

---

---

# СОДЕРЖАНИЕ

---

---

Том 56, номер 1, 2022

---

---

## ОБЗОРЫ И ДИСКУССИИ

Разнообразие видов в комплексе *Fusarium solani* (*Neocosmospora*)  
и их патогенность для растений и человека

Г. Д. Соколова, Н. И. Будынков, Е. Е. Целипанова, А. П. Глинушкин 3

---

## БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

Первая в России находка *Suillus glandulosus* (*Suillaceae*) из Магаданской области

Е. А. Звягина, Н. А. Сазанова 16

Новые сведения о базидиальных макромицетах Зейского заповедника

Н. А. Кочунова, Е. А. Ерофеева 22

Редкий средиземноморский вид *Xylaria putaminum* (*Xylariaceae*, *Ascomycota*):  
первая находка в Италии

А. Ла Роза, В. Агаменноне, А. Саутта, Э. Амбросио 31

Дополнения к биоте агарикоидных базидиомицетов (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*)  
национального парка “Югд ва” (республика Коми, Россия)

М. А. Паламарчук, Д. В. Кириллов 36

---

## ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Эффекты ассоциированных с миксомицетами бактерий при выращивании  
съедобного лекарственного гриба *Hericium erinaceus*

А. А. Широких, Д. В. Попыванов, И. Г. Широких 45

---

## ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Влияние фунгицида Колосаль на структуру популяции возбудителя  
бурой ржавчины пшеницы по признакам патогенности и чувствительности

М. С. Гвоздева, Г. В. Волкова 52

---

## ХРОНИКА

Памяти Игоря Васильевича Каратыгина (1941–2021) 64

---

## ADDENDA

“Новые для регионов Дальнего Востока России виды макромицетов. 2”:  
рисунки редких и интересных видов

Ю. А. Ребриев, А. В. Богачева, Х. Дж. Бекер, У. Эберхард, Н. А. Кочунова,  
Х. Котиранта, Е. С. Попов, Н. А. Сазанова, А. Г. Ширяев,  
О. С. Ширяева, Е. А. Звягина 68

---

Алфавитный указатель авторов тома 55, “Микология и фитопатология” 70

---

---

# Contents

---

---

Vol. 56, No. 1, 2022

---

---

## REVIEWS AND DISCUSSIONS

- Species diversity in *Fusarium solani* complex (*Neocosmospora*) and its pathogenicity for plants and animals  
*G. D. Sokolova, N. I. Budynkov, E. E. Tselipanova, A. P. Glinushkin* 3
- 

## BIODIVERSITY, TAXONOMY, ECOLOGY

- The first record of *Suillus glandulosus* (*Suillaceae*) in Russia from Magadan Region  
*E. A. Zvyagina, N. A. Sazanova* 16
- New data on basidiomycetes of the Zeysky Reserve  
*N. A. Kochunova, E. A. Erofeeva* 22
- Xylaria putaminum* (*Xylariaceae, Ascomycota*), a rare Mediterranean species: first record in Italy  
*A. La Rosa, V. Agamennone, A. Saitta, E. Ambrosio* 31
- Additions to the biota of agaricoid basidiomycetes (*Agaricomycetes, Basidiomycota*) of the Yugyd va National Park (Komi Republic, Russia)  
*M. A. Palamarchuk, D. V. Kirillov* 36
- 

## PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY, BIOTECHNOLOGY

- Effects of isolated from myxomycetes bacteria on the cultivation of the edible medicinal mushroom *Hericum erinaceus*  
*A. A. Shirokikh, D. V. Popyyanov, I. G. Shirokikh* 45
- 

## PHYTOPATHOGENIC FUNGI

- Influence of the Kolosal fungicide on the population structure of the wheat leaf rust pathogen by signs of pathogenicity and sensitivity  
*M. S. Gvozdeva, G. V. Volkova* 52
- 

## CHRONICLE

- In memoriam. Igor Vasilyevich Karatygin (1941–2021) 64
- 

## ADDENDA

- “New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 2”:  
drawings of rare and interesting species  
*Yu. A. Rebriev, A. V. Bogacheva, H. J. Beker, U. Eberhardt, N. A. Kochunova, H. Kotiranta, E. S. Popov, N. A. Sazanova, A. G. Shiryaev, O. S. Shiryaeva, E. A. Zvyagina* 68
- 

- Authors index (“Mycology and Phytopathology”, V. 55, 2021) 70
- 
-

УДК 57.022 : 57.065 : 616.98 : 661.01

## РАЗНООБРАЗИЕ ВИДОВ В КОМПЛЕКСЕ *FUSARIUM SOLANI* (*NEOCOSMOSPORA*) И ИХ ПАТОГЕННОСТЬ ДЛЯ РАСТЕНИЙ И ЧЕЛОВЕКА

© 2022 г. Г. Д. Соколова<sup>1,\*</sup>, Н. И. Будынков<sup>1,\*\*</sup>, Е. Е. Целипанова<sup>2,\*\*\*</sup>, А. П. Глинушкин<sup>1,\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, 143050 Большие Вяземы, Россия

<sup>2</sup>Московский областной научно-исследовательский клинический институт им. М.Ф. Владимирского, 129090 Москва, Россия

\*e-mail: gdsokolova@mail.ru

\*\*e-mail: oranzar@yandex.ru

\*\*\*e-mail: elena-tselip@yandex.ru

\*\*\*\*e-mail: glinale@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2021 г.

После доработки 15.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Комплекс видов *Fusarium solani* – многочисленная группа почвенных сапротрофов с широким адаптивным потенциалом, позволяющим грибам существовать в различных условиях и паразитировать на разных хозяевах. В обзоре проанализированы современные данные, касающиеся генетических особенностей видов из этого комплекса на примере *F. solani* f. sp. *pisi*, а также обобщены сведения о наиболее распространенных видах, патогенных как для растений, так и для человека. Рассмотрена повышенная устойчивость комплекса видов *F. solani* к большинству современных антифунгальных препаратов и потребность в новых средствах терапии фузариозов.

**Ключевые слова:** агенты микотических поражений человека, комплекс видов, устойчивость к антимикотикам, фитопатогены

DOI: 10.31857/S0026364822010123

### ВВЕДЕНИЕ

Первоначальное название *Fusarium solani* (Mart.) Sacc. относилось к патогену, вызывающему сухую гниль клубней картофеля (*Solanum tuberosum*). Впоследствии фитопатологи, находившие сходные по морфологии грибы в качестве возбудителей корневых гнилей у других растений, подразделили вид на несколько специализированных форм в зависимости от вида растения-хозяина. Изучая коллекции изолятов *F. solani* из США и Японии на способность к скрещиванию, Матуо и Снайдер (Matuo, Snyder, 1973) выявили семь типов скрещивающихся гетероталлических популяций (mating population, MP I–VII) с половой стадией *Hypomyces*, которая позднее была отнесена к *Nectria haematococca* (O'Donnell, 2000). При этом каждый из типов скрещивающихся популяций совпал с одной из специализированных форм. По сути это были отдельные биологические виды, и некоторое время в публикациях их обозначали как *N. haematococca* с соответствующим номером MP, или без номера, если тип спаривания не был установлен. Однако впоследствии от такого наименования отказались, и эту группу грибов стали обозначать как комплекс видов *Fusarium solani* (*F. solani* species complex, FSSC). В латинском двучленном наименовании вида пер-

вым словом, относящимся к роду гриба, остался *Fusarium*.

Развитие геномики открыло молекулярные инструменты для изучения разнообразия и классификации грибов в дополнение к изучению микроморфологических, генеративных и патогенных особенностей. Мультилокусное секвенирование (multilocus sequence analysis, MLSA) образцов *F. solani* из различных коллекций с установлением их молекулярных филогенетических взаимоотношений позволило обнаружить в комплексе *F. solani* множество филогенетических линий. Изоляты распределились по трем филогенетическим кладам, обозначенным как 1, 2 и 3 (O'Donnell, 2000; Zhang et al., 2006; O'Donnell et al., 2008). В первую и вторую клады попали фитопатогенные виды из Новой Зеландии и Южной Америки, соответственно. Впоследствии ко второй кладе были добавлены несколько почвенных изолятов из Шри-Ланки (Nalim et al., 2011).

Наиболее многочисленными оказались члены клады 3, куда вошли и специализированные формы *F. solani*, каждая из которых коррелировала с одной из филогенетических линий. Клада 3, первоначально насчитывающая около 20 филогенетических видов, включала не только патогенов растений, но и агентов микотических поражений человека (O'Donnell et al., 2008). С расширением

списка анализируемых образцов увеличивалось и количество выявляемых новых филогенетических видов (phylospecies), число которых к 2016 г. превысило 60 (Coleman, 2016). Большинство видов, не имевших названия, обозначалось номером, добавляемым к аббревиатуре FSSC, иногда к цифре прибавлялась буква, уточняющая гаплотип (O'Donnell et al., 2008). Возникла необходимость наименования и описания новых видов, упорядочения существующих названий с устранением дублирующих синонимов, создания коллекций типовых образцов каждого вида и пересмотра старых образцов, а также формирования доступной базы данных по накапливающейся геномной информации.

В процессе проведения такой работы потребовалось уточнить, в частности, какой из видов в комплексе *F. solani*, можно отнести к собственно *F. solani* s.str. Schroers et al. (2016) проанализировали культуральные характеристики изолятов патогена из пораженных клубней картофеля, отобранных в Германии и Словении в 2009 г. Основные морфологические признаки, а также характерные особенности поражения картофеля совпали с первым описанием агента подобного заболевания *Fusisporium solani*, впоследствии переименованного в *Fusarium solani*. Молекулярные филогенетические данные изолятов позволили отнести их к *F. solani* s.str. (FSSC 5). Кроме того, филогенетический анализ помог уточнить таксономический статус клинических изолятов, известных ранее как *Cylindrocarpon lichenicola* и *Acremonium falciforme*, и отнести их к комплексу *Fusarium solani*. Виды были переименованы в *F. lichenicola* (FSSC 16) и *F. falciforme* (FSSC 3 + 4), соответственно (Summerbell, Schroers, 2002).

Исторически сложилось так, что многие грибы, в том числе из рода *Fusarium*, имеют двойное название: одно относится к конидиальной (анаморфе), а другое к половой (телеоморфе) стадиям развития в жизненном цикле гриба. Для комплекса видов *F. solani*, название половой стадии менялось несколько раз. По мере накопления знаний эти грибы относили к *Hypomyces* (Snyder, Hansen, 1941), *Haematonectria haematococca* (Rossman et al., 1999), *Nectria haematococca* (O'Donnell, 2000), или *Neocosmospora* (Lombard et al., 2015). Неоднозначность названий грибов в публикациях приводит к разрозненной информации о них в базах данных, затрудняет сбор информации и общение специалистов, работающих в смежных областях и не всегда искушенных в тонкостях систематики грибов. Необходимость стандартизации номенклатуры грибов неоднократно рассматривалась на международных микологических форумах (Hawksworth, 2011; May et al., 2019). "Один гриб – одно название", так было сформулировано предложение, получившее наибольшую поддержку. В случае плеоморфных грибов с известными анаморфной и телеоморфной стадиями, предпочтение следовало

отдавать названию телеоморфы (Taylor, 2011; Wingfield et al., 2012).

Однако род *Fusarium* получил свое название от анаморфной стадии грибов, и это название издавна использовалось в качестве основного в многочисленных статьях, книгах, учебной и справочной литературе, а также материалах различных съездов, симпозиумов и конференций по микологии. Вошло в обиход и название заболеваний, вызываемых разными видами *Fusarium* – фузариозы. Созданы общедоступные и пополняемые вебсайты *Fusarium-ID* и *Fusarium MLST*, аккумулирующие информацию по молекулярной идентификации видов *Fusarium* (Geiser et al., 2004; O'Donnell et al., 2010, 2015; Park et al., 2011). Сложилось представление о границах рода *Fusarium* и подразделении его на комплексные виды (O'Donnell et al., 2013, 2015, 2020), которые могли различаться морфологией и названием телеоморфы.

Переход на телеоморфные родовые названия комплексных видов раскалывал традиционный род *Fusarium* на несколько родов (Summerell, 2019). Так, комплекс видов *Fusarium solani* было предложено рассматривать как отдельный род *Neocosmospora* (Lombard et al., 2015) по праву наиболее раннего упоминания названия телеоморфы (*Neocosmospora vasinfecta*, синоним *Fusarium neocosporiellum*) (Geiser et al., 2013).

Следуя такой логике образования названий, нидерландская группа исследователей, занимавшаяся наведением порядка в номенклатуре известных, а также наименованием новых филогенетических видов, опубликовала под родовым названием *Neocosmospora* около 60 видов из комплекса *F. solani* с подробным описанием и фотографиями морфологических особенностей многих из них (Lombard et al., 2015; Sandoval-Denis, Crous, 2018; Sandoval-Denis et al., 2019). Теперь под этим названием в базе данных Index Fungorum (2021) зарегистрировано более 90 видов *Neocosmospora*.

Терминологическое дробление традиционного рода *Fusarium* вызвало активные возражения сообщества фитопатологов, медицинских микологов, микотоксикологов (Geiser et al., 2013; O'Donnell et al., 2020). Да и сама идея выдвигания на первый план половой стадии развития гриба приветствуется не всеми (Kirschner, 2019). Телеоморфу не всегда легко обнаружить, и далеко не для всех видов она известна. В частности она не найдена у *F. solani* s.str. В анаморфной стадии развития гриба могут происходить не менее важные процессы генетической рекомбинации, вносящие свой вклад в популяционную вариативность генома. Благоприятным представляется предложение не спешить с переименованиями фузариев, пока не накопится достаточных обоснований в их необходимости и сообщество микологов не придет к консенсусу (de Hoog et al., 2015; Wiederhold, Gibas, 2018). В табл. 1 показано, как менялись названия

**Таблица 1.** Синонимы специализированных форм *Fusarium solani* с определенным типом спаривания (Matuo, Snyder, 1973)

Специализированная форма	Телеоморфа и тип спаривания (Matuo, Snyder, 1973)	Номер филогенетического вида (O'Donnell et al., 2008)	Название по телеоморфе <i>Neocosmospora</i> (Sandoval-Denis et al., 2019)
<i>Fusarium solani</i> f. sp. <i>cucurbitae</i> race 1, Snyd. et Hans.	<i>Nectria haematococca</i> MPI	FSSC 10	<i>Neocosmospora cucurbitae</i> Sand.-Den., L. Lombard et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>Batatas</i> McClure	<i>N. haematococca</i> MPII	FSSC 23	<i>N. bataticola</i> Sand.-Den. et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>mori</i> Sakurai et Matuo	<i>N. haematococca</i> MPIII	FSSC 17	<i>N. mori</i> Sand.-Den. et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>Xanthoxyli</i> Sakurai et Matuo	<i>N. haematococca</i> MPIV	FSSC 22	<i>N. elegans</i> (Y. Yamam. et Maeda) Sand.-Den. et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>cucurbitae</i> race 2, Snyd. et Hans.	<i>N. haematococca</i> MPV	FSSC 1 * <i>Fusarium petroliphilum</i>	<i>N. petroliphila</i> (Q.T. Chen et X.H. Fu) Sandoval-Denis et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>pisi</i> (Jones) Snyd. et Hans.	<i>N. haematococca</i> MPVI	FSSC 11	<i>N. pisi</i> (F.R. Jones) Sand.-Den. et Crous
<i>F. solani</i> f. sp. <i>robiniae</i> Matuo et Sakurai	<i>N. haematococca</i> MPVII	FSSC 13	<i>N. silvicola</i> , Sand.-Den. et Crous

\*По данным O'Donnell et al. (2020).

грибов, для которых Матуо и Снайдер (Matuo, Snyder, 1973) определили тип спаривания.

Наряду с продолжающимся изучением фитопатогенных грибов, смещающимся в область молекулярно-генетических исследований, особое внимание в последние годы привлекают виды, круг потенциальных хозяев которых не ограничивается царством растений и распространяется на животных, в том числе на человека (trans-kingdom pathogens).

Целью обзора явилось обобщение литературных данных, касающихся геномики фитопатогенных видов из комплекса *F. solani* на примере *F. solani* f. sp. *pisi* и эпидемиологии наиболее распространенных представителей из комплекса *F. solani*, способных поражать как растения, так и человека. Обращено внимание на повышенную устойчивость грибов из этого комплекса к антифунгальным препаратам. С целью единообразия названий грибов в обзоре используются латинские двучлены с *Fusarium* в качестве родового термина, хотя в оригинальных ссылках на работы разных лет названия могут различаться. Наиболее распространенные синонимы упоминаемых в статье грибов приведены в табл. 1 и 2.

#### ФИТОПАТОГЕННЫЙ ГРИБ *FUSARIUM SOLANI* F. SP. *PISI*

*F. solani* f. sp. *pisi* – обитающий в почве гриб, известный как патоген, вызывающий корневые гнили гороха (*Pisum sativum*) (Matuo, Snyder, 1972; Porter et al., 2015), стал первым видом в комплексе *Fusarium solani*, геном которого был полностью секвенирован (Coleman et al., 2009; Coleman 2016). Общий размер генома 54.43 Mb с числом предска-

занных генов 15707 является одним из самых больших среди секвенированных геномов аскомицетов. Секвенированный изолят *F. solani* f. sp. *pisi* (77-13-4) имел 17 хромосом, размеры которых варьировали от 530 kb до 6.52 Mb. Среди хромосом были впервые обнаружены необязательные/дополнительные (accessory, supernumerary, lineage specific, dispensable или conditionally dispensable, CD) хромосомы. В отличие от основного комплекта А-хромосом их часто обозначают как В-хромосомы (Soyer et al., 2018; Ahmad, Martins 2019). Эти хромосомы менее консервативны по структуре, наследуются не по законам Менделя, могут приобретаться или теряться при мейозе, либо в парасексуальных процессах, их число варьирует среди изолятов в популяциях патогена (Miao, VanEtten, 1992; Garmaroodi, Taga, 2015; Bertazzoni et al., 2018). В лабораторных условиях потеря CD-хромосом может быть индуцирована химически, в частности, при выращивании гриба в присутствии фунгицида бенонила, который, связываясь с тубулинами в грибных клетках, нарушает процесс митоза (VanEtten et al., 1998; Enkerli et al., 1998). Отсутствие CD-хромосом мало отражается на росте гриба *in vitro*, однако их наличие может играть существенную роль в определенных условиях, например, в случае патогенеза растений. На CD-хромосомах часто локализируются детерминанты хозяйской специфичности.

Например, на одной из CD-хромосом *F. solani* f. sp. *pisi* локализована группа генов патогенности, необходимых для инфицирования корней гороха (pea pathogenicity, PEP-кластер) (Temporini, VanEtten, 2002, 2004). Здесь, в частности, представлены гены, кодирующие ферменты, которые участвуют в

**Таблица 2.** Виды из комплекса *Fusarium solani*, патогенные для растений и человека

Виды грибов	Растения, поражаемые корневой и прикорневой гнилью	Фузариозы человека
<i>Fusarium falciforme</i> (FSSC 3 + 4) (Summerbell, Schroers, 2002); син. <i>Neocosmospora falciformis</i> (Carrión) L. Lombard et Crous (Lombard et al., 2015)	картофель (гниль клубней) (Chehri et al., 2014); томаты (Vega-Gutiérrez et al., 2019); клубника (De la Lastra et al., 2019); бобовые (Chitrampalam et al., 2016; Sousa et al., 2017; Díaz-Nájera et al., 2021); дыня (González et al., 2020b); кукуруза (стеблевая гниль) (Douriet-Angulo et al., 2019)	кератомикоз (Dallé da Rosa et al., 2018; Homa et al., 2018); онихомикоз (Guevara-Suarez et al., 2016; Gupta et al., 2016)
<i>F. keratoplasticum</i> (FSSC 2) (Short et al., 2013); син. <i>Neocosmospora keratoplasticum</i> (Geiser et al.) Sand.-Den. et Crous (Sandoval-Denis, Crous, 2018)	клубника (De la Lastra et al., 2019); арбузы, дыни (González et al., 2020a)	кератомикоз (Dallé da Rosa et al., 2018; Homa et al., 2018); онихомикоз (Guevara-Suarez et al., 2016; Gupta et al., 2016); инвазивный микоз (Scheel et al., 2013)
<i>F. lichenicola</i> (FSSC 16) (Summerbell, Schroers, 2002); син. <i>Neocosmospora lichenicola</i> (C. Massal.) Sand.-Den. et Crous (Sandoval-Denis, Crous, 2018)	цитрусовые, гниль плодов (Amby et al., 2015)	кератомикоз (Irek et al., 2017; Shenoy et al., 2020); онихомикоз (Guevara-Suarez et al., 2016); инвазивный микоз (Rodriguez-Villalobos et al., 2003)
<i>F. metavorans</i> (FSSC 6) (Al-Hatmi et al., 2018a); син. <i>Neocosmospora metavorans</i> (Al-Hatmi et al.) Sand.-Den. et Crous (Sandoval-Denis, Crous, 2018)	клубника (De la Lastra et al., 2019)	онихомикоз (Guevara-Suarez et al., 2016)
<i>F. neocosmosporiellum</i> O'Donnell et Geiser (FSSC 8) (Geiser et al., 2013); син. <i>Neocosmospora vasinfesta</i> E.F. Sm. (Sandoval-Denis et al., 2019)	арахис (Fuhlbohmer et al., 2007; Dau et al., 2010; Pan et al., 2010); соя, стеблевая гниль (Greer et al., 2015)	кератомикоз (Manikandan et al., 2008); инвазивный микоз (Cornely et al., 2001; Gabriel et al., 2013)
<i>F. petroliphilum</i> (FSSC 1) (Short et al., 2013); син. <i>Neocosmospora petroliphila</i> (Q.T. Chen et X.H. Fu) Sand.-Den. et Crous (Sandoval-Denis, Crous, 2018)	тыква, кабачки (гниль плодов) (Mehl, Epstein, 2007)	кератомикоз (Oliveira dos Santos et al., 2020); онихомикоз (Guevara-Suarez et al., 2016); инвазивный микоз (Scheel et al., 2013; Ersal et al., 2015; Hino et al., 2020)
<i>F. solani</i> s.str. (FSSC5) (Schroers et al., 2016); син. <i>Neocosmospora solani</i> (Mart.) L. Lombard et Crous (Lombard et al., 2015)	картофель (гниль клубней) (Chehri et al., 2014; Hussein et al., 2020); соя (Chitrampalam et al., 2016); клубника (De la Lastra et al., 2019)	кератомикоз (Boral et al., 2018)

детоксикации пизатина (pizatin demethylase, PDA). Пизатин – важное антимикробное вещество (фитоалексин), продуцируемое горохом в ответ на грибную инфекцию. Гены, вовлеченные в детоксикацию пизатина, могут отличаться быстротой и уровнем индуцируемой пизатином экспрессии, а также активностью кодируемого фермента, что отражается на разной вирулентности изолятов патогена в отношении гороха (Miao et al., 1991). CD-хромосома, несущая PEP-кластер, в некоторых публикациях обозначается как PDA1 CD-хромосома. Изоляты, лишённые PDA1 CD-хромосомы, теряют свою патогенность для гороха. PEP-кластер отсутствует в геномах не патогенных для гороха видов *Nectria haematococca* MPI, MPIII, MPV и MPVII (Mehrabi et al., 2011), но представлен в таком патогене гороха, как *F. oxysporum* f. sp. *pisi*.

Этот вид не относится к комплексу *F. solani*, но может встречаться в составе почвенных патогенов наряду с *F. solani* f. sp. *pisi*. Как оказалось, сиквенс PEP-кластера *F. solani* f. sp. *pisi* имеет высокую степень сходства с сиквенсом PEP-кластера в *F. oxysporum* f. sp. *pisi*. Такое перемежающееся межвидовое распределение PEP-кластера с высоким уровнем молекулярного сходства может свидетельствовать о возможном горизонтальном переносе кластера генов патогенности или целой PDA1 CD-хромосомы между видами (Temporini, VanEtten, 2004; Mehrabi et al., 2011; Milani et al., 2012).

Помимо PEP-кластера PDA1, CD-хромосома *F. solani* f. sp. *pisi* содержит гены, связанные с утилизацией гомосерина, выделяемого проростками гороха в повышенных концентрациях (Rodriguez-Carres et al., 2008). Способность патогена усваи-

вать гомосерин обеспечивает дополнительные адаптивные и конкурентные преимущества для обитания в насыщенной корневыми выделениями ризосфере гороха. Кроме того гомосерин и аспарагин выступают в качестве сигнальных молекул, индуцирующих в *F. solani* f. sp. *pisi* экспрессию гена *PELD*, содействующего процессу патогенеза (Yang et al., 2005).

Патогенность *F. solani* f. sp. *pisi* не ограничивается горохом. Так, изоляты этого вида могут поражать нут (*Cicer arietinum*). Сообщалось о *MAK1* CD-хромосоме, где локализованы гены, вовлеченные в детоксикацию специфических фитотоксинов этой сельскохозяйственной культуры (Miao, VanEtten, 1992; Enkerli et al., 1998; Funnell et al., 2002). По данным Coleman et al. (2009) в геноме *Fusarium solani* f. sp. *pisi* возможно наличие трех CD-хромосом. Следует ожидать, что по мере дальнейших молекулярно-генетических исследований этого и других видов из комплекса *F. solani* будут выявлены механизмы патогенности в отношении разных хозяев (Porter et al., 2015; Chitramalam et al., 2016; Šišić et al., 2018).

Литературных сведений о микотических поражениях человека, связанных с *F. solani* f. sp. *pisi*, нами не найдено. Одной из возможных причин является неспособность *F. solani* f. sp. *pisi* расти при температуре тела теплокровных животных (Chitramalam et al., 2016), в отличие от некоторых других видов из комплекса *F. solani*, например, *F. petroliphilum* (Mehl, Epstein, 2007).

#### ФИТОПАТОГЕННЫЕ ВИДЫ ИЗ КОМПЛЕКСА *FUSARIUM SOLANI* КАК АГЕНТЫ ФУЗАРИОЗОВ ЧЕЛОВЕКА

Первые сообщения о фузариозных поражениях человека появились в конце 1950-х гг. В последующие годы количество публикаций нарастало, особенно быстро в последние два десятилетия (Al-Natmi et al., 2016a, 2016b; Batista et al., 2020; Cen et al., 2020). По общей распространенности заболеваний, вызываемых мицелиальными грибами, фузариозы идут вслед за аспергиллезами (Thornton, 2020). Известны около 70 видов *Fusarium*, способных инфицировать человека, из которых примерно треть относится к комплексу *F. solani*. Представители этого комплекса ответственны более чем за 60% случаев фузариозных поражений человека (O'Donnell et al., 2020), большинство из которых регистрируется в регионах с субтропическим и тропическим климатом. Наиболее распространены виды *F. falciforme*, *F. keratoplasticum*, *F. lichenicola*, *F. metavorans*, *F. neocosmosporiellum*, *F. petroliphilum*, *F. solani* s.str. (табл. 2).

К основным факторам патогенности видов *Fusarium*, позволяющим инфицировать различные ткани человека, следует отнести способность продуцировать разнообразный спектр гидролитических ферментов с казеиназной, эстеразной, фосфолипазной, протеиназной и гемолитической активностью

(Çuhadar et al., 2018). Среди биологически активных метаболитов, продуцируемых *F. keratoplasticum* и *F. petroliphilum*, были найдены циклоспорины – вещества, обладающие иммуносупрессивным действием (Short et al., 2013). Немаловажным свойством является способность формировать биопленки на границе раздела жидкость/твердое тело (Sav et al., 2018; Calvillo-Medina et al., 2019; Córdova-Alcántara et al., 2019). Поселяясь, закрепляясь и начиная расти в месте прикрепления, грибы продуцируют внеклеточный комплекс веществ, который защищает клетки гриба от неблагоприятных воздействий, таких как, например, ответные реакции организма-хозяина или антифунгальные лекарственные препараты (Mukherjee et al., 2012). Кроме того, в составе биопленок может индуцироваться образование белков, известных как потенциальные факторы вирулентности гриба (Calvillo-Medina et al., 2019). Формирование биопленки происходит в несколько этапов и завершается распространением спор или фрагментов мицелия гриба в окружающую среду. Эти освобожденные незакрепленные (планктонные, planktonic) клетки могут разноситься омывающими жидкостями и начинать новый цикл развития, прикрепляясь к встречающимся на пути поверхностям.

Возможность существования в виде пленок играет важную роль в выживании и распространении гриба в окружающей среде, в том числе в созданных человеком водопроводно-канализационных системах. Показано, что клинически значимые патогенные виды *Fusarium*, в том числе *F. keratoplasticum* и *F. petroliphilum*, могут быть обнаружены в составе пленок, образующихся в сливных отверстиях раковин, душевых кабин, на стенках водопроводных и канализационных труб (Short et al., 2011; Al-Maqtoofi et al., 2016). Отмечалось, что пленки становятся местом, где развивается процесс взаимодействия разных генотипов с образованием гибридных форм, о чем свидетельствует наблюдаемое разнообразие фенотипов, в частности, среди выделенных изолятов *F. keratoplasticum* (Short et al., 2014). В отсутствие надлежащего контроля водопроводно-сливная система, например, больниц, может стать резервуаром накопления и последующего распространения патогенных грибов, в том числе в виде аэрозолей в воздухе помещений, что особенно опасно для отделений с иммунокомпрометированными пациентами (Moretti et al., 2018; Hino et al., 2020).

Способность патогенных видов *Fusarium* существовать в водной среде следует учитывать при длительном хранении воды в различного рода открытых емкостях и резервуарах, а также при содержании плавательных бассейнов (Vuot et al., 2010) и аквариумов. Сообщалось, например, о случаях поражения *F. keratoplasticum* морских животных в океанариумах (Pirarat et al., 2016; Fernando et al., 2015; Desoubeaux et al., 2018). Что касается морских обитателей в естественной среде, то не-

сколько неожиданной представляется информация об участившихся случаях поражения фузариозом, в том числе изолятами *F. falciforme* и *F. keratoplasticum*, кладок яиц разных видов морских черепах на побережье островов в традиционных местах их размножения (Sarmiento-Ramírez et al., 2014; Bailey et al., 2018; Gleason et al., 2020; Hoh et al., 2020). Основную причину поражения яиц и гибели эмбрионов связывают с инфицированным прибрежным песком, где черепахи на протяжении многих лет откладывают яйца. Это один из серьезных факторов, влияющих на устойчивость воспроизводства морских черепах и, в конечном счете, на сохранение их видов (Smyth et al., 2019).

Клинические проявления фузариозов человека зависят от иммунного статуса хозяина. У иммунокомпетентных пациентов это обычно поверхностные или очагово (локально) инвазивные формы (кератит, онихомикоз, кожные поражения). В случае иммунокомпрометированных или иммуносупрессированных пациентов инфекция может попадать в кровь и распространяться на внутренние органы и ткани, приобретая инвазивные диссеминированные формы, что приводит к угрожающим жизни последствиям.

**Кератомикоз.** Наиболее часто виды из комплекса *F. solani* упоминаются как агенты микотических кератитов (поражение роговицы глаза). По сообщениям из Бразилии (Dallé da Rosa et al., 2018) и Индии (Нота et al., 2018) основной причиной является попадание в глаз инфицированных фузариями частиц почвы или растений в результате случайных травм, полученных при проведении сельскохозяйственных работ. Новый фактор риска появился в связи с использованием контактных линз для коррекции зрения. Инфекция могла заноситься с линзами из растворов для их хранения. Вспышки подобных заболеваний в 2005–2006 гг. наблюдались в разных странах (Chang et al., 2006; Hu et al., 2007; O'Donnell et al., 2007). Случаи кератитов фузариозной этиологии в развитых странах с умеренным климатом довольно редкие (Walther et al., 2017; Oliveira Dos Santos et al., 2020), однако они стимулировали исследования, направленные на разработку мер профилактики (Khan, Lee, 2020) и решение клинических проблем (Cen et al., 2020), а также на изучение возбудителей заболевания и источников их распространения.

Исследуя контактные линзы для коррекции зрения в опытах *in vitro*, Имамура и соавторы (Imamura et al., 2008) наблюдали образование биопленок грибами *F. petrophilum* и *F. keratoplasticum* на мягких контактных линзах разных типов. При этом отмечалось, что способность формировать биопленки и их структура зависели от особенностей изолята гриба. Изоляты с пониженной способностью к образованию биопленок характеризовались повышенной чувствительностью к антимикотикам. Это обстоятельство следует учитывать при выборе изолятов для оценки эффективности антимикробных веществ. Инфицирование

роговицы глаза устойчивыми к лекарственным средствам изолятами гриба влечет за собой распространение патогена на внутренние структуры глаза и сопряжено с потерей зрения (Edelstein et al., 2012).

**Онихомикоз.** Как следует из данных разных авторов, приведенных в табл. 2, один и тот же вид гриба может поражать как растения, так и различные ткани человека. Более того, столь широкие приспособительные возможности могут проявлять одни и те же изоляты гриба, как продемонстрировано в работе (Meza-Menchaca et al., 2020). Авторы отобрали образцы *F. solani* (без уточнения филогенетических линий) у иммунокомпетентных пациентов с кератомикозами в одном из госпиталей Мексики в 2013–2016 гг. и решили выяснить, останутся ли эти клинические изоляты патогенными для растений, а также смогут ли они поражать другие ткани человека, например, ногти. Оказалось, что суспензия спор культивированных *in vitro* изолятов успешно инфицировала как отрезки листьев и корней кукурузы, так и проростки кукурузы (однодольное растение) и арабидопсиса (двудольное растение). Кроме того, изоляты были способны колонизировать отрезки ногтей в опытах *in vitro*. То есть патогены, по-видимому, могут циркулировать от растений к человеку и обратно.

Среди недерматофитных грибов фузарии являются наиболее частыми агентами онихомикозов. Их доля составляет порядка 12%, из которых примерно треть приходится на *F. solani* (Galletti et al., 2015). Они обладают кератинолитической активностью, поражают здоровые ногти, *in vitro* могут использовать ногти в качестве единственного источника питания. Изучая инфицированные *F. petrophilum* ногти, Khan et al. (2019) отметили, что морфология патогена в пораженной ткани может варьировать, приобретая дрожжеподобную форму (adventitious sporulation), что необходимо иметь в виду при диагностике.

**Инвазивные микозы.** Поверхностные фузариозы у людей с гематологическими проблемами и нарушенным иммунитетом создают угрозу последующего развития инвазивных диссеминированных форм. Особую настороженность микологов вызывают случаи, когда инфицирование затрагивает поврежденные участки кожных покровов человека (царапины, ссадины, раны, ожоги), и патоген может проникать в кровотоки (фунгемиа) (Nucci, Anaissie, 2007; Nucci et al., 2013; Varon et al., 2014). Среди пациентов с обнаруженными в крови *F. petrophilum* или *F. solani* смертность достигала 66.7% (Salah et al., 2015).

Анализируя видовой состав 73 изолятов *Fusarium*, отобранных в 28 префектурах Японии в 1998–2015 гг. у пациентов, из которых 37 были с поверхностными и 36 с инвазивными фузариозами, Мураоза с соавторами (Muraosa et al., 2017) отметили общее преобладание представителей комплекса видов *F. solani* (67.6 и 77.8% в первой и второй груп-



пах, соответственно). При этом в выборке инвазивных образцов преобладал *F. keratoplasticum*, а поверхностных — *F. falciforme*. Доля *F. solani* s.str. (FSSC 5) была примерно одинаковой, а *F. petroli-philum* найден только в образцах инвазивных мицелиев.

Нейтропения у пациентов — один из основных факторов, определяющих риск развития инвазивных фузариозов и их исход. Однако, изучая ретроспективные данные в Испании, Pérez-Nadales et al. (2021) обратили внимание на возрастающее число инвазивных фузариозов у пациентов без нейтропении. Это были люди, страдающие хроническими заболеваниями сердца или легких, ревматоидным артритом, имеющие локализованные фузариозы или являющиеся реципиентами трансплантированных органов. В период 2010–2015 гг., по сравнению с предыдущим десятилетием (2000–2009 гг.), число таких случаев увеличилось почти втрое, тогда как число инвазивных фузариозов у пациентов с нейтропенией возросло лишь в 1.8 раза. При этом смертность, оцениваемая в течение 90 дней после постановки диагноза инвазивного фузариоза, в группе пациентов без нейтропении была ниже (28.6%), чем у пациентов со стойкой нейтропенией (91.3%). Причинами повышения числа пациентов с инвазивным фузариозом могут быть общее увеличение людей из группы риска, повышенное содержание спор *Fusarium* в местах проживания человека, возросшее использование антифунгальных средств в целях профилактики или комбинация этих факторов.

#### УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВ ИЗ КОМПЛЕКСА *FUSARIUM SOLANI* К АНТИФУНГАЛЬНЫМ ВЕЩЕСТВАМ

Популяции грибов разных видов включают изоляты с разным набором адаптивных возможностей, что позволяет грибам осваивать разнообразные ниши обитания, противостоять неблагоприятным факторам внешней среды, конкурировать с другими организмами в сообществах, а в случае паразитизма преодолевать защитные механизмы хозяина. Фунгициды, используемые в сельском хозяйстве и противогрибковые препараты (антимикотики), применяемые в медицине — антропогенные факторы, которые в условиях длительного использования могут выступать селективирующим фактором, повышающим в популяции долю устойчивых изолятов, или долю устойчивых видов в разнообразных сообществах (Sokolova, Glinushkin, 2020).

