их периодичности были получены в Алжире (Chafi et al., 2004; Bradai et al., 2015; Fortas et al., 2022) и других странах (Alsheikh, Trappe, 1983; Kagan-Zur, Roth-Bejerano, 2008; Morte et al., 2010), указывая, что это существенно влияет на их урожайность (Andrino et al., 2019).

Terfezia arenaria, связанный с *T. guttata*, является экологически обособленным видом, который приспособлен к кислым супесчаным почвам. Также его собирали на кислых почвах в Алжире (Dafri, Beddiar, 2017a) и в Европе (Janex-Favre et al., 1988; Diez et al., 2002). В аридных и сахарских районах большинство трюфелей произрастает на супесчаных, умеренно карбонатных, слегка щелочных почвах с относительно низким содержанием органического вещества. Похожие характеристики трюфельных почв были описаны у E. Bonifacio и A. Morte (2014) и у M. Bouzadi с соавторами (2017).

Terfezia, *Tirmania* и *Picoa* spp. в Алжире в основном связаны с одним родом растения-хозяина – *Helianthemum* spp. По данным R. Molina с соавторами (1992), такая узкая природная специфичность характерна не только для некоторых видов микоризных грибов, но и для некоторых растений, склонных к выраженному партикуляризму. Специализация растения-хозяина и pH почвы могут играть важную роль в характере распространения видов трюфеля (Diez et al., 2002). *T. arenaria*, связанный с *T. guttata*, в природных условиях образует эктомикоризу без оболочки, однако в экспериментальных условиях оболочка появляется (Dafri, Beddiar, 2017b).

В Алжире *Helianthemum* spp. образуют эндомикоризу с *Terfezia*, *Tirmania* и *Picoa* spp. на карбонатных супесчаных почвах. Такая эндомикоризная морфология также наблюдалась в экспериментальных условиях у корней других видов *Helianthemum* spp., засеянных *Terfezia* spp. (Slama et al., 2010; Zitouni-Haouar et al., 2014). Различные типы микоризы *Helianthemum* spp.,

ассоциированные с видами *Terfezia* и *Tirmania* в естественных или экспериментальных условиях, описаны в научной литературе (Alsheikh, 1984; Chevalier et al., 1984; Dexheimer et al., 1985; Navarro-Ródenas et al., 2013; Roth-Bejerano et al., 2014). По мнению некоторых исследователей, с *Terfezia* и *Tirmania* spp. связаны и другие типичные степные растения Северной Африки: *Plantago albicans* L., *Artemisia herba alba* Asso (Duggar, Pinoy, 1907; Maire, Werner, 1937; Malençon, 1973), *Atractylis serratuloïdes* Sieb. ex Cass. & Endl. (Duggar, Pinoy, 1906-1907), *Erodium* sp. (Maire, 1907). Однако мы не находили трюфели вблизи этих растений.

Результаты наших полевых исследований также были подтверждены местными кочевниками и сезонными грибниками. По-видимому, в естественных условиях морфология микоризы (эктомикориза, эндомикориза) между видами трюфелей и *Helianthemum* spp. зависит от некоторых абиотических факторов. По мнению P. Ozenda (2004), морфология и физиология растений-хозяев адаптированы к суровым климатическим условиям, особенно в аридных и гипераридных районах, а их эндомикоризная ассоциация с трюфелями позволяет им выживать в суровом климате экстремальных экосистем. В работе G. Malençon (1973) предположено, что экстремальные условия обитания *Terfezia* и других подземных грибов в Северной Африке требуют адаптации для последующего выживания. Высокие температуры воздуха и почв, а также 4-6-месячная засуха серьезно ограничивают рост и выживаемость мицелия. Поэтому трюфели выживают, образуя микоризу с однолетними и многолетними видами *Cistaceae*. Однако отношения окружающей среды и морфологии микоризы сложны. Некоторые исследователи связывают различия в строении микоризы с уровнями фосфора (Fortas, Chevalier, 1992), железа или нитратов (Kagan-Zur et al., 2008), с влиянием ауксина и фосфата на корни (Zaretsky et al., 2006) и с развитием гиф в условиях засухи (Navarro-Ródenas et al., 2013). Другие авторы называют биотические факторы, например, виды грибов (Chevalier et al., 1984; Dexheimer et al., 1985), виды растений-хозяев (Kovács et al., 2003) и геномы трюфелей (Marqués-Gálvez et al., 2020).