Популяции видов из комплекса *F. solani* изначально имеют повышенную долю изолятов с высокой устойчивостью к разным классам веществ. Например, как показано для изолятов *F. falciforme* и *F. solani* s.str., они устойчивы к антифунгальным препаратам из группы эхинокандинов (каспофунгин, микафунгин) (Todokoro et al., 2019). Причиной является мутация в гене *FKS1*, кодирующем

$\beta$ (1.3)-глюкансинтазу. Этот фермент участвует в биосинтезе  $\beta$ (1.3)-глюканового полисахаридного компонента клеточной стенки грибов. Мутация была выявлена при сравнении сиквенсов гена в устойчивом к эхинокандинам изоляте *F. solani* f. sp. *pisi* и генов в чувствительных видах грибов. Благодаря мутации в гене кодируемый белок теряет способность связываться с эхинокандинами и сохраняет свою ферментную функцию (Ha et al., 2006; Katiyar et al., 2009).

Триазолы — одна из основных групп веществ, используемых как в сельском хозяйстве (например, тебуконазол), так и в медицине (вориконазол, интраконазол, позаконазол). Мишенью триазолов является ланостерол-14 $\alpha$ -деметилаза, участвующая в биосинтезе эргостерола — специфического компонента клеточных мембран грибов. Оценивая степень устойчивости разных изолятов *F. keratoplasticum* к вориконазолу, Джеймс с соавторами (James et al., 2020) показали, что интервал варьирования величины минимальной ингибирующей концентрации (minimum inhibitory concentration, MIC) составлял от 1 до >32 мкг/мл. Более устойчивые к вориконазолу изоляты с MIC >12 мкг/мл имели делецию в промоторной области *CYP51A* — одного из паралогичных генов, кодирующих ланостерол-14 $\alpha$ -деметилазу. На воздействие вориконазола они отвечали повышенной экспрессией *CYP51A*. Менее устойчивые изоляты с MIC <12 мкг/мл такой делеции не имели. Активация экспрессии гена *CYP51A*, позволяющая восполнить недостаток фермента в изолятах из комплекса *F. solani* в ответ на воздействие вориконазола или позаконазола, а также используемого в сельском хозяйстве тебуконазола, отмечалась ранее в работе (D'Agostino et al., 2018). Кроме того определенную роль в повышенной устойчивости грибов к триазольным антимикотикам могут играть транспортеры, способные выводить антимикотик из клетки (Cordeiro et al., 2020).

Что касается антимикотиков полиеновой группы (амфотерицин В, натамицин), то устойчивость к ним встречается редко, хотя в литературе отмечены случаи неэффективной терапии инвазивных фузариозов амфотерицином В (Pereira et al., 2013; Konuma et al., 2019).

Таким образом, из арсенала доступных противогрибковых препаратов (Sergeev et al., 2015; Obrubov, Belskaya, 2018; Davletshina, Samoylov, 2020) набор средств, пригодных для терапии фузариозов весьма ограничен. В клинической практике в случае кератита обычно используют натамицин, комбинируя его с вориконазолом, в случае онгихомикоза — тербинафин (вещество из группы аллиламинов), вориконазол, иногда интраконазол. При лечении иммунокомпрометированных пациентов с нейтропенией выбирают амфотерицин В или вориконазол и, иногда, позаконазол (Al-Natmi et al., 2018b).

Межвидовые различия грибов, а также внутривидовые вариации среди изолятов по степени

устойчивости к разным антимикотикам создают сложности в выработке стандартных подходов к лечению пациентов с микозами. Практически для каждого пациента, особенно если это сопряжено с риском развития инвазивных микозов, приходится подбирать индивидуальную схему лечения, которая должна базироваться на быстрой идентификации вида грибка и тестировании его чувствительности к имеющимся противогрибковым агентам (Al-Hatmi et al., 2017). При этом необходимо иметь в виду, что патогены, способные существовать в виде биопленок, могут проявлять повышенную устойчивость. В отсутствие новых эффективных средств терапии инвазивных фузариозов исход заболевания будет оставаться не всегда предсказуемым.

Исследования в области разработки новых антифунгальных и предотвращающих образование биопленок веществ и их комбинаций, а также создание унифицированных способов определения чувствительности к ним разных видов, внедрение в клиническую практику современных молекулярно-генетических методов идентификации патогенных грибов активно развиваются, и можно ожидать внедрения в практику наиболее успешных из них (Espinel-Ingroff et al., 2016; Van Dijk et al., 2018; Al-Hatmi et al., 2019; Todokoro et al., 2019).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Комплекс видов *F. solani* – широко распространенная группа грибов с высокой экологической пластичностью и способностью паразитировать на растениях и животных. Наблюдаемая тенденция к нарастанию числа случаев фузариозных поражений человека вызывает обеспокоенность медиков, так как терапия таких микозов проблематична из-за устойчивости патогенов к большинству доступных антифунгальных средств. В связи с прогнозируемым потеплением климата значение видов *Fusarium* как потенциально опасных инфекций, вероятно, будет возрастать, и необходимо объединение усилий медицинских микологов, фитопатологов и экологов в комплексном изучении этого важного рода грибов (Sáenz et al., 2020).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ahmad S.F., Martins C. The Modern view of B chromosomes under the impact of high scale omics analyses. *Cells*. 2019. V. 8(2). P. 156. <https://doi.org/10.3390/cells8020156>
- Al-Hatmi A.M.S., Ahmed S.A., van Diepeningen A.D. et al. *Fusarium metavorans* sp. nov.: The frequent opportunist “FSSC6”. *Med. Mycol.* 2018a. V. 56 (suppl. 1). P. S144–S152. <https://doi.org/10.1093/mmy/myx107>
- Al-Hatmi A.M.S., Bonifaz A., Ranque S. et al. Current antifungal treatment of fusariosis. *Int. J. Antimicrob. Agents*. 2018b. V. 51 (3). P. 326–332. <https://doi.org/10.1016/j.ijantimicag.2017.06.017>
- Al-Hatmi A.M.S., Curfs-Breuker I., de Hoog G.S. et al. Antifungal susceptibility testing of *Fusarium*: a practical approach. *J. Fungi*. 2017. V. 3 (2). P. 19. <https://doi.org/10.3390/jof3020019>
- Al-Hatmi A.M.S., de Hoog G.S., Meis J.F. Multiresistant *Fusarium* pathogens on plants and humans: Solutions in (from) the antifungal pipeline? *Infection and Drug Resistance*. 2019. V. 12. P. 3727–3737. <https://doi.org/10.2147/IDR.S180912>
- Al-Hatmi A.M.S., Hagen F., Menken S.B.J. et al. Global molecular epidemiology and genetic diversity of *Fusarium*, a significant emerging group of human opportunists from 1958 to 2015. *Emerg. Microb. Infect.* 2016a. V. 5. P. e124. <https://doi.org/10.1038/emi.2016.126>
- Al-Hatmi A.M.S., Meis J.F., de Hoog G.S. et al. *Fusarium*: Molecular diversity and intrinsic drug resistance. *PLoS Pathog.* 2016b. V. 12 (4). P. e1005464. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1005464>
- Al-Maqtoofi M., Thornton C.R. Detection of human pathogenic *Fusarium* species in hospital and communal sink biofilms by using a highly specific monoclonal antibody. *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18 (11). P. 3620–3634. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13233>
- Amby D.B., Thuy T.T.T., Ho B.D. et al. First report of *Fusarium lichenicola* as a causal agent of fruit rot in pomelo (*Citrus maxima*). *Plant Dis.* 2015. V. 99 (9). P. 1278–1279. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-14-1017-PDN>
- Bailey J.B., Lamb M., Walker M. et al. Detection of potential fungal pathogens *Fusarium falciforme* and *F. keratoplasticum* in unhatched loggerhead turtle eggs using a molecular approach. *Endang. Species Res.* 2018. V. 36. P. 111–119. <https://doi.org/10.3354/esr00895>
- Batista B.G., de Chaves M.A., Reginatto P. et al. Human fusariosis: an emerging infection that is difficult to treat. *J. Braz. Soc. Trop. Med.* 2020. V. 53. P. e20200013. <https://doi.org/10.1590/0037-8682-0013-2020>
- Bertazzoni S., Williams A.H., Jones D.A. et al. Accessories make the outfit: accessory chromosomes and other dispensable DNA regions in plant-pathogenic fungi. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2018. V. 31 (8). P. 779–788. <https://doi.org/10.1094/MPMI-06-17-0135-FI>
- Boral H., van Diepeningen A., Erdem E. et al. Mycotic keratitis caused by *Fusarium solani* sensu stricto (FSSC5): a case series. *Mycopathologia*. 2018. V. 183 (5). P. 835–840. <https://doi.org/10.1007/s11046-018-0280-7>
- Buot G., Toutous-Trellu L., Hennequin C. Swimming pool deck as environmental reservoir of *Fusarium*. *Med. Mycol.* 2010. V. 48 (5). P. 780–784. <https://doi.org/10.3109/13693780903451828>
- Calvillo-Medina R.P., Reyes-Grajeda J.P., Barba-Escoto L. et al. Proteome analysis of biofilm produced by a *Fusarium falciforme* keratitis infectious agent. *Microb. Pathog.* 2019. V. 130. P. 232–241. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.03.001>
- Cen Y., Li Y., Huang C., Wang W. Bibliometric and visualized analysis of global research on fungal keratitis from 1959 to 2019. *Medicine*. 2020. V. 99 (22). P. e20420. <https://doi.org/10.1097/MD.00000000000020420>
- Chang D.C., Grant G.B., O'Donnell K. et al. A multistate outbreak of *Fusarium* keratitis associated with use of a new contact lens solution. *JAMA*. 2006. V. 296 (8). P. 953–963. <https://doi.org/10.1001/jama.296.8.953>

- Chehri K., Ghasempour H.R., Karimi N.* Molecular phylogenetic and pathogenetic characterization of *Fusarium solani* species complex (FSSC), the cause of dry rot on potato in Iran. *Microb. Pathog.* 2014. V. 67–68. P. 14–19. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2014.01.002>
- Chitrapalam P., Nelson B.* Multilocus phylogeny reveals an association of agriculturally important *Fusarium solani* species complex (FSSC) 11, and clinically important FSSC 5 and FSSC 3 + 4 with soybean roots in the north central United States. *Antonie van Leeuwenhoek.* 2016. V. 109. P. 335–347. <https://doi.org/10.1007/s10482-015-0636-7>
- Coleman J.J.* The *Fusarium solani* species complex: ubiquitous pathogens of agricultural importance. *Mol. Plant Pathol.* 2016. V. 17 (2). P. 146–158. <https://doi.org/10.1111/mpp.12289>
- Coleman J.J., Rounsley S.D., Rodriguez-Carres M. et al.* The genome of *Nectria haematococca*: contribution of supernumerary chromosomes to gene expansion. *PLoS Genet.* 2009. V. 5 (8). P. e1000618. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000618>
- Cordeiro R.D.A., Portela F.V.M., Pereira L.M.G. et al.* Efflux pump inhibition controls growth and enhances antifungal susceptibility of *Fusarium solani* species complex. *Fut. Microbiol.* 2020. V. 15 (1). P. 9–20. <https://doi.org/10.2217/fmb-2019-0186>
- Córdova-Alcántara I.M., Venegas-Cortés D.L., Martínez-Rivera M.Á. et al.* Biofilm characterization of *Fusarium solani* keratitis isolate: increased resistance to antifungals and UV light. *J. Microbiol.* 2019. V. 57 (6). P. 485–497. <https://doi.org/10.1007/s12275-019-8637-2>
- Cornely O.A., Chemnitz J., Brochhagen H.-G. et al.* Disseminated *Neocosmospora vasinfecta* infection in a patient with acute nonlymphocytic leukemia. *Emerg. Infect. Dis.* 2001. V. 7. P. 149–152. <https://doi.org/10.3201/eid0701.010123>
- Çuhadar T., Karabiçak N., Özdil T. et al.* Detection of virulence factors and antifungal susceptibilities of *Fusarium* strains isolated from keratitis cases. *Mikrobiol. Bul.* 2018. V. 52 (3). P. 247–258. <https://doi.org/10.5578/mb.66738>
- D'Agostino M., Lemmet T., Dufay C. et al.* Overinduction of CYP51A gene after exposure to azole antifungals provides a first clue to resistance mechanism in *Fusarium solani* species complex. *Microb. Drug Resist.* 2018. V. 24 (6). P. 768–773. <https://doi.org/10.1089/mdr.2017.0311>
- Dallé da Rosa P., Nunes A., Borges R. et al.* In vitro susceptibility and multilocus sequence typing of *Fusarium* isolates causing keratitis. *J. Mycol. Med.* 2018. V. 28 (3). P. 482–485. <https://doi.org/10.1016/j.mycmed.2018.05.001>
- Dau V.T., Pham L.T., Luong T.M. et al.* First report of *Neocosmospora vasinfecta* associated with the root rot complex of peanuts in Vietnam. *Australas. Plant Dis. Notes.* 2010. V. 5. P. 79–81. <https://doi.org/10.1071/DN10028>
- Davletshina N.I., Samoylov A.N.* Epidemiology and treatment of fungal keratitis. *Vestnik Oftal'mologii* (Russian Annals of Ophthalmology). 2020. V. 136 (4). P. 138–145 (in Russ.). <https://doi.org/10.17116/oftalma2020136041138>
- de Hoog G.S., Chaturvedi V., Denning D.W. et al.* Name changes in medically important fungi and their implications for clinical practice. *J. Clin. Microbiol.* 2015. V. 53. P. 1056–1062. <https://doi.org/10.1128/JCM.02016-14>
- De la Lastra E., Villarino M., Astacio J.D. et al.* Genetic diversity and vegetative compatibility of *Fusarium solani* species complex of strawberry in Spain. *Phytopathology.* 2019. V. 109 (12). P. 2142–2151. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-19-0173-R>
- Desoubeaux G., Debourgogne A., Wiederhold N.P. et al.* Multi-locus sequence typing provides epidemiological insights for diseased sharks infected with fungi belonging to the *Fusarium solani* species complex. *Med. Mycol.* 2018. V. 56 (5). P. 591–601. <https://doi.org/10.1093/mmy/myx089>
- Díaz-Nájera J.F., Ayvar-Serna S., Mena-Bahena A. et al.* First report of *Fusarium falciforme* (FSSC 3+4) causing wilt disease of *Phaseolus vulgaris* in Mexico. *Plant Dis.* 2021. V. 105 (3). P. 710. <https://doi.org/10.1094/pdis-06-20-1160-pdn>
- Douriet-Angulo A., López-Orona C.A., López-Urquidez G.A. et al.* Maize stalk rot caused by *Fusarium falciforme* (FSSC 3 + 4) in Mexico. *Plant Dis.* 2019. V. 103 (11). P. 2951. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-19-1055-PDN>
- Edelstein S.L., Akduman L., Durham B.H. et al.* Resistant *Fusarium keratitis* progressing to endophthalmitis. *Eye Contact Lens.* 2012. V. 38 (5). P. 331–335. <https://doi.org/10.1097/ICL.0b013e318235c5af>
- Enkerli J., Bhatt G., Covert S.F.* Maackiaian detoxification contributes to the virulence of *Nectria haematococca* MP VI on chickpea. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 1998. V. 11 (4). P. 317–326. <https://doi.org/10.1094/MPMI.1998.11.4.317>
- Ersal T., Al-Hatmi A.M.S., Cilo B.D. et al.* Fatal disseminated infection with *Fusarium petrophilum*. *Mycopathologia.* 2015. V. 179 (1–2). P. 119–124. <https://doi.org/10.1007/s11046-014-9813-x>
- Espinel-Ingroff A., Colombo A.L., Córdoba S. et al.* International evaluation of MIC distributions and epidemiological cutoff value (ECV) definitions for *Fusarium* species identified by molecular methods for the CLSI broth microdilution method. *Antimicrob. Agents Chemother.* 2016. V. 60 (2). P. 1079–1084. <https://doi.org/10.1128/AAC.02456-15>
- Fernando N., Hui S.W., Tsang C.C. et al.* Fatal *Fusarium solani* species complex infections in elasmobranchs: the first case report for black spotted stingray (*Taeniura melanopsila*) and a literature review. *Mycoses.* 2015. V. 58. P. 422–431. <https://doi.org/10.1111/myc.12342>
- Fuhlbohm M.F., Tatnell J.R., Ryley M.J.* *Neocosmospora vasinfecta* is pathogenic on peanut in Queensland. *Austral. Plant Dis.* 2007. V. 2. P. 3–4. <https://doi.org/10.1071/dn07002>
- Funnell D.L., VanEtten H.D.* Pisatin demethylase genes are on dispensable chromosomes while genes for pathogenicity on carrot and ripe tomato are on other chromosomes in *Nectria haematococca*. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2002. V. 15 (8). P. 840–846. <https://doi.org/10.1094/MPMI.2002.15.8.840>
- Gabriel F., D'Almeida M., Albert O. et al.* A disseminated infection with the antifungal-multiresistant teleomorphic fungus *Neocosmospora vasinfecta* in a patient with acute B-lymphoblastic leukemia. *Med. Mycol. Case. Rep.* 2013. V. 2. P. 44–47. <https://doi.org/10.1016/j.mmcr.2013.01.004>

- Galletti J., Negri M., Grassi F.L. et al. *Fusarium* spp. is able to grow and invade healthy human nails as a single source of nutrients. Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis. 2015. V.34. P. 1767–1772.  
<https://doi.org/10.1007/s10096-015-2410-1>
- Garmaroodi H.S., Taga M. Meiotic inheritance of a fungal supernumerary chromosome and its effect on sexual fertility in *Nectria haematococca*. Fungal Biol. 2015. V. 119 (10). P. 929–939.  
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2015.07.004>
- Geiser D.M., Aoki T., Bacon C.W. et al. One fungus, one name: defining the genus *Fusarium* in a scientifically robust way that preserves longstanding use. Phytopathology. 2013. V. 103 (5). P. 400–408.  
<https://doi.org/10.1094/PHTO-07-12-0150-LE>
- Geiser D.M., Jimenez-Gasco M.D., Kang S.C. et al. *Fusarium*-ID v. 1.0: a DNA sequence database for identifying *Fusarium*. Eur. J. Plant Pathol. 2004. V. 110. P. 473–479.  
<https://doi.org/10.1023/B:EJPP.0000032386.75915.a0>
- Gleason F.H., Allerstorfer M., Lilje O. Newly emerging diseases of marine turtles, especially sea turtle egg fusariosis (SEFT), caused by species in the *Fusarium solani* complex (FSSC). Mycology. 2020. V. 11 (3). P. 184–194.  
<https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1710303>
- González V., García-Martínez S., Flores-León A. et al. *Neocosmospora keratoplastica*, a relevant human fusarial pathogen is found to be associated with wilt and root rot of muskmelon and watermelon crops in Spain: epidemiological and molecular evidences. Eur. J. Plant Pathol. 2020a. V. 156 (4). P. 1189–1196.  
<https://doi.org/10.1007/s10658-020-01931-z>
- González V., García-Martínez S., Ruiz J.J. et al. First report of *Neocosmospora falciformis* causing wilt and root rot of muskmelon in Spain. Plant Dis. 2020b. V. 104 (4). P. 1256.  
<https://doi.org/10.1094/pdis-09-19-2013-pdn>
- Greer A.M., Spurlock T.N., Coker C.M. First report of *Neocosmospora* stem rot of soybean caused by *Neocosmospora vasinfecta* in Arkansas. Plant Dis. 2015. V. 99 (4). P. 554.  
<https://doi.org/10.1094/PDIS-05-14-0559-PDN>
- Guevara-Suarez M., Cano-Lira J.F., de García M.C.C. et al. Genotyping of *Fusarium* isolates from onychomycoses in Colombia: detection of two new species within the *Fusarium solani* species complex and in vitro antifungal susceptibility testing. Mycopathologia. 2016. V. 181 (3–4). P. 165–174.  
<https://doi.org/10.1007/s11046-016-9983-9>
- Gupta C., Jongman M., Das S. et al. Genotyping and in vitro antifungal susceptibility testing of *Fusarium* isolates from onychomycosis in India. Mycopathologia. 2016. V. 181 (7–8). P. 497–504.  
<https://doi.org/10.1007/s11046-016-0014-7>
- Ha Y.S., Covert S.F., Momany M. FfFKS1, the 1,3- $\beta$ -glucan synthase from the caspofungin-resistant fungus *Fusarium solani*. Eukaryot. Cell. 2006. V. 5. P. 1036–1042.  
<https://doi.org/10.1128/EC.00030-06>
- Hawksworth D.L. A new dawn for the naming of fungi: impacts of decisions made in Melbourne in July 2011 on the future publication and regulation of fungal names. IMA Fungus. 2011. V. 2 (2). P. 155–162.  
<https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.06>
- Hino Y., Muraosa Y., Oguchi M. et al. Drain outlets in patient rooms as sources for invasive fusariosis: an analysis of patients with haematological disorders. J. Hosp. Infect. 2020. V. 105 (3). P. 518–526.  
<https://doi.org/10.1016/j.jhin.2020.04.029>
- Hoh D.Z., Lin Y.-F., Liu W.-A. et al. Nest microbiota and pathogen abundance in sea turtle hatcheries. Fungal Ecol. 2020. V. 47. P. 100964.  
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2020.100964>
- Homa M., Galgóczy L., Manikandan P. et al. South Indian Isolates of the *Fusarium solani* species complex from clinical and environmental samples: identification, antifungal susceptibilities, and virulence. Front. Microbiol. 2018. V. 9. P. 1052.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01052>
- Hu S., Fan V.C., Koonapareddy C. et al. Contact lens-related *Fusarium* infection: case series experience in New York city and review of fungal keratitis. Eye and Contact Lens. 2007. V. 33 (6). 322–328.  
<https://doi.org/10.1097/ICL.0b013e3180645d17>
- Hussein M.A., Gherbawy Y., El-Dawy E.G.A. Characterization, pathogenicity and enzymatic profile of *Fusarium solani* associated with potato tubers in Upper Egypt. Arch. Phytopathol. Plant Protect. 2020. 53 (11–12): 495–508.  
<https://doi.org/10.1080/03235408.2020.1761223>
- Imamura Y., Chandra J., Mukherjee P.K. et al. *Fusarium* and *Candida albicans* biofilms on soft contact lenses: model development, influence of lens type, and susceptibility to lens care solutions. Antimicrob. Agents Chemother. 2008. V. 52 (1). P. 171–182.  
<https://doi.org/10.1128/AAC.00387-07>
- Irek E.O., Obadare T.O., Udonwa P.A. et al. *Cylindrocarpum lichenicola* keratomycosis in Nigeria: the challenge of limited access to effective antimicrobials. Afr. J. Lab. Med. 2017. V. 6 (1). P. 612.  
<https://doi.org/10.4102/ajlm.v6i1.612>
- James J.E., Lamping E., Santhanam J. et al. A 23 bp cyp51A promoter deletion associated with voriconazole resistance in clinical and environmental isolates of *Neocosmospora keratoplastica*. Front. Microbiol. 2020. V. 11. P. 272.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00272>
- Katiyar S.K., Edlind T.D. Role for Fks1 in the intrinsic echinocandin resistance of *Fusarium solani* as evidenced by hybrid expression in *Saccharomyces cerevisiae*. Antimicrob. Agents Chemother. 2009. V. 53 (5). P. 1772–1778.  
<https://doi.org/10.1128/AAC.00020-09>
- Khan Z., Ahmad S., Alfouzan W. et al. Demonstration of adventitious sporulation in *Fusarium petroliphilum* onychomycosis. Mycopathologia. 2019. V. 184 (2). P. 303–308.  
<https://doi.org/10.1007/s11046-019-0318-5>
- Khan S.A., Lee C.-S. Recent progress and strategies to develop antimicrobial contact lenses and lens cases for different types of microbial keratitis. Acta Biomaterialia. 2020. V. 113. P. 101–118.  
<https://doi.org/10.1016/j.actbio.2020.06.039>
- Kirschner R. Sex does not sell: the argument for using the terms “anamorph” and “teleomorph” for fungi. Mycol Progress. 2019. V. 18. P. 305–312.  
<https://doi.org/10.1007/s11557-018-1421-6>
- Konuma T., Takahashi S., Kiyuna T. et al. Fungemia due to *Fusarium solani* under low-dose liposomal amphotericin B in a patient after cord blood transplantation. J. Infect. Chemother. 2019. V. 25 (8). P. 635–638.  
<https://doi.org/10.1016/j.jiac.2019.02.020>
- Lombard L., Van der Merwe N.A., Groenewald J.Z. et al. Generic concepts in *Nectriaceae*. Stud. Mycol. 2015. V. 80.

- P. 189–245.  
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.12.002>
- Matuo T., Snyder W.C. Host virulence and the *Hypomyces* stage of *Fusarium solani* f. sp. *pisi*. *Phytopathology*. 1972. V. 62. P. 731–735.
- Matuo T., Snyder W.C. Use of morphology and mating populations in the identification of formae speciales in *Fusarium solani*. *Phytopathology*. 1973. V. 63. P. 562–565.  
<https://doi.org/10.1094/Phyto-63-562>
- Manikandan P., Vismer H.F., Kredics L. et al. Corneal ulcer due to *Neocosmospora vasinfecta* in an immunocompetent patient. *Med. Mycol.* 2008. V. 46(3). P. 279–284.  
<https://doi.org/10.1080/13693780701625149>
- May T.W., Redhead S.A., Bensch K. et al. Chapter F of the International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants as approved by the 11th International Mycological Congress, San Juan, Puerto Rico, July 2018. *IMA Fungus*. 2019. V. 10. P. 21.  
<https://doi.org/10.1186/s43008-019-0019-1>
- Mehl H.L., Epstein L. *Fusarium solani* species complex isolates conspecific with *Fusarium solani* f. sp. *cucurbitae* race 2 from naturally infected human and plant tissue and environmental sources are equally virulent on plants, grow at 37°C and are interfertile. *Environment. Microbiol.* 2007. V. 9 (9). P. 2189–2199.  
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01333.x>
- Mehrabi R., Bahkali A.H., Abd-El Salam K.A. et al. Horizontal gene and chromosome transfer in plant pathogenic fungi affecting host range. *FEMS Microbiol. Rev.* 2011. V. 35(3). P. 542–554.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2010.00263.x>
- Meza-Menchaca T., Singh R.K., Quiroz-Chávez J. et al. First demonstration of clinical *Fusarium* strains causing cross-kingdom infections from humans to plants. *Microorganisms*. 2020. V. 8 (6). P. 947.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8060947>
- Miao V.P.W., Matthews D.E., VanEtten H.D. Identification and chromosomal locations of a family of cytochrome P-450 genes for pisatin detoxification in the fungus *Nectria haematococca*. *Mol. Gen. Genet.* 1991. V. 226. P. 214–223.  
<https://doi.org/10.1007/BF00273606>
- Miao V.P.W., VanEtten H.D. Three genes for metabolism of the phytoalexin maackiain in the plant pathogen *Nectria haematococca*: Meiotic instability and relationship to a new gene for pisatin demethylase. *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58 (3). P. 801–808.  
[https://doi.org/10.0099-2240/92/030801-08\\$02.00/0](https://doi.org/10.0099-2240/92/030801-08$02.00/0)
- Milani N.A., Lawrence D.P., Arnold A.E. et al. Origin of pisatin demethylase (PDA) in the genus *Fusarium*. *Fung. Genet. Biol.* 2012. V. 49 (11). P. 933–942.  
<https://doi.org/10.1016/j.fgb.2012.08.007>
- Moretti M.L., Busso-Lopes A.F., Tararam C.A. et al. Airborne transmission of invasive fusariosis in patients with hematologic malignancies. *PloS One*. 2018. 13 (4): e0196426.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0196426>
- Mukherjee P.K., Chandra J., Yu C. et al. Characterization of *Fusarium* keratitis outbreak isolates: contribution of biofilms to antimicrobial resistance and pathogenesis. *Invest. Ophthalmol. Vis. Sci.* 2012. V. 53 (8). P. 4450–4457.  
<https://doi.org/10.1167/iovs.12-9848>
- Muraosa Y., Oguchi M., Yahiro M. et al. Epidemiological study of *Fusarium* species causing invasive and superficial fusariosis in Japan. *Med. Mycol. J.* 2017. V. 58. P. E5–E13.  
<https://doi.org/10.3314/mmj.16-00024>
- Nalim F., Samuels G., Wijesundera R.L. et al. New species from the *Fusarium solani* species complex derived from perithecia and soil in the old world tropics. *Mycologia*. 2011. V. 103 (6). P. 1302–1330.  
<https://doi.org/10.3852/10-307>
- Nucci M., Anaissie E. *Fusarium* infections in immunocompromised patients. *Clin. Microbiol. Rev.* 2007. V. 20 (4). P. 695–704.  
<https://doi.org/10.1128/CMR.00014-07>
- Nucci M., Varon A.G., Garnica M. et al. Increased incidence of invasive fusariosis with cutaneous portal of entry. *Brazil. Emerg. Infect. Dis.* 2013. V. 19 (10). P. 1567–1572.  
<https://doi.org/10.3201/eid1910.120847>
- Obrubov A.S., Belskaya K.I. Pharmacotherapy of fungal keratitis. *Ophthalmochirurgiya*. 2018. V. 1. P. 98–102 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.25276/0235-4160-2018-1-98-102>
- O'Donnell K. Molecular phylogeny of the *Nectria haematococca* – *Fusarium solani* species complex. *Mycologia*. 2000. V. 92 (5). P. 919–938.  
<https://doi.org/10.1080/00275514.2000.12061237>
- O'Donnell K., Al-Hatmi A.M.S., Aoki T. et al. No to *Neocosmospora*: phylogenomic and practical reasons for continued inclusion of the *Fusarium solani* species complex in the genus *Fusarium*. *mSphere*. 2020. V. 5 (5). P. e00810-20.  
<https://doi.org/10.1128/mSphere.00810-20>
- O'Donnell K., Rooney A.P., Proctor R.H. et al. Phylogenetic analyses of RPB1 and RPB2 support a middle Cretaceous origin for a clade comprising all agriculturally and medically important fusaria. *Fung. Genet. Biol.* 2013. V. 52. P. 20–31.  
<https://doi.org/10.1016/j.fgb.2012.12.004>
- O'Donnell K., Sarver B.A., Brandt M. et al. Phylogenetic diversity and microsphere array-based genotyping of human pathogenic fusaria, including isolates from the multistate contact lens-associated U.S. keratitis outbreaks of 2005 and 2006. *J. Clin. Microbiol.* 2007. V. 45 (7). P. 2235–2248.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.00533-07>
- O'Donnell K., Sutton D.A., Fothergill A. et al. Molecular phylogenetic diversity, multilocus haplotype nomenclature, and in vitro antifungal resistance within the *Fusarium solani* species complex. *J. Clin. Microbiol.* 2008. V. 46 (8). P. 2477–2490.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.02371-07>
- O'Donnell K., Sutton D.A., Rinaldi M.G. et al. Internet-accessible DNA sequence database for identifying fusaria from human and animal infections. *J. Clin. Microbiol.* 2010. V. 48 (10). P. 3708–3718.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.00989-10>
- O'Donnell K., Ward T.J., Robert V.A.R.G. et al. DNA sequence-based identification of *Fusarium*: current status and future directions. *Phytoparasitica*. 2015. V. 43. P. 583–595.  
<https://doi.org/10.1007/s12600-015-0484-z>
- Oliveira dos Santos C., Kolwijck E., van Rooij J. et al. Epidemiology and clinical management of *Fusarium* keratitis in the Netherlands, 2005–2016. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* 2020. V. 10. P. 133.  
<https://doi.org/10.3389/fcimb.2020.00133>
- Pan R., Deng Q., Deng M. et al. First report of peanut foot rot caused by *Neocosmospora vasinfecta* in mainland China. *Plant Pathol.* 2010. V. 59 (6). P. 1172.  
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2010.02360.x>
- Park B., Park J., Cheong K.-C. et al. Cyber infrastructure for *Fusarium*: Three integrated platforms supporting strain

- identification, phylogenetics, comparative genomics and knowledge sharing. *Nucleic Acids Res.* 2011. V. 39 (Database issue): D640–D646.  
<https://doi.org/10.1093/nar/gkq1166>
- Pereira G.H., de Angelis D.A., Brasil R.A. et al. Disseminated amphotericin-resistant fusariosis in acute leukemia patients: report of two cases. *Mycopathologia.* 2013. V. 175 (1–2). P. 107–114.  
<https://doi.org/10.1007/s11046-012-9585-0>
- Pérez-Nadales E., Alastruey-Izquierdo A., Linares-Sicilia M.J. et al. Invasive fusariosis in nonneutropenic patients, Spain, 2000–2015. *Emerg. Infect. Dis.* 2021. V. 27 (1). P. 26–35.  
<https://doi.org/10.3201/eid2701.190782>
- Pirarat N., Sahatrakul K., Lacharoje S. et al. Molecular and pathological characterization of *Fusarium solani* species complex infection in the head and lateral line system of *Sphyrna lewini*. *Dis. Aquat. Org.* 2016. V. 120 (3). P. 195–204.  
<https://doi.org/10.3354/dao03028>
- Porter L.D., Pasche J.S., Chen W. et al. Isolation, identification, storage, pathogenicity tests, hosts, and geographic range of *Fusarium solani* f. sp. *pisi* causing *Fusarium* root rot of pea. *Plant Health Progress.* 2015. V. 16 (3). P. 136–145.  
<https://doi.org/10.1094/PHP-DG-15-0013>
- Rodriguez-Carres M., White G., Tsuchiya D. et al. The supernumerary chromosome of *Nectria haematococca* that carries peapathogenicity-related genes also carries a trait for pea rhizosphere competitiveness. *Appl. Environment. Microbiol.* 2008. V. 74 (12). P. 3849–3856.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.00351-08>
- Rodriguez-Villalobos H., Georgala A., Beguin H. et al. Disseminated infection due to *Cylindrocarpon (Fusarium) lichenicola* in a neutropenic patient with acute leukaemia: report of a case and review of the literature. *Eur. J. Clin. Microbiol. Infect. Dis.* 2003. V. 22. P. 62–65.  
<https://doi.org/10.1007/s10096-002-0851-9>
- Rossman A.Y., Samuels G.J., Rogerson C.T. et al. Genera of *Bionectriaceae*, *Hypocreaceae* and *Nectriaceae* (*Hypocreales*, *Ascomycetes*). *Stud. Mycol.* 1999. V. 42. P. 1–248.
- Sáenz V., Alvarez-Moreno C., Pape P.L. et al. A one health perspective to recognize *Fusarium* as important in clinical practice. *J. Fungi.* 2020. V. 6 (4). P. 235.  
<https://doi.org/10.3390/jof6040235>
- Salah H., Al-Hatmi A. M. S., Theelen B. et al. Phylogenetic diversity of human pathogenic *Fusarium* and emergence of uncommon virulent species. *J. Infect.* 2015. V. 71 (6). P. 658–666.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinf.2015.08.011>
- Sandoval-Denis M., Crous P.W. Removing chaos from confusion: assigning names to common human and animal pathogens in *Neocosmospora*. *Persoonia.* 2018. V. 41. P. 109–129.  
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2018.41.06>
- Sandoval-Denis M., Lombard L., Crous P.W. Back to the roots: a reappraisal of *Neocosmospora*. *Persoonia.* 2019. V. 43. V. 90–185.  
<https://doi.org/10.3767/persoonia.2019.43.04>
- Sarmiento-Ramírez J.M., Abella-Pérez E., Phillott A.D. et al. Global distribution of two fungal pathogens threatening endangered sea turtles. *Plos One.* 2014. V. 9 (1). P. e85853.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085853>
- Sav H., Rafati H., Öz Y. et al. Biofilm formation and resistance to fungicides in clinically relevant members of the fungal genus *Fusarium*. *J. Fungi.* 2018. V. 4 (1). P. 16.  
<https://doi.org/10.3390/jof4010016>
- Scheel C.M., Hurst S.F., Barreiros G. et al. Molecular analyses of *Fusarium* isolates recovered from a cluster of invasive mold infections in a Brazilian hospital. *BMC Infect. Dis.* 2013. V. 13. P. 49.  
<https://doi.org/10.1186/1471-2334-13-49>
- Schroers H.J., Samuels G.J., Zhang N. et al. Epitypification of *Fusisporium (Fusarium) solani* and its assignment to a common phylogenetic species in the *Fusarium solani* species complex. *Mycologia.* 2016. V. 108 (4). P. 806–819.  
<https://doi.org/10.3852/15-255>
- Sergeev A.Y., Burtseva G.N., Sergeev V.Y. Onychomycosis: local pharmacokinetics and the future of topical antifungals. *Immunopathology, allergology, infectology.* 2016. № 2. P. 78–92 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.14427/jipai.2016.2.78>
- Shenoy M.S., Nayak R.R., Pai V. et al. Mycotic keratitis due to *Cylindrocarpon lichenicola*: successful salvage of the eye. *Indian J. Med. Microbiol.* 2020. V. 38 (3–4). P. 472–474.  
[https://doi.org/10.4103/ijmm.IJMM\\_20\\_399](https://doi.org/10.4103/ijmm.IJMM_20_399)
- Short D.P.G., O'Donnell K., Geiser D.M. Clonality recombination, and hybridization in the plumbing-inhabiting human pathogen *Fusarium keratoplasticum* inferred from multilocus sequence typing. *BMC Evol. Biol.* 2014. V. 14. P. 91.  
<http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/91>
- Short D.P.G., O'Donnell K., Thrane U. et al. Phylogenetic relationships among members of the *Fusarium solani* species complex in human infections and the descriptions of *F. keratoplasticum* sp. nov. and *F. petroliphilum* stat. nov. *Fungal Genet. Biol.* 2013. V. 53. P. 59–70.  
<https://doi.org/10.1016/j.fgb.2013.01.004>
- Short D.P.G., O'Donnell K., Zhang N. et al. Widespread occurrence of diverse pathogenic types of the fungus *Fusarium* in bathroom plumbing drains. *J. Clin. Microbiol.* 2011. V. 49 (12). P. 4264–4272.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.05468-11>
- Šišić A., Baćanović-Šišić J., Al-Hatmi A.M.S. et al. The “forma specialis” issue in *Fusarium*: a case study in *Fusarium solani* f. sp. *pisi*. *Sci. Rep.* 2018. V. 8. P. 1252.  
<https://doi.org/10.1038/s41598-018-19779-z>
- Smyth C.W., Sarmiento-Ramírez J.M., Short D.P.G. et al. Unraveling the ecology and epidemiology of an emerging fungal disease, sea turtle egg fusariosis (STEF). *Plos Pathog.* 2019. V. 15 (5). P. e1007682.  
<https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007682>
- Snyder W.C., Hansen H.N. The species concept in *Fusarium* with reference to section *Martiella*. *Am. J. Bot.* 1941. V. 28 (9). P. 738–742.  
<https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1941.tb11002.x>
- Sokolova G.D., Glinushkin A.P. Resistance mechanisms of *Fusarium graminearum* to fungicides. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2020. V. 54 (6). P. 391–403 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0026364820060112>
- Sousa E.S., Melo M.P., Mota J.M. et al. First report of *Fusarium falciforme* (FSSC 3 + 4) causing root rot in Lima Bean (*Phaseolus lunatus* L.) in Brazil. *Plant Disease.* 2017. V. 101 (11). P. 1954.  
<https://doi.org/10.1094/pdis-05-17-0657-pdn>
- Soyer J.L., Balesdent M.-H., Rouxel T. et al. To B or not to B: a tale of unorthodox chromosomes. *Current Opin. Microbiol.* 2018. V. 46. P. 50–57.  
<https://doi.org/10.1016/j.mib.2018.01.012>

- Summerbell R., Schroers H.-J. Analysis of phylogenetic relationship of *Cylindrocarpon lichenicola* and *Acremonium falciforme* to the *Fusarium solani* species complex and a review of similarities in the spectrum of opportunistic infections caused by these fungi. *J. Clin. Microbiol.* 2002. V. 40 (8). P. 2866–2875.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.40.8.2866-2875.2002>
- Summerell B.A. Resolving *Fusarium*: Current status of the genus. *Ann. Rev. Phytopathol.* 2019. V. 57. P. 323–339.  
<https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100204>
- Taylor J.W. One fungus = one name: DNA and fungal nomenclature twenty years after PCR. *IMA Fungus.* 2011. V. 2 (2). P. 113–120.  
<https://doi.org/10.5598/imafungus.2011.02.02.01>
- Temporini E.D., VanEtten H.D. Distribution of the pea pathogenicity (PEP) genes in the fungus *Nectria haematococca* mating population VI. *Curr. Genet.* 2002. V. 41. P. 107–114.  
<https://doi.org/10.1007/s00294-002-0279-x>
- Temporini E.D., VanEtten H.D. An analysis of the phylogenetic distribution of the pea pathogenicity genes of *Nectria haematococca* MPVI supports the hypothesis of their origin by horizontal transfer and uncovers a potentially new pathogen of garden pea: *Neocosmospora boniensis*. *Curr. Genet.* 2004. V. 46. P. 29–36.  
<https://doi.org/10.1007/s00294-004-0506-8>
- Thornton C.R. Detection of the “Big Five” mold killers of humans: *Aspergillus*, *Fusarium*, *Lomentospora*, *Scedosporium* and *Mucormycetes*. *Adv. Appl. Microbiol.* 2020. V. 110. P. 1–61.  
<https://doi.org/10.1016/bs.aambs.2019.10.003>
- Todokoro D., Suzuki T., Tamura T. et al. Efficacy of luliconazole against broad-range filamentous fungi including *Fusarium solani* species complex causing fungal keratitis. *Cornea.* 2019. V. 38 (2). P. 238–242.  
<https://doi.org/10.1097/ico.0000000000001812>
- Van Dijck P., Sjollem J., Cammue B.P.A. et al. Methodologies for in vitro and in vivo evaluation of efficacy of antifungal and antibiofilm agents and surface coatings against fungal biofilms. *Microbial. Cell.* 2018. V. 5 (7). P. 300–326.  
<https://doi.org/10.15698/mic2018.07.638>
- VanEtten H., Jorgensen S., Enkerli J. et al. Inducing the loss of conditionally dispensable chromosomes in *Nectria haematococca* during vegetative growth. *Curr. Genet.* 1998. V. 33 (4). P. 299–303.  
<https://doi.org/10.1007/s002940050340>
- Varon A.G., Nouer S.A., Barreiros G. et al. Superficial skin lesions positive for *Fusarium* are associated with subsequent development of invasive fusariosis. *J. Infect.* 2014. V. 68 (1). P. 85–89.  
<https://doi.org/10.1016/j.jinf.2013.08.011>
- Vega-Gutiérrez T.A., López-Orona C.A., López-Urquidéz G.A. et al. Foot rot and wilt in tomato caused by *Fusarium falciforme* (FFSSC 3 + 4) in Mexico. *Plant Dis.* 2019. V. 103. P. 157–158.  
<https://doi.org/10.1094/PDIS-06-18-1001-PDN>
- Walther G., Stasch S., Kaerger K. et al. *Fusarium* keratitis in Germany. *J. Clin. Microbiol.* 2017. V. 55. P. 2983–2995.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.00649-17>
- Wiederhold N.P., Gibas C.F.C. From the clinical mycology laboratory: new species and changes in fungal taxonomy and nomenclature. *J. Fungi.* 2018. V. 4 (4). P. 138.  
<https://doi.org/10.3390/jof4040138>
- Wingfield M.J., De Beer W., Slippers B. et al. One fungus, one name promotes progressive plant pathology. *Mol. Plant Pathol.* 2012. V. 13 (6). P. 604–613.  
<https://doi.org/10.1111/J.1364-3703.2011.00768.X>
- Yang Z., Rogers L.M., Song Y. et al. Homoserine and asparagine are host signals that trigger *in planta* expression of a pathogenesis gene in *Nectria haematococca*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2005. V. 102 (11). P. 4197–4202.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.0500312102>
- Zhang N., O'Donnell K., Sutton D.A. et al. Members of the *Fusarium solani* species complex that cause infections in both humans and plants are common in the environment. *J. Clin. Microbiol.* 2006. V. 44(6). P. 2186–2190.  
<https://doi.org/10.1128/JCM.00120-06>
- Давлетишина Н.И., Самойлов А.Н. (Davletshina, Samoylov) Эпидемиология и методы лечения грибковых кератитов // Вестник офтальмологии. 2020. Т. 136. № 4. С. 138–145.
- Обрубов А.С., Бельская К.И. (Obrubov, Belskaya) Фармакотерапия грибковых кератитов // Офтальмохирургия. 2018. № 1. С. 98–102.
- Сергеев А.Ю., Бурцева Г.Н., Сергеев В.Ю. (Sergeev et al.) Фармакокинетика и перспективы местной терапии инхонимикозов // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2016. № 2. С. 78–92.
- Соколова Г.Д., Глинушкин А.П. (Sokolova, Glinushkin) Механизмы устойчивости к фунгицидам фитопатогенного гриба *Fusarium graminearum* // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 6. С. 391–403.

## Species Diversity in *Fusarium solani* Complex (*Neocosmospora*) and its Pathogenicity for Plants and Animals

G. D. Sokolova<sup>a, #</sup>, N. I. Budynkov<sup>a</sup>, E. E. Tselipanova<sup>b</sup>, and A. P. Glinushkin<sup>a</sup>

<sup>a</sup>All-Russian Institute of Phytopathology, Bolshiye Vyazemy, Russia

<sup>b</sup>Moscow Regional Research and Clinical Institute, Moscow, Russia

<sup>#</sup>e-mail: gdsokolova@mail.ru

The *Fusarium solani* species complex (FSSC) is a group of soil saprophytes with wide adaptive potential, which facilitates possibility of fungi survival in diverse conditions and helps to acquire a very broad host range. In this review are analyzed current literature data about genetic traits of FSSC on model of *F. solani* f. sp. *pisi* and also are generalized the reports about the most prevalence species that are the pathogens for plants and men. It is considered the intrinsic resistance of FSSC to majority of modern antimycotic drugs and the need to working of new means of fusariosis treatment.

**Keywords:** agents of human mycosis, phytopathogens, resistance to antifungal drugs

## THE FIRST RECORD OF *SUILLUS GLANDULOSUS* (SUILLACEAE) IN RUSSIA FROM MAGADAN REGION

© 2022 г. Е. А. Zvyagina<sup>1,\*</sup> and N. A. Sazanova<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>Lomonosov Moscow State University, 119991 Moscow, Russia

<sup>2</sup>Institute of Biological Problems of the North of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, 685000 Magadan, Russia

\*e-mail: mycena@yandex.ru

\*\*e-mail: nsazanova\_mag@mail.ru

Received March 21, 2021; revised May 15, 2021; accepted May 22, 2021

A North American species *Suillus glandulosus* was found for the first time for Russia. Specimens were collected in August 1990, 2013, and 2018 in *Larix cajanderi*-dominated communities in the continental and coastal areas of Magadan Region. A high similarity of ITS sequences and morphological characters of Asian and American samples was shown. A morphological description, photographs of basidiomata, spores and cystidia are given. Considerable disjunction of the northern part of the species range and its association with possible Beringian refugia of vegetation during the Quaternary glaciation are discussed. Specimens of *Suillus glandulosus* were found in clusters with *Gomphidius borealis*. An occurrence of the three-way association of *Suillus glandulosus*, *Gomphidius borealis* and *Larix cajanderi* is recorded for the first time in Asia.

**Keywords:** Beringia, biogeography, *Boletales*, Far East, mycorrhiza

**DOI:** 10.31857/S0026364822010147

### INTRODUCTION

We collected the specimens with red-brown slimy and viscid basidiomata several times since 1990 in different locations in Magadan Region. The correspondence to the description in the work of Pomerleau and Smith (1962) and similarity to the specimens from the territory of Canada [MQ17065-QFB29573 and ANT123-QFB28750 (BOLD Systems)] suggested that we are dealing with *Suillus glandulosus* (Peck) Singer.

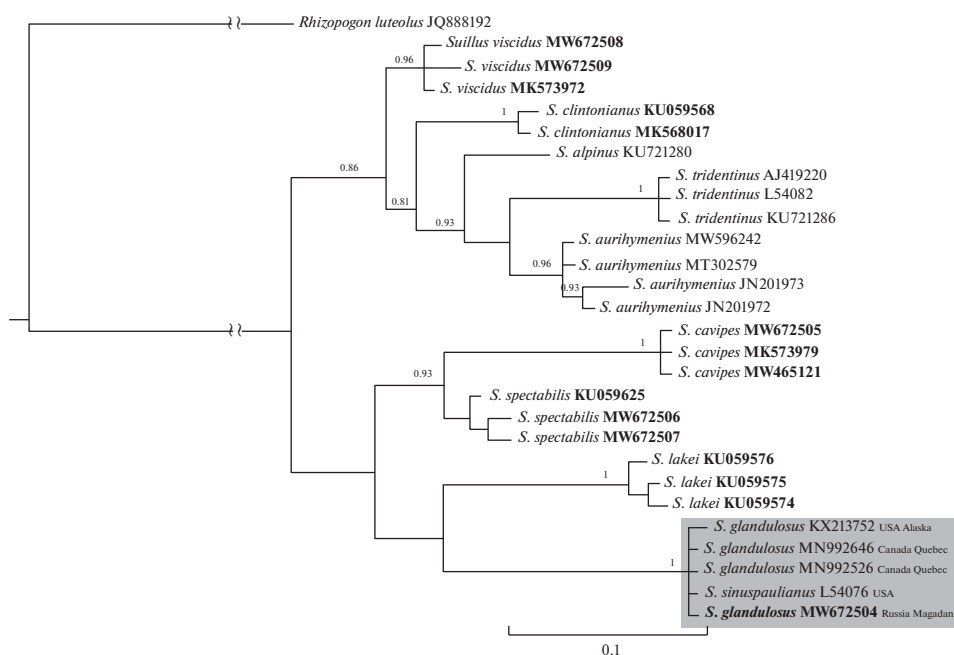
According to Pomerleau and Smith (1962), Smith and Thiers (1971), as well as datasets of the iBOL (International., 2016), EMBL-EBI (European., 2019), CMMF (Archambault, 2019), F (Grant, Konrat, 2019), DUKE (Duke University., 2020) and WTU (University., 2021) mycological collections, the species range covers mostly Northeastern America. Some specimens (UWBM 109120, EMBL-EBI KX213742) were collected in Alaska (GBIF, 2021). Only a few finds of this species are known in Asia (Ding, Wen, 2003; Nagasawa, Sato, 2016). Phylogenetic analysis shows a high similarity of the specimens collected in Magadan Region with American ones. In this report we present data on the first records of *S. glandulosus* in Russia, give a description of the collected specimens, discuss the distribution of *S. glandulosus* and its mycorrhizal association.

### MATERIAL AND METHODS

Specimens were photographed in situ, examined for taste and smell, dried at temperatures below 50°C. Specimens are stored in the herbarium of the Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences (MAG). A part of the sequenced specimen of *Suillus glandulosus* (MAG 5110, GenBank MW672504) and the specimen of *Gomphidius borealis* from the cluster (MAG 5072) were inserted into the herbarium of the Komarov Botanical Institute under the numbers LE 312670 and LE 312671 correspondingly. Macroscopic descriptions were based on the study of both fresh and dried materials as well as on photographs. Microstructures were observed at ×400 and at ×1000 in squash preparations in 5% KOH, Congo Red, and Melzer's reagent. Up to 30 basidiospores, 10 cystidia, and 10 terminal elements of pileipellis per specimen were measured to obtain descriptive statistics. Measurements were made in ToupView V.3.7 (ToupTek Photonics) calibrated by OMP object-micrometre (LOMO). Dimensions are given as (abs min) average min – average max (abs max), Q = average min – average max quotient (length/width ratio).

PCR ITS products were obtained without DNA extraction using the standard protocol of Thermo Scientific Phire Tissue Direct PCR Master Mix kit and amplification with ITS1-F and ITS4-B primers (Gardes, Bruns, 1993). Amplified products were sequenced using BigDyeH Terminator 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Foster City, California). The se-





**Fig. 1.** ITS rDNA phylogenetic tree obtained with MrBayes v. 3.2.1 under GTR + I + G model for 3 M generations. The GenBank accession numbers are indicated after species names. Newly generated sequences are marked in bold. Posterior probability values greater than 0.8 are indicated on the branches. Scale bar = 0.1 indicates expected substitution per site. The tree is rooted with *Rhizopogon luteolus*.

quences were assembled in CodonCode Aligner V.9.0.1 (CodonCode Corporation) and manually interpreted to correct the ambiguous bases. 28 ITS sequences, including 14 newly generated and 14 retrieved from GenBank database, were used in the phylogenetic analysis focused on *Suillus glandulosus* and closely related species. *Rhizopogon luteolus* was chosen as an outgroup. Genbank accession numbers of sequences are indicated in the phylogenetic tree (Fig. 1) after the species names and in the section "Specimens examined". Sequences were first aligned in MAFFT (Katoh et al., 2019), then the alignment was manually optimized. Ambiguous alignment areas were removed manually. The alignment containing a total of 455 bases with gaps was used for phylogenetic analysis. ITS rDNA phylogenetic tree (Fig. 1) was obtained using MrBayes v. 3.2.1 (Ronquist et al., 2012) under GTR + I + G model with 3 M generations and a sampling frequency of every 100th generation. Posterior probability values exceeding 0.80 are indicated on the branches. The sequence alignment and phylogenetic tree of this project are available under TreeBase study TB2:S27843. Phylogenetic differences were measured using the Hamming dissimilarity in UGENE v.37 (Okonechnikov et al., 2012) on ITS sequence alignment (478 nucleotides including alignment gaps) of morphologically similar species: *Suillus glandulosus*, *S. spectabilis* and *S. tridentinus*.

## RESULTS

According to the tree in Fig. 1, ITS sequence MW672504 of the specimen MAG5110 belongs to the well supported *S. glandulosus* clade. The Hamming distance between the Magadan and North American samples is less than 1% or 1–2 nucleotide substitutions per 478 alignment positions. Basidiomata in the photos of the sequenced North American *S. glandulosus* specimens (MQ17065-QFB29573 and ANT123-QFB28750) and those of *S. glandulosus* specimens from Magadan Region have similar macromorphological features. Hamming distance to the most morphologically similar species *S. spectabilis* and *S. tridentinus* is 6–7 and 9–10% (31–33 and 43–47 nucleotide substitutions). Below we present a description of the *S. glandulosus* specimens collected in Magadan Region.

*Suillus glandulosus* (Peck) Singer, Lilloa 22: 657, 1951 ("1949").

Basionym: *Boletinus glandulosus* Peck, Bull. New York State Mus. 131: 34, 1909.

Synonymy: *Fuscoboletinus glandulosus* (Peck) Pomerleau et Smith, Brittonia 14: 162, 1962.

Iconography: Pomerleau and Smith [1962: 162, pls. 3, 4 (upper figure) as *F. glandulosus*]; Snell and Dick (1970: 26, pl. 75, Fig. 5).

**Mature basidiomata** boletoid. **Pileus** 4–8 (10) cm diam, convex, flattening with age, margin floccose-appendiculate with thin glutinous flakes. Surface copi-



**Fig. 2.** *Suillus glandulosus* basidiomata (a–c) coll. MAG 5110; fused fruiting bodies of the *S. glandulosus* and *Gomphidius borealis* coll. MAG 5072 (d), cystidia and spores in KOH (e, f). Scale bar = 10  $\mu$ m.

ously viscid when wet, glabrous, brick-red, slightly cracking in dry weather with translucent spots of yellow flesh. Pileus cuticle thin, easy to remove. Pores angular, large, 1 mm diam or more, variable in size, yellow when young and yellow-brown to brown when mature, *tubes* concolour or a bit lighter. Hymenophore boletinoid, subdecurrent to decurrent. Context fleshy, golden-yellow. Stipe cylindrical slightly tapering towards the base, central, 1–1.5 cm broad, 3.5–6 (8) cm long, reticulate and golden-yellow above the ring, whitish and covered with thin brick-red scurf under the ring. Ring thin, double, brick-red mucous in upper part and whitish membranous in lower part. Context fleshy, yellow. Flesh of the cap and stipe after heat treatment becomes from lilac-pink to raspberry colour. Taste indistinct or slightly sour; odour pleasant, mushroom.

Basidiospores (7.7) 8.1–11.0 (11.5)  $\times$  (3.1) 3.4–4.6 (5.0)  $\mu$ m, Q = 2.1–3.0, narrowly ellipsoid, slightly tapered at the distal end, inequilateral in profile, moderately thick-walled, honey-yellow or bright yellow-brown in KOH, smooth. Basidia (20.1) 21.6–29.3

(31.5)  $\times$  (4.5) 5.3–7.4 (8.5)  $\mu$ m, clavate to subclavate, hyaline or with yellowish brown context in KOH, 4-spore. Cystidia (34.5) 38.1–72.3 (80.8)  $\times$  (3.8) 4.2–7.3 (8.5)  $\mu$ m, cylindric, rounded in apex, with brown context in KOH or sometimes hyaline, arranged in fascicles. Pileipellis ixocutis, consisting of septate hyphae (37) 43.9–101 (119)  $\times$  (3.8) 4.3–8.9 (10.5)  $\mu$ m, hyaline.

Habitat and Distribution: the species was recorded in the continental (upper reaches of the Kolyma River) and coastal (within 50 km from the sea) parts of Magadan Region. It grows in mixed forests dominated by *Larix cajanderi*, preferring sparse areas with lingonberry-lichen cover and sandy-pebble soil. Often grows in groups with other species of *Suillus* (*S. aurihymenius*, *S. cavipes*, *S. grevillei*, *S. spectabilis*, etc.) and in clusters with *Gomphidius borealis* O.K. Mill., Aime et Peintner (Fig. 2, d). Fruiting in late summer. Edible mushroom, harvested by local people.

Specimens examined: Magadan Region, Srednekanskiy District, Seymchan village vicinities, 62.8339° N, 152.4313° E, in mixed *Larix cajanderi*-

dominated forest with *Betula platyphylla*, *Salix* spp., 28 08 2018, coll. N.A. Sazanova, det. E.A. Zvyagina (MAG 5110, dupl. LE 312670, ITS GenBank MW672504); *ibid.*, *Larix*-dominated forest with *Betula platyphylla*, 28 08 2018, coll. et det. N.A. Sazanova (MAG 5114); *ibid.*, 62.9821° N, 152.3193 E°, mixed forest with *Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula platyphylla*, *B. middendorffii*, and *Vaccinium vitis-idaea*-lichen cover, 08 08 2013, coll. S.A. Yarysheva, det. N.A. Sazanova (MAG 4591); *ibid.*, 62.9804° N, 152.3199E°, *Larix*-dominated forest, growing in clusters with *Gomphidius borealis*, 29 08 2018, N.A. Sazanova (MAG 5072, dupl. LE 312671); Olskiy District, vicinity of Chistoe Lake, 59.5768° N, 151.8264°E, scattered *Larix cajanderi* forest with *Pinus pumila* and *Vaccinium vitis-idaea*-lichen cover, on sandy-pebble soil, abundant, 14 08 1990, coll. et det. N. A. Sazanova (MAG 1326).

**Notes:** Brick-red to reddish-brown mucous pileus and stipe surfaces, yellow flesh, golden yellow decurrent hymenophore with big pores, membranous transparent partial veil, and mucous ring are characteristic features of *Suillus glandulosus*. In the field, basidiomata of *S. glandulosus* superficially resemble those of *S. aurihyemenius*. The latter is distinguished by a dull yellow-orange flesh, orange tint of hymenophore, a fibrous ring, and the absence of mucus and bright brown plaque on a pileus surface. *S. spectabilis*, which also has a brownish-red mucous pileus and stipe, golden-yellow flesh and a mucous ring, is characterized by a scaly pileus surface. *S. clintonianus* is also similar in appearance to *S. glandulosus*, but has smaller pores (less than 1 mm) and a thick cherry-coloured cuticle that is difficult to remove.

## DISCUSSION

Brown mucous pileus, decurrent hymenophore and mucous yellow-brown annulate stipe of the specimens from the Magadan Region correspond to original descriptions of *Boletinus glandulosus* (Peck, 1909). Pomerleau and Smith (1962) studied the type specimen and gave the following description of microstructures: spores 3.5–4.5 × 8.6–11.5 μm, cystidia are numerous fasciculate, with brown incrustation, and deep purple in Melzer's reagent. The microstructures of the Magadan specimens fully correspond to the description and sizes of microstructures of the type and other specimens given by Pomerleau and Smith (1962).

Morphological and genetic similarity of Magadan and North American specimens identified as *Suillus glandulosus* confirms the correct identification. However, molecular analysis of type specimens is needed in order to prove the correct interpretation of concept of this species described by Peck. Due to the fact that holotype is older than 100 years, it would be important to select molecularly reactable epitype from the type locality.

*S. glandulosus* has a disjunctive range, which is typical for Beringian species. It is widespread mainly in

the northeast of America, where it occurs in groups and is quite abundant. This species firstly was described from the territory of New Brunswick in Eastern Canada (Peck, 1909). Later, individual finds were made in Alaska (GBIF, 2021). It is difficult to determine the Asian border of the range. No more finds were recorded in Northern Asia, except for Magadan Region and Hokkaido (Nagasawa, Sato, 2016). Occurrences of the species in Southeast Asia are reported (Bi et al., 1993; Ding, Wen, 2003). However, we did not find ITS sequences and photos of finds or stored specimens from Southeast Asia in the available public databases. At present, the range of the species appears to be composed of isolated locations, the northern part of which corresponds to the refugia in the Western and Eastern Beringia, which existed in the Quaternary glaciations (Abbott, Brochmann, 2003; Anderson et al., 2010; Brubaker et al., 2005; Binney et al., 2009).

The question of the mycorrhizal host of this species remains controversial. In the original description of C.H. Peck (1909) there is no direct indication of the mycorrhizal symbiont. Later works reported that this species grows under conifers, mainly under *Abies balsamea*, *Thuja occidentalis*, *Tsuga canadensis* (Pomerleau, Smith 1962; Smith, Thiers, 1971). Smith and Thiers (1971) also indicated that it is not growing under larch as a distinguishing feature of this species. The study of the mycorrhizal roots of *Picea* did not confirm the presence of mycorrhiza with *Suillus glandulosus* (Nguyen et al., 2016). Nguyen et al. (2016) suggested that larch is the main host, while spruce and fir may be secondary symbionts. The known habitats of *S. glandulosus* on the territory of Magadan Region are located in 700 km to the east from the modern border of the *Picea obovata* distribution (from the Verkhoyansk ridge) and 350 km north and 100 km south-west of the relict spruce site of Magadan Region ("Yamskiy spruce island", middle reaches of the Yama River). In the forests where we collected the specimens, only two species of conifers *Larix cajanderi* and *Pinus pumila* are growing (Fig. 3). Specimens of *Suillus glandulosus* were found in clusters with *Gomphidius borealis* (Fig. 2, d). According to Miller (2003) *Chroogomphus* and *Gomphidius* exhibit strong specificity for the plant hosts at the generic level. Due to the fact that *Gomphidius* mostly forms mycorrhiza with conifers subfamilies *Piceoideae*, *Laricoideae*, and *Abietoideae*, we assume that in this case there is a triple association between *G. borealis*, *Suillus glandulosus*, and *Larix cajanderi*. The molecular and morphological evidence of a three-way interaction has been previously shown for *Suillus bovinus*, *Gomphidius roseus* and *Pinus sylvestris* (Ollson et al., 2000). In North America *Gomphidius borealis* is associated with *Suillus glandulosus* and *Abies balsamea*, *Picea glauca* and *Larix laricina* (Aime, Voitek, 2014). *Gomphidius borealis* is not widely known in Asia, despite the fact that it was described from Yakutia (Miller et al., 2002). Our report on this species is the first for the Far East. *G. borealis* is very similar at first glance to



**Fig. 3.** Specimen's locality in mixed (*Larix cajanderi*, *Pinus pumila*, *Betula platyphylla*, *B. middendorffii*) *Vaccinium vitis-idaea*-lichen forest, Seymchan Village vicinities, Magadan Region, Russia (coll. MAG 4591).

*G. glutinosus*. The first is distinguished by a pinkish-beige pileus, a pinkish-beige tint between the gills, a fibrillose veil and a light orange-yellow base of the stem, blackening on handling. Due to the similarity of the two species, it will be useful to review *Gomphidius* specimens from other Asian reports (Nagasawa, Sato, 2016) to understand the spectrum of species associated with *Suillus glandulosus*.

Elena A. Zvyagina's work is supported by a grant from the Russian Foundation for Basic Research (RFBR) grant N 20-04-00349. The research of Nina A. Sazanova was carried out within the frame of government assignments for Institute of Biological Problems of the North FEB RAS (project AAAA-A17-117122590002-0 "Inventory and classification of taxonomic and spatial diversity of plants and plant communities of the Far East North of Russia"). We thank Svetlana A. Yarysheva for the help in field work.

## REFERENCES

- Abbott R.J., Brochmann C. History and evolution of the arctic flora: in the footsteps of Eric Hulten. *Mol. Ecol.* 2003. V. 12 (2). P. 299–313.
- Aime M.C., Voitek A. *Gomphidius* in Newfoundland and Labrador with a redescription of *Gomphidius borealis*. *Omphalina*. 2014. V. 5 (3). P. 3–10.
- Anderson P.M., Lozhkin A.V., Solomatkina T.B. et al. Paleoclimatic implications of glacial and postglacial refugia for *Pinus pumila* in western Beringia. *Quat. Res.* 2010. V. 73 (2). P. 269–276.
- Archambault R. Cercle des mycologues de Montréal Fungarium (CMMF). Version 11.6. Université de Montréal Biodiversity Centre. 2019. Occurrence dataset <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.5886/jcq7t9e9>
- Bi Z., Zheng G., Taihui L. The macrofungus flora of China's Guangdong Province. Chinese University Press, 1993.
- Binney H.A., Willis K.J., Edwards M.E. et al. The distribution of late-Quaternary woody taxa in northern Eurasia: evidence from a new macrofossil database. *Quaternary Science Reviews.* 2009. V. 28 (23–24). P. 2445–2464.
- Brubaker L.B., Anderson P.M., Edwards M.E. et al. Beringia as a glacial refugium for boreal trees and shrubs: new perspectives from mapped pollen data. *J. Biogeography.* 2005. V. 32 (5). P. 833–848.
- Ding M.R., Wen H.A. Species of *Suillus* in China. *Mycosystema.* 2003. V. 22. P. 182–190.
- Duke University, herbarium fungal collection. 2020. Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.15468/vxptfo>
- European nucleotide archive (EMBL-EBI). Geographically tagged INSDC sequences. 2019. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/cndomv> accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.15468/cndomv>
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for *Basidiomycetes*: application to identification of mycorrhizae and rusts. *Mol. Ecol.* 1993. V. 2. P. 113–118.
- GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.245nte>
- Grant S., von Konrat M. Field museum of natural history (botany) fungi collection. Version 4.9. Field Museum. 2019. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/x2hjnp> accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.15468/x2hjnp>
- Katoh K., Rozewicki J., Yamada K.D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics.* 2019. V. 20 (4). P. 1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Miller O.K. The *Gomphidiaceae* revisited: a worldwide perspective. *Mycologia.* 2003. V. 395 (1). P. 176–183. <https://doi.org/10.1080/15572536.2004.11833147>
- Miller O.K., Aime M.C., Camacho F.G. et al. Two New Species of *Gomphidius* from the Western United States and Eastern Siberia. *Mycologia.* 2002. V. 94 (6). P. 1044–1050.
- Nagasawa E., Sato S. *Suillus glandulosus*, a bolete species new to Japan. *Rep. Tottori Mycol. Inst.* 2016. V. 46. P. 39–42.
- Nguyen N.H., Vellinga E.C., Bruns T.D. et al. Phylogenetic assessment of global *Suillus* ITS sequences supports morphologically defined species and reveals synonymous and undescribed taxa. *Mycologia.* 2016. V. 108(6). P. 1216–1228. <https://doi.org/10.3852/16-106>
- Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M. et al. the UGENE team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics.* 2012. V. 28. P. 1166–1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
- Olsson P.A., Münzenberger B., Mahmood Sh. et al. Molecular and anatomical evidence for a three-way association between *Pinus sylvestris* and the ectomycorrhizal fungi *Suillus bovinus* and *Gomphidius roseus*. *Mycol. Res.* 2000. V. 104 (11). P. 1372–1378.
- Peck C.H. Report of the State Botanist. 1908. *Bull. N.Y. State Museum.* 1909. V. 131. P. 1–202.
- Pomerleau R., Smith A.H. *Fuscoboletinus*, a new genus of the *Boletales*. *Brittonia.* 1962. V. 14. P. 156–171.
- Ronquist F., Teslenko M., van der Mark P. et al. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model

- choice across a large model space. *Syst Biol.* 2012. V. 61 (3). P. 539–542.  
<https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Smith A.H., Thiers H.D.* The boletes of Michigan. Michigan, 1971.
- Snell W.H., Dick E.A.* The boleti of northearestern North America. *J. Cramer, Lehre*, 1970.
- The International barcode of Life consortium. International barcode of Life project (iBOL). 2016. Occurrence dataset <https://doi.org/> accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.15468/inycg6>
- University of Washington Burke museum. Mycological collection – University of Washington Herbarium (WTU). Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2021-02-18. <https://doi.org/10.15468/ajny5r>

## Первая в России находка *Suillus glandulosus* (*Suillaceae*) из Магаданской области

Е. А. Звягина<sup>a, #</sup>, Н. А. Сазанова<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

<sup>b</sup>Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, 685000 Магадан, Россия

<sup>#</sup>e-mail: [mycena@yandex.ru](mailto:mycena@yandex.ru)

Впервые для России были сделаны находки североамериканского вида *Suillus glandulosus*. Образцы были собраны в 1990, 2013 и 2018 годах, в августе, в сообществах с доминированием *Larix cajanderi* в континентальных и прибрежных районах Магаданской обл. Показано высокое сходство ITS-последовательностей и морфологических признаков азиатских и американских образцов. Приведено морфологическое описание, фотографии базидиом, спор и цистид. Обсуждается значительная разобщенность северной части ареала вида и приуроченность его к возможным берингийским рефугиумам растительности во время четвертичного оледенения. Плодовые тела *Suillus glandulosus* были обнаружены в сростках с *Gomphidius borealis*. Впервые в Азии сообщается о случае тройной ассоциации *Suillus glandulosus*, *Gomphidius borealis* и *Larix cajanderi*.

**Ключевые слова:** Берингия, биогеография, Дальний Восток, микориза, *Boletales*

## НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О БАЗИДИАЛЬНЫХ МАКРОМИЦЕТАХ ЗЕЙСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

© 2022 г. Н. А. Кочунова<sup>1,\*</sup>, Е. А. Ерофеева<sup>2,\*\*</sup>

<sup>1</sup>Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН, 675000 Благовещенск, Россия

<sup>2</sup>Институт комплексного анализа региональных проблем ДВО РАН, 679016 Биробиджан, Россия

\*e-mail: taraninan@yandex.ru

\*\*e-mail: gladdis@yandex.ru

Поступила в редакцию 27.04.2021 г.

После доработки 01.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Приведен аннотированный список 128 видов базидиальных макромицетов, впервые выявленных на территории Зейского заповедника. Из них, 64 вида — новые для Амурской обл. 12 видов, предположительно, указываются впервые для дальневосточного региона. Также, приведены сведения о повторных находках некоторых редко отмечаемых видов. Из редких охраняемых видов, описаны новые находки *Leucopholiota lignicola* и *Polyporus umbellatus*.

**Ключевые слова:** Амурская область, базидиомицеты, Дальний Восток России, редкие виды

**DOI:** 10.31857/S0026364822010068

### ВВЕДЕНИЕ

Зейский государственный заповедник расположен в центральной части Амурской обл., на восточной оконечности хр. Тукурингра. Более 90% площади заповедника занимают леса. Главным образом это лиственничники из *Larix dahurica*; на небольших площадях произрастают сосняки из *Pinus sylvestris*; *Picea jezoensis* поднимается по распадкам и образует верхнюю границу леса, выше которой начинаются заросли *Pinus pumila*, сменяющиеся горной тундрой. В горных лесах примешивается *Betula lanata*; на хорошо прогреваемых склонах *Quercus mongolica* образует насаждения с *Betula dahurica*; отдельные участки заняты производными лесами из *Betula platyphylla* и *Populus tremula*; по долинам рек — лиственные леса из *Betula* spp., *Populus tremula*, *Salix* spp., *Chosenia* и др. (Golysheva et al., 1981).

Первые сведения о микобиоте Зейского р-на были получены в ходе лесопатологических исследований (Lyubarskiy, 1936). В 1958–1959 гг. биоту высших грибов в окрестностях г. Зея изучали сотрудники ДВО РАН (Vassilyeva, 1960; Nazarova, Vassilyeva, 1974). После организации Зейского заповедника в 1963 г., работы по инвентаризации микобиоты были начаты Б.А. Томилиным и продолжены сотрудниками МГУ, которые обработали и сборы Томила (Gordienko et al., 1981). Материалы перечисленных исследований вошли в публикации по отдельным группам грибов, обобщающие сводки и флористические работы (Rait-

viir, 1971; Lyubarskiy, Vassilyeva, 1975; Bulakh et al., 1990; Kovalenko, 1995; Kõljalg, 1996; Rebriev et al., 2020). С 1990-х гг. изучение биоты макромицетов Зейского заповедника периодически проводили сотрудники ДВО РАН (Govogova, 2001, 2002; Bulakh et al., 2003). С 2014 г. работы возобновились (Kochunova, 2016; Erofeeva, Kochunova, 2017; Kochunova, Erofeeva, 2017; Red data book, 2020; Rebriev et al., 2021). В данных публикациях были также учтены не публиковавшиеся ранее сборы Б.А. Томила, определенные им самим, либо Н.А. Кочуновой. Всего для Зейского заповедника и ближайших сопредельных территорий было выявлено 409 видов базидиальных макромицетов.

В настоящем сообщении приводятся новые результаты инвентаризационных исследований микобиоты Зейского заповедника.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Полевые работы проводились в 2014–2020 гг. совместно авторами статьи. Идентификация видовой принадлежности была выполнена в основном Н.А. Кочуновой на базе лаборатории защиты растений Амурского филиала Ботанического сада-института ДВО РАН (АФ БСИ). Определение проводилось по морфологическим признакам с применением световой микроскопии, согласно общепринятым методикам. Образцы хранятся в фондах Гербария АФ БСИ, г. Благовещенск (ABG1).



**Рис. 1.** Основные участки сбора гербарного материала: I – 37-й км автодороги “Зeya – Золотая Гора”, 54.0116° с.ш., 127.0408° в.д.; II – 52-й км автодороги “Зeya – Золотая Гора”, долина р. Б. Эракингра, 54.0859° с.ш., 126.8747° в.д.; III – 54-й км автодороги “Зeya – Золотая Гора”, долина р. М. Эракингра, 54.1159° с.ш., 126.8016° в.д.; IV – 61-й км автодороги “Зeya – Золотая Гора”, охранный зона, 54.1176° с.ш., 126.7296° в.д.; V – 62-й км автодороги “Зeya – Золотая Гора”, долина р. Каменушка, 54.1292° с.ш., 126.7294° в.д.; VI – верховья руч. Банный, 54.1430° с.ш., 126.7695° в.д.; VII – устье р. Гармакан, 53.8857° с.ш., 127.1999° в.д.; VIII – окрестности кордона “Теплый”, 53.8544° с.ш., 127.3594° в.д.; IX – залив Известковый, 53.8849° с.ш., 127.4020° в.д.; X – залив Руденко, 53.9980° с.ш., 127.4276° в.д.