Выводы

Девять видов пустынных трюфелей из родов *Terfezia*, *Tirmania* и *Picoa* произрастают в различных биоклиматических зонах Алжир: в субгумидных и полуаридных в прибрежной зоне, аридных на степных равнинах и в гипераридных в Сахаре. Изучение педоклиматических параметров показало, что плодоношение трюфелей просиходит нерегулярно, а не из года в год, и тесно связано с интенсивностью и распределением осадков, температурой и частотой гроз в период их плодоношения. Данные виды произрастают на супесчаных почвах, образуя эндомикоризу с естественными растениями-хозяевами видов *Helianthemum* spp. на карбонатных почвах и безмембранную эктомикоризу с видом *Tuberaria guttata* на кислых. Трюфели известны своей пищевой и экономической ценностью, однако их естественное произрастание в природе уязвимо к климатическим и антропогенным изменениям. Поэтому сохранение их растения-хозяина и защита их естественной среды обитания являются приоритетными задачами для предотвращения их исчезновения и для борьбы с опустыниванием.

Благодарности. Мы благодарим М. Бумедьена Бутарфа с кафедры геологии факультета Наук о Земле Университета Оран-2 (Алжир) за его помощь с визуальным изображением распространения пустынных трюфелей и составлением треугольника Ферре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Akyüz M., Kirbağ Gürhan Y.S., Bircan B. 2017. Evaluation of Soil Characteristics and Environmental Parameters of Arid-Semi Arid (Desert) Truffles from Eastern Turkey // Hacettepe Journal of Biology and Chemistry. Vol. 45. No. 3. P. 395-402.
- Alsheikh A.M., Trappe J.M. 1983. Desert Truffles: the Genus *Tirmania* // Transactions of the British Mycological Society. Vol. 81. No. 1. P. 83-90.
- Andrino A., Navarro-Ródenas A., Marqués-Gálvez J.E., Morte A. 2019. The Crop of Desert Truffle Depends on Agroclimatic Parameters during Two Key Annual Periods // Agronomy for Sustainable Development. P. 39-51.
- Awameh M.S., Alsheikh A.M. 1979. Laboratory and Field Study of Four Kinds of Truffle (Kamah). *Terfezia* and *Tirmania* species, for cultivation // Mushroom Science. Vol. 10. No. 2. P. 507-517.
- Bawadekji A., Abdelrazek M., Mridha M.A.U., Al Ali M. 2016. Importance of *Picoa* spp. as Desert Truffles Fungi // Journal of Pure and Applied Microbiology. Vol. 10. No. 1. P. 297-304.