Ниже приведен аннотированный список новых для Зейского заповедника видов. Названия таксонов и сокращения имен авторов даны согласно международной базе данных Index Fungorum (2021). Таксоны расположены в алфавитном порядке. Для некоторых видов дополнительно указаны наиболее широко распространенные синонимы. Для редко отмечаемых видов приводятся сведения об известных находках в дальневосточном регионе в его современных административных границах. Латинские названия растений даны по Д.П. Воробьеву (Vorobyov, 1968). Участки работ, на которых была собрана основная часть материала, показаны на рисунке 1. В аннотациях для них использованы сокращенные обозначения (I, II и т.д.). Виды, новые для Амурской обл., отмечены в списке звездочкой. Для заключений о новизне флористических находок для дальневосточного региона в целом, необходимо было бы учесть весь объем существующих публикаций, которые весьма разрознены. Виды, предположительно новые для российского Дальнего Востока, отмечены двумя звездочками.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований были выявлены 128 видов базидиальных макромицетов, новых для микобиоты Зейского заповедника.

*Agrocybe praecox* (Pers.) Fayod – II, лиственный лес, на подстилке, 18.07.2016, ABGI 1783/111994.

\**Amanita verna* (Bull.) Lam. – VIII, дубняк с березой черной и осиной, на почве под дубом, 22.08.2015, ABGI 1630/111993.

*Ampulloclitocybe clavipes* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys – X, ельник с березой и лиственницей, на подстилке, 20.08.2015, ABGI 1783/111996.

\**Amylocorticiellum molle* (Fr.) Spirin et Zmitr. – V, смешанный лес, на сильно разложившейся древесине, под валежным стволом березы, 18.08.2016, ABGI 1630/111997. Ранее отмечался в Якутии (Mukhin, Kotiranta, 2000).

*Antrodia gossypium* (Speg.) Ryvarden – V, смешанный лес, на старом строении из древесины хвойного, 18.06.2017, ABGI 1644/111998. Несмотря на многолетние микологические исследования, вид обнаружен в Амурской обл. лишь во второй раз, через десятилетия после первой находки (Lyubarskiy, 1936). Известен также из Якутии (Mikhaleva, 2005).

*Arrhenia acerosa* (Fr.) Kühner – II, лиственный долинный лес (ольха, осина, ива, тополь), на валежном стволе ольхи, среди мха, 16.08.2015, ABGI 830/111999.

\**Athelia binucleospora* J. Erikss. et Ryvardeu – VIII, дубняк с примесью березы, осины и лиственницы, на листьях в подстилке, 28.07.2020, ABGI 1669/112000. Ранее отмечался в Якутии (Mukhin, Kotiranta, 2001).

*Atheniella adonis* (Bull.) Redhead, Moncalvo, Vilgalys, Desjardin et B.A. Perry – II, смешанный лес, на подстилке, 17.08.2015, ABGI 835/112001.

\**A. leptophylla* (Peck) Gminder et Böhning – II, смешанный лес, на подстилке, 17.08.2015, ABGI 1810/112002. Ранее отмечался в Приморском крае (Vassilyeva, Nazarova, 1967; Bulakh, Govorova, 2006).

\**Baltazaria galactina* (Fr.) Leal-Dutra, Dentinger et G.W. Griff. [= *Scytinostroma galactinum* (Fr.) Donk] – VI, ельник с примесью лиственных пород, на валежной древесине лиственного, 18.08.2016, ABGI 1761/112003.

*Bjerkandera fumosa* (Pers.) P. Karst. – II, лиственный долинный лес (ольха, тополь, ива), на валежном стволе ольхи, 28.07.2014, ABGI 313/112004.

*Boletinus spectabilis* (Peck) Murrill – V, березово-лиственничный лес, на почве под лиственницей, 18.08.2016, ABGI 1776/112006; окрестности приюта “Банный”, 54.1472° с.ш., 126.7852° в.д., подгольцовая зона, заросли кедрового стланика, на почве, 06.08.2018, ABGI 1764/112005.

*Bonomyces sinopicus* (Fr.) Vizzini [= *Clitocybe sinopica* (Fr.) P. Kumm.] – V, ельник, на подстилке среди мха, 17.08.2015, ABGI 1619/112007.

\**Brunneoporus malicola* (Berk. et M.A. Curtis) Audet – II, долинный лес, на валежной древесине лиственного, 19.08.2015, ABGI 1747/112008. Указывался для Хабаровского края (Spirin et al., 2016).

\**Calocybe gangraenosa* (Fr.) V. Hofst., Moncalvo, Redhead et Vilgalys [= *Lyophyllum leucophaeatum* (P. Karst.) P. Karst.] – II, долинный лес, на почве и подстилке, 17.07.2016, ABGI 1790/112009.

*Cellulariella warnieri* (Durieu et Mont.) Zmitr. et Malyshva [= *Lenzites warnieri* Durieu et Mont.] – 34-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, долина р. Гармакан, 53.9966° с.ш., 127.0874° в.д., березняк с тополем и лиственницей, на сухостойном стволе тополя, 04.06.2014, ABGI 316/112010.

\*\**Cerinomyces ceraceus* Ginns – 20-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, 53.8735° с.ш., 127.1131° в.д., ельник, на обгоревшем пне ели, 04.06.2014, ABGI 262/22071.

\**Ceriporia viridans* (Berk. et Broome) Donk – VI, ельник с ольхой, на валежной древесине ольхи, 06.08.2018, ABGI 1707/112011.

*Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille – II, березово-лиственничный с елью лес, на почве, 18.08.2015, ABGI 831/112012.

*Chromosera cyanophylla* (Fr.) Redhead, Ammirati et Norvell – X, березняк с лиственницей, на разрушенной древесине, 20.08.2015, ABGI 51/21618.

*Clavulina coralloides* (L.) J. Schröt. – VIII, дубняк с осиной и ольхой, на подстилке и почве, 22.08.2015, ABGI 1636/112013.

*Clitocybe phyllophila* (Pers.) P. Kumm. – X, смешанный лес с лиственницей и елью, на подстилке, 20.08.2015, ABGI 1621/112014.

*Clitopilopsis hirneola* (Fr.) Kühner [= *Rhodocybe hirneola* (Fr.) P.D. Orton] – IX, смешанный лес, на почве, 29.07.2020, ABGI 1684/112015.

\*\**Coprinopsis acuminata* (Romagn.) Redhead, Vilgalys et Moncalvo – VII, сосново-лиственничный с березой и

осиной лес, на почве и растительных остатках в почве, 21.08.2015, ABGI 448/112016.

*Cortinarius flexipes* (Pers.) Fr. – окрестности старого местоположения кордона “Теплый”, 53.8511° с.ш., 127.3690° в.д., дубняк с березой и осиной, на почве, 20.08.2015, ABGI 1626/112017.

\**C. paragaudis* Fr. – VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве среди мха, 07.08.2018, ABGI 1779/112018. Ранее отмечался в Магаданской обл. (Sazanova, 2009).

*C. trivialis* J.E. Lange – IV, ельник с березой, ольхой и осиной, на почве, 15.08.2016, ABGI 909/112019.

*Crepidotus nephrodes* (Berk. et M.A. Curtis) Sacc. – VIII, дубняк с березой черной и осиной, на валежном стволе осины, 28.07.2020, ABGI 1682/112020.

\**Cylindrobasidium evolvens* (Fr.) Jülich – V, ельник с тополем и ольхой, на валежных ветвях ольхи, 08.08.2018, ABGI 1709/112021.

*Daedalea quercina* (L.) Pers. – VIII, дубняк с черной березой и елью, на валежном стволе дуба монгольского, 28.07.2020, ABGI 1736/112022.

\**Dentipellis fragilis* (Pers.) Donk – VI, осинник, на сильно разложившейся древесине, под валежным стволом, 18.08.2016, ABGI 1758/112023; IX, смешанный лес, на валежном стволе осины, 29.07.2020, ABGI 1654/112024.

\*\**Entoloma inusitatum* Noordel., Enderle et H. Lammer – II, смешанный лес, на почве, 17.08.2015, ABGI 1814/112025.

\**E. transvenosum* Noordel. – VIII, березово-дубовый лес, на почве, 20.08.2015, ABGI 1800/112026.

*Exidiopsis calcea* (Pers.) K. Wells – IX, смешанный лес, на обгоревшем стволе лиственницы, 17.06.2020, ABGI 1463/112027.

\**Flammulaster limulatus* (Fr.) Watling – II, долинный лес, на валежной разрушенной древесине, 17.07.2016, ABGI 1787/112029; VIII, черноперегородково-дубовый с примесью лиственницы лес, на валежной разрушенной древесине березы, 19.07.2016, ABGI 1778/112028.

\**F. muricatus* (Fr.) Watling – VIII, черноперегородково-дубовый с примесью осины лес, на валежной разрушенной древесине, 28.07.2020, ABGI 1679/112030.

*Galerina mniophila* (Lasch) Kühner – X, смешанный лес, на подстилке среди мха, 20.08.2015, ABGI 1624/112031.

\*\**G. pallida* (Pilát) E. Horak et M.M. Moser – IV, ольшаник, на валежном стволе ольхи, 15.08.2016, ABGI 587/112032.

\**G. vittiformis* (Fr.) Singer – IV, ельник с примесью лиственных пород, на сырой почве среди мха, 15.08.2016, ABGI 1827/112966; VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве среди мха, 07.08.2018, ABGI 1812/112033.

\**Gloeocystidiellum convolvens* (P. Karst.) Donk [= *Gloeopeniophorella convolvens* (P. Karst.) Boidin, Lanq. et Gilles] – IX, березово-лиственничный с дубом, осиной и липой лес, на валежной древесине, 29.07.2020, ABGI 1650/112034. Отмечался в южной части Приморского края (Kotkova, 2004).

\**G. luridum* (Bres.) Boidin – V, долинный лес, на валежной древесине, 18.07.2016, ABGI 1484/112035. Отмечен в Якутии (Mikhaleva, 2005).

\**Gloeoporus taxicola* (Pers.) Gilb. et Ryvardeu – III, ельник, на валежном стволе ели, 04.07.2017, ABGI 1483/112036.



- \**Gloiothele citrina* (Pers.) Ginns et G.W. Freeman [= *Vesiculomyces citrinus* (Pers.) E. Hagstr.] – VIII, дубняк с примесью березы, осины, сосны и лиственницы, на валежной гнилой древесине, 30.07.2020, ABGI 1673/112037. Ранее отмечался на Камчатке (Parmasto, 1963; Kotiranta, Mukhin, 1998) и на юге Приморского края (Kotkova, 2004; Viner, Kokaeva, 2017).
- Gymnopilus luteofolius* (Peck) Singer – IX, березово-лиственничный с примесью осины, дуба и липы лес, на валежном стволе осины, 29.07.2020, ABGI 1663/112038.
- \**Gymnopus hariolorum* (Bull.) Antonín, Halling et Noordel. – I, ельник с примесью ольхи и других лиственных пород, на подстилке, 30.07.2014, ABGI 1616/112039.
- \*\**Hebeloma pseudoamarens* (Kühner et Romagn.) P. Collin – VIII, лиственный лес, на почве со следами пожара, 07.06.2016, ABGI 1784/112040.
- Hohenbuehelia atrocoerulea* (Fr.) Singer – VIII, дубняк с осинкой и березой, на сухостойном стволе дуба, 28.07.2020, ABGI 1675/112041.
- Hydnoporia corrugata* (Fr.) K.H. Larss. et Spirin – II, долинный лес, на валежном стволе ольхи, 06.06.2016, ABGI 1586/112042.
- \**Hygrophorus capreolarius* (Kalchbr.) Sacc. – IV, ельник, на почве, 15.08.2016, ABGI 1774/112043.
- H. eburneus* (Bull.) Fr. – VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве, 07.08.2018, ABGI 1822/112044.
- \**Hymenochaete fuliginosa* (Fr.) Lév. – V, долинный лес, на валежных и сухостойных ветвях ольхи, 08.08.2018, ABGI 1714/112045.
- \**Inocutis dryophila* (Berk.) Fiasson et Niemelä – VIII, березово-дубовый с примесью ели и лиственницы лес, на стволе дуба, 28.07.2020, ABGI 1735/112046. Указывался для Сахалинской области (Lyubarskiy, Vassilyeva, 1975) и юга Приморского края (Bukharova et al., 2019).
- \**Inocybe acuta* Boud. – VIII, смешанный лес с развитым кустарниковым ярусом, на влажной почве, 20.08.2015, ABGI 1801/112047.
- \**I. asterospora* Quéf. – VII, березово-лиственничный лес, на погребенных в почве остатках древесины, 21.08.2015, ABGI 906/112048.
- I. dulcamara* (Pers.) P. Kumm. – VIII, дубняк с примесью березы черной и осины, на валежном стволе, 28.07.2020, ABGI 1678/112049.
- \**I. intricata* Peck – IV, березово-осиновый лес, на подстилке и почве, 18.08.2016, ABGI 1797/112050. Отмечался на юге Приморского края (Nezdoymnogo, 1996).
- I. mixtilis* (Britzelm.) Sacc. – V, смешанный лес, на подстилке, 16.07.2016, ABGI 1803/112052; IX, смешанный лес, на подстилке, 29.07.2020, ABGI 1683/112051.
- \*\**I. phaeodisca* Kühner – 34-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, 53.9899° с.ш., 127.0704° в.д., березово-лиственничный лес, на почве, 30.07.2014, ABGI 1808/112053.
- I. pusio* P. Karst. – V, ельник с примесью лиственных пород, на почве, 15.08.2016, ABGI 1819/112054.
- \**I. sapinea* Velen. – VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве и подстилке, 07.08.2018, ABGI 1795/112055. Отмечался в Приморском крае (Nezdoymnogo, 1996).
- Inonotus andersonii* (Ellis et Everh.) Černý – VIII, дубняк на южном склоне, на сухостойном стволе дуба под корой, 19.06.2020, ABGI 1453/112056.
- Inosperma cookei* (Bres.) Matheny et Esteve-Rav. [= *Inocybe cookei* Bres.] – VIII, березово-дубовый лес, на почве, 22.08.2015, ABGI 1802/112057.
- \**Intextomyces contiguus* (P. Karst.) J. Erikss. et Ryvarden – V, смешанный лес, на валежной древесине, 18.08.2016, ABGI 1728/112058.
- \**Laccaria proxima* (Boud.) Pat. – II, лиственнично-березовый с примесью ели лес, на почве, 28.07.2014, ABGI 1335/112059.
- \**Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray – VI, ельник, на почве, 06.08.2018, ABGI 1815/112060.
- \**L. camphoratus* (Bull.) Fr. – VI, ельник с примесью березы и лиственницы, на пне березы, 16.08.2016, ABGI 1820/112061.
- L. chrysorrhoeus* Fr. – окрестности старого местоположения кордона “Теплый”, 53.8511° с.ш., 127.3690° в.д., дубняк с березой и осинкой, на почве под дубом, 20.08.2015; там же, 19.07.2016, ABGI 1635/112062.
- \**L. deterrimus* Gröger – VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве, 07.08.2018, ABGI 1762/112063. Отмечался в Магаданской обл. (Sazanova, 2009).
- \**L. lignyotus* Fr. – V, ельник с примесью лиственных пород, на замшелой почве, 07.08.2018, ABGI 1018/112064.
- \**L. rufus* (Scop.) Fr. – X, смешанный лес, на почве, 20.08.2015, ABGI 1623/112967; VII, березово-лиственничный с елью лес, на почве под лиственницей, 21.08.2015, ABGI 1202/112065.
- L. zonarius* (Bull.) Fr. – VIII, дубняк с примесью черной березы и осины, на почве под дубом, 22.08.2015, ABGI 1633/112066.
- Lentinellus ursinus* (Fr.) Kühner – залив Белобородовский, 53.9228° с.ш., 127.3693° в.д., сосново-лиственничный с березой лес, на валежной разрушенной древесине, 20.08.2015, ABGI 352/112067.
- Lepiota clypeolaria* (Bull.) P. Kumm. – II, смешанный лес, на подстилке, 16.06.2017, ABGI 1775/112068.
- \**Leucogyrophana pinastri* (Fr.) Ginns et Weresub – IX, березово-лиственничный с примесью осины, дуба и липы лес, на валежном стволе лиственницы, 29.07.2020, ABGI 1670/112071. Вид отмечался в Приморском крае и Еврейской АО (Bau et al., 2011).
- \**Leucopaxillus albissimus* (Peck) Singer – V, березово-еловый лес, на погребенной в почве древесине, 18.07.2016, ABGI 1763/112074. Ранее вид был известен из Сихотэ-Алинского заповедника Приморского края (Bulakh et al., 2016).
- \**Marasmiellus peronatus* (Bolton) J.S. Oliveira [= *Collybia peronata* (Bolton) P. Kumm.] – II, березняк с елью, на подстилке, 16.08.2015, ABGI 1791/112079.
- Marasmius cohaerens* (Pers.) Cooke et Quéf. – IV, ельник с ольхой, на подстилке в сыром месте у ручья, 15.08.2016, ABGI 1823/112081.
- Melanoleuca poliroleuca* (Fr.) Kühner et Maire – VIII, березово-дубовый лес, на подстилке, 22.08.2015, ABGI 1829/112082.
- \*\**Metulodontia nivea* (P. Karst.) Parmasto – VIII, дубняк с примесью березы, осины, лиственницы и сосны, на валежной гнилой древесине, 28.07.2020, ABGI 1665/112084.
- Mutinus caninus* (Huds.) Fr. – V, берег реки, заросли ольхи и черемухи, на почве, 17.08.2015, ABGI 586/112086.
- \**Mycena leptcephala* (Pers.) Gillet – VII, березово-лиственничный лес, на подстилке, 22.08.2015, ABGI 1809/112087.
- M. niveipes* (Murrill) Murrill – VIII, чернберезово-дубовый с примесью осины и лиственницы лес, на ва-

лежной гнилой древесине дуба, 28.07.2020, ABGI 1677/112088.

*M. pelianthina* (Fr.) Quél. — VIII, черноберезово-дубовый лес, на подстилке, 20.08.2015, ABGI 889/112089.

*M. polygramma* (Bull.) Gray — VII, березово-лиственничный с примесью ели лес, на подстилке, 21.08.2015, ABGI 806/112090.

\**M. purpureofusca* (Peck) Sacc. — II, ельник с примесью лиственных пород, на погребенной в почве древесине, 17.08.2015, ABGI 1628/112091.

*Naucoria striatula* P.D. Orton — IV, ельник с примесью ольхи, на почве под ольхой, 15.08.2016, ABGI 1821/112092.

\**Osteina undosa* (Peck) Zmitr. — III, ельник с примесью березы плосколистной, на пне ели, 04.06.2016, ABGI 1588/112093. Отмечался на Камчатке (Parmasto, 1963).

*Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden — VIII, дубняк с осинной и березой, на валежном стволе осины, 19.06.2020; там же, на валежном стволе осины, 28.07.2020, ABGI 1716/112094.

\**Pachykytospora tuberculosa* (Fr.) Kotl. et Pouzar — II, долинный лес, на стволе черемухи, 18.07.2016, ABGI 1695/112095. Ранее был известен из Приморского края (Azbukina et al., 1984; Azbukina et al., 2002).

*Peniophora quercina* (Pers.) Cooke — V, долинный лес, на валежных ветвях тополя, 08.08.2018, ABGI 943/112096.

*Perenniporia medulla-panis* (Jacq.) Donk — V, долинный лес, на валежных ветвях ольхи, 18.07.2016, ABGI 1583/112098; V, смешанный лес, на валежном стволе березы, 08.08.2018, ABGI 1710/112097.

*Phellinus betulinus* (Murrill) Parmasto — V, лиственный лес (ольха, осина, береза), на валежной древесине березы, 18.08.2016, ABGI 654/112099; VI, ельник с березой и осинной, на валежном стволе березы, 06.08.2018, ABGI 1698/112100.

\*\**Ph. pseudoignarius* Y.C. Dai et F. Yang — III, долинный ельник с примесью лиственных пород, на валежном стволе тополя, 02.06.2015, ABGI 1746/112102.

*Phlebia radiata* Fr. — V, долинный лес, на сухостойном стволе ивы, 18.07.2016, ABGI 1693/112104; окрестности приюта “Баннный”, 54.1472° с.ш., 126.7852° в.д., ельник с ольхой, на сухостойном стволе ольхи, 18.08.2016, ABGI 1648/112105; VIII, дубняк с березой черной и осинной, на сухостойном стволе дуба, 28.08.2020, ABGI 1674/112106.

\**P. rufa* (Pers.) M.P. Christ. — VIII, дубняк с примесью березы, осины, лиственницы и сосны, на валежных стволах дуба и осины, 28.07.2020, ABGI 1668/112103.

\**Pholiota flammans* (Batsch) P. Kumm. — IV, ельник с примесью ольхи и других лиственных пород, на валежной древесине, 15.08.2016, ABGI 1824/112107.

*P. squarrosoides* (Peck) Sacc. — руч. Сухой, 53.871° с.ш., 127.3783° в.д., дубово-березово-лиственничный лес, на валежном стволе березы, 20.08.2015, ABGI 1613/112108; V, смешанный лес, на валежном стволе березы плосколистной, 18.08.2016, ABGI 1690/112109.

\**Physisporinus vitreus* (Pers.) P. Karst. — II, смешанный лес, на валежном стволе березы, 18.06.2017, ABGI 1646/112110. Указывался для Приморского края (Bondartseva, 1998).

\*\**Piloderma lanatum* (Jülich) J. Erikss. et Hjortstam — II, долинный лес, на валежном стволе ольхи, 20.06.2020, ABGI 1465/112111.

*Pleurotus calypttratus* (Lindblad ex Fr.) Sacc. — VIII, дубняк с осинной и березой, на валежном стволе осины, 19.06.2020, ABGI 1459/112112. Ранее приводился для территории Зейского заповедника без подтверждающего образца.

\**Polyporus subadmirabilis* Bondartsev — VIII, дубняк с примесью черной березы и осины, на валежных стволах осины и дуба, 30.07.2014, ABGI 303/112113. Отмечался в Приморском крае (Bondartseva, 1998).

\**Poronidulus conchifer* (Schwein.) Murrill — IX, лиственничник с примесью лиственных пород, на валежных ветках и стволах осины, 17.06.2020, ABGI 1560/112114.

\**Porostereum spadiceum* (Pers.) Hjortstam et Ryvarden — VIII, дубняк с примесью осины и березы, на коре дуба, 19.06.2020, ABGI 1481/112115. Отмечался на юге Приморского края (Bulakh, Govorova, 2006).

*Psathyrella fusca* (J.E. Lange) A. Pearson — V, долинный лес, на подстилке, 18.07.2016, ABGI 1786/112116.

*P. pygmaea* (Bull.) Singer — V, долинный лес, на коре сухого дерева ольхи, 18.08.2015, ABGI 1637/112117.

\**Pseudomerulius aureus* (Fr.) Jülich — V, смешанный лес, на строении, на обработанной древесине хвойного, 18.06.2017, ABGI 1692/112118.

*Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P.H.V. Talbot — VI, ельник с березой и осинной, на валежном стволе осины, 07.08.2018, ABGI 1703/112119; VIII, дубняк с примесью осины и березы, на валежном стволе осины, 19.06.2020, ABGI 1461/112120.

*Resupinatus applicatus* (Batsch) Gray — VIII, дубняк с березой черной и осинной, на валежном стволе дуба, 28.07.2020, ABGI 1499/112121.

*Rickenella fibula* (Bull.) Raitheh. — IV, ельник с примесью лиственных пород, на пне среди мха, 15.08.2016, ABGI 1804/112122.

*Russula claroflava* Grove — VI, ельник с примесью лиственных пород, на почве под березой, 07.08.2018, ABGI 1765/112123.

*R. integra* (L.) Fr. — 34-й км автодороги “Зея — Золотая Гора”, 53.9899° с.ш., 127.0704° в.д., ельник с примесью березы и других пород, на почве, 29.07.2014, ABGI 1631/112124.

\**Sanghuangporus vaninii* (Ljub.) L.W. Zhou et Y.C. Dai — VI, ельник с примесью осины и березы, на стволе осины, 07.08.2018, ABGI 1014/112125.

*Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin — V, тополежник, на стволе тополя, 07.08.2018, ABGI 1060/112126.

\**Scytinostromella heterogenea* (Bourdot et Galzin) Parmasto [= *Gloeocystidiellum heterogeneum* (Bourdot et Galzin) Donk] — VI, ельник с осинной и ольхой, на валежной древесине, 06.08.2018, ABGI 1706/112127. Отмечался на Камчатке (Parmasto, 1963).

*Sebacina incrustans* (Pers.) Tul. et C. Tul. — VIII, долинный лес, на подстилке и на основании стеблей папоротника, 20.08.2015, ABGI 1478/112128.

*Sistotrema confluens* Pers. — VIII, дубняк с примесью березы черной и осины, на подстилке, 16.06.2020 ABGI 112131.

*Skeletocutis amorpha* (Fr.) Kotl. et Pouzar — VIII, дубняк с примесью березы, осины и лиственницы, на валежном стволе лиственницы, 19.07.2016, ABGI 1685/112129; V, смешанный лес, на валежной обгоревшей древесине, 18.06.2017, ABGI 1724/112130.

\*\**Squamanita paradoxa* (A.H. Sm. et Singer) Bas – IV, ельник с примесью лиственных пород, на подстилке, среди мха, 15.08.2016, ABGI 1828/112132.

\**Steccherinum fimbriatum* (Pers.) J. Erikss. – VIII, дубняк с березой черной и осиной, на нижней поверхности валежного ствола осины, 28.07.2020, ABGI 1498/112133.

\**Stereum gausapatum* (Fr.) Fr. – V, долинный лес, на валежной древесине черемухи, 08.08.2018, ABGI 1722/112134; II, смешанный лес, на валежной древесине лиственного, 20.06.2020, ABGI 1462/112968.

*Tomentella ferruginea* (Pers.) Pat. – V, ельник с примесью ольхи и других лиственных пород, на валежных ветках, 18.08.2016, ABGI 1755/112135.

*Trametes gibbosa* (Pers.) Fr – V, тополевик, на валежном стволе тополя, 16.08.2016, ABGI 662/112138; III, чозенник с тополем, на валежном стволе чозении, 18.06.2017, ABGI 1640/112137.

*Trametopsis cervina* (Schwein.) Tomšovský – VIII, дубняк с черной березой и осиной, на валежном стволе дуба, 05.06.2015, ABGI 325/112141; руч. Сухой, 53.871° с.ш., 127.3783° в.д., березняк с примесью лиственницы, на сухостойном стволе березы плосколистной, 07.06.2016, ABGI 1785/112140.

\**Trichaptum laricinum* (P. Karst.) Ryvarden – II, лиственничник с березой, на валежных стволах лиственницы, 16.08.2015, ABGI 1606/112145; VI, ельник с ольхой и примесью лиственницы, на валежной древесине лиственницы, 06.08.2018, ABGI 1708/112143; IX, смешанный лес, на валежных стволах лиственницы, 17.06.2020, ABGI 1471/112144.

*Tyromyces chioneus* (Fr.) P. Karst. – VIII, березово-дубовый лес, на валежном стволике дуба, 28.07.2020, ABGI 1741/112142.

\**Vararia racemosa* (Burt) D.P. Rogers et H.S. Jacks. – II, лиственный лес, на валежном стволе осины, 02.06.2015, ABGI 1756/112136. Указывался для Приморского края (Bondartseva, Parmasto, 1986).

*Volvopluteus gloiocephalus* (DC.) Vizzini, Contu et Justo – VI, смешанный лес, на почве, 06.08.2018, ABGI 1010/112146.

\**Xylobolus subpileatus* (Berk. et M.A. Curtis) Boidin – V, долинный лес, на валежных и сухостойных стволах ольхи, 08.08.2018, ABGI 1713/112147.

Помимо видов грибов, новых для заповедника, в ходе исследований были повторно выявлены некоторые виды, редко отмечаемые на территории Зейского заповедника, Амурской обл. и на российском Дальнем Востоке в целом, а также редкие (охраняемые) виды.

*Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar – 34-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, 53.9899° с.ш., 127.0704° в.д., березово-лиственничный лес, на обгоревшем стволе лиственницы, 02.06.2014, ABGI 225/112148; VIII, дубняк с примесью осины и лиственницы, на стволе лиственницы, 31.07.2020, ABGI 225/112148. Вторая находка в Амурской обл. и Зейском заповеднике.

*Clitocybe subalutacea* (Batsch) P. Kumm. – I, ельник с примесью ольхи, на подстилке, 30.07.2014, ABGI 112150.

*Corticium roseum* Pers. [= *Laeticorticium roseum* (Pers.) Donk] – V, долинный лес, на валежных ветвях ольхи, 18.07.2016, ABGI 1475/112152; окрестности приюта “Банный”, 54.1472° с.ш., 126.7852° в.д., ельник с оль-

хой, на валежных ветвях ольхи, 18.08.2016, ABGI 1649/112151.

*Dichomitus squalens* (P. Karst.) D.A. Reid – VII, березово-лиственничный с елью лес, на сухостойном стволе лиственницы, 21.08.2015, ABGI 374/112154; 34-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, 53.9899° с.ш., 127.0704° в.д., березово-лиственничный с сосной лес, на обгоревшем стволе сосны, ABGI 305/112153.

*Favolus pseudobetulinus* (Murashk. ex Pilát) Sotome et T. Hatt. – залив Белобородовский, 53.9228° с.ш., 127.3693° в.д., сосново-лиственничный с березой и осиной лес, на валежном стволе осины, 23.07.2014, ABGI 33/34190; IX, березняк с осиной и лиственницей, на валежном стволе осины, 16.06.2017, ABGI 863/112155. В конце весны – начале лета нередко отмечается в лесах с участием осины по побережью Зейского водохранилища.

*Flammula alnicola* (Fr.) P. Kumm. [= *Pholiota alnicola* (Fr.) Singer] – V, на основании ствола ольхи, долинный лес, 18.07.2016, ABGI 1770/112156.

*Haploporus odoratus* (Sommerf.) Bondartsev et Singer [= *Fomitopsis odoratissima* Bondartsev] – 52-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, долина р. Б. Эракингра, 54.0911° с.ш., 126.8786° в.д., долинный лес, на сухостойном стволе ивы, 20.06.2019, ABGI 1643/112157. Вторая находка в Амурской обл. и Зейском заповеднике.

*Hypoderma roseocreteum* (Bres.) Donk – IX, смешанный лес, на валежных ветвях осины, 29.08.2020, ABGI 1711/112158. Вторая находка в Амурской обл. и Зейском заповеднике. Отмечался в окрестностях Владивостока (Vassilyeva, Nazarova, 1967).

*Inocybe lanuginosa* (Bull.) P. Kumm. – X, ельник с примесью березы и лиственницы, на валежной разложившейся древесине среди мха, 20.08.2015, ABGI 1625/112159.

*Inosperma maculatum* (Boud.) Matheny et Esteve-Rav. [= *Inocybe maculata* Boud.] – VIII, березово-дубовый лес, на почве, 20.08.2015, ABGI 1807/112160.

*Lentinus substrictus* (Bolton) Zmitr. et Kovalenko [= *Polyporus ciliatus* Fr.] – V, ивняк с ольхой и тополем, на валежной древесине, 17.08.2015, ABGI 110/112161.

*Leucopholiota lignicola* (P. Karst.) Nagajima – II, смешанный лес, на валежной гнилой древесине, 16.08.2015, ABGI 1799/112162. Охраняется на федеральном уровне (Red data book, 2008).

*Mycena inclinata* (Fr.) Quéf. – V, ельник с примесью лиственных пород, на пне среди мха, 17.08.2015, ABGI 1805/112163.

*Onnia triquetra* (Pers.) Imazeki – VI, ельник с примесью лиственных пород, на основании ствола ели, 07.08.2018, ABGI 1751/112164.

*Peniophora incarnata* (Pers.) P. Karst. – VIII, дубняк с осиной и березой черной, на сухостойных стволах осины, 30.07.2020, ABGI 1672/112165. Вторая находка в Амурской обл. и Зейском заповеднике.

*Polyporus umbellatus* (Pers.) Fr. – V, ельник с лиственными породами, на погребенной древесине, из склероция, 07.08.2018, ABGI 1017/112166. Плодоношение этого редкого (Red data book, 2008) вида было обнаружено повторно в долине той же реки, что и первая находка (Kochunova, 2016). Таким образом, подтверждается стабильное наличие благоприятных условий для его обитания на территории заповедника.

*Psynoporellus fulgens* (Fr.) Donk – 34-й км автодороги “Зея – Золотая Гора”, долина р. Гармакан, 53.9966°

с.ш., 127.0874° в.д., ельник с лиственницей и березой, на валежном стволе ели, 29.07.2014, АВГИ 364/112167.

*Ramaria pallida* (Schaeff) Ricken – окрестности кордона Медвежий, 53.9938° с.ш., 127.4441° в.д., ельник с березой и лиственницей, на почве среди мха, 20.08.2015, АВГИ 1629/112168.

*Russula alutacea* (Fr.) Fr. [= *R. olivascens* Fr.] – VI, ельник, на почве, 06.08.2018, АВГИ 1818/112169. Вторая находка в Амурской обл. и Зейском заповеднике.

*Schizopora paradoxa* (Schrad.) Donk – V, лиственнично-березовый лес, на валежной ветке березы, 17.08.2015, АВГИ 464/112170.

*Sidera lenis* (P. Karst.) Miettinen [= *Skeletocutis lenis* (P. Karst.) Niemelä] – VIII, черноберезово-дубовый с примесью лиственницы лес, на обгорелом стволе лиственницы, 19.07.2017, АВГИ 1667/112171. Плодоношение было обнаружено в той же локации, что и первая находка (Kochunova, Erofeeva, 2017). На российском Дальнем Востоке этот вид отмечался в Магаданской обл. (Govorova, Sazanova, 2003) и Приморском крае (Bau et al., 2011).

Из 128 видов, новых для заповедника, 64 были выявлены впервые для Амурской обл., а 12 из них, предположительно, указываются впервые для российского Дальнего Востока. Некоторые виды можно отнести к малоизвестным: они характеризуются всего 1–2 находками в дальневосточном регионе. Были найдены новые местообитания редких видов *Leucopholiota lignicola* и *Polyporus umbellatus*.

Таким образом, к настоящему времени на территории Зейского заповедника выявлено 537 видов базидиальных макромицетов, что составляет 52% от известной биоты этой группы грибов в Амурской обл.

Работа Н.А. Кочуновой выполнена в рамках государственного задания БСИ ДВО РАН (АААА-А20-120031990009-4). Работа Е.А. Ерофеевой выполнена в рамках государственного задания ИКАРП ДВО РАН.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Azbukina Z.M., Bogacheva A.V., Bulakh E.M. et al.* Fungi. In: Checklist of plants and fungi of the “Kedrovaya pad” Nature Reserve. Dalnauka, Vladivostok, 2002. P. 67–123 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Parmasto E.H., Bulakh E.M. et al.* Fungi. In: Flora of the Verkhneussuriyskiy research station. DVNC AN SSSR, Vladivostok, 1984. P. 23–64 (in Russ.).
- Bau T., Bulakh E.M., Govorova O.K.* Basidiomycetes. In: Fungi of Ussuri River Valley. Beijing, 2011. P. 118–293.
- Bondartseva M.A.* Definitorium Fungorum Rossiae. *Aphyllophorales*. 2. Nauka, SPb., 1998 (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Parmasto E.* Definitorium Fungorum USSR. *Aphyllophorales*. 1. Nauka, Leningrad, 1986 (in Russ.).
- Bukharova N.V., Prozorova L.A., Ternovenko V.A.* Rare and new species from the Far Eastern Marine Reserve. 5. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the Popov Island. Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2019. V. 4. P. 22–33 (in Russ.). <https://doi.org/10.25808/26186764.2019.19.4.002>
- Bulakh E.M., Bukharova N.V., Malysheva V.F. et al.* Basidiomycetous fungi. In: Plants, fungi and lichens of the Sikhote-Alin Reserve. Dalnauka, Vladivostok, 2016. P. 393–457 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K.* Fungi. *Basidiomycota*. In: Flora, mycobiota and vegetation of the Ussuriyskiy Nature Reserve. Dalnauka, Vladivostok, 2006. P. 156–205 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Govorova O.K., Taranina N.A.* Basidiomycetous macromycetes of the Zeyskiy Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 2003. V. 37 (2). P. 1–7 (in Russ.).
- Bulakh E.M., Wasser S.P., Nazarova M.M. et al.* Fungi. Class *Basidiomycetes*. In: Lower plants, fungi and mosses of the Soviet Far East. V. 1. Nauka, Leningrad, 1990 (in Russ.).
- Erofeeva E.A., Kochunova N.A.* New findings of *Protodaedalea foliacea* (Pat.) Sotome et T. Hattoti (*Auriculariales*) in the Russian Far East. In: XII Far Eastern Conference of Nature Conservation Problems: Materials of the conference. Birobidzhan, 2017. P. 38–40 (in Russ.).
- Golysheva L.F., Petelin D.A., Vassiljev N.G.* Vegetation. In: I.A. Gubanov (ed.). Flora and vegetation of the Tukuringra Ridge (Amur Region). Moscow, MSU Publ., 1981. P. 167–228 (in Russ.).
- Gordienko P.V., Petrova O.A., Tarasov K.L.* Fungi. In: I.A. Gubanov (ed.). Flora and vegetation of the Tukuringra Ridge (Amur Region). MSU Publ., Moscow, 1981. P. 31–49 (in Russ.).
- Govorova O.K.* Distribution of *Clavariadelphus* species in the Russian Far East. Mikologiya i fitopatologiya. 2001. V. 35 (2). P. 11–14 (in Russ.).
- Govorova O.K.* Species of the genera *Ramaria* (subgenus *Lentoramaria*) and *Lentaria* in the Far East of Russia. Mikologiya i fitopatologiya. 2002. V. 36 (5). P. 24–29 (in Russ.).
- Govorova O.K., Sazanova N.A.* Heterobasidiomycetous and aphylloroid fungi of Magadan Region. Mikologiya i fitopatologiya. 2003. V. 37 (4). P. 28–39 (in Russ.).
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 19.05.2021.
- Kochunova N.A.* Xylotrophic basidiomycetes of the Zeyskiy Reserve (Amur Region). Komarovskie chteniya. 2016. V. 64. P. 119–137 (in Russ.).
- Kochunova N.A., Erofeeva E.A.* To the biota of basidiomycetes of the Tukuringra Ridge (Amur Region). Bull. Bot. Garden-Institute FEB RAS. 2017. V. 18. P. 21–25 (in Russ.). <https://doi.org/10.17581/bbgi1804>
- Kotiranta H., Mukhin V.A.* *Polyporaceae* and *Corticaceae* of an isolated forest of *Abies nephrolepis* in Kamchatka, Russian Far East. Karstenia. 1998. V. 38. P. 69–80.
- Kotkova V.M.* New data on aphylloroid fungi of the Lazovsky Reserve (Primorye, Russian Far East). Mikologiya i fitopatologiya. 2004. V. 38 (1). P. 42–51 (in Russ.).
- Kovalenko A.E.* Class *Basidiomycetes*. Order *Hygrophorales*. In: Lower plants, fungi and mosses of the Russian Far East. V. 3. Fungi. Nauka, SPb., 1995. P. 206–301 (in Russ.).

- Kõljalg U. Tomentella (Basidiomycota) and related genera in temperate Eurasia. Synopsis Fungorum 9. Fungiflora. Oslo, 1996. P. 1–213.*
- Lyubarskiy L.V.* On forest fungal deceases in the Zeysky and Rukhlovsky districts of the Russian Far East. Bull. of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences. 1936. № 17. P. 79–85 (in Russ.).
- Lyubarskiy L.V., Vassilyeva L.N.* Wood-destroying fungi of the Far East. Nauka, Novosibirsk, 1975 (in Russ.).
- Mikhaleva L.G. Fungi.* In: Flora diversity of Yakutia. SO RAS Publ., Novosibirsk, 2005. P. 273–287 (in Russ.).
- Mukhin V.A., Kotiranta H. Aphyllorphales (Basidiomycetes) of Tiksi, Republic of Sakha (Yakutia), Northeast Siberia. Karstenia. 2000. V. 40. P. 65–69.*
- Mukhin V.A., Kotiranta H.* Biological diversity and structure of arctic ruderal communities, formed by xylotrophic basidiomycetes. Mikologiya i fitopatologiya. 2001. V. 35 (2). P. 19–25 (in Russ.).
- Nazarova M.M., Vassilyeva L.N.* To the flora of agaricoid and gasteroid fungi of the Amur Region. In: Cryptogamic plants of the Soviet Far East. DVNC AN SSSR, Vladivostok, 1974. V. 22 (125). P. 56–71 (in Russ.).
- Nezdoymnogo E.L. Familia Cortinariaceae (Key to the fungi of Russia. Order Agaricales. Is. 1). Nauka, SPb., 1996 (in Russ.).*
- Parmasto E.* On the fungus-flora of Kamchatka. In: Studies of the Far East nature. Tallinn, 1963. P. 221–289 (in Russ.).
- Raitviir A.* The tremellaceous fungi of the Far East. In: Living nature of the Far East. Valgus, Tallinn, 1971. P. 84–154.
- Rebriev Yu.A., Bulakh E.M., Sazanova N.A. et al.* New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 1. Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54 (4). P. 278–287.  
<https://doi.org/10.31857/S0026364820040091>
- Rebriev Yu.A., Bogacheva A.V., Beker H.J. et al.* New species of macromycetes for regions of the Russian Far East. 2. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55. P. 318–330.  
<https://doi.org/10.31857/S002636482105007X>
- Red data book of the Amur Region. Rare and Endangered Species of animals, plants and mushrooms. DalGAU Publ., Blagoveschensk, 2020 (in Russ.).
- Red data book of the Russian Federation. Plants and fungi. KMK Publ., Moscow, 2008 (in Russ.).
- Sazanova N.A.* Macromycetes of the Magadan region. Magadan, 2009 (in Russ.).
- Spirin V., Vlasák J., Rivoire B. et al.* Hidden diversity in the *Antrodia malicola* group (*Polyporales, Basidiomycota*). Mycol. Progress. 2016. V. 15 (51).  
<https://doi.org/10.1007/s11557-016-1193-9>
- Vassilyeva L.N.* Edible mushrooms of the Amur Region central part. Bull. of the Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences. 1960. V. 13. P. 87–90 (in Russ.).
- Vassilyeva L.N., Nazarova M.M.* Macromycete fungi as components of forest phytocenoses in the south of Primorsky Region. In: Complex stationary studies of Primorye forests. Nauka, Vladivostok, 1967. P. 122–164.
- Viner I.A., Kokaeva L.Yu.* New occurrences of corticioid and poroid fungi (*Basidiomycota*) in Kedrovaya Pad Nature Reserve, Primorye Territory, Russian Far East. Folia Cryptog. Estonica. 2017. Fasc. 54. P. 43–50.  
<https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.08>
- Vorobyov D.P.* Wild trees and shrubs of the Far East. Nauka, Leningrad, 1968 (in Russ.).
- Азбукина З.М., Пармасто Э.Х., Булах Е.М. и др.* (Azbukina et al.) Грибы // Флора Верхнеуссурийского стационара. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 23–64.
- Азбукина З.М., Богачева А.В., Булах Е.М. и др.* (Azbukina et al.) Грибы // Кадастр растений и грибов заповедника “Кедровая падь”. Списки видов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 67–123.
- Бондарцева М.А.* (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М.А., Пармасто Э.Х.* (Bondartseva, Parmasto) Определитель грибов СССР: Порядок афиллофоровые. Вып. 1. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Булах Е.М., Бухарова Н.В., Мальшева В.Ф. и др.* (Bulakh et al.) Базидиальные грибы // Растения, грибы и лишайники Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: Дальнаука, 2016. С. 393–457.
- Булах Е.М., Вассер С.П., Назарова М.М. и др.* (Bulakh et al.) Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Грибы. Т. 1: Базидиомицеты. Л.: Наука, 1990. 407 с.
- Булах Е.М., Говорова О.К.* (Bulakh, Govogova) Грибы. Basidiomycota // Флора, растительность и микобиота заповедника “Уссурийский”. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 156–205.
- Булах Е.М., Говорова О.К., Таранина Н.А.* (Bulakh et al.) Базидиальные макромицеты Зейского заповедника // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 2. С. 1–7.
- Бухарова Н.В., Прозорова Л.А., Терновенко В.А.* (Bukharova et al.) Редкие и новые виды организмов Дальневосточного морского заповедника 5. Афиллофоровые грибы (Basidiomycota) острова Попова // Биота и среда заповедных территорий. 2019. № 4. С. 22–33.  
<https://doi.org/10.25808/26186764.2019.19.4.002>
- Васильева Л.Н.* (Vassilyeva) Съедобные грибы центральной части Амурской области // Сообщ. ДВФ СО РАН СССР. 1960. Вып. 13. С. 87–90.
- Васильева Л.Н., Назарова М.М.* (Vassilyeva, Nazarova) Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края // Комплексные стационарные исследования лесов Приморья. Владивосток: Наука, 1967. С. 122–164.
- Воробьев Д.П.* (Vorobyov) Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 277 с.
- Говорова О.К.* (Govogova) Распространение видов рода *Clavariadelphus* на российском Дальнем Востоке // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 2. С. 11–14.
- Говорова О.К.* (Govogova) Виды родов *Ramaria* (подрод *Lentoramaria*) и *Lentaria* на Дальнем Востоке России // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. № 5. С. 24–29.
- Говорова О.К., Сазанова Н.А.* (Govogova, Sazanova) Гетеробазидиальные и афиллофоровые грибы Магаданской области // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37. № 4. С. 28–39.
- Гольшева Л.Ф., Петелин Д.А., Васильев Н.Г.* (Golysheva et al.) Растительность // Флора и растительность

- хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981. С. 167–228.
- Гордиенко П.В., Петрова О.А., Тарасов К.Л. (Gordienko et al.) Грибы // Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). М.: Изд-во МГУ, 1981. С. 31–49.
- Ерофеева Е.А., Кочунова Н.А. (Erofeeva, Kochunova) Новые находки *Protodaedalea foliacea* (Pat.) Sotome et T. Hattoti (Auriculariales) на Дальнем Востоке России // XII Дальневосточная конференция по заповедному делу. Материалы науч. конференции. Бирибиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2017. С. 38–40.
- Коваленко А.Е. (Kovalenko) Класс Basidiomycetes. Пор. Нугрофороалес // Низшие растения, грибы и мохообразные Дальнего Востока России. Т. 3. Грибы. СПб.: Наука, 1995. С. 206–301.
- Коткова В.М. (Kotkova) Новые данные об афиллофоровых грибах Лазовского заповедника в Приморском крае // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 1. С. 42–51.
- Кочунова Н.А. (Kochunova) Ксилотрофные базидиальные грибы Зейского заповедника (Амурская область) // Комаровские чтения. 2016. Т. 64. С. 119–137.
- Кочунова Н.А., Ерофеева Е.А. (Kochunova, Erofeeva) К биоте базидиальных грибов хребта Тукурингра (Амурская область) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. 2017. Вып. 18. С. 21–25.
- Красная книга Амурской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных, растений и грибов: официальный справочник (Red data book). Благовещенск: Изд-во Дальневост. гос. аграр. ун-та, 2020. 499 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (Red data book). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2008. 855 с.
- Любарский Л.В. (Lyubarskiy) О грибных болезнях леса в Зейском и Рухловском районах ДВК // Вестник Дальневост. ФАН СССР. 1936. № 17. С. 79–85.
- Любарский Л.В., Васильева Л.Н. (Lyubarskiy, Vassilyeva) Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.
- Михалева Л.Г. (Mikhaleva) Грибы // Разнообразие растительного мира Якутии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2005. С. 273–287.
- Мухин В.А., Котиранта Х. (Mukhin, Kotiranta) Биологическое разнообразие и структура арктических рудеральных сообществ ксилобионтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 2. С. 19–25.
- Назарова М.М., Васильева Л.Н. (Nazarova, Vassilyeva) К флоре агариковых грибов и гастеромицетов Амурской области // Споры растений советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1974. Т. 22 (125). С. 56–71.
- Нездоймино Э.Л. (Nezdoyminogo) Семейство паутиниковые. (Определитель грибов России: Порядок агариковые; Вып. 1). СПб.: Наука, 1996. 408 с.
- Пармасто Э.Х. (Parmasto) К флоре грибов полуострова Камчатка // Исслед. природы Дальнего Востока. Таллин, 1963. С. 221–289.
- Сазанова Н.А. (Sazanova) Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 196 с.

## New Data on Basidiomycetes of the Zeysky Reserve

N. A. Kochunova<sup>a,#</sup> and E. A. Erofeeva<sup>b</sup>

<sup>a</sup>Amur Branch of Botanical Garden-Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, 675000 Blagoveshchensk, Russia

<sup>b</sup>Institute for Complex Analysis of Regional Problems of the Far East branch of the Russian Academy of Sciences, 679016 Birobidzhan, Russia

#e-mail: taraninan@yandex.ru

Zeysky State Nature Reserve is situated in the central part of the Amur Region (Russian Far East). The most of the reserve territory is forested by *Larix dahurica*, *Picea jezoensis* and *Pinus sylvestris* with *Quercus mongolica* and *Betula dahurica*; upper slopes are covered by *Betula lanata* and *Pinus pumila*; deciduous forests are of *Betula platyphylla*, *Populus tremula*, *Salix* spp., *Chosenia* and others. Since 1936, there are 409 basidial macromycetes species found in the reserve. Here, an annotated list is given of 128 more species. Amongst them, 64 species have been found in the Amur Region for the first time. Twelve species are probably new to the Russian Far East: *Cerinomyces ceraceus*, *Coprinopsis acuminata*, *Entoloma inusitatum*, *E. transvenosum*, *Galerina pallida*, *Hebeloma pseudoatarescens*, *Inocybe phaeodisca*, *Metulodontia nivea*, *Phellinus pseudoignarius*, *Piloderma lanatum*, *Squamanita paradoxa*, *Xylobolus subpileatus*. Additionally, new findings of some little-known species are described. Rare species *Leucopholiota lignicola* and *Polyporus umbellatus* have also been found. Specimens are kept in the herbarium of the Amur Branch of Botanical Garden-Institute FEB RAS, Blagoveshchensk (ABGI).

**Keywords:** Amur Region, basidiomycetes, fungi, macromycetes, mushrooms, rare species, Russian Far East

***XYLARIA PUTAMINUM* (XYLARIACEAE, ASCOMYCOTA),  
A RARE MEDITERRANEAN SPECIES: FIRST RECORD IN ITALY**

© 2022 г. A. La Rosa<sup>1</sup>, V. Agamennone<sup>2</sup>, A. Saitta<sup>3</sup>, and E. Ambrosio<sup>4,\*</sup>

<sup>1</sup>Cooperativa Silene, 90100 Palermo, Italy

<sup>2</sup>TNO, 3704 HE Zeist, The Netherlands

<sup>3</sup>Department of Agricultural, Food and Forest Sciences, University of Palermo, 90128 Palermo, Italy

<sup>4</sup>Via Calamandrei, 53035 Monteriggioni Siena, Italy

\*e-mail: info@silenecoop.org

\*\*e-mail: v.agamennone@vu.nl

\*\*\*e-mail: alessandro.saitta@unipa.it

\*\*\*\*e-mail: elia.ambrosio.10@gmail.com

Received May 12, 2021; revised September 19, 2021; accepted October 22, 2021

*Xylaria putaminum* is reported for the first time in Italy. The species was described from Northern Africa and this Italian record represents the second one in Europe. The ascomata were collected in the Natural Reserve of “Capo Rama” (Sicily) on senescent fruits of *Olea europaea*. Macro- and micromorphological descriptions are provided and new information on the geographic distribution and molecular data of this species has now been increased.

**Keywords:** fungal diversity, ITS, *Olea*, phylogeny, Sicily

**DOI:** 10.31857/S0026364822010081

## INTRODUCTION

The genus *Xylaria* Hill ex Schrenk (*Xylariaceae*, *Ascomycota*) includes 670 saprotrophic inter- and intra-specific taxa (www.mycobank.org) and it is worldwide distributed, especially in tropical and subtropical regions (Kirk et al., 2008; Fournier et al., 2011). Only 16 species of *Xylaria* have been reported in Italy (Onofri et al., 2005; Saitta et al., 2011; Venturella et al., 2011) and three of those were collected in Sicily (Venturella et al., 2000, 2001). *Xylaria putaminum*, described by Bertault (1984) for Morocco, has been recently reported for the first time in Europe, in Spain (Sánchez Iglesias, 2016). Therefore, the distributional area, considering the exclusive substrate of growth (on *Olea europaea* L. fruits), should be considered the Mediterranean basin, as also supported by Fournier (2014) and Sánchez Iglesias (2016).

The substrate of growth for *Xylaria* species is mainly represented by wood, litter, dead fruits, leaves, seeds, animal dung (Rogers et al., 2005; Hsieh et al., 2010). Many *Xylaria* species are host-specific, especially when they grow on seeds and fruits (Rogers, 1979; Læssøe, Lodge, 1994; Xu, 1999; San Martín et al., 2001; Rogers et al., 2002). However, the identification can be sometimes problematic since only theleomorphic stromata bearing fertile perithecia can provide enough information for a correct identification (Fournier, 2014).

Since this species has been recorded only in few areas in the world, and, to the best of our knowledge, not before in Italy, the present study aims to increase the knowledge on its geographical distribution and molecular data.

## MATERIALS AND METHODS

**Study site.** The study site is located in the Natural Reserve of “Capo Rama” (38°8'31.43"N, 13°4'10.20"E, Fig. 1) in the locality Terrasini – Province of Palermo, in Sicily (Italy). The sampling site, placed at 34 m a.s.l., was an olive grove dominated by the presence of *O. europaea* with a relevant accumulation of leaves and fruits. Underneath the olive trees we observed the presence of several ruderal species of plants, being *Urtica membranacea* Poir., *Oxalis pes-caprae* L. and *Lobularia maritima* (L.) Desv the most dominant.

The climate of the area is ascribed to the Mediterranean pluvisseasonal oceanic type (Rivas-Martinez 2008). The mean monthly temperature is 25.4°C in August and 11.6°C in January; while, the monthly rainfall varies from 85 mm in December to 2 mm in July (www.climate-data.org).

**Survey and Species Identification.** The *Xylaria putaminum* ascomata were collected on senescent fruits of *Olea europaea* in Autumn 2016 (October–December).



**Fig. 1.** Geographic localization of the study site and the world distribution of *Xylaria putaminum*. Localities of collection are marked with a black circle.

The identification and description of the ascomata were based on the macro- and microscopic analysis on fresh and dried specimens. Fresh material was dried in an air dehydrator at 40°C for 30 hours. Microscopic observations and measurements of at least 50 ascospores, 20 asci and 20 paraphyses for each dried specimen, were made using an OPTIKA B-500Tpl microscope and OPTIKAM Pro 5 camera, after rehydrating sections in Congo Red.

The specimens were described following Bertault (1984). Nomenclature and author abbreviations were used in accordance with Bertault (1984) and MycoBank (<http://www.mycobank.org>).

All voucher specimens are deposited at Herbarium of Natural History Museum, University of Tartu, Estonia (TU).

**Molecular analysis.** Genomic DNA was extracted in a lysis buffer [0.8M Tri-HCl, 0.2M (NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 0.2% w/v Tween-20] (Soil BioDyne, Tartu, Estonia) using proteinase K method (100 µl lysis buffer and 2.5 µl proteinase K; incubation at 56°C for 24 h and at 98°C for 15 min). The universal primers ITS5 and ITS4 (White et al. 1990) were used to recover the full ITS that covers roughly 1000 bp. PCR was carried out in 25 µl containing 0.5 µl of each primer, 5 µl FirePol Mastermix (Solis BioDyne, Tartu, Estonia), 1 µl of 10× diluted DNA template and sterilized distilled wa-



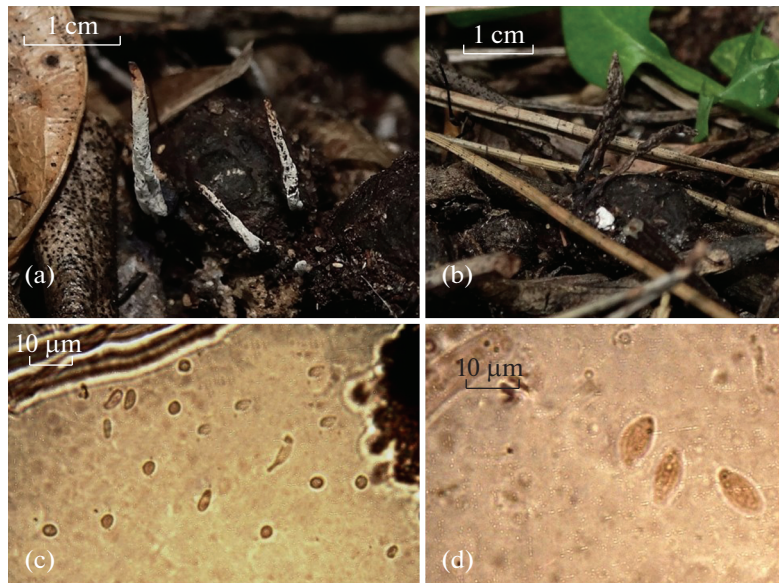


Fig. 2. *Xylaria putaminum*: anamorphic stromata (a); teleomorphic stromata (b); conidiospores (c); ascospores (d).

ter. For amplifying the ITS region, PCR conditions consisted of 15 min at 95°C, 35 cycles of 30 sec. at 95°C, 30 sec at 55°C, 1 min at 72°C, and 10 min at 72°C. Amplification success was checked with 1% agarose gel via electrophoresis. PCR products were cleaned using Exo-SAP enzymes GE Healthcare (Freiburg, Germany) using incubation at 37°C for 45 min and at 85°C for 15 min. PCR products were sequenced in Macrogen Inc. (Amsterdam, The Netherlands) using the PCR primers. Quality check and manual editing was performed using Sequencher 5.1 (Gene Codes Corporation, Ann Arbor, USA). The obtained sequence has been deposited to the NCBI GenBank database under the accession number MW750754.

**Phylogenetic analysis.** The sequence obtained by amplification of the ITS gene was used as a query in BLAST. Highly similar sequences were found through BLASTN searching the nucleotide collection database. Sequences assigned to *Xylaria* species were extracted and aligned using MUSCLE version 3.8.21\_2 (Edgar, 2004). The alignment was curated using trimAl version 1.4.1 (Capella-Gutiérrez et al., 2009) and a tree was inferred with FastTree version 2.1.10\_1 (Price et al., 2009). To ensure the validity of the results, both the EMBL-EBI Sequence Analysis Tools (<https://www.ebi.ac.uk/services>; Madeira et al., 2019) and the NGPhylogeny analysis tools (<https://ngphylogeny.fr/>; Lemoinel et al., 2019) were used to execute the analytical workflows. The final tree was visualized using the iTol web tool version 5 (<https://itol.embl.de/>; Letunic, Bork, 2019).

## RESULTS

As a result of the macro- and microscopic examination, and molecular analysis, the species *Xylaria puta-*

*minum* was identified. The detailed morphological characteristics of the specimens are provided below.

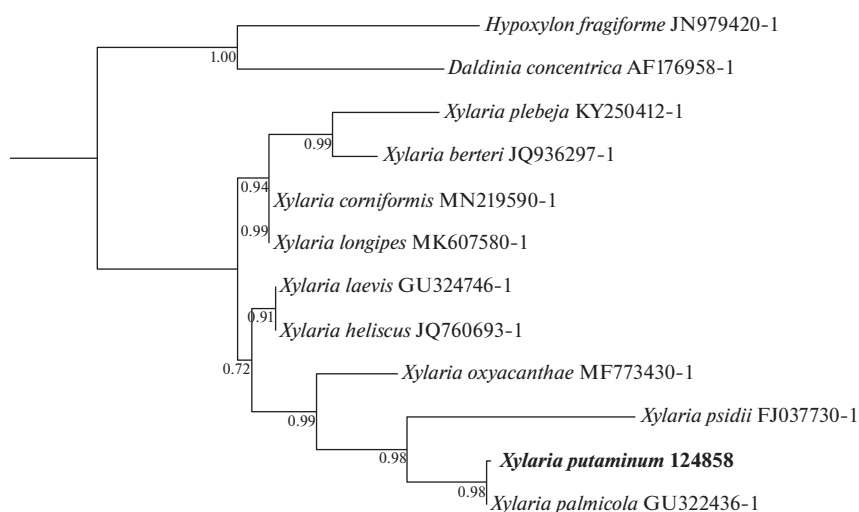
### Taxonomy

*Xylaria putaminum* Maire et Durieu (Fig. 2).

**Stromata anamorphic:** erected, 0.5–3 × 10–30 mm. Stipes are sterile, fibrillose, blackish with violet hues, 5–20 × 0.5–3 mm, often expanded over the substrate as rhizomorphic. Apical stromata surface is whitish due to numerous conidiophores, which are large, spatuliform and bifurcate. Stipe up to 1/3 or 2/3 of the total stroma length.

**Stromata teleomorphic:** fusiform, erected, fibrose, 18–39 × 2–5 mm, often unbranched, sometimes with the enlarged, spatuliform or bifurcate apex. Stipes are 5–20 × 0.5–1.4 mm, often sinuous, rarely bifurcate; the surface is longitudinally striate, fibrillose, brown or brown-reddish, sometimes with violet hues, with an enlarged base in correspondence of the substrate of growth. Clavulae are fertile, clearly larger than the stipe, fusiform, narrower at the apex, 8–16 × 0.9–3.5 mm. Apical stromata surface have greyish hues, are brown to black, and are longitudinally striate. Asci are cylindrical and measure (100) 120–150 × (5) 6–7 (9) μm. Paraphyses are abundant, filiform, acuminate, longer than asci, hyaline. Ascospores are ellipsoid, (8) 10–11 (12) × (3) 4–5 μm, smooth, often guttulate, with broadly rounded ends. Conidiospores are amygdali-form, hyaline, and measure (4) 5 (6) × 2 (3) μm.

**Material examined:** Italy, Sicily, Terrasini, Natural Reserve of Capo Rama, 31.10.2016 (TU124298), 12.11.2016 (TU124299), 01.12.2016 (TU124300), 20.12.2016, 38°8′31.43″N, 13°4′10.20″E – 34 m. a.s.l. On senescent fruits of *Olea europaea* (TU124830).



**Fig. 3.** Phylogenetic relationship of *Xylaria putaminum* with other *Xylaria* species, as inferred from ITS nrDNA sequence data. *Hypoxylon fragiforme* and *Daldinia concentrica*, two species commonly found on dead and decaying wood, were used as outgroups. Taxon names are followed by the GenBank accession numbers of the sequences. Bootstrap values are indicated on the tree nodes.

### Phylogeny

The phylogenetic relationship of *Xylaria putaminum* with other *Xylariales* is illustrated in Fig. 3. *X. putaminum* and *X. palmicola* form a monophyletic clade with high support value.

### DISCUSSION

*Xylaria putaminum* was collected in Africa (in Algeria), and macromorphological described for the first time in 1920, as reported by Sánchez Iglesias (2016). Later, this species was re-collected (in 1960) in Morocco (Bertault 1984) and it was given a complete morphological description.

Taxonomically, this species belongs to *Fusiformes*-group because fusoid habitus of its stromata with acute and sterile apex (Bertault, 1984). *X. putaminum* is well differentiated from other species of *Fusiformes* by its exclusive substrate of growth: the senescent fruits of *Olea europaea*. Within the *Fusiformes*, *Xylaria bulbosa* (Pers.) Berk. et Broome differs from *X. putaminum* for the base of the stipe, typically thickened. *X. apiculata* Cooke has stromata that are brown-argillaceous; *X. carpophila* (Pers.) Fr. typically grows on decaying fruits of *Fagus sylvatica* L. while *X. oxyacanthae* Tul. et C. Tul. grows on fruits of *Crataegus* spp. The stromal thickness of both *X. scopiformis* (Mont. ex P. Joly) T. Schumach. and *X. pumila* (Fr.) Mont. is less than 2 mm, while that of *X. juruensis* is 2.0–2.5 mm and of *X. cupressoides* Bertault up to 4 mm (Bertault, 1984; Fournier, 2014). In the context of olive-inhabiting xylarias, it is worth noting the species *X. oleagina* Thum. described growing on olive fruits and collected in Dalmatia (Thumen, 1883).

Current references on the geographic distribution of *X. putaminum* point out its presence only in few areas in

the word: in Africa (in Morocco and in Algeria, Bertault, 1984) and in Europe (in Spain, Sánchez Iglesias, 2016). Hence, our finding increases the knowledge on the geographic distribution of this species and, to the best of our knowledge, this can be considered the first record in Italy since no other records are available (Onofri et al., 2005; Saitta et al., 2011; Venturella et al., 2011), and the second one in the European continent.

Ecologically, both the African and the Spanish samples were collected on senescent fruits of *Olea europaea* and *O. europaea* var. *sylvestris*, respectively. By our record it possible to confirm the preferential substrate of growth and to extend the distributional area of *Xylaria putaminum* of more than 1000 Km to the eastern part of the Mediterranean basin (Fig. 1). The distribution of this species is probably underestimated considering that *Olea europaea* grows in the entire Mediterranean basin (Fournier, 2014).

### CONCLUSION

The collection and the identification by both morphological and molecular analysis of *Xylaria putaminum* allow us to expand our knowledge on the geographic distribution of this species. In addition, the collection of a rare fungal species in Sicily, confirms previous studies on the presence of a high macrofungal diversity in this region (Onofri et al., 2005; Saitta et al., 2011, 2017; Venturella et al., 2011). Future studies should be addressed to investigate less or never studied areas in order to increase our knowledge on the macrofungal species diversity and distribution.

Molecular analysis was performed in the Institute of Ecology and Earth Sciences, University of Tartu, Estonia. The authors would like to thank Leho Tedersoo and the laboratory staff for the support in the molecular analysis.

## REFERENCES

- Bertault R. *Xylaires* d'Europe et d'Afrique du nord. Bull. Soc. Mycol. France. 1984. V. 100 (2). P. 139–175.
- Capella-gutiérrez S., Silla-Martínez J.M., Gabaldón T. TrimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. Bioinformatics. 2009. V. 25. P. 1972–1973.  
https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp348
- Edgar R.C. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nucleic Acids Res. 2004. V. 32. P. 1792–1797.  
https://doi.org/10.1093/nar/gkh340
- Fournier J. Update on European species of *Xylaria*. 2014. <http://www.ascofrance.fr/uploads/xylaria/201406.pdf>
- Fournier J., Flessa F., Peršoh D. et al. Three new *Xylaria* species from southwestern Europe. Mycol. Progress. 2011. V. 10. P. 33–52.  
https://doi.org/10.1007/s11557-010-0671-8
- Hsieh H.M., Lin C., Fang M. et al. Phylogenetic status of *Xylaria* subgenus *Pseudoxylaria* among taxa of the subfamily *Xylarioideae* (*Xylariaceae*) and phylogeny of the taxa involved in the subfamily. Molec. Phylogenet. Evol. 2010. V. 54 (3). P. 957–969.  
https://doi.org/10.1016/j.ympev.2009.12.015
- Læssøe T., Lodge D.J. Three host specific *Xylaria* species. Mycologia. 1994. V. 86 (3). P. 436–446.  
https://doi.org/10.1080/00275514.1994.12026431
- Lemoine F., Correia D., Lefort V. et al. NGPhylogeny.fr: new generation phylogenetic services for non-specialists. Nucleic Acids Res. 2019. V. 47. P. 260–265.  
https://doi.org/10.1093/nar/gkz303
- Letunic I., Bork P. Interactive Tree Of Life (iTOL) v4: recent updates and new developments. Nucleic Acids Res. 2019. V. 47. P. 256–259.  
https://doi.org/10.1093/nar/gkz239
- Madeira F., Park Y.M.V., Lee J. et al. The EMBL-EBI search and sequence analysis tools APIs. 2019. V. 47. P. 636–641.  
https://doi.org/10.1093/nar/gkz268
- Onofri S., Bernicchia A.R., Filipello V. et al. Checklist dei funghi italiani. Carlo Delfino Editore, 2005.
- Price M.N., Dehal P.S., Arkin A.P. FastTree: computing large minimum evolution trees with profiles instead of a distant matrix. Molec. Biol. Evol. 2009. V. 26. P. 1641–1650.  
https://doi.org/10.1093/molbev/msp077
- Rivas Martinez S. Global Bioclimatics. 2008. [http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global\\_bioclimatics-2008\\_00.htm](http://www.globalbioclimatics.org/book/bioc/global_bioclimatics-2008_00.htm)
- Rogers J.D. *Xylaria magnoliae* sp. nov. and comments on several other fruit-inhabiting species. Can. J. Bot. 1979. V. 57. P. 941–945.  
https://doi.org/10.1139/b79-115
- Rogers J.D., Ju Y.M., Lehmann J. Some *Xylaria* species on termite nests. Mycologia. 2005. V. 97. P. 914–923.  
https://www.zobodat.at/pdf/Sydowia\_54\_0091-0097.pdf
- Rogers J.D., San Martín F., Yu Y.M. A reassessment of the *Xylaria* on *Liquidambar* fruits and two taxa of *Magnolia* fruits. Sydowia. 2002. V. 54 (1). P. 91–97.
- Saitta A., Bernicchia A., Gorjón S.P. et al. Biodiversity of wood-decay fungi in Italy. Plant Biosystems. 2011. V. 145 (4). P. 958–968.  
https://doi.org/10.1080/11263504.2011.633114
- Saitta A., Losi C., Ambrosio E. First record of *Phlebia margaritae* (*Polyporales*, *Basidiomycota*) in Italy. Nova Hedwigia. 2017. V. 105 (1–2). P. 37–41.
- San Martín F., Lavín P., Rogers J.D. Some species of *Xylaria* (*Hymenoascomyces*, *Xylariaceae*) associated with oaks in Mexico. Mycotaxon. 2001. V. 79. P. 337–360.
- Sánchez Iglesias F. *Xylaria putaminum* (*Ascomycota*, *Xylariaceae*) en Sevilla, suroeste de la Península Ibérica. Rev. Catal. Micol. 2016. V. 37. P. 65–73.
- Thumen F. Die Pilze des Oelbaumes. Beschreibung sammtlicher bis Ende des Jahres 1883 bekannt gewordener, auf dem Oel- oder Olivenbaume, *Olea sativa* Lin., Vorkommender Pilze. Bolletino della Società Adriatica di scienze naturali in Trieste. 1883. V. 8. P. 215–244.  
https://www.biodiversitylibrary.org/item/46069#page/255/mode/1up
- Venturella G., Altobelli E., Bernicchia A. et al. Fungal biodiversity and in situ conservation in Italy. Plant Biosystems. 2011. V. 145 (4). P. 950–957.  
https://doi.org/10.1080/11263504.2011.633115
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics – PCR protocols: a guide to methods and application. 1990. V. 18. P. 315–322.  
https://msafungi.org/wp-content/uploads/2019/03/February-2013-Inoculum.pdf
- Xu A.S. A new species of *Xylaria*. Mycosystema. 1999. V. 18. P. 137–140.

## Редкий средиземноморский вид *Xylaria putaminum* (*Xylariaceae*, *Ascomycota*): первая находка в Италии

А. Ла Роза<sup>a</sup>, В. Агаменноне<sup>b</sup>, А. Саятта<sup>c</sup>, Э. Амбросио<sup>d, #</sup>

<sup>a</sup>Кооператив “Silene”, Палермо, Италия

<sup>b</sup>Независимая исследовательская организация “TNO”, Зейст, Нидерланды

<sup>c</sup>Департамент сельского хозяйства, продовольствия и лесных наук, Университет Палермо, Палермо, Италия

<sup>d</sup>Монтериджони Сиена, Монтериджони, Италия

<sup>#</sup>e-mail: elia.ambrosio.10@gmail.com

Статья посвящена первой находке в Италии аскомицета *Xylaria putaminum*. Этот вид был описан в Северной Африке, и обсуждаемая находка является второй в Европе. Аскомы были собраны в природном заповеднике “Капо Рама” (Сицилия) на старых плодах маслины *Olea europaea*. Приведены макро- и микроморфологические описания этого редкого вида, а также обсуждается новая информация о его географическом распространении и молекулярно-филогенетической позиции.

**Ключевые слова:** маслина, разнообразие грибов, филогения, Сицилия, ITS

ДОПОЛНЕНИЯ К БИОТЕ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ  
(*AGARICOMYCETES*, *BASIDIOMYCOTA*) НАЦИОНАЛЬНОГО  
ПАРКА “ЮГЫД ВА” (РЕСПУБЛИКА КОМИ, РОССИЯ)

© 2022 г. М. А. Паламарчук<sup>1,\*</sup>, Д. В. Кириллов<sup>1,\*\*</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, 167982 Сыктывкар, Россия

\*e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru

\*\*e-mail: kirdimka@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.2021 г.

После доработки 15.05.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Приведены новые сведения о разнообразии агарикоидных базидиомицетов, выявленных на территории национального парка “Югыд ва”. Парк создан в 1994 г. с целью сохранения уникальных природных комплексов горно-тундровых и горно-таежных экосистем Уральского хребта, а с 1995 г. он включен в Список Всемирного природного и культурного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми”. Исследования по инвентаризации видового разнообразия агарикоидных базидиомицетов парка были начаты в 2009 г. С некоторыми перерывами работа проводилась в течение 10 лет. Был собран обширный гербарный материал из труднодоступных районов резервата. В статье приводятся сведения о находках 50 новых видов и одного внутривидового таксона агарикоидных базидиомицетов, выявленных на территории национального парка “Югыд ва”, из них 22 таксона отмечены впервые для Республики Коми. *Mycena strobilinoidea* впервые указывается для европейской части России. *Galerina cephalotricha*, *Mycena atropapillata*, *Zhuliangomyces illinitus* var. *rubescens* приводятся как вторые находки для территории России. С учетом новых сведений, к настоящему времени для исследуемой территории известно 482 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов, относящихся к пяти порядкам, 31 семейству и 107 родам, что составляет 63% от общего числа агарикоидных базидиомицетов, известных для Республики Коми.