- Bonifacio E., Morte A. 2014. Soil properties // Desert Truffles / Eds. V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano, Y. Sitrit, A. Morte. Springer Berlin Heidelberg. P. 57-67.
- Bordallo J.J., Rodriguez A., Muñoz-Mohedano J.M., Suz L.M., Honrubia M., Morte A. 2013. Morphological and Molecular Characterization of Five New *Terfezia* Species from the Iberian Peninsula // Mycotaxon. No. 124. P. 189-208.
- Bouzadi M., Grebenc T., Turunen O., Kraigher H., Taib H., Alafai A., Sbissi I., Assad M.E.H., Bedade D., Shamekh S. 2017. Characterization of Natural Habitats and Diversity of Libyan Desert Truffles // 3 Biotech. No. 7. P. 327-347.
- Bradai L., Bissati S., Chenchouni H. 2014. Desert truffles of the North Algerian Sahara: Diversity and Bioecology // Emirates Journal of Food and Agriculture. Vol. 26. No. 5. P. 429-439.
- Bradai L., Bissati S., Chenchouni H., Amrani K. 2015. Effects of Climate on the Productivity of Desert Truffles beneath Hyper-Arid Conditions // International Journal of Biometeorology. Vol. 59. No. 7. P. 907-915.
- Chafi M.E.H., Fortas Z. 1999. Les mycorhizes des plantes des zones arides algériennes // Bois et Forêts des Tropiques. No. 262. P. 77-79.
- Chafi M.E.H., Fortas Z., Bensoltane A. 2004. Bioclimatic Survey of the Terfez Zones of the South West of Algeria and Essay of the Inoculation of *Pinus halepensis* Mill. with *Tirmania pinoyi* // Egyptian Journal of Applied Science. No. 19. P. 88-100.
- Chatin A. 1891a. Contribution à l'histoire botanique de la truffe. Deuxième note: Terfâs ou truffes d'Afrique (et d'Arabie), genres *Terfezia* et *Tirmania*. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences. Sér. 3. No.112. P. 136-141.
- Chatin A. 1891b. Contribution à l'histoire naturelle de la truffe. II Terfas ou truffes d'Afrique et d'Arabie, genres *Terfezia* et *Tirmania* // Bulletin de la Société mycologique de France. No. 38. P. 54-64.
- Chevalier G., Rioussset L., Dexheimer J., Dupre C. 1984. Synthèse mycorhizienne entre *Terfezia leptoderma* Tul. et diverses Cistacées // Agronomie. No. 4. P. 210-211.
- Chevalier G. 2014. The European Desert Truffles // Desert Truffles / Eds. V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano, Y. Sitrit, A. Morte. Springer Berlin Heidelberg. P. 121-141.
- Dafri A., Beddiar A. 2017a. Desert Truffles from Northeastern Algerian Coastal Dunes: Ecology, Identification and Symbiosis // Journal of Fundamental and Applied Sciences. No. 9. P. 153-169.
- Dafri A., Beddiar A. 2017b. Morphological Characterisation of the Mycorrhizal Symbiosis between *Tuberaria guttata* (L.) Fourr. and *Terfezia arenaria* (Moris)Trappe // Symbiosis. No. 75. P. 149-154.
- Dexheimer J., Gerard J., Leduc J.P., Chevalier G. 1985. Etude ultrastructurale comparée des associations symbiotiques mycorhiziennes *Helianthemum salicifolium*-*Terfezia claveryi* et *Helianthemum salicifolium*-*Terfezia leptoderma* // Canadian Journal of Botany. No. 63. P. 582-591.