*Ключевые слова:* биоразнообразие, макромицеты, особо охраняемые природные территории, Урал

DOI: 10.31857/S0026364822010093

## ВВЕДЕНИЕ

Особо охраняемые природные территории являются основным инструментом сохранения биоразнообразия (Abrego et al., 2015; Vertheaux et al., 2018). Исследование биоты агарикоидных базидиомицетов национального парка “Югыд ва” было начато нами в 2009 г. и с некоторыми перерывами проводилось в течение 10 лет. За период исследований был собран обширный гербарный материал из удаленных и труднодоступных районов парка.

В 2009 г. работы проводились в северной части парка на западном макросклоне Приполярного Урала: северо- и юго-восточные склоны хребта Малдынырд, юго-восточный склон хребта Росомаха (бассейн р. Кузьпуаю) и нижнее течение р. Балбанью. В результате обработки полученных материалов впервые для национального парка было выявлено 90 видов агарикоидных базидиомицетов (Palamarchuk, 2011). В 2010 и 2012–2015 гг. исследования в северной части резервата были продолжены. В ходе экспедиций были обследо-

ваны территории верхнего и среднего течения р. Кожим по рекам Лимбекою, Хамболью, Николайшор, Сюрасьрузьвож и хребтам Яптикнырд и Обезиз. Список видов агарикоидных базидиомицетов северной части национального парка “Югыд ва” увеличился до 297 видов и внутривидовых таксонов (Palamarchuk, 2016a, b; Palamarchuk, Kirillov, 2016; Degteva, 2016). В 2016–2018 гг. были совершены экспедиции в южную часть национального парка “Югыд ва”, в ходе которых обследованы бассейны рек Щугор и Подчерем. В результате обработки собранной коллекции выявлены новые виды и общий список агарикоидных базидиомицетов составил уже 377 видов и внутривидовых таксонов (Palamarchuk, Kirillov, 2018a, b). Дальнейшие исследования и ревизия гербарных образцов, собранных на территории нацпарка в прошлые годы и хранящихся в гербарии института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO), позволили еще немного дополнить сведения о разнообразии грибов данной территории. Таким образом, число известных видов в составе микобиоты резервата

возросло до 431 (Palamarchuk et al., 2019, 2021; Shiryaeva, Palamarchuk, 2019; Palamarchuk, 2020). В 2020 г. была совершена еще одна экспедиция в южную часть национального парка “Югд ва”. Исследования проводили в нижнем течении бассейна р. Торговая, притока р. Щугор. Определение собранных образцов и анализ коллекций прошлых лет позволил выявить новые для резервата виды грибов.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Национальный парк “Югд ва” (Чистая вода) создан на территории Республики Коми в 1994 г. Это один из самых больших национальных парков России – его территория входит в состав трех административных районов региона (Печорского, Вуктыльского и Интинского) и занимает площадь 1.894 млн га. Объект расположен на границе Европы и Азии, на западных склонах Приполярного и Северного Урала – наиболее высокой части Уральских гор. Более половины площади национального парка занимают высокогорья, около трети – предгорная увалистая полоса, остальное равнинный ландшафт Печорской низменности.

По ботанико-географическому районированию предгорная и горная части парка относятся к Урало-Западносибирской провинциям Евразийской таежной области (Isachenko, Lavrenko, 1980). Вся территория резервата располагается в подзоне северной тайги, в горной его части четко выражена вертикальная поясность. Господствующим типом растительности являются леса, покрывающие более половины площади парка, значительное место в растительном покрове занимают горные тундры. Болота, кустарники, долинные и горные луга занимают в ландшафтах подчиненное положение (Martynenko, Degteva, 2003). Древостой горных лесов состоит из ели (*Picea obovata*), лиственницы (*Larix sibirica*), пихты сибирской (*Abies sibirica*) и кедра сибирского (*Pinus sibirica*) (Degteva, 2016; Dubrovskiy et al., 2019). Из лиственных пород наиболее обычным компонентом древесного яруса является береза (*Betula pubescens*). В горной ландшафтной зоне отчетливо выражена вертикальная поясность растительного покрова, представлены горно-лесной, подгольцовый, горно-тундровый и гольцовый пояса. Верхняя граница леса в южной части парка проходит на высоте около 700 м, в северной опускается до отметок 400–200 м над ур. м. В подгольцовом поясе сообщества редколесий чередуются с зарослями кустарников, участками горных тундр и лугов. Кустарниковый тип растительности представлен зарослями *Betula nana* и ивняками из *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. lapponum*, *S. phylicifolia*. В нижних частях горных склонов с густой сетью ручьев, в долинах небольших рек встречаются сообщества *Duschekia fruticosa*, для которых характерен мощно развитый травя-

ной покров. Участки редколесий и кустарников местами чередуются с горными лугами. Горные кустарничково-моховые и мохово-лишайниковые тундры появляются уже среди горно-лесных редколесий, лишайниковые тундры расположены в горно-тундровом и гольцовом поясах (Kulugina, Dubrovskiy, 2020). Их площади увеличиваются по мере нарастания высоты гор. Выше 1000–1100 м на Северном и 300–700 м на Приполярном Урале простираются каменистые россыпи, почти лишённые растительности (Degteva, Ponomarev, 2014).

Материалом для данной статьи послужили образцы агарикоидных базидиомицетов, собранные в ходе полевых работ в 2009–2020 гг. на территории национального парка “Югд ва”. Сбор материала проводили в северной (Интинский р-н, Приполярный Урал) и южной (Вуктыльский р-н, Северный Урал) частях резервата. В северной части национального парка исследованы предгорные и горные ландшафты, расположенные в верхнем и среднем течении р. Косью (окрестности озер Межгорные), бассейне р. Кожим (хребты Росомаха, Малдынырд, Западные Саледы, Юснырд, Обез) и его крупных притоков – рр. Балбанью, Лимбекою и Сывью. В южной части – предгорные и горные ландшафты в бассейнах рр. Щугор (нижнее течение), Подчерем (на всем протяжении) и Торговая (нижнее течение). Исследованиями были охвачены все растительные сообщества и высотные пояса, представленные на данной территории. В работе использован маршрутный метод исследования биоценозов.

Собранный материал гербаризировали согласно стандартной методике (Ivoylov et al., 2017). Макроскопические характеристики плодовых тел описывали в полевых условиях или вскоре после сбора. Идентификацию собранного материала осуществляли в отделе флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Микроструктуры изучали на высушенном материале с использованием микроскопов Микмед 2 и стандартного набора реактивов (КОН 5%, реактив Мельера для определения амилоидной и декстриноидной реакции). Изученные образцы хранятся в коллекции грибов гербария Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKOf).

Таксономия и номенклатура таксонов грибов приводятся в соответствии с рекомендациями ресурса Index Fungorum (2021), за исключением некоторых родов (*Clitocybe*, *Gamundia*), чье положение в базе Index Fungorum не определено (*incertae sedis*) – в данном случае использовали базу MycoBank (2021).

В конспекте для каждого таксона указано местонахождение, координаты находки, фитоценоз, субстрат, дата сбора, коллектор и номер в гербарии SYKOf. Для видов, новых для Республики Коми (обозначены знаком звездочка) приводятся сведения об их распространении в России, если

вид широко распространен, указаны его находки в регионах, граничащих с республикой Коми. В примечаниях для наиболее редких видов приводится их сравнение с близкими видами, информация об их распространении в России.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Аннотированный список видов агарикоидных базидиомицетов, впервые отмечаемых для территории национального парка "Югыд ва"

#### AGARICALES

##### Agaricaceae

*Cystolepiota seminuda* (Lasch) Bon – Вуктыльский р-н, бассейн нижнего течения р. Щугор, туристическая стоянка Мичабечевник, левый берег, 64.193812° с.ш., 58.042835° в.д., смешанный пойменный разнотравный лес, на почве, 23.08.2018, собр. Д.В. Кириллов (SYKOf 2939).

##### Amanitaceae

*Amanita submembranacea* (Bon) Gröger – Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Малый Емель, окрестности, 63.623686° с.ш., 58.353644° в.д., ельник разнотравный пойменный, на почве, 06.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2808).

\**Zhuliangomyces illinitus* (Fr.) Redhead var. *rubescens* H.V. Sm. – Интинский р-н, хребет Обеиз, подгольцовый пояс, 65.551186° с.ш., 59.643799° в.д., ольховник разнотравный приручевой с отдельными листовницами и рябиной, на почве, 03.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2471).

Редкий таксон. Для типовой вариации характерна более ярко окрашенная желтоватая шляпка, отсутствие красного цвета в окраске ножки и произрастание преимущественно в сосновых лесах (Vasin, Vasina, 2013). *Zh. illinitus* довольно широко распространена по территории России, но встречается редко. *Zh. illinitus* var. *rubescens* отличается базидиоидной чисто белого цвета с темно красной нижней частью ножки. В России эта вариация отмечена только в Ханты-Мансийском автономном округе и включена в региональную Красную книгу (Zvyagina, 2012; Vasin, Vasina, 2013; Filippova et al., 2015).

##### Entolomataceae

\**Entoloma clypeatum* (L.) P. Kumm. – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.164417° с.ш., 59.397750° в.д., 277 м над ур. м., ельник разнотравный с березой и рябиной, на почве, 27.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3366).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Zvyagina et al., 2007) и Пермском крае (Perevedentseva, 2008).

\**E. rhodocylix* (Lasch) M.M. Moser – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16260° с.ш., 59.39238° в.д., бечевник, на почве, среди мхов, 30.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3389).

Широко распространенный вид. Встречается в европейской части России и Сибири. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Пермском

крае (Perevedentseva, 2008). Возможно, упускается при сборах ввиду мелких размеров плодовых тел.

##### Hygrophoraceae

\**Arrhenia velutipes* (P.D. Orton) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.15764° с.ш., 59.39106° в.д., 255 м над ур. м., бечевник, на почве, 26.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3368).

В России всего несколько находок в Хакасии (Gorbunova, Maunagasheva, 2013), Карачаево-Черкесии (Malysheva, Svetasheva, 2011) и Красноярском крае (Gorbunova, 2016). От близких видов отличается опушенной ножкой. Предпочитает арктоальпийские местообитания.

##### Hymenogastraceae

*Galerina ampullaceocystis* P.D. Orton – Интинский р-н, бассейн р. Сывью, берег реки, 65.573356° с.ш., 59.516007° в.д., луговина, на подстилке, 01.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3081).

\**G. cephalotricha* Kühner – Интинский р-н, бассейн р. Сывью, р-н хр. Обеиз, 65.561365° с.ш., 59.628264° в.д., пихтарник разнотравный, на мхах, 30.07.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3083).

В России отмечен только в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova, Bulyonkova, 2017). Широко распространенный вид, возможно, упускается при сборах ввиду мелких размеров плодовых тел.

*G. sphagnicola* (G.F. Atk.) A.H. Sm. et Singer – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.15911° с.ш., 59.38633° в.д., болото, среди сфагнума, 22.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3373).

*Hebeloma crustuliniforme* (Bull.) Quéf. – Интинский р-н, бассейн р. Кожим, в р-не переправы, 65.480278° с.ш., 60.529750° в.д., облесенный скалистый склон, листовничник разнотравно-зеленомошный, на почве, 19.07.2010, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3260).

*H. helodes* J. Favre – Вуктыльский р-н, бассейн р. Щугор, правый берег, 5 км ниже туристической стоянки Мичабечевник, 64.221244° с.ш., 58.001906° в.д., бечевник, на почве, 24.08.2018, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2911).

##### Inocybaceae

*Inocybe curvipes* P. Karst. – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.15764° с.ш., 59.39106° в.д., бечевник, на почве, 26.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3384).

##### Mycenaceae

\**Mycena atropapillata* Kühner et Maire – Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, бассейн р. Лепта-Нидерма, 64.168464° с.ш., 59.385410° в.д., ивняк разнотравный на берегу ручья, на почве, 01.08.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3341).

Редкий по всему ареалу вид. В России по опубликованным данным вид отмечен только в Пермском крае (Perevedentseva, 2008). Растет на почве, среди мхов и опада. Основными отличительными признаками вида являются: шляпка с отчетливым темноокрашенным бугорком, корневидная ножка, гифы поверхности шляпки покрыты короткими разветвленными отростками,

более или менее цилиндрические хейлоцистиды, которые никогда не бывают веретеновидными, произрастающие на почве. Наиболее близкий вид *M. hiemalis* (Osbeck) Quél. растет непосредственно на древесине и имеет более светлые плодовые тела, хорошо отличается по типично веретеновидным и более широким хейло- и каулоцистидам (Aronsen, 2021).

*M. clavicularis* (Fr.) Gillet — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Малый Емель, скалы выше стоянки, 63.623686° с.ш., 58.353644° в.д., смешанный лишайниковый лес из кедра, ели и березы на вершине скалы, на хвое, 06.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2800). Интинский р-н, хребет Западные Саледы, р-н Межгорных озер, 65.257914° с.ш., 59.647760° в.д., горная зеленомошная тундра, на подстилке, 05.08.2012, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3119).

*M. niveipes* (Murrill) Murrill — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16636° с.ш., 59.37624° в.д., смешанный (лиственница, береза, пихта, рябина) разнотравно-папоротниковый лес, на валеже березы, группой, 20.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3344); там же, 64.16308° с.ш., 59.39539° в.д., смешанный разнотравный лес, на валеже, 21.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3335).

\**M. pterigena* (Fr.) P. Kumm. — Интинский р-н, хребет Западные Саледы, р-н Межгорных озер, 65.264883° с.ш., 59.660922° в.д., листовничное редколесье разнотравное, долина ручья, под папоротником, на травянистом опаде, 02.08.2012, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3114).

Довольно широко распространенный вид. В России встречается в европейской части и Сибири. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Пермском крае (Perevedentseva, 2008).

\**M. purpureofusca* (Peck) Sacc. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16636° с.ш., 59.37624° в.д., листовничник с березой и пихтой, на валеже, поросшем мхом, 20.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3334).

Широко распространенный вид. В России встречается в европейской части, Сибири и на Дальнем Востоке. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Пермском крае (Perevedentseva, 2008) и Свердловской обл. (Marina, 2006).

*M. stipata* Maas Geest. et Schwöbel — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.161207° с.ш., 59.393299° в.д., ельник зеленомошный, на гнилой древесине, 17.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3381).

\**M. strobilinoidea* Peck — Интинский р-н, хребет Западные Саледы, р-н Межгорных озер, склон западной экспозиции к р. Индысей, 65.266681° с.ш., 59.635587° в.д., пихтово-елово-березовый разнотравно-зеленомошный лес, на подстилке, 07.08.2012, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3118).

Редкий на территории России вид, всего три находки в Бурятии (Петров, 1991), Магаданской области (Sazanova, 2009) и на Сахалине (Bulakh et al., 1999). Наша находка — это первое указание вида для европейской части России. Широко распространен в Северной Америке (Smith, 1947), отмечены единичные находки в Европе (Robich, 2003) и Китае (Na, Bau, 2018). Вид характеризуется ярко-оранжевыми плодовыми телами, шляпка колокольчатая с выраженным бугорком, пластинки с красно-оранжевым краем. Наиболее близкий вид *M. oregonensis* A.H. Sm. отличается формой хейлоцистид. У *M. strobilinoidea* хейлоцистиды булавовидные,

густо покрыты короткими выростами, у *M. oregonensis* — веретеновидные, цилиндрические или булавовидные гладкие, без выростов. Еще один схожий вид *M. acicula* (Schaeff.) P. Kumm., так же имеет оранжево-красную шляпку, однако цвет более красный. Виды легко отличаются микроскопически. Хейлоцистиды у *M. acicula* гладкие, без выростов.

*M. vitilis* (Fr.) Quél. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16636° с.ш., 59.37624° в.д., листовничник папоротниково-разнотравный с березой, пихтой и рябиной, на подстилке, 20.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3382).

#### *Omphalotaceae*

\**Gymnopus aquosus* (Bull.) Antonín et Noordel. — Интинский р-н, бассейн р. Кожим, заброшенный промышленный полигон “Таврота”, 65.470972° с.ш., 60.614278° в.д., смешанный зеленомошный лес, на подстилке, 16.07.2010, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3527, SYKOf 3528).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Свердловской обл. (Marina, 2006) и Ямало-Ненецком автономном округе (Stepanova, Sirko, 1977).

*Gymnopus putillus* (Fr.) Antonín, Halling et Noordel. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, бассейн р. Лепта-Нидерма, 64.167203° с.ш., 59.388961° в.д., ельник чернично-зеленомошный с пятнами лишайника на куржумнике, на хвое ели, 01.08.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3374).

#### *Physalacriaceae*

*Strobilurus esculentus* (Wulfen) Singer — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16210° с.ш., 59.39608° в.д., ельник разнотравный, на еловой шишке, погруженной в почву, 28.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3359).

#### *Pluteaceae*

*Pluteus cinereofuscus* J.E. Lange — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Летняя, 1 км вниз по реке от стоянки, 63.891794° с.ш., 58.086176° в.д., ельник зеленомошный с березой, на валеже березы, 14.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2778).

*P. leoninus* (Schaeff.) P. Kumm. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, бассейн р. Лепта-Нидерма, 64.164468° с.ш., 59.390415° в.д., березняк разнотравный, на валеже березы, 01.08.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3317).

\**P. leucoborealis* Justo, E.F. Malysheva, Bulyonk. et Minnis — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.161852° с.ш., 59.392727° в.д., смешанный (ель, пихта, лиственница, береза) разнотравный лес, на валеже березы, 02.08.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3361).

Недавно описанный вид из Сибири (Justo et al., 2014). В России распространен от северо-запада до Сибири. Растет на древесине *Betula* и *Alnus*. Наиболее близкий вид *P. petasatus* (Fr.) Gillet. Оба вида очень схожи морфологически, достоверно различить их можно только по размеру спор, у *P. leucoborealis* они шире. *P. petasatus* имеет более южное распространение, тогда как ареал *P. leucoborealis* ограничен бореальной зоной.

Из регионов, граничащих с Республикой Коми, вид отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Justo et al., 2014; Filippova et al., 2015)

\**P. nanus* (Pers.) P. Kumm. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Шугор, 1.3 км ниже туристической стоянки Мичабечевник, 64.192636° с.ш., 58.013314° в.д., берег реки, поросший ивами и ольховником, на гнилой древесине лиственных пород, 24.08.2018, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3100).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova, Bulyonkova, 2017), Пермском крае (Perevedentseva, 2008) и Свердловской обл. (Marina, 2006).

#### Porothelaceae

\**Phloeomana speirea* (Fr.) Redhead — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.15398° с.ш., 59.38225° в.д., смешанный лес, на гнилой древесине, 23.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3383).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova et al., 2015), Пермском крае (Perevedentseva, 2008) и Свердловской обл. (Marina, 2006).

#### Psathyrellaceae

*Psathyrella candolleana* (Fr.) Maire — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Тименка, бассейн р. Тименка, 63.729825° с.ш., 58.246083° в.д., смешанный пойменный разнотравный лес, на почве, 11.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2743).

\**P. fibrillosa* (Pers.) Maire — Интинский р-н, бассейн р. Лимбекою, устье р. Падежавож, 65.228771° с.ш., 60.074015° в.д., луговина с горцем, на моховой подушке, 29.07.2014, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3545).

Довольно редкий вид. В России всего несколько находок в Пермском крае (Perevedentseva, 2008), Свердловской (Marina, 2006), Томской и Новосибирской (Petrova, Gorbunova, 2001) областях. От близкого вида *P. impexa* (Romagn.) Wop отличается строением плевростид. *P. fibrillosa* более северный вид, предпочитает хвойные и лиственные леса на кислых почвах. *P. impexa* растет в богатых лиственных лесах с буком (Örstadius, Knudsen, 2012).

#### Strophariaceae

*Pholiota astragalina* (Fr.) Singer — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Тименка, бассейн р. Тименка, 63.729825° с.ш., 58.246083° в.д., смешанный лес, на валеже, погруженном в мох, 12.08.2017, собр. Д.В. Кириллов, И.А. Кириллова (SYKOf 2810).

\**Ph. limonella* (Peck) Sacc. — Интинский р-н, бассейн р. Сывьью, р-н хребта Обезиз, 65.554018° с.ш., 59.593598° в.д., березняк травяной, на березе, большой группой, 01.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3247).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova et al., 2015).

#### Tricholomataceae

*Clitocybe agrestis* Нагмажа — Интинский р-н, хребет Обезиз, 65.563973° с.ш., 59.590165° в.д., ивняк травяной в ложбине стока, на подстилке, 07.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3549); хребет Западные Саледы, р-н Межгорных озер, склон западной экспозиции к р. Индысей, 65.264699° с.ш., 59.642418° в.д., пихтово-елово-березовый разнотравно-зеленомошный лес, на подстилке, 09.08.2012, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3550).

\**C. albofragrans* (Нагмажа) Куурег — Интинский р-н, бассейн р. Балбанью, 65.35765° с.ш., 60.7617° в.д., листовнично-еловый зеленомошный лес, на подстилке, 22.07.2010, собр. Д.В. Кириллов (SYKOf 3252).

В России вид встречается в европейской части и Сибири. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova, Bulyonkova, 2017) и Свердловской обл. (Marina, 2006). Довольно редкий вид. От видов рода *Clitocybe* с анисовым запахом [*C. fragrans* (With.) P. Kumm., *C. odora* var. *alba* J.E. Lange] отличается более мелкими спорами и наличием белого волокнистого налета на шляпке (Bas et al., 1995). Наиболее близкий вид *C. anisata* Velen. отличается более редкими пластинками (Vesterholt, 2012).

\**C. ditopa* (Fr.) Gillet — Интинский р-н, хребет Обезиз, подгольцовый пояс, 65.551186° с.ш., 59.643799° в.д., ольховник разнотравный, на подстилке, 03.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3076).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Пермском крае (Perevedentseva, 2008) и Свердловской обл. (Marina, 2006).

*C. fragrans* (With.) P. Kumm. — Интинский р-н, хребет Обезиз, подгольцовый пояс, 65.551186° с.ш., 59.643799° в.д., ивняк по берегу ручья, на подстилке, 03.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3070).

*C. marginella* Нагмажа — Интинский р-н, хребет Обезиз, долина руч. Веселый, 65.560560° с.ш., 59.630758° в.д., листовничник травяной, на подстилке, 06.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3069).

\**C. phyllophila* (Pers.) P. Kumm. — Интинский р-н: бассейн р. Сывьью, р-н хребта Обезиз, 65.561365° с.ш., 59.628264° в.д., пихтарник разнотравный, на подстилке, 30.07.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3548); там же, 65.563973° с.ш., 59.590165° в.д., березняк подгольцовый, на подстилке, 07.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3547).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Пермском крае (Perevedentseva, 2008), Свердловской обл. (Marina, 2006) и Ямало-Ненецком автономном округе (Karatygin et al., 1999).

\**Gamundia striatula* (Kühner) Raitelh. — Интинский р-н, бассейн р. Сывьью, берег реки, 65.573356° с.ш., 59.516007° в.д., луговина, на подстилке, 01.08.2015, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3071, 3072).

В России несколько находок в Новгородской (Kalinina, 2019), Ростовской областях (Morozova et al., 2008) и Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova, Bulyonkova, 2017). Нечасто встречающийся вид. Отличительной особенностью вида является гиgroфанная, радиально полосатая, воронковидная шляпка и мелкошиповатые, широкоэллипсоидные споры (Noordeloos, 2012).



## Tubariaceae

*Flammulaster carpophilus* (Fr.) Earle ex Vellinga var. *rhombosporus* (G.F. Atk.) Vellinga — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, окрестности туристической стоянки Малый Емель, 63.623686° с.ш., 58.353644° в.д., ельник разнотравный, на валеже, 07.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2797).

*F. limulatus* (Fr.) Watling — Вуктыльский р-н, бассейн р. Шугор, р-н Нижних ворот, остров Кыртади, 64.211224° с.ш., 57.983763° в.д., пойменный ивняк с черемухой, на гнилой древесине, 27.08.2018, собр. Д.В. Кириллов, И.А. Кириллова (SYKOf 2941).

\**F. muricatus* (Fr.) Watling — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, бассейн р. Лепта-Нидерма, 64.16260° с.ш., 59.39238° в.д., ивняк на острове, на иве, 30.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3357).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippona et al., 2015) и Пермском крае (Perevedentseva, 2008).

*Phaeomarasmius erinaceus* (Fr.) Scherff. ex Romagn. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Орловка, окрестности, 63.926747° с.ш., 57.905418° в.д., смешанный пойменный травяной лес, на веточках ольхи, 19.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2769).

## Incertae sedis

\**Leucocybe candicans* (Pers.) Vizzini, P. Alvarado, G. Moreno et Consiglio — Интинский р-н, бассейн р. Лимбекою, долина р. Хамболью, 65.429211° с.ш., 60.408293° в.д., листовничник, на подстилке, 19.07.2012, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3268).

Широко распространенный вид. Из регионов, граничащих с Республикой Коми, отмечен в Ямало-Ненецком (Karatygin et al., 1999), Ханты-Мансийском (Filippona, Bulyonkova, 2017) автономных округах, Свердловской (Marina, 2006) и Кировской (Kirillov et al., 2011) областях, Пермском крае (Perevedentseva, 2008).

*L. connata* (Schumach.) Vizzini, P. Alvarado, G. Moreno et Consiglio — Интинский р-н, бассейн р. Кожим, заброшенный промышленный полигон, 65.369035° с.ш., 60.773860° в.д., смешанный лес, на почве, 26.07.2010, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2284); Вуктыльский р-н, бассейн р. Шугор, окрестности туристической стоянки Мичабечевник, левый берег, 64.193812° с.ш., 58.042835° в.д., смешанный пойменный разнотравный лес, на почве, 23.08.2018, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2903); бассейн нижнего течения р. Шугор, р-н Нижних ворот, правый берег, 64.218443° с.ш., 57.971179° в.д., пойменный листовничник, на почве, 25.08.2018, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2944).

## BOLETALES

## Boletaceae

*Boletus edulis* Bull. — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Летняя, окрестности, 63.891794° с.ш., 58.086176° в.д., елово-березовый зеленомошный лес, на почве, 14.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2729); Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.16029° с.ш., 59.39189° в.д., смешанный разнотравный лес, на почве, 04.08.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3376).

## HYMENOGYALES

## Rickenellaceae

*Rickenella mellea* (Singer et Clemencón) Lamoure — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.15764° с.ш., 59.39106° в.д., бечевник, на мхах, 26.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3323).

## RUSSULALES

## Russulaceae

*Lactarius flexuosus* (Pers.) Gray — Вуктыльский р-н, бассейн р. Торговая, 64.13705° с.ш., 59.38582° в.д., березняк разнотравный, на почве, 29.07.2020, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3331).

\**L. nanus* J. Favre — Интинский р-н, бассейн р. Лимбекою, 3 км вниз от устья руч. Падежавож, 65.264172° с.ш., 60.125175° в.д., ерниковая тундра, на почве, 04.08.2014, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3250); хребет Малдынырд, 65.334302° с.ш., 60.663424° в.д., горная тундра, на почве, 24.07.2010, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3259).

В России несколько находок в арктической части (Karatygin et al., 1999; Nezdomyinogo, 2001) и республике Алтай (Gorbunova, 2019). Аркто-альпийский вид, образует микоризу с ивами.

*Russula aquosa* Leclair — Интинский р-н, бассейн р. Кожим, облесенный скалистый склон, 65.366723° с.ш., 60.797651° в.д., елово-лиственничный травяно-зеленомошный лес, на почве, 31.07.2010, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 3536).

*R. hydrophila* Hogniček — Вуктыльский р-н, бассейн р. Подчерем, туристическая стоянка Летняя, окрестности, 63.891794° с.ш., 58.086176° в.д., ельник сфагново-зеленомошный с березой, на почве, 14.08.2017, собр. М.А. Паламарчук (SYKOf 2788).

Обработка имеющихся гербарных материалов, собранных на территории национального парка “Югд ва” позволила выявить 50 новых видов и одну новую разновидность агарикоидных базидиомицетов для данной территории. Из них 22 таксона отмечены впервые для Республики Коми. *Mycena strobilinoidea* впервые указывается для европейской части России. *Galerina cephalotricha*, *Mycena atropapillata*, *Zhuliangomyces illinitus* приводятся как вторые находки для территории России. Интересны находки некоторых редких для территории России видов грибов (*Arrhenia velutipes*, *Gamundia striatula*, *Lactarius nanus*, *Psathyrella fibrillosa*). С учетом новых сведений, биота агарикоидных базидиомицетов национального парка “Югд ва” насчитывает 482 вида и внутривидовых таксона, относящихся к пяти порядкам, 31 семейству и 107 родам, что составляет 63% от общего числа агарикоидных базидиомицетов, известных для Республики Коми.

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Коми НЦ УрО РАН “Разнообразие растительного мира западного макросклона Приполярного Урала” (№ АААА-А19-119011790022-1).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abrego N., Bässler C., Christensen M. et al.* Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe // *Biological Conservation*. 2015. V. 191. P. 469–477. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.07.005>
- Aronsen A.* The *Mycenas* of Northern Europe. <https://mycena.no/atropapillata.htm>. 2021. Accessed 20.10.2021.
- Bas C., Kuyper Th.W., Noordeloos M.E. et al.* (eds.). *Flora Agaricina Neerlandica* – 3. Rotterdam: Brookfield, 1995.
- Berteaux D., Ricard M., St.-Laurent M. et al.* Northern protected areas will become important refuges for biodiversity tracking suitable climates // *Scientific Reports*. 2018. V. 8. Article 4623. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-23050-w>
- Bulakh E.M., Govorova O.K., Bogatov V.V.* New data on macromycetes of the Kuril Islands. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1999. V. 33. P. 53–59 (in Russ.).
- Degteva S.V.* (ed.). *Flora, lichen- and mycobiota of protected landscapes of the Kosyu and Bolshaya Synya river basins (Subpolar Urals, National Park “Yugyd Va”)*. Moscow: KMK Scientific Publishing Partnership, 2016 (in Russ.).
- Degteva S.V., Ponomarev V.I.* (eds.). *Cadastre of specially protected natural territories of the Komi Republic*. Syktyvkar, 2014 (in Russ.).
- Dubrovskiy Yu.A., Zhangurov E.V., Startsev V.V. et al.* Coniferous forests of the southern part of Yugyd va National park (Komi Republic, Schugor and Podcherem rever basins). *Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2019. N 1. P. 22–43 (in Russ.). <https://doi.org/10.17076/bg883>
- Filippova N.V., Bulyonkova T.M.* The diversity of larger fungi in the vicinities of Khanty-Mansiysk (middle taiga of West Siberia). *Environmental dynamics and global climate change*. 2017. V. 8(1). P. 13–24. <https://doi.org/10.17816/edgcc8113-24>
- Filippova N.V., Bulyonkova T.M., Lapshina E.D.* Fleshy fungi forays in the vicinities of the YSU Mukhrino field station (Western Siberia). *Environmental dynamics and global climate change*. 2015. V. 6 (1). P. 3–31. <https://doi.org/10.17816/edgcc613-31>
- Gorbunova I.A.* Agaricoid basidiomycetes of Ergaki Nature Park (Krasnoyarsky Territory). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (2). P. 89–96 (in Russ.).
- Gorbunova I.A.* New data on agaricoid basidiomycetes of the Republic of Altai (West Siberia). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2019. V. 53 (1). P. 67–77 (in Russ.). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.107>
- Gorbunova I.A., Maynagasheva N.V.* Agaricoid and gasteroid basidiomycetes of the steppe communities of the Khakassky Reserve. *Turczaninowia*. 2013. V. 16 (2). P. 48–52 (in Russ.).
- Index Fungorum*. CABI Bioscience, 2021. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 15.03.2021.
- Isachenko T.I., Lavrenko E.M.* Botanical and geographical regionalization. In: *S.A. Gribova, T.I. Isachenko, E.M. Lavrenko* (eds). *Vegetation of the European part of the USSR*. Leningrad, 1980 P. 10–22 (in Russ.).
- Ivovlov A.V., Bolshakov S.Yu., Silaeva T.B.* Study of species diversity of macromycetes. Publisher of the Mordovia State University, Saransk, 2017 (in Russ.).
- Justo A., Malysheva E., Bulyonkova T. et al.* Molecular phylogeny and phylogeography of Holarctic species of *Pluteus* section *Pluteus* (Agaricales: Pluteaceae), with description of twelve new species. *Phytotaxa*. 2014. V. 180 (1). P. 1–85. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.180.1.1>
- Kalinina L.B.* Agaricoid fungi new to Novgorod Region, Russia. *Botanica*. 2019. V. 25 (1). P. 89–96. <https://doi.org/10.2478/botlit-2019-0010>
- Karatygin I.V., Nezdoyminogo E.L., Novozhilov Y.K. et al.* Russian Arctic fungi. SPb., 1999 (in Russ.).
- Kirillov D.V., Perevedentseva L.G., Egoshina T.L.* Synopsis of agaricoid basidiomycetes of the Kirov Oblast. Kirov, 2011 (in Russ.).
- Kulugina E.E., Dubrovskiy Yu.A.* Diversity of lichen mountain tundra within the western macroslope of Subpolar and Polar Urals. *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2020. V. 1. P. 27–39 (in Russ.). [https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2020.1\(212\).4](https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2020.1(212).4)
- Malysheva E.F., Svetasheva T.Yu.* Rare and noteworthy species of agarics from the Western Caucasus. *Fungi non Delineati*. 2011. V. 61. P. 1–104.
- Marina L.V.* Agaricoid basidiomycetes of Visimsky Nature Reserve. *Izdatelstvo VIZR, SPb.*, 2006 (in Russ.).
- Martynenko V.A., Degteva S.V.* Checklist of the Flora of the National Park “Yugyd va” (Komi Republic). Ekaterinburg, 2003 (in Russ.).
- Morozova O.V., Svetasheva T.Y., Voronina E.Y. et al.* Agaricoid basidiomycetes. In: IX Workshop of the commission for the study of macromycetes (Veshenskaya, 4–10 October 2006). Annotated lists of fungi and macromycete species. Rostov-on-Don, 2008. P. 25–32 (in Russ.).
- Mycobank database*. <https://www.mycobank.org/page/Home> 2021. Accessed 15.03.2021.
- Na Q., Bau T.* New species of *Mycena* (*Mycenaceae*, *Agaricales*) with colored lamellae and three new species records from China. *Phytotaxa*. 2018. V. 361 (3). P. 266–278. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.361.3.2>
- Nezdoyminogo E.L.* Basidial macromycetes in mountain tundras of Polar Urals. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2001. V. 35 (2). P. 26–29 (in Russ.).
- Noordeloos M.* *Gamundia Raitelh.* In: *H. Knudsen, J. Vesterholt* (eds). *Funga Nordica. Nordsvamp*, Copenhagen, 2012. P. 692–728.
- Örstadius L., Knudsen H. Psathyrella* (Fr.) Quél. In: *H. Knudsen, J. Vesterholt* (eds). *Funga Nordica. Nordsvamp*, Copenhagen, 2012. P. 692–728.
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V.* Rare and new for Russia species of agaricoid basidiomycetes from Subpolar Ural. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (3). P. 156–164 (in Russ.).
- Palamarchuk M.A.* Agaricoid basidiomycetes of the northern part of the National Park “Yugyd Va” (Subpolar Ural). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016a. V. 50 (1). P. 24–34 (in Russ.).
- Palamarchuk M.A.* New data on agaricoid basidiomycetes (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) of the Komi Republic.