- Dib-Bellahouel S., Fortas Z. 2014. Activity of the Desert Truffle *Terfezia boudieri* Chatin against Associated Microflora // African Journal of Microbiology Research. Vol. 8. No. 32. P. 3008-3016.
- Dib S., Fortas Z. 2019. Inoculation with Desert Truffles Increases Growth of the Forest Seedlings *Quercus ilex* L. and *Pinus halepensis* M. // Asian Journal of Microbiology, Biotechnology & Environmental Sciences. Vol. 21. No. 4. P. 907-914.
- Dib S., Fortas Z. 2020. The Desert Truffle *Terfezia claveryi* Chatin Improves the Growth of Aleppo Pine in Axenic Conditions // Asian Journal of Microbiology, Biotechnology & Environmental Sciences. Vol. 22. No. 2. P. 239-242.
- Diez J., Manjon J.L., Martin F. 2002. Molecular Phylogeny of the Mycorrhizal Desert Truffles (*Terfezia* and *Tirmania*), Host Specificity and Edaphic Tolerance // Mycologia. Vol. 94. No. 2. P. 247-259.
- Fortas Z., Chevalier G. 1992. Effet des conditions de culture sur la mycorhization de l'*Helianthemum guttatum* par trois espèces de terfez des genres *Terfezia* et *Tirmania* d'Algérie // Canadian Journal of Botany. Vol. 70. No. 12. P. 2453-2460.
- Fortas Z., Aibeche Ch., Dib-Bellahouel S. 2022. Characterization of a Rare Habitat of *Terfezia boudieri* Chatin in the coastal dunes of northwestern Algeria // South Asian Journal of Experimental Biology. Vol. 12. No. 5. P. 651-660.
- Hashem A., Alqarawi A.A., Shah M.A., Wirth S., Egamberdieva D., Tabassum B., Abd-Allah E.F. 2018. Desert Truffles in Saudi Arabia: Diversity, Ecology and Conservation, Microbial Resource Conservation // Soil Biology 54 / Eds. S.K. Sharma, A. Varma. Springer International Publishing AG part of Springer Nature. P. 353-368.
- Janex-Favre M.C., Parguey-Leduc A., Rioussset L. 1988. L'ascocarpe hypogé d'une terfez française (*Terfezia leptoderma* Tul., Tubérales, Discomycètes) // Société botanique et mycologique de France. Vol. 104. No. 3. P. 145-178.
- Kagan-Zur V., Akyuz M. 2014. Asian Mediterranean desert truffles // Desert Truffles / Eds. V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano, Y. Sitrit, A. Morte. Springer Berlin Heidelberg. P. 159-171.
- Kagan-Zur V., Roth-Bejerano N. 2008. Desert truffles // Fungi. Vol. 1. No. 3. P. 32-37.
- Khabar L. 2014. Truffles in Mediterranean Basin: North Africa // Desert Truffles / Eds. V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano, Y. Sitrit, A. Morte. Springer Berlin Heidelberg. P. 143-158.
- Kovács G.M., Vagvolgyi C., Oberwinkler F. 2003. In vitro interaction of the truffle *Terfezia terfezoïdes* with *Robinia pseudoacacia* and *Helianthemum ovatum* // Folia Microbiologica. Vol. 48. No. 3. P. 369-378.
- Le Houérou H.N. 1995. Bioclimatologie et Biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique: diversité biologique, développement durable et désertisation // Options méditerranéennes série B recherches et études. No. 10. P. 1-396.
- Maire R. 1907. Contribution à l'étude de la flore mycologique de l'Afrique du Nord // Bulletin de Société Botanique de France. Session de 1906. Vol. 53. P. 180-215.