- Mikologiya i fitopatologiya. 2020. V. 54 (2). P. 89–106 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0026364820020087>
- Palamarchuk M.A.* The first data on agaricoid basidiomycetes of Subpolar Ural mountains. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2011. V. 45 (4). P. 337–344 (in Russ.).
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V.* New data on agaricoid basidiomycetes of the National Park “Yugyd Va” (Subpolar and Northern Urals). *Proceedings of the Komi Science Centre of the Ural Division of the Russian Academy of Sciences*. 2018a. V. 1. P. 13–21 (in Russ.).
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V.* New for Russia species of agaricoid basidiomycetes from the National Park “Yugyd va” (Subpolar and Northern Urals). *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2018b. V. 52 (1). P. 123–131 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.1.123>
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V., Kosolapov D.A. et al.* Species of fungi recommended for inclusion in the 3rd edition of the Red Data Book of the Komi Republic. *Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2019. V. 8. P. 5–16 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.17076/bg969>
- Palamarchuk M.A., Kirillov D.V., Shadrin D.M.* Morphology and molecular data of the species of *Suillus* (Suillaceae, Boletales) associated with *Pinus sibirica* at the European northeast of Russia. *Phytotaxa*. 2021. V. 490 (1). P. 18–34.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.490.1.2>
- Palamarchuk M.A.* Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes of mountain tundra of the Subpolar Ural. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016b. V. 3 (35). P. 60–73 (in Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/19988591/35/4>
- Perevedentseva L.G.* Synopsis of agaricoid basidiomycetes of the Perm Krai. Perm State Pedagogical University, Perm, 2008 (in Russ.).
- Perova N.V., Gorbunova I.A.* Macromycetes of south of the Western Siberia. Novosibirsk, 2001 (in Russ.).
- Petrov A.N.* Synopsis of the flora of macromycetes of the Baikral region. Nauka, Novosibirsk, 1991 (in Russ.).
- Robich G. Mycena d’Europa*. Fondazione Centro Studi Micologici A. M. B., Trento, 2003.
- Sazanova N.A.* Macromycetes of the Magadan Region. Magadan, 2009 (in Russ.).
- Shiryayeva O.S., Palamarchuk M.A.* New data on agaricoid fungi of the Urals. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 2019. V. 53 (1). P. 89–106.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.1.89>
- Smith A.H.* North American species of *Mycena*. Ann Arbor, Univ. Mich. Press, Michigan, 1947.
- Stepanova N.T., Sirko A.V.* To the flora of agaricoid fungi and gasteromycetes of the Urals. In: *N.T. Stepanova, Z.A. Demidova* (eds.). *Mycological research on Urals*. Sverdlovsk, 1977. P. 51–106 (in Russ.).
- Vasin A.M., Vasina A.L.* (eds). The Red data book of the Khanty-Mansiysk Autonomous Okrug-Ugra: animals, plants, fungi. 2nd ed. Basko, Ekaterinburg, 2013 (in Russ.).
- Vesterholt J. Clitocybe* (Fr.) Staude. In: *H. Knudsen, J. Vesterholt* (eds.). *Funga Nordica. Nordsvamp*, Copenhagen, 2012. P. 451–462.
- Zvyagina E.A.* New records of rare and endangered macromycetes in Khanty-Mansiysk Region. *Environmental dynamics and global climate change*. 2012. V. 3 (1). P. 1–6 (in Russ.).
- Zvyagina E.A., Baykalova A.S., Gorbunova I.A.* Macromycetes of the Reserve “Yugansky”. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2007. V. 41 (1). P. 29–39 (in Russ.).
- Булах Е.М., Говорова О.К., Богатов В.В.* (Bulakh et al.) Новые данные о макромицетах Курильских островов // *Новости систематики низших растений*. 1999. Т. 33. С. 53–59.
- Васин А.М., Васина А.Л.* (Vasin, Vasina) Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. Изд. 2-е. Екатеринбург: Баско, 2013. 460 с.
- Горбунова И.А.* (Gorbunova) Агарикоидные базидиомицеты природного парка “Ергаки” (Красноярский край) // *Микология и фитопатология*. 2016. Т. 50. № 2. С. 89–96.
- Горбунова И.А.* (Gorbunova) Новые данные об агарикоидных базидиомицетах республики Алтай (Западная Сибирь) // *Новости систематики низших растений*. 2019. Т. 53. № 1. С. 67–77.
- Горбунова И.А., Майнагашева Н.В.* (Gorbunova, Maunagasheva) Агарикоидные и гастероидные базидиомицеты степных сообществ заповедника “Хакасский” // *Turczaninowia*. 2013. Т. 16. № 2. С. 48–52.
- Дегтева С.В.* (ред.) (Degteva). Флоры, лишено- и микобиоты особо охраняемых ландшафтов бассейнов рек Косью и Большая Сыня (Приполярный Урал, национальный парк Югыд ва). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 483 с.
- Дегтева С.В., Пономарев В.И.* (ред.) (Degteva, Ponomarev). Кадастр особо охраняемых природных территорий Республики Коми. Сыктывкар, 2014. 428 с.
- Дубровский Ю.А., Жангуров Е.В., Старцев В.В. и др.* (Dubrovskiy et al.) Хвойные леса южной части национального парка “Югыд ва” (Республика Коми, бассейны рек Щугор и Подчерем) // *Труды Карельского научного центра РАН*. 2019. № 1. С. 22–43.
- Звягина Е.А.* (Zvyagina) Новые находки редких и охраняемых видов макромицетов в Ханты-Мансийском округе // *Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата*. 2012. Т. 3. № 1 (5). С. 1–6.
- Звягина Е.А., Байкалова А.С., Горбунова И.А.* (Zvyagina et al.) Макромицеты заповедника “Юганский” // *Микология и фитопатология*. 2007. Т. 41. № 1. С. 29–39.
- Ивойлов А.В., Большаков С.Ю., Силаева Т.Б.* (Ivoyllov et al.) Изучение видового разнообразия макромицетов: учеб. пособие. Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2017. 160 с.
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* (Isachenko, Lavrenko) Ботанико-географическое районирование // *Растительность европейской части СССР* / под ред. Грибова С.А., Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Л.: Наука, 1980. С. 10–22.
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л., Новожилов Ю.К. и др.* (Karatygin et al.) Грибы Российской Арктики. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской гос. хим-фарм. академии, 1999. 212 с.

- Кириллов Д.В., Переведенцева Л.Г., Егошина Т.Л. (Kirillov et al.) Конспект агарикоидных базидиомицетов Кировской области. Киров: Издательство ГНУ ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. 2011. 68 с.
- Кулюгина Е.Е., Дубровский Ю.А. (Kulugina, Dubrovskiy) Разнообразие горных тундр с преобладанием в почвенном покрове лишайников в пределах западного макросклона Приполярного и Северного Урала // Вестник института биологии. 2020. № 1. С. 27–39.
- Марина Л.В. (Marina) Агарикоидные базидиомицеты Висимского заповедника (Средний Урал). СПб.: ВИЗР, 2006. 102 с.
- Мартыненко В.А., Дегтева С.В. (Martynenko, Degteva) Конспект флоры природного национального парка “Югыд-Ва” (Республика Коми). Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 93 с.
- Морозова О.В., Светашева Т.Ю., Воронина Е.Ю. и др. (Morozova et al.) Агарикоидные базидиомицеты / IX Рабочее совещание Комиссии по изучению макромицетов (Вешенская, 4–10 октября 2006). Аннотированные списки видов грибов и макромицетов. 2008. С. 25–32.
- Нездоймино Э.Л. (Nezdoymino) Базидиальные макромицеты в горных тундрах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 2. С. 26–29.
- Паламарчук М.А. (Palamarchuk) Агарикоидные базидиомицеты северной части национального парка “Югыд ва” (Приполярный Урал) // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 1. С. 24–34.
- Паламарчук М.А. (Palamarchuk) Новые сведения об агарикоидных базидиомицетах (Agaricomycetes, Basidiomycota) Республики Коми // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 2. С. 98–106.
- Паламарчук М.А. (Palamarchuk) Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах Приполярного Урала // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. № 4. С. 337–344.
- Паламарчук М.А. (Palamarchuk) Таксономическая и трофическая структуры биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2016. № 3 (35). С. 60–73.
- Паламарчук М.А., Кириллов Д.В. (Palamarchuk, Kirillov) Новые данные об агарикоидных базидиомицетах национального парка “Югыд ва” (Приполярный, Северный Урал) // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2018. № 1. С. 13–21.
- Паламарчук М.А., Кириллов Д.В. (Palamarchuk, Kirillov) Новые для России виды агарикоидных базидиомицетов из национального парка “Югыд ва” (Приполярный и Северный Урал) // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52(1). С. 123–131.
- Паламарчук М.А., Кириллов Д.В. (Palamarchuk, Kirillov) Редкие и новые для России виды агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 3. С. 156–164.
- Паламарчук М.А., Кириллов Д.В., Косолапов Д.А. и др. (Palamarchuk et al.) Виды грибов, рекомендуемые для включения в третье издание Красной книги Республики Коми // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 8. С. 5–16.
- Переведенцева Л.Г. (Perevedentseva) Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края. Пермь: Пермский государственный педагогический университет, 2008. 86 с.
- Перова Н.В., Горбунова И.А. (Perova, Gorbunova) Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2001. 158 с.
- Петров А.Н. (Petrov) Конспект флоры макромицетов Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 81 с.
- Сазанова Н.А. (Sazanova) Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 196 с.
- Степанова Н.Т., Сирко А.В. (Stepanova, Sirko) К флоре агариковых грибов и гастеромицетов Урала // Микологические исследования на Урале: Сб. статей. Свердловск, 1977. 105 с.

## Additions to the Biota of Agaricoid Basidiomycetes (*Agaricomycetes*, *Basidiomycota*) of the Yugyd Va National Park (Komi Republic)

M. A. Palamarchuk<sup>a,#</sup> and D. V. Kirillov<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Institute of Biology of Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

<sup>#</sup>e-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru

New information on the diversity of agaricoid basidiomycetes found in the territory of the Yugyd va National Park is presented. The park was created in 1994 with the aim of preserving the unique natura complexes of mountain-tundra and mountain-taiga ecosystems of the Ural Range, and since 1995 it has been included in the UNESCO World Natural and Cultural Heritage List “Virgin Forests Komi”. Research on the inventory of species diversity of agaricoid basidiomycetes in the park was started in 2009. With some interruptions, the work was carried out for 10 years. Extensive herbarium material was collected from the hard-to-reach areas of the reserve. The article provides information on the findings of 50 new species and one intraspecific taxon of agaricoid basidiomycetes found in the territory of the Yugyd va national park. 22 taxa were recorded for the first time for the Komi Republic. *Mycena strobilinoidea* is reported for the first time in the European part of Russia. *Galerina cephalotricha*, *Mycena atropapillata*, *Zhuliangomyces illinitus* var. *rubescens* are given as the second finds for the territory of Russia. Taking into account new information, to date, 482 species and intraspecific taxa of agaricoid basidiomycetes are known for the study area, belonging to five orders, 31 families and 107 genera, which is 63% of the total number of agaricoid basidiomycetes known for the Komi Republic.

**Keywords:** biodiversity, fungi, Komi Republic, protected areas, Ural

УДК 631.4 + 579.6

## ЭФФЕКТЫ АССОЦИИРОВАННЫХ С МИКСОМИЦЕТАМИ БАКТЕРИЙ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ СЪЕДОБНОГО ЛЕКАРСТВЕННОГО ГРИБА *HERICIUM ERINACEUS*

© 2022 г. А. А. Широких<sup>1,2,\*</sup>, Д. В. Попыванов<sup>1,\*\*</sup>, И. Г. Широких<sup>1,2,\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н.В. Рудницкого, 607686 Киров, Россия

<sup>2</sup>Вятский государственный университет, 610000 Киров, Россия

\*e-mail: aleshirokikh@yandex.ru

\*\*e-mail: lfast@mail.ru

\*\*\*e-mail: irgenal@mail.ru

Поступила в редакцию 27.02.2021 г.

После доработки 15.04.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Искусственное выращивание съедобных и лекарственных грибов приобретает в современном мире все большее значение. *Hericium erinaceus* относится к видам, технологии культивирования которых в настоящее время разработаны недостаточно. Поиск и совершенствование приемов, позволяющих увеличить сбор плодовых тел, обусловили актуальность данной работы. Бактерии, регулирующие рост грибов, могут при совместном культивировании способствовать повышению выхода биомассы плодовых тел, а также ограничивать развитие контаминантов грибной культуры. Поиск бактерий с микрорегуляторными свойствами проводили среди культур, выделенных из спорокарпов грибоподобных протистов – миксомицетов. По результатам проверки фиторегуляторной активности и способности к синтезу ИУК были отобраны изоляты *Methylobacterium bullatum* (56L, 55L), *Pedobacter agri* 85Td, *Ewingella americana* 66Mt и *Arthrobacter humicola* 30Ht. В опыте in vitro наибольший стимулирующий эффект на рост *Hericium erinaceus* оказала бактерия *Arthrobacter humicola* 30Ht. При твердофазном выращивании гриба эффект бактериальной инокуляции определялся возрастом и стадией морфогенеза грибной культуры. Установлено также непродолжительное стимулирующее действие на формирование плодовых тел *Hericium erinaceus* культуральной жидкости *Arthrobacter humicola* 30Ht. На основании выявленных свойств, культуру *A. humicola* 30Ht предложено отнести к группе MGP (mushroom growth promoting) бактерий и рекомендовать к дальнейшему изучению в качестве потенциального инокулянта для повышения урожайности культивируемых съедобных грибов.

**Ключевые слова:** грибоводство, MGP-бактерии, миксомицеты, стимуляция плодоношения

**DOI:** 10.31857/S0026364822010111

### ВВЕДЕНИЕ

Во многих странах мира в связи с загрязнением окружающей среды, развитием технологий рециклинга, а также трендом общественного сознания в сторону осознанного и ответственного потребления природных ресурсов промышленное грибоводство выделилось в самостоятельную высокопроизводительную отрасль. На сегодняшний день известно около 100 видов грибов, плодоносящих в искусственных условиях, около 60 из них коммерциализированы, но только более 10 видов выращиваются в промышленных масштабах во многих странах (Chang, Wasser, 2017). *Hericium erinaceus* (Bull.) Pers. относится к видам, твердофазное культивирование которых в настоящее время только разрабатывается. Актуальность работ связана с высокой пищевой и лекарственной ценностью этого вида (Atila et al., 2018; Park et al., 2020).

Известно, что на продуктивность культивируемых грибов оказывают влияние бактерии, названные по аналогии с PGPR-бактериями растений, MGP (mushroom growth promoting) (Carrasco, Preston, 2020). Так, бактериальный компонент субстрата играет значительную роль в росте мицелия и плодоношении двух самых выращиваемых во всем мире грибов – шампиньона (*Agaricus bisporus*) (Cao et al., 2019) и вешенки (*Pleurotus ostreatus*) (Cho et al., 2003). Микробиомы, связанные с мицелием и базидиомами культивируемых базидиомицетов описаны слабо, однако по молекулярно-генетическим данным, наиболее распространены в базидиомах *Agaricus bisporus* являются представители филумов *Proteobacteria*, *Bacterioideetes*, *Actinobacteria* и *Firmicutes* (Carrasco et al., 2019), тогда как в базидиомах *Pleurotus eryngii* доминируют



Рис. 1. Спорокарпы миксомицетов: а – *Lycogala epidendrum*, б – *Trichia decipiens*, в – *Hemitrichia serpula*, г – *Metatrichia vesparium*.

вали *Actinobacteria* и *Firmicutes* (62.5%) (Lee et al., 2015).

Поиск и изоляция штаммов потенциальных MGP-бактерий, как правило, осуществляется в естественных местообитаниях грибов: в подстилке, почве, компостах, а также в эукариотных организмах, экологически связанных с грибами (Cargasco, Preston, 2020). В настоящей работе бактерии выделяли из спорокарпов грибоподобных протистов – миксомицетов, которые подобно ксилотрофным грибам, обитают в лесных биоценозах на разлагающейся древесине, реализуя при этом отличные от грибов экологические стратегии. Характерной чертой миксомицетов является сложный жизненный цикл, включающий свободноживущий многоядерный плазмодий и неподвижный спорокарп (Novozhilov, 1993). Перемещаясь по гниющей древесине или плодовым телам базидиомицетов, плазмодий захватывает различные бактерии, используя их как источник питания. Однако некоторые из бактерий сохраняются в плазмодии и попадают в спорокарпы, где их роль пока слабо изучена.

Цель исследования – поиск, выделение и изучение свойств природных изолятов бактерий, способных оказывать влияние на рост и плодоношение гриба *Hericium erinaceus* при искусственном культивировании.

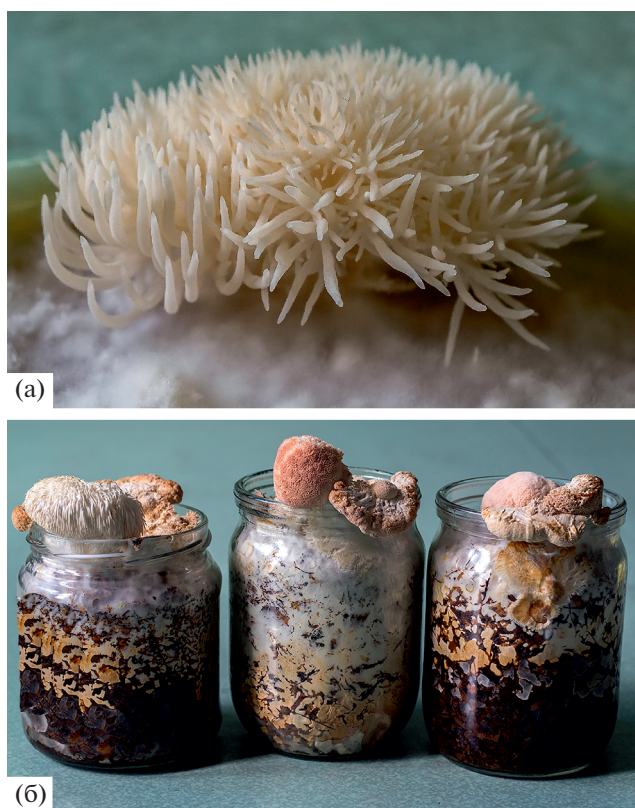
## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Из стерилизованных в течение 1 мин 75%-м этанолом спорокарпов миксомицетов *Lycogala epidendrum*, *Trichia decipiens*, *Metatrichia vesparium* и *Hemitrichia serpula* (рис. 1) на минеральном агаре с

1% метанола (Netrusov et al., 2005) изолировали 80 культур бактерий, среди которых по результатам проверки фиторегуляторной активности и способности к синтезу ИУК были отобраны 5 изолятов (Shirokikh et al., 2017). На основании анализа фрагмента гена 16S рРНК, штаммы были идентифицированы как *Methylobacterium bullatum* 56L и 55L, *Pedobacter agri* 85Td, *Ewingella americana* 66Mt и *Arthrobacter humicola* 30Ht. Нуклеотидные последовательности фрагмента гена 16S рРНК бактерий, ассоциированных с миксомицетами, депонированы в GenBank NCBI с присвоением культурам индивидуальных номеров доступа: MW579369, MK966935, MW579370, MK852339 и MW579368 соответственно.

Изоляция в мицелиальную культуру *Hericium erinaceus* BP16 описана ранее (Shirokikh et al., 2020). Нуклеотидная последовательность фрагмента ITS1–5.8S–ITS2 *H. erinaceus* BP16 депонирована в NCBI под номером MK809367.

Влияние бактерий на культуру гриба *in vitro* оценивали методом агаровых блоков. В центр чашки с сусло-агаром (4° по Баллингу) помещали блок с культурой гриба в возрасте 15 суток, выращенной на сусло-агаре (Netrusov et al., 2005). Вокруг него на одинаковом расстоянии раскладывали по три блока, вырезанных из агара с культурой бактерий одного из пяти разных бактериальных изолятов, выращенных на RHM (Rich High Medium) (Belimov, Dietz, 2000) в течение 2 суток. Инкубация – в течение 20 суток при 28°C в темноте, затем 5 суток – при естественном освещении и комнатной температуре (20 ± 2°C). По окончании инкубации оценивали влияние бактерий на рост



**Рис. 2.** Внешний вид плодовых тел при культивировании *Hericium erinaceus* ВР16 на сусло-агаре (а); на смеси дубовых опилок, зерна овса и соломы (1 : 3 : 6 об. %) (б).

мицелия гриба и формирование им зачатков плодовых тел.

Влияние бактерии и культуральной жидкости (КЖ) *Arthrobacter humicola* 30Ht на продукцию биомассы плодовых тел *Hericium erinaceus* ВР16 изучали, культивируя гриб на лигноцеллюлозном композитном субстрате. Для этого дубовые опилки, зерно овса и солому смешивали в соотношении 1 : 3 : 6 (об. %), запаривали нагретой до 90°C водой, оставляли на 12 ч, после чего воду сливали и заполняли приготовленной смесью стеклянные культивационные емкости объемом 0.5 л. Заполненные субстратом на три четверти объема емкости стерилизовали автоклавированием при 1 атм. в течение 25 мин. Посевной материал *H. erinaceus* ВР16 выращивали на сусло-агаре в чашках Петри

в течение 15 суток. Затем из грибного газона пробочным сверлом (10 мм диам.) вырезали агаровые блоки с мицелием и инокулировали ими субстрат в емкостях, внося по 2 агаровых блока в каждую емкость.

Суспензию бактерий *Arthrobacter humicola* 30Ht выращивали на капустно-глюкозном бульоне в течение 3 суток. Для получения КЖ суспензию в течение 20 мин центрифугировали при 6000 об./мин, в надсадочной жидкости определяли, используя реактив Сальковского (Pausheva, 1988), концентрацию ИУК, которая составила 18 мкг/мл. По 1 мл бактериальной суспензии (титр  $10^7$  КОЕ/мл) в первом эксперименте и КЖ *A. humicola* 30Ht во втором эксперименте наносили на агаровые блоки с мицелием гриба в разные сроки, в зависимости от варианта. Схема опыта: 1 – инокуляция/нанесение КЖ при закладке опыта, одновременно с внесением в субстрат грибных блоков, 2 – спустя 2 недели после закладки опыта и начала роста гриба, 3 – спустя 4 недели после закладки опыта и начала роста гриба. Контролем служили варианты без инокуляции грибных блоков бактерией или нанесения КЖ *A. humicola* 30Ht (рис. 2). В каждом варианте культуру гриба выращивали в 3 отдельных емкостях. По мере формирования грибом плодовых тел, начиная с четвертой недели культивирования, каждые 10–15 дней плодовые тела срезают, высушивают до постоянного веса при 60°C и гравиметрически определяют сухую массу.

В таблицах приведены средние значения из трех биологических повторений и их стандартные отклонения. Подсчет средних значений и стандартных отклонений выполняли в программе Microsoft Excel. Обработку результатов методами непараметрической статистики осуществляли с помощью программы Past v.4.06. Значимость различий между вариантами оценивали с помощью критерия Фридмана, а для попарного сравнения вариантов использовали Т-критерий Вилкоксона (уровень значимости  $p = 0.05$ ).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

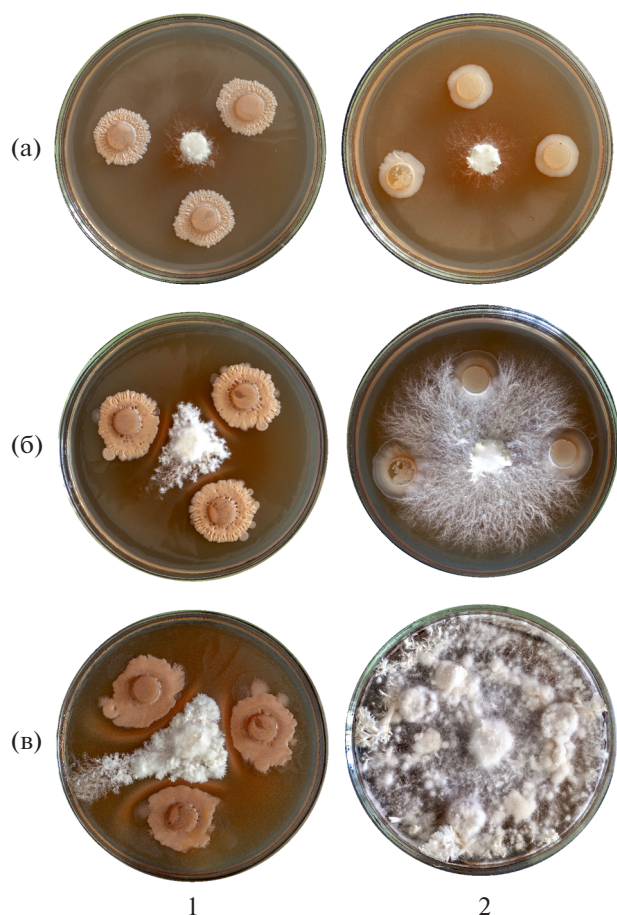
В результате скрининга бактерий на микорегуляторную активность выявили штамм *A. humicola* 30Ht, способный стимулировать рост мицелия и примордиев *Hericium erinaceus* ВР16:

	<i>Metilobacterium bullatum</i> 55L	<i>Metilobacterium bullatum</i> 56L	<i>Ewingella americana</i> 66Mt	<i>Pedobacter agri</i> 85Td	<i>Arthrobacter humicola</i> 30Ht
<i>Hericium erinaceus</i> ВР16	+/-	+/-	-	-	+

Примечание: +/- – отсутствие видимого влияния, – – угнетающее действие, + – стимулирующее действие

Штаммы *Methylobacterium bullatum* 56L и 55L также способствовали росту грибного мицелия,

но степень их влияния была невелика по сравнению с артробактером, примордии в течение срока



**Рис. 3.** Влияние выделенных из спорocarпов миксоциетов бактерий *Pedobacter agri* 85Td (1) и *Arthrobacter humicola* 30Ht (2) на рост гриба *Hericium erinaceus* BP16 in vitro: а, б и в – 7-е, 14-е и 25-е сутки роста соответственно.

наблюдений не образовывались. Культуры *Pedobacter agri* 85Td и *Ewingella americana* 66Mt, напротив, оказали на гриб угнетающее действие. Ранее сообщалось об обнаружении бактерий рода *Pedobacter* в ассоциации с *Tricholoma matsutake*, однако экологическая роль этих бактерий не совсем ясна (Li et al., 2016). По мнению некоторых исследователей, бактерии рода *Pedobacter* способны к расщеплению целлюлозы и гемицеллюлозы, что позволяет им формировать синтрофные ассоциации с некоторыми ксилотрофными грибами (López-Mondéjar et al., 2016). По-видимому, *Hericium erinaceus* к числу таких грибов не относится, т.к. вокруг агаровых блоков с бактерией *Pedobacter agri* 85Td, в отличие от блоков с бактерией *Arthrobacter humicola* 30Ht, наблюдали зоны отсутствия роста гриба, что указывает на антагонистический характер их взаимодействия (рис. 3).

Вид *Ewingella americana* известен как условный патоген человека, способный вызывать случаи с тяжелыми клиническими проявлениями у пациентов, которые страдают от тяжелых сопутствующих

заболеваний или получают иммуносупрессивную терапию (Esposito et al., 2019). Вместе с тем, *E. americana* вызывает “болезнь коричневых пятен” у шампиньонов, массовые поражения плодовых тел *Flammulina velutipes* (Madbouly et al., 2014; Liu et al., 2018). Кроме того, вид *Ewingella americana* отмечен как преобладающий (более 73% среди всех выделенных представителей семейства *Enterobacteriaceae*) в плодовых телах грибов *Lentinula edodes*, *Pleurotus ostreatus* (Reyes et al., 2004). Недавние исследования показали, что бактерии родов *Ewingella* и *Pedobacter* входят в состав микробных сообществ, разрушающих мертвый мицелий базидиомицетов в лесных почвах (Brabčová et al., 2016).

Далее в инокуляционном эксперименте изучали влияние *Arthrobacter humicola* 30Ht на продукцию плодовых тел *Hericium erinaceus* BP16 в зависимости от времени нанесения бактериальной суспензии на блоки с культурой гриба, помещенные на поверхность лигноцеллюлозного композитного субстрата. Полученные данные обрабатывали методами непараметрической статистики. Для проведения сравнительного анализа вариантов (четыре независимых групп данных) использовали число наблюдений, равное шести (шесть волн плодоношения) (табл. 1). Сравнение проводили при помощи критерия Фридмана, который базируется на ранжировании значений исследуемого параметра (биомасса плодовых тел) и позволяет установить или опровергнуть однотипность статистических данных. Разброс сумм рангов в зависимости от варианта был достаточно велик – от 11 до 22. Расчетное значение критерия ( $\Phi_r = 8.2$ ) превысило табличное значение ( $\Phi_r = 7.6$ ;  $p = 0.043$ ), что позволяет считать различия между вариантами с разными сроками инокуляции статистически значимыми, с риском ошибки меньшей или равной 5%.

Для оценки направленности и выраженности выявленных в зависимости от срока инокуляции различий проводили попарное сравнение вариантов с помощью Т-критерия Вилкоксона. Выявленный эффект стимуляции плодовых тел проявился в варианте с наиболее поздним сроком нанесения бактерий *Arthrobacter humicola* 30Ht – спустя 4 недели от начала роста гриба (табл. 1). При этом суммарный сбор биомассы за шесть волн плодоношения повысился на 25% по сравнению с контролем. Для числа пар сравнений, равном 18 (6 моментов наблюдения  $\times$  3 повторения) табличный Т-критерий при 1%-м уровне значимости составляет 32, а при 5%-м – 47. Полученное значение ( $T = 43$ ) меньше табличного, следовательно, различия между рассматриваемыми вариантами статистически значимы при  $p = 0.05$ .

По литературным данным, польза для грибов от формирования мутуалистических ассоциаций с бактериями может заключаться в улучшении пи-



**Таблица 1.** Биомасса плодовых тел *Hericium erinaceus* ВР16 в зависимости от времени инокуляции блоков с грибным мицелием суспензией бактерий *Arthrobacter humicola* 30Нt

Дата учета плодоношения	Средняя биомасса плодовых тел (г) по вариантам			
	контроль	1	2	3
2.03.2020	2.94 ± 0.65	3.68 ± 1.84	3.63 ± 2.89	5.55 ± 0.49*
10.04.2020	5.78 ± 1.84	3.13 ± 1.05*	4.43 ± 3.12	7.63 ± 5.11
21.04.2020	7.00 ± 2.03	8.35 ± 4.76	7.54 ± 4.31	10.67 ± 4.19
12.05.2020	8.39 ± 0.54	8.13 ± 7.95	4.99 ± 3.94	8.21 ± 4.43
29.05.2020	5.73 ± 2.79	4.34 ± 2.90	4.56 ± 1.40	5.12 ± 0.44
15.06.2020	3.5 ± 2.51	1.95 ± 0.95	2.96 ± 1.21	4.66 ± 3.12
В сумме	33.34	29.58	28.11	41.84

Примечание. Контроль – без инокуляции; 1 – инокуляция при закладке опыта, одновременно с внесением в субстрат грибных блоков; 2 – спустя 2 недели после закладки опыта и начала роста гриба; 3 – спустя 4 недели после закладки опыта и начала роста гриба. \*Различие с контролем достоверно при  $P \geq 0.95$ .

**Таблица 2.** Биомасса плодовых тел *Hericium erinaceus* ВР16 в зависимости от времени нанесения на блоки с грибным мицелием КЖ бактерии *Arthrobacter humicola* 30Нt

Дата учета плодоношения	Средняя биомасса плодовых тел (г) по вариантам			
	контроль	1	2	3
27.07.2020	6.06 ± 0.67	6.39 ± 3.85	10.28 ± 3.17*	9.78 ± 3.01*
10.08.2020	3.24 ± 0.89	4.58 ± 2.81	2.37 ± 1.38	4.10 ± 2.14
24.08.2020	5.04 ± 1.01	4.00 ± 2.42	5.69 ± 0.59	5.03 ± 1.32
7.09.2020	5.48 ± 1.89	4.97 ± 3.35	4.02 ± 0.12	2.84 ± 1.15
29.09.2020	3.66 ± 0.37	4.34 ± 1.34	2.80 ± 2.39	3.65 ± 1.27
23.10.2020	0.44 ± 0.32	0.51 ± 0.55	0.26 ± 0.19	0.55 ± 0.39
В сумме	23.92	24.79	25.42	25.95

Примечание. Контроль – без КЖ; 1 – нанесение КЖ при закладке опыта, одновременно с внесением в субстрат грибных блоков; 2 – спустя 2 недели после закладки опыта и начала роста гриба; 3 – спустя 4 недели после закладки опыта и начала роста гриба. \*Различие с контролем достоверно при  $P \geq 0.95$ .

тания за счет деградации сложных полисахаридов в результате активизации лигноцеллюлозных ферментов (Vieira, Recchia, 2018), а также в потреблении бактериями летучих органических соединений октена и этилена, блокирующих плодоношение грибов (Kües et al., 2018). Возможно, одним из активных компонентов комплекса бактериальных метаболитов является ИУК, которая усиливает вегетативный рост грибов (Jemsi, Aryantha, 2017).

Инокуляция бактерией одновременно с внесением в субстрат блоков с грибным мицелием при закладке опыта, а также инокуляция, отсроченная на две недели от начала роста гриба, не оказали положительного влияния на процесс плодоношения. Суммарная биомасса плодовых тел составила в этих вариантах соответственно 88.7 и 83.4% от контрольного значения. Снижение биомассы собранных в этих вариантах плодовых тел оценивалось, согласно полученным значениям Т-критерия Вилкоксона, как статистически незначимое.

Таким образом, обработка суспензией бактериальных клеток *A. humicola* 30Нt оказала выра-

женный стимулирующий эффект на *Hericium erinaceus* ВР16 только при инокуляции на относительно поздней стадии развития гриба – в период формирования примордиев. Инокуляция в более ранние сроки способствовала увеличению продолжительности вегетативного роста гриба и, соответственно, препятствовала активизации генеративных процессов. Ранее возможность как положительного, так и отрицательного эффектов от инокуляции бактериальными культурами *Pseudomonas putida* и *P. tolaasii*, в зависимости от стадии развития гриба *Agaricus bisporus*, была отмечена в работе (Frey-Klett et al., 2011).

В отдельном эксперименте изучали влияние на продукцию плодовых тел *Hericium erinaceus* ВР16 культуральной жидкости *Arthrobacter humicola* 30Нt. В первую волну плодоношения биомасса в вариантах с нанесением КЖ на блоки с грибным мицелием через две и четыре недели после начала роста гриба увеличилась соответственно на 70 и 61% по сравнению с контролем (табл. 2). В остальные сроки наблюдений различия между варианта-

ми не были существенными. Суммарная за шесть волн плодоношения биомасса гриба практически не различалась по вариантам. Обработка полученных данных ранговым методом подтвердила отсутствие между вариантами с разными сроками нанесения КЖ статистически значимых различий. Сумма рангов по вариантам изменялась от 13 до 17, полученное значение критерия Фридмана ( $F_p = 1$ ) оказалось ниже табличного значения ( $F_p = 7.6$ ,  $p = 0.043$ ). Результаты попарного сравнения опытных вариантов с контролем путем расчета значений Т-критерия Вилкоксона также указывали, что изменения массы плодовых тел гриба в результате обработки КЖ не являются статистически значимыми ( $p = 0.05$ ).

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, обработка *Hericium erinaceus* ВР16 суспензией бактериальных клеток *Arthrobacter humicola* 30Нt оказала стимулирующий эффект на поздних стадиях развития гриба, тогда как обработка культуральной жидкостью этой же бактерии способствовала формированию плодовых тел только в начале плодоношения, и этот эффект был непродолжительным. Можно предположить, что кратковременное стимулирующее действие было вызвано наличием в КЖ остаточных компонентов питательной среды, но вместе с тем, присутствие в экзометаболитах бактерий веществ, стимулирующих рост гриба, тоже вполне вероятно.

На основании полученных результатов штамм *A. humicola* 30Нt можно отнести к группе МGP-бактерий и рекомендовать к дальнейшему изучению в качестве потенциального инокулянта для повышения урожайности культивируемых съедобных грибов. Объект, из которого был выделен данный штамм – спорокарп миксогастриевого грибоподобного протиста *Hemitrichia serpula*, равно как и спорокарпы других исследованных миксомицетов, можно рассматривать как новый перспективный источник для выделения бактерий, как с антифунгальными свойствами, так и МGP, которые имеют реальные перспективы для использования в промышленных технологиях выращивания съедобных грибов, при условии тщательного подбора стадии развития гриба для инокуляции.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0767-2019-0090 “Изучить потенциал полифункционального действия мицелиальных микроорганизмов в региональных типах почв с целью создания новых препаратов для повышения адаптивности и экологической безопасности растениеводства и защиты окружающей среды от загрязнений”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Atila F., Tuzel Y., Fernández J.A. et al.* The effect of some agro-industrial wastes on yield, nutritional characteristics and antioxidant activities of *Hericium erinaceus* isolates. *Scientia Horticulturae*. 2018. V. 238. P. 246–254. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2018.04.049>
- Belimov A.A., Dietz K.J.* Effect of associative bacteria on element composition of barley seedlings grown in solution culture at toxic cadmium concentrations. *Microbiol. Res.* 2000. V. 155. № 2. P. 113–121. [https://doi.org/10.1016/S0944-5013\(00\)80046-4](https://doi.org/10.1016/S0944-5013(00)80046-4)
- Brabcová V., Nováková M., Davidová A. et al.* Dead fungal mycelium in forest soil represents a decomposition hotspot and a habitat for a specific microbial community. *New Phytol.* 2016. V. 210. № 4. P. 1369–1381. <https://doi.org/10.1111/nph.13849>
- Cao G., Song T., Shen Y. et al.* Diversity of bacterial and fungal communities in wheat straw compost for *Agaricus bisporus* cultivation. *HortScience*. 2019. V. 54. № 1. P. 100–109. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI13598-18>
- Carrasco J., Preston G.M.* Growing edible mushrooms: a conversation between bacteria and fungi. *Environm. Microbiol.* 2020. V. 22 (3). P. 858–872. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14765>
- Carrasco J., Tello M.L., de Toro M. et al.* Casing microbiome dynamics during button mushroom cultivation: implications for dry and wet bubble diseases. *Microbiology*. 2019. V. 165. № 6. P. 611–624. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000792>
- Chan S., Wasser S.* The cultivation and environmental impact of mushrooms. *Oxford Research Encyclopedia of Environmental Science*. 2017. <https://doi.org/10.1093/acrefore/9780199389414.013.231>
- Cho Y.S., Kim J.S., Crowley D.E. et al.* Growth promotion of the edible fungus *Pleurotus ostreatus* by fluorescent pseudomonads. *FEMS Microbiol. Lett.* 2003. V. 218. № 2. P. 271–276. [https://doi.org/10.1016/S0378-1097\(02\)01144-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1097(02)01144-8)
- Esposito S., Miconi F., Molinari D. et al.* What is the role of *Ewingella americana* in humans? A case report in a healthy 4-year-old girl. *BMC Infectious Diseases*. 2019. V. 19. № 1. P. 1–5. <https://doi.org/10.1186/s12879-019-4021-4>
- Frey-Klett P., Burlinson P., Deveau A. et al.* Bacterial-fungal interactions: hyphens between agricultural, clinical, environmental, and food microbiologists. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 2011. V. 75. № 4. P. 583–609. <https://doi.org/10.1128/MMBR.00020-11>
- Jemsi W.S., Aryantha I.N.P.* Potential MGPB in optimizing paddy straw mushroom (*Volvariella volvacea* WW-08) growth. *Microbiology Indonesia*. 2017. V. 11. № 2. P. 2. <https://doi.org/10.5454/mi.11.2.2>
- Kües U., Khonsuntia W., Subba S. et al.* Volatiles in Communication of *Agaricomycetes*. In: *Anke T., Schüffler A.* (eds). *Physiology and Genetics. The Mycota (A Comprehensive Treatise on Fungi as Experimental Systems for Basic and Applied Research)*. V. 15. Springer, 2018, pp. 149–212.
- Lee C.K., Haque M.A., Choi B.R. et al.* Molecular diversity of endobacterial communities in edible part of king oyster

- mushroom (*Pleurotus eryngii*) based on 16S rRNA. Kor. J. Microbiol. 2015. V. 51. P. 148–155.
- Li Q., Chen C., Penttinen P. et al. Microbial diversity associated with *Tricholoma matsutake* fruiting bodies. Microbiology. 2016. V. 85. № 5. P. 531–539.
- Liu Z.H., Sossah F.L., Li Y. et al. First report of *Ewingella americana* causing bacterial brown rot disease on cultivated needle mushroom (*Flammulina velutipes*) in China. Plant Disease. 2018. V. 102. № 12. P. 2633–2633. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-18-0351-PDN>
- López-Mondéjar R., Zühlke D., Becher D. et al. Cellulose and hemicellulose decomposition by forest soil bacteria proceeds by the action of structurally variable enzymatic systems. Scientific Reports. 2016. V. 6. P. 25279.
- Madbouly A.K., El-Shatoury E.H., Abouzeid M.A. Etiology of stipe necrosis of cultivated mushrooms (*Agaricus bisporus*) in Egypt. Phytopathologia Mediterranea. 2014. P. 124–129. <https://www.jstor.org/stable/43871764>
- Netrusov A.I., Egorova M.A., Zakharchuk L.M. et al. Workshop on Microbiology. Moscow, 2005 (in Russ.).
- Novozhilov Yu.K. Definitorium Fungorum Rossiae. Issue 1. Class Myxomycetes. Nauka, SPb., 1993 (in Russ.).
- Park S., Lim S.H., Kim J. Y. et al. Cultivation characteristics and genetic diversity of wild-type collections of *Hericium erinaceus* in Korea. Journal of Mushroom. 2020. V. 18. № 1. P. 84–90.
- Pausheva Z. P. Practicum on plant cytology. Agropromizdat, Moscow, 1988 (in Russ.).
- Reyes J.E., Venturini M.E., Oria R. et al. Prevalence of *Ewingella americana* in retail fresh cultivated mushrooms (*Agaricus bisporus*, *Lentinula edodes* and *Pleurotus ostreatus*) in Zaragoza (Spain). FEMS Microbiology Ecology. 2004. V. 47. № 3. P. 291–296. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(03\)00283-6](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(03)00283-6)
- Shirokikh A.A., Nazarova Ya.I., Abubakirova R.I. et al. Detection of phyto regulatory activity of methylotrophic bacteria isolated from mushroom-like protists. In: Experimental plant biology: fundamental and applied aspects. Moscow, 2017, p. 360 (in Russ.).
- Shirokikh I.G., Shirokikh I.G., Polezhaeva T.V. et al. Cryoprotective properties of the polysaccharide fraction of the mushroom *Hericium erinaceus* BP 16. Biology Bulletin. 2020. V. 47. P. 1–6. <https://doi.org/10.1134/S1062359020010124>
- Vieira F.R., Pecchia J.A. An exploration into the bacterial community under different pasteurization conditions during substrate preparation (composting phase II) for *Agaricus bisporus* cultivation. Microbial Ecol. 2018. V. 75. № 2. P. 318–330.
- Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. и др. (Netrusov et al.) Практикум по микробиологии. М.: Академия, 2005. 608 с.
- Новожиллов Ю.К. (Novozhilov) Определитель грибов России. Отдел Слизевика. Вып. 1. Класс Миксомицеты. СПб.: Наука, 1993. 288 с.
- Паушева З.П. (Pausheva) Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 111 с.
- Широкых А.А., Назарова Я.И., Абубакирова Р.И. и др. (Shirokikh et al.) Обнаружение фиторегуляторной активности метилотрофных бактерий, изолированных из грибоподобных протистов // Матер. конф. “Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты”. Крым, Судак. Москва, 2017. С. 360.

## Effects of Isolated from Myxomycetes Bacteria on the Cultivation of the Edible Medicinal Mushroom *Hericium erinaceus*

A. A. Shirokikh<sup>a,b,#</sup>, D. V. Popyvanov<sup>a</sup>, and I. G. Shirokikh<sup>a,b</sup>

<sup>a</sup> Federal Scientific Agricultural Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia

<sup>b</sup> Vyatka State University, Kirov, Russia

<sup>#</sup>e-mail: aleshirokikh@yandex.ru

Cultivation of edible and medicinal mushrooms is becoming increasingly important for the sustainable use of natural mushroom resources. *Hericium erinaceus* it refers to the species whose cultivation technologies are currently insufficiently developed. The search and improvement of techniques that allow increasing the collection of geranium fruit bodies have determined the relevance of this work. Bacteria that regulate the growth of fungi can, when co-cultured, increase the yield of the biomass of fruit bodies, as well as limit the development of contaminants in the mushroom culture. The search for bacteria with mycoregulatory properties was carried out among cultures isolated from sporocarps of myxomycetes. According to the results of checking the phyto regulatory activity and the ability to synthesize IAA, isolates of *Methylobacterium bullatum* 56L, 55L, *Pedobacter agri* 85Td, *Ewingella americana* 66Mt and *Arthrobacter humicola* 30Ht were selected. In the *in vitro* experiment, the bacterium *A. humicola* 30Ht had the greatest stimulating effect on the growth of *Hericium erinaceus*. In solid-phase mushroom cultivation, the effect of bacterial inoculation was determined by the age and stage of morphogenesis of the mushroom culture. A short-term stimulating effect on the formation of *H. erinaceus* fruit bodies of water-soluble metabolites of *Arthrobacter humicola* 30Ht was also established. On the basis of the identified properties, culture *A. humicola* 30Ht is proposed to be assigned to the group of MGP (mushroom growth promoting) bacteria and recommend for further study as a potential inoculant to increase the yield of cultivated edible mushrooms.

**Keywords:** fruiting stimulation, MGP-bacteria, mushroom farming, myxomycetes

## ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.934

## ВЛИЯНИЕ ФУНГИЦИДА КОЛОСАЛЬ НА СТРУКТУРУ ПОПУЛЯЦИИ ВОЗБУДИТЕЛЯ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ ПО ПРИЗНАКАМ ПАТОГЕННОСТИ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ

© 2022 г. М. С. Гвоздева<sup>1,\*</sup>, Г. В. Волкова<sup>1,\*\*</sup><sup>1</sup>Федеральный научный центр биологической защиты растений, 350039 Краснодар, Россия

\*e-mail: maria-v23@mail.ru

\*\*e-mail: galvol.bpp@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.12.2020 г.

После доработки 03.03.2021 г.

Принята к публикации 22.05.2021 г.

Современное сельское хозяйство предусматривает применение химических средств защиты растений от фитопатогенов, что позволяет существенно снизить потери урожая. Но вредные организмы способны адаптироваться к действию пестицидов, развивая устойчивость к ним, что дальше служит серьезным препятствием для эффективного использования препаратов. Исследования проводили с целью изучения влияния химического фунгицида на основе тебуконазола на внутриволюционную структуру возбудителя бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia triticina*) и ее чувствительность к токсиканту. Были оценены показатели агрессивности (жизнеспособность, спорулирующая способность, длительность споруляции и латентный период), вирулентности (тип реакции на заражение) северокавказской популяции патогена, биологическая эффективность и токсикологические показатели СК<sub>50</sub> и СК<sub>95</sub> фунгицида Колосаль, КЭ (250 г/л тебуконазола), широко применяемого на пшенице против бурой ржавчины в различных нормах применения. Установлено, что с увеличением нормы применения фунгицида снижалась жизнеспособность спор [с 100% (контроль, без обработки) до 21.5% (норма применения 0.7 л/га)], спорулирующая способность [(с 0.07 мг спор (контроль, без обработки) до 0.02 мг спор (0.7 л/га)] и длительность споруляции [с 13 суток (контроль, без обработки) до 8 суток (0.7 л/га)]. Под воздействием повышенных норм препарата (0.7 л/га) увеличивалась длительность латентного периода с 168 ч (в контроле, без обработки) и до 233 ч. Выявлено снижение средней вирулентности популяции возбудителя *P. triticina* с 31.7% (контроль, без обработки) до 19.9% (норма применения 0.7 л/га). Изменялся тип реакции на заражение возбудителем болезни сортов дифференциаторов в сравнении с исходной (необработанной) популяцией. Тип поражения изогенных линий, несущих гены устойчивости *Lr2c*, *Lr3ka* в варианте с повышенной нормой применения препарата (0.7 л/га) снижался с трех до двух баллов. Под воздействием фунгицида, независимо от нормы препарата, тип поражения линии с геном устойчивости *Lr24* снижался с двух баллов до одного. В результате изменения агрессивности и вирулентности популяции *P. triticina* под действием фунгицида Колосаль, КЭ снижалась ее чувствительность к токсиканту. При оценке чувствительности возбудителя бурой ржавчины пшеницы к фунгициду на основе тебуконазола показатели СК<sub>50</sub> и СК<sub>95</sub> составили 63 мг/мл и 217 мг/мл соответственно, что значительно выше рекомендованных концентраций в рабочем растворе (65 и 125 мг/мл), используемом для защиты культуры. Таким образом, популяция возбудителя бурой ржавчины, подвергавшаяся обработке химическим фунгицидом на основе тебуконазола, характеризуется изменением структуры по агрессивности и вирулентности и снижением чувствительности к токсиканту.

**Ключевые слова:** агрессивность, вирулентность, резистентность, снижение чувствительности, фунгицид, эффективность, *Puccinia triticina*

**DOI:** 10.31857/S0026364822010044

## ВВЕДЕНИЕ

Применение фунгицидов является неотъемлемой частью в системе выращивания сельскохозяйственных культур и прямым образом влияет на объем урожая и качество продукции (Savchenko, 2007; Levshakov et al., 2015). Но необоснованное использование химических препаратов приводит к возникновению устойчивости возбудителей бо-

лезней за счет мутаций в геноме или модификации фенотипов (Kolbin et al., 2010). Такие изменения в популяции затрудняют контроль над заболеванием. Поэтому биологическая эффективность фунгицидов против возбудителей болезней всегда должна оставаться на высоком уровне, чтобы не допустить выживание и распространение устойчивых форм патогена.

Проблема снижения чувствительности становится все более актуальной и поэтому необходимо детальное изучение механизмов выработки устойчивости, разработка и внедрение мер по предотвращению снижения эффективности химических фунгицидов (Zakharenko, 2001; Vatmanova, 2015).

25.09.2017 г. распоряжением правительства РФ была утверждена стратегия предупреждения распространения антимикробной резистентности, в задачи которой входит повышение уровня подготовки специалистов в соответствующих отраслях; обеспечение системного мониторинга распространения антимикробной резистентности; изучение механизмов возникновения; разработка альтернативных методов, технологий и средств профилактики; развитие международного сотрудничества в данной области (Strategy..., 2017).

В Европе проблемой снижения чувствительности фитопатогенов занимается комитет по борьбе с устойчивостью к фунгицидам Fungicide Resistance Action Committee (FRAC), специализированная техническая группа компании Crop Life International (Brent et al., 2007). Комитетом FRAC установлено, что высокий риск снижения эффективности имеют фунгициды, относящиеся к химическому классу бензимидазолов, дикарбоксимидов, фениламинов, аналоги стробилурина; средний – к классу 2-аминопиримидинов, аминов (в том числе морфолины), анилопиримидинов, ароматических углеводов, азолов, карбоксанилидов, карбоновых кислот, амидов, карпропамидов, цимоксанолов, фенгексамидов, касугамицинов, фенилпирролов, фосфоротиолатов, хиноксифенов; низкий – к классу хлороталонилов, дитиокарбаматов, пирохилонов, фталимидов, пробеназолов, трициклазолов, серы, меди (Volkova, 2001; Brent et al., 2007).

По данным FRAC, функционирующем при Всемирной федерации по защите растений, в мире резистентность зарегистрирована у 250 видов фитопатогенов к 30 фунгицидам из химических классов бензимидазолов, триазолов, ацилаланилов, фенилпирролов и др. (Volkova, 2001; Damicone, 2014).

Актуальные проблемы резистентности стали предметом активного обсуждения и на IV съезде по защите растений (9–11 сентября 2019 г. Санкт-Петербург), в рамках которого работал симпозиум “Резистентность вредных организмов к пестицидам”. По данным мониторинга за период с 1964 по 2019 г. случаи развития резистентности к фунгицидам из химических классов бензимидазолов, органофосфатов, триазолов, ацилаланинов и фенилпирролов были выявлены у 17 видов фитопатогенов (Sukhoruchenko, 2020).

Одним из перспективных объектов для изучения резистентности к фунгицидам является бурая (листовая) ржавчина озимой пшеницы (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss.). Заболевание широко

распространено (Levitin et al., 2016; Gulyaeva et al., 2017; Zeleneva et al., 2019), вредоносно (Sanin, 2018) и находится под интенсивным химическим давлением (Pasko et al., 2018).

Известно, что в структуре популяции возбудителя *P. triticina* существует множество рас, различающихся по вирулентности, агрессивности, жизнеспособности (Gulyaeva et al., 2015), поэтому способность преодолевать давление со стороны фунгицидов возрастает в разы (HGCA Topic Sheet, 2012).

В Великобритании получены данные, свидетельствующие о том, что в полевых условиях препараты азольной группы [ингибиторы деметилирования стерола (DMI)] эффективны, но существует умеренный сдвиг чувствительности в популяции возбудителя бурой ржавчины к фунгицидам (Fungicide performance., 2018).

Снижение чувствительности среди изолятов бурой ржавчины пшеницы встречается чаще для фунгицидов из химического класса триазолов (HGCA project, 1992). Обнаружено, что пропиконазол, действующий как ингибитор биосинтеза стерола, проявляет перекрестную резистентность к триадимефону и триадименолу. Также отмечено, что эффективность препаратов на основе флутриафола несколько снижается в полевых условиях в некоторых случаях, поэтому возможно снижение чувствительности патогена к фунгициду (HGCA project, 1992).

С момента внедрения фунгицидов на основе производных коричной кислоты (морфолины, в начале 1990-х гг.) не выявлено признаков какого-либо сдвига в чувствительности (Fungicide resistance management..., 2019).

Эффективность ингибиторов внешнего хинона (стробилурины) против возбудителя бурой ржавчины остается на высоком уровне. При проведении мониторинга в Европе не было обнаружено изолятов с пониженной чувствительностью к фунгицидам (Fungicide resistance management..., 2019). Для обеспечения максимального контроля развития бурой ржавчины пшеницы целесообразно применение смеси стробилурина с триазолом, изопиразамом и другими веществами (Bounds et al., 2012).

К седаксану [ингибитор фермента сукцинатдегидрогеназы второго поколения (SDHI)] была подтверждена устойчивость у нескольких патогенов (например, *Alternaria*, *Botrytis*). В Европе были обнаружены мутации у возбудителя сетчатой пятнистости ячменя (*Pyrenophora teres*), рамуляриоза ячменя (*Ramularia collo-cygni*) и септориоза листьев пшеницы (*Septoria tritici*), но эффективность в полевых условиях остается высокой, за исключением рамулярии, в определенных местах. Не выявлено мутаций, влияющих на эффектив-

ность фунгицидов против бурой ржавчины пшеницы (Fungicide resistance management., 2019).

По данным FRAC, возбудитель мучнистой росы злаковых культур *Blumeria graminis* (*Erysiphe graminis*) является патогеном с высоким риском развития резистентности. Церкоспореллез зерновых (*Oculimacula* spp.), септориоз (*Septoria tritici*) и желтая пятнистость листьев пшеницы (*Pyrenophora tritici-repentis*) относятся к группе среднего риска. Также в эту группу входят некоторые виды ржавчинных грибов (*Albugo candida* – белая ржавчина капусты, *Phakopsora pachyrhizi* – азиатская ржавчина сои). Возбудители ржавчинных заболеваний зерновых (*Puccinia* spp.) и других культур (*Uromyces* spp., *Puccinia sorghi* – ржавчина кукурузы, *Hemileia vastatrix* – ржавчина кофе, *Gymnosporangium sabinae* – ржавчина груши), относятся к группе с низким риском развития устойчивости к фунгицидам (Pathogen risk list., 2019).

После прекращения применения фунгицида, к которому выработалась устойчивость, длительность сохранения резистентности колеблется от 6 месяцев до 3 лет (Zakharychev, 2019).

Современные системные фунгициды узкоспецифичны, поэтому к ним более или менее быстро развивается толерантность, вследствие чего в популяциях фитопатогенных грибов встречаются штаммы, нечувствительные к ним. Обработка системными фунгицидами напоминает по защитному эффекту использование вертикальной устойчивости: полное подавление инфекции в первые годы применения; возникновение отдельных толерантных штаммов, приводящее к тому, что распространенность подавляется сильнее, чем интенсивность; наконец, полная потеря эффективности (Дуаков, 1998). Установлено, что в быстро растущих популяциях накопление резистентных клонов происходит в несколько раз быстрее, чем в медленно растущих. Поэтому для грибов, характеризующихся быстрым ростом численности в благоприятных условиях, смена генотипов при использовании фунгицидов происходит быстро. Поэтому потеря фунгицидом эффективности происходит, также, как и потеря сортом его устойчивости, и чаще всего наступает в зонах ежегодного сильного развития болезни или после чрезвычайно благоприятного для развития патогена сезона, т.е. после увеличения скорости роста и общей численности популяции (Zadoks, 1982). Под влиянием фунгицидов могут происходить изменения частот генотипов в популяциях ржавчинных грибов, обусловленные их сцеплением с чувствительностью к фунгицидам (Alekseeva et al., 1990, Volkova et al., 2006; 2012; Kolbin, 2010, 2012).

До настоящего времени в России исследования по изучению устойчивых форм патогенов к фунгицидам химического происхождения проводились в малом количестве (Klimova, 2003; Filippov, 2016; Dubrovskaya et al., 2019; Lobodina et al., 2019),

а относительно ржавчин – только в Федеральном научном центре биологической защиты растений (Volkova, 1995, 1996, 2007; Volkova et al., 2009). Была доказана прямая зависимость между длительностью действия химических фунгицидов (Байлетон, СП) и уровнем устойчивости к нему возбудителя желтой ржавчины пшеницы (Volkova, 2001). Установлено влияние фунгицидов на генофонд вирулентности северокавказской популяции бурой ржавчины пшеницы (Volkova, 2006; Kolbin et al., 2010).

Ежегодно в России против болезней обрабатывается более 20 млн га, из них зерновым колосовым культурам отведено 16 млн га. Южный федеральный округ России является зоной интенсивного растениеводства, с применением большого объема пестицидов (Overview., 2021). По данным ФГБУ “Россельхозцентра” в Краснодарском крае обработки фунгицидами проводятся на площади 2.2 млн га. Против бурой ржавчины в 2019 г. было обработано 24.21 тыс. га (в 2018 г. – 49.07 тыс. га) (Overview., 2020). В число наиболее расходуемых фунгицидов вошли комбинированные препараты с содержанием тебуконазола – Фалькон, КЭ; Колосаль Про, КМЭ; Солигор, КЭ и другие (Country, 2020).

Целью нашего исследования являлось изучение влияния химического фунгицида на основе тебуконазола на внутривидовую структуру возбудителя бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia triticina*) и ее чувствительность к токсиканту.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в тепличном комплексе Федерального государственного бюджетного научного учреждения “Федеральный научный центр биологической защиты растений” (ФГБНУ ФНЦБЗР) на восприимчивом к бурой ржавчине сорте Краснодарская 99. В теплице организованы оптимальные условия для развития растений озимой пшеницы и возбудителя бурой ржавчины: температура 20–22°C, продолжительность светового дня 16 часов, интенсивность освещения 13–15 тыс. люкс, относительная влажность воздуха 60–70%.

Материалом исследования являлся системный фунгицид профилактического и лечебного действия триазольного класса Колосаль, КЭ, производителем которого является АО Фирма “Август”. В соответствии с Федеральным законом от 19.07.1997 г. № 109-ФЗ “О безопасном обращении с пестицидами и агрохимикатами” препарат Колосаль, КЭ получил государственную регистрацию и допускается к обороту на территории Российской Федерации с 2010 г. Действующее вещество препарата – тебуконазол, 250 г/л, входит в состав еще 74 фунгицидов зарегистрированных для применения на посевах озимой пшеницы, из

них 29 против бурой ржавчины. Токсикант распространяется по ксилеме, подавляя биосинтез эргостерина в мембранах клеток патогена и нарушая процесс метаболизма. Рекомендованная норма применения против возбудителя бурой ржавчины пшеницы составляет 0.5 л/га (State catalogue..., 2021).

В опыте использовали северокавказскую популяцию, собранную в результате маршрутного обследования производственных и селекционных посевов озимой пшеницы на территории Краснодарского, Ставропольского края и Ростовской обл. Для проведения опыта семена озимой пшеницы высевали в 0.5 л вазоны и в фазу всходов искусственно инфицировали северокавказской популяцией возбудителя бурой ржавчины озимой пшеницы. После инокуляции растения выдерживали во влажной камере 16 ч при температуре 20–22°C (Anpilogova, Volkova, 2000).

Обработку фунгицидом проводили по первым признакам заболевания. Поскольку в агрономии существует устойчивая практика применения не рекомендованных норм фунгицида, связанная с интенсивностью развития заболевания, в схеме использовали 5 вариантов, обработанных препаратом с разной нормой применения: 0.3; 0.4; 0.5; 0.6; 0.7 л/га. Для определения биологической эффективности учеты осуществляли через 7 дней после обработки по количеству пустул патогена на листе, расчет вели по формуле Эббота (Methodological..., 1985). Для определения чувствительности патогена учитывали количество пустул на лист с типом реакции 3, 4 балла (Wolfe, 1975).

Собранные урединиоспоры гриба размножали по общепринятой методике на восприимчивом сорте Краснодарская 99 (Anpilogova, Volkova, 2000). Определяли показатели агрессивности возбудителя бурой ржавчины пшеницы (жизнеспособность, длительность латентного периода, спорулирующую способность, длительность споруляции) под влиянием действия различных норм применения фунгицида. Для определения жизнеспособности во влажной камере на предметное стекло, обработанное тонким слоем борного вазелина, препаративной иглой помещали споры бурой ржавчины. Затем наносили росу ручным пульверизатором. Жизнеспособность проверяли через 24 ч под микроскопом марки Микмед-5, увеличении 400×, путем подсчета общего количества спор и числа проросших спор в камере Горяева. Длительность латентного периода считали с момента инокуляции до проявления первых признаков заболевания (Ruzhikova, 1972). Длительность споруляции определяли с начала раскрытия пустул до завершения споруляции (Sanin et al., 1975). Спорулирующую способность рассчитывали путем отношения количества пустул к массе собранного биоматериала (Sanin et al., 1975). Чувствительность возбудителя бурой ржавчины пше-

ницы к тебуконазолу определяли расчетом показателей СК<sub>50</sub> и СК<sub>95</sub> (Larach et al., 2000), путем построения пробит–регрессии с использованием программного обеспечения Statgraphics 19.

Вирулентность образцов урединиоспор *P. triticina* и фенотипический состав определяли по реакции 20 почти изогенных линий сорта Thatcher с известными генами устойчивости. Для этого растением озимой пшеницы выращивали в вазонах объемом 25 мл на гидропонике, инокуляцию проводили в фазу всходов (Anpilogova, Volkova, 2000). По результатам дифференциации определяли частоту генов вирулентности путем отношения числа пустул с типом реакции 3–4 балла на линиях с известными генами устойчивости к числу пустул на универсально восприимчивом сорте Michigan Amber (Wolfe, 1975). Среднюю вирулентность определяли по Мартенсу (Mikhailova et al., 2003). Различия между изолятами популяции по фенотипическому составу и частоте аллелей вирулентности определяли по индексу Нея (Nei distance..., 2007).

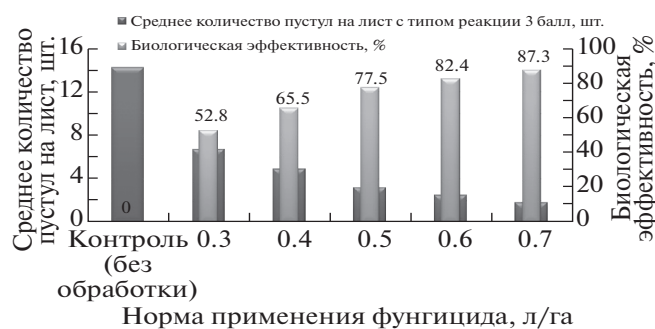
## РЕЗУЛЬТАТЫ

Эффективный контроль развития одного из самых вредоносных заболеваний озимой пшеницы, как бурая листовая ржавчина, значительно снижается за счет возникновения устойчивых форм возбудителя к фунгицидам. Снижение чувствительности патогена обусловлено многими причинами, в том числе это несвоевременное или некачественное опрыскивание посевов, повторное применение препаратов в течение вегетации с одинаковым механизмом действия, использование не рекомендованных норм применения препарата и др. (Volkova, 2006).

В ходе исследования было установлено, что использование разных норм применения препарата влияет на биологическую эффективность и на чувствительность патогена к фунгициду (рис. 1).

Так, в контроле (без обработки) среднее количество пустул с типом реакции 3 балла составило 14.2 шт. на лист. Биологическая эффективность фунгицида варьировала по вариантам от 52.8% (норма применения – 0.3 л/га) до 87.3% (0.7 л/га). При обработке рекомендуемой нормой применения фунгицида 0.5 л/га среднее количество пустул на лист составило 3.2 шт., а биологическая эффективность 77.5%.

При оценке чувствительности возбудителя бурой ржавчины пшеницы к тебуконазолу было установлено, что показатели СК<sub>50</sub> и СК<sub>95</sub> для препарата Колосаль, КЭ составили 63 мг/мл и 217 мг/мл соответственно, что говорит о высокой избирательности фунгицида в отношении патогена. Так СК<sub>95</sub> существенно выше рекомендованной концентрации в рабочем р-ре (125 мг/мл), используемом для защиты озимой пшеницы против *P. triticina*, по-



**Рис. 1.** Биологическая эффективность разных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ против *Puccinia triticina*.

этому рекомендуемая для сельскохозяйственного производства норма фунгицида не обеспечивает полного подавления развития фитопатогена и можно предположить, что в северокавказской популяции *P. triticina* существует сдвиг чувствительности к тебуконазолу.

Было изучено влияние разных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ на жизнеспособность спор бурой ржавчины (рис. 2). В контроле (без обработки) показатель составил 100%. При увеличении нормы применения фунгицида снижалось число проросших спор патогена. Показатель жизнеспособности варьировал от 89.4% (норма применения – 0.3 л/га) до 21.5% (0.7 л/га). В варианте с рекомендуемой нормой фунгицида 0.5 л/га жизнеспособность спор возбудителя составляла 33.3%.

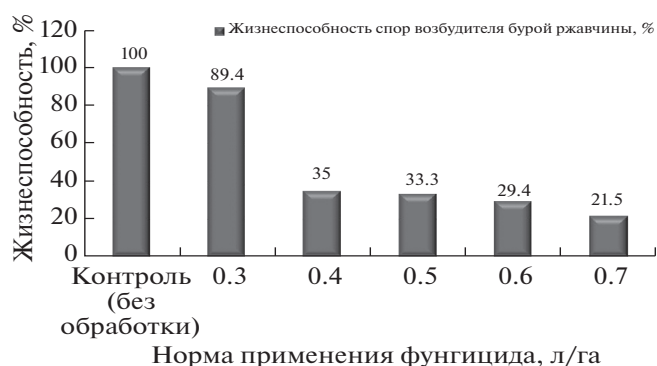
Установлено влияние разных норм применения фунгицида на спорующую способность, длительность споруляции и латентного периода *P. triticina* (рис. 3).

Длительность споруляции бурой ржавчины снижалась с увеличением нормы применения фунгицида и варьировала от 13 суток (контроль без обработки) до 8 суток (вариант с Колосаль при нормах применения 0.6 и 0.7 л/га).

Спорующая способность *P. triticina* также снижалась с увеличением нормы применения препарата. В контроле (без обработки) было собрано 0.07 мг спор с одной пустулы. Меньшее количество спор было собрано с вариантов, обработанных фунгицидом с нормой, превышающей рекомендованную (0.6 и 0.7 л/га), составляя по 0.02 мг соответственно.

Длительность латентного периода бурой ржавчины возрастала с увеличением нормы применения препарата. Латентный период варьировал от 168 ч (в контроле без обработки) и до 233 часов (вариант с Колосаль, КЭ при норме применения 0.7 л/га).

Таким образом, прослеживается обратная корреляция между нормой применения фунгицида и

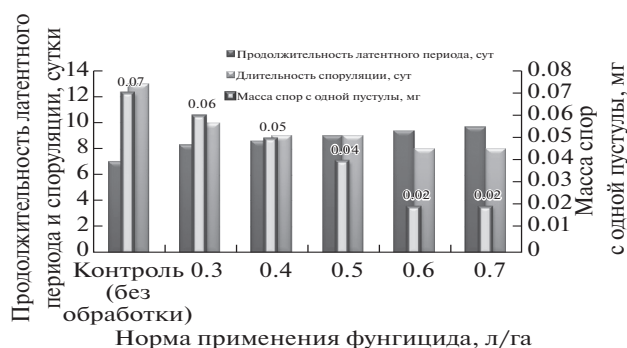


**Рис. 2.** Влияние разных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ на жизнеспособность спор бурой ржавчины.

показателями агрессивности патогена: с увеличением одного показателя другой снижается.

Изучено влияние фунгицида Колосаль, КЭ на вирулентность популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы (табл. 1).

Установлено, что под влиянием химического фунгицида Колосаль, КЭ существенно не изменялась частота изолятов, вирулентных к *Lr2a*, *Lr9*, *Lr16*, *Lr24*, *Lr17*, *Lr30*, *Lr10*, *Lr18*, *Lr20*, *Lr28*, оставаясь на уровне их встречаемости в популяции патогена, не обработанной препаратом. Отрицательный отбор отмечен для изолятов с генами *rr: 1, 2c, 3, 26, 3ka, 11, B, 14a, 3bg, 14b*. С увеличением нормы применения фунгицида произошло уменьшение количества изолятов с генами *rr: 2c, 3, 26, 3ka, B, 14a*; увеличилась частота *p11*. Средняя вирулентность популяции *P. triticina* в контроле (без обработки) составила 31.7%, в варианте с нормой применения фунгицида 0.3 л/га – 29.1%; 0.4 л/га – 25.8%; 0.5 л/га – 24.0%; 0.6 л/га – 22.1%. При использовании повышенной нормы 0.7 л/га, средняя вирулентность была в 1.6 раза меньше показателя в контроле и составила 19.9%.



**Рис. 3.** Влияние разных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ на показатели агрессивности возбудителя бурой ржавчины пшеницы.



**Таблица 1.** Частота изолятов с генами вирулентности (pp) в северокавказской популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы под воздействием разных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ

Ген <i>Lr</i>	Исходная (без обработки фунгицидом) выборка	Норма применения фунгицида				
		0.3 л/га	0.4 л/га	0.5 л/га	0.6 л/га	0.7 л/га
Частота изолятов в образцах урединиоспор, %						
1	49	9	57	49	11	20
2a	1	0	0	0	0	0
2c	19	11	9	7	6	0
3	69	79	61	56	58	50
9	0	0	0	0	0	0
16	33	63	44	41	35	32
24	0	0	0	0	0	0
26	42	40	29	31	25	18
3ka	27	39	33	24	21	6
11	74	12	27	47	45	46
17	46	79	62	49	51	45
30	2	0	0	5	1	4
B	53	58	42	41	39	39
10	47	64	48	47	45	42
14a	53	50	34	30	32	34
18	27	23	18	14	18	18
3bg	39	18	23	12	19	10
14b	53	36	29	27	35	33
20	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0
Средняя вирулентность, %	31.7	29.1	25.8	24.0	22.1	19.9

Согласно индексу Нея, максимальные различия ( $N = 0.149$ ) по частоте изолятов, вирулентных к линиям с генами *Lr*, получены между исходной популяцией (контроль без обработки) и вариантом с пониженной нормой применения фунгицида (0.3 л/га). С увеличением нормы применения препарата до рекомендуемой, значение индекса Нея снижается до 0.04 у.е., а при дальнейшем увеличении нормы применения варьирует незначительно ( $N = 0.041-0.047$ ). Полученные результаты свидетельствуют о том, что при пониженных нормах применения фунгицида наблюдаются более значительные изменения генетической структуры популяции фитопатогена.

Была проведена оценка влияния разных норм применения фунгицида на изменение фенотипического состава возбудителя бурой ржавчины пшеницы (табл. 2).

Отмечены изменения в реакции на заражение изогенных линий, несущих гены устойчивости *Lr2c*, *Lr3ka*. Тип поражения этих линий в варианте с повышенной нормой применения препарата (0.7 л/га) снижался с 3 баллов до 2. Под воздействием фунгицида, независимо от нормы препарата, тип поражения сорта с геном устойчивости *Lr24* снижался с 2 баллов до 1. Тип реакции изогенных линий, несущих гены устойчивости *Lr1*, *Lr2a*, *Lr3*, *Lr9*, *Lr26*, *Lr11*, *Lr17*, *LrB*, *Lr10*, *Lr14b*,

*Lr20*, *Lr28* оставался на уровне исходной популяции, не подвергавшейся обработке фунгицидом.

В результате анализа фенотипического состава популяции возбудителя бурой ржавчины выявлено 6 различных фенотипов PHSTG (норма применения 0.3 л/га), PHSTQ (0.4 л/га), PHSRG (0.5 л/га), PHSTQ (0.6 л/га), MHJTQ (0.7 л/га), MHSTQ (без обработки фунгицидом).

Таким образом, установлено влияние химического фунгицида Колосаль, КЭ на вирулентность возбудителя бурой ржавчины (*P. tritricina*). С увеличением нормы применения фунгицида снижалась средняя вирулентность популяции и тип реакции на заражение.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Механизм возникновения устойчивости к фунгицидам азольной группы гриба *P. tritricina* заключается в сверхэкспрессии фермента CYP51, которая может быть вызвана изменениями в промоторной области гена, кодирующего CYP51, вставкой тандемных повторов или мобильных элементов (Price et al., 2015). Возникновение устойчивости возбудителя бурой ржавчины к эпоксиконазолу (триазол) обусловлено изменением последовательности в аминокислоте Y134F фермента CYP51 (Stammler, 2009).

**Таблица 2.** Изменение фенотипического состава возбудителя бурой ржавчины пшеницы под влиянием различных норм применения фунгицида Колосаль, КЭ

Ген <i>Lr</i>	Исходная (без обработки фунгицидом) выборка	Норма применения фунгицида				
		0.3 л/га	0.4 л/га	0.5 л/га	0.6 л/га	0.7 л/га
Тип реакции сортов на заражение, балл						
1	3	3	3	3	3	3
2a	2	2	2	2	2	2
2c	3	3	3	3	3	2
3	3	3	3	3	3	3
9	0	0	0	0	0	0
16	2	3	3	3	3	3
24	2	1	1	1	1	1
26	3	3	3	3	3	3
3ka	3	3	3	3	3	2
11	3	3	3	3	3	3
17	3	3	3	3	3	3
30	2	2	1	2	1	1
В	3	3	3	3	3	3
10	3	3	3	3	3	3
14a	3	3	3	2	3	3
18	3	3	2	3	3	3
3bg	3	2	3	2	3	3
14b	3	3	3	3	3	3
20	0	0	0	0	0	0
28	0	0	0	0	0	0
фенотип	MHSTQ	PHSTG	PHSTQ	PHSRG	PHSTQ	MHJTQ

Происхождение резистентности к моносайтовым фунгицидам, одним из которых является Колосаль, очень стремительно, поэтому одна мутация может способствовать полной потере чувствительности (Dyakov et al., 2007).

В результате исследований установлено, что популяция возбудителя бурой ржавчины, подвергавшаяся однократной обработке химическим фунгицидом на основе тебуконазола (триазол), характеризуется общим снижением патогенности и агрессивности.

Полученные нами результаты сопоставимы с данными других исследователей. Учеными из Великобритании доказано, что многолетнее воздействие азольных средств защиты привело к увеличению устойчивости у некоторых грибных патогенов растений. Первый случай наблюдался у возбудителя мучнистой росы (*Sphaerotheca fuliginea*), и с тех пор устойчивость была обнаружена у ряда других заболеваний, включая *Septoria tritici* (септориоз листьев пшеницы) и *Puccinia triticina* (бурая ржавчина пшеницы) (Price et al., 2015).

Отмечена устойчивость к триазолам (эпокси-канозол) в бразильских популяциях возбудителя бурой ржавчины пшеницы (Arduim et al., 2012) и возбудителя мучнистой росы *Blumeria graminis tritici* (Tonin et al., 2013). Также несколько бразильских популяций *Pyricularia oryzae* проявили высо-

кую устойчивость к тебуконазолу и эпокси-канозолу со значениями  $EC_{50}$ , которые в 35–50 раз выше рекомендованных полевых доз (Poloni, 2021).

Известно, что резистентные формы чаще имеют пониженную приспособленность, что значительно замедляет перестройку популяции у грибов с одной или несколькими генерациями. Но при быстром росте популяции скорость вытеснения чувствительного штамма резистентным уменьшается незначительно (Dyakov, 1998; Elansky et al., 2007). Это является основанием для детального изучения снижения чувствительности *Puccinia triticina* к