- Maire R., Werner R.G. 1937. Fungi maroccani. Catalogue raisonné des champignons connus jusqu'ici au Maroc // Mémoires de la Société des Sciences Naturelles du Maroc. Vol. 45. P. 1-147.
- Malençon G. 1973. Champignons hypogés du nord de l'Afrique -I- Ascomycetes // Persoonia. Vol. 7. No. 2. P. 261-288.
- Marqués-Gálvez J.E., Miyauchi S., Paolucci F., Navarro-Rodenas A., Arenas F., Pérez-Gilbert M., Morin E., Auer L., Barry K.W., Kuo A., Grigoriev I. V., Martin F.M., Kohler A., Morte A. 2020. Desert Truffle Genomes Reveal Their Reproductive Modes and New Insights into Plant-Fungal Interaction and Ectendomycorrhizal Lifestyle // New Phytologist. Vol. 229. No. 5. P. 2917-3293.
- Medjerab A., Henia L. 2005. Régionalisation des pluies annuelles dans l'Algérie nord-occidentale // Revue Géographique de l'Est. Vol. 45. No. 2. P. 1-14.
- Molina R., Massicotte H.B., Trappe J.M. 1992. Ecological Role of Specificity Phenomena in Ectomycorrhizal Plant Communities: Potentials for Interplant Linkages and Guild Development // Mycorrhizas in Ecosystems / Eds. D.J. Read, D.H. Lewis, A.H. Fitter, I.J. Alexander. Oxon (UK) CAB International. P. 106-112.
- Morte A., Gutiérrez A., Honrubia M. 2008. Biotechnology and Cultivation of Desert Truffles // Mycorrhiza: Biology, Genetics, Novel Endophytes and Biotechnology. Varma. 3rd ed. Springer-Verlag Berlin/Heidelberg. P. 467-483.
- Morte A., Navarro-Rodenas A., Nicolas E. 2010. Physiological parameters of Desert Truffle Mycorrhizal *Helianthemum almeriense* Plants Cultivated in Orchards under Water Deficit Conditions // Symbiosis. Vol. 52. No. 2-3. P. 133-139.
- Navarro-Ródenas A., Bárzana G., Nicolás E., Carra A., Schubert A., Morte A. 2013. Expression Analysis of Aquaporins from Desert Truffle Mycorrhizal Symbiosis Reveals a Fine-Tuned Regulation under Drought // Molecular Plant-Microbe Interactions. Vol. 26. No. 9. P. 1068-1078.
- Navarro-Ródenas A., Berná L.M., Lozano-Carrillo C., Andrino A., Morte A. 2016. Beneficial Native Bacteria Improve Survival and Mycorrhization of Desert Truffle Mycorrhizal Plants in Nursery Conditions // Mycorrhiza. Vol. 26. No. 7. P. 769-779.
- Ozenda P. 2004. Flore et végétation du Sahara. 5th ed. Paris. 690 p.
- Philips J.M., Hayman D.S. 1970. Improved Procedure for Clearing Roots and Staining Parasitic and Vesicular-Arbuscular Mycorrhizal Fungi for Rapid Assessment of Infection // Transactions of the British Mycological Society. Vol. 55. No. 1. P. 158-161.
- Roth-Bejerano N., Livne D., Kagan-Zur V. 1990. Helianthemum-Terfezia Relations in Different Growth Media // New Phytologist. Vol. 114. No. 2. P. 235-238.
- Roth-Bejerano N., Navarro-Rodenas A., Gutierrez A. 2014. Types of Mycorrhizal Association, Desert Truffles / Eds. V. Kagan-Zur, N. Roth-Bejerano, Y. Sitrit, A. Morte. Springer Berlin Heidelberg. P. 69-79.
- Schoeneberger P.J., Wysocki D.A., Benham E.C., and Soil Survey Staff. 2012. Field Book for Describing and Sampling Soils. Version 3.0. Natural Resources Conservation Service, National Soil Center. Lincoln NE.
- Slama A., Fortas Z., Boudabous A., Neffati M. 2010. Cultivation of an Edible Desert Truffle (*Terfezia boudieri* Chatin) // African Journal of Microbiology Research. Vol. 4. No. 22. P. 2350-2356.
- Zaretsky M., Kagan-Zur V., Mills D., Roth-Bejerano N. 2006. Analysis of Mycorrhizal Associations Formed by *Cistus incanus* Transformed Root Clones with *Terfezia boudieri* isolates // Plant Cell Reports. Vol. 25. No. 1. P. 62-70.
- Zitouni-Haouar F.E.H., Alvarado P., Sbissi I., Boudabous A., Fortas Z., Moreno G., Manjón J.L., Gtari M. 2015. Contrasted Genetic Diversity, Relevance of Climate and Host Plants, and Comments on the Taxonomic Problems of the Genus *Picoa* (Pyronemataceae, Pezizales) // Plos One. Vol. 10. No. 9. P. e0138513.
- Zitouni-Haouar F.E.H., Fortas Z., Chevalier G. 2014. Morphological Characterization of Mycorrhizae Formed between Three *Terfezia* Species (Desert Truffles) and Several Cistaceae and Aleppo Pine // Mycorrhiza. Vol. 24. No. 5. P. 397-403.
- Zitouni-Haouar F.E.H., Carlavilla J.R., Moreno G., Manjón J.L., Fortas Z. 2018. Genetic Diversity of the Genus *Terfezia* (Pezizaceae, Pezizales): New Species and New Record from North Africa // Phytotaxa. Vol. 334. No. 2. P. 183-194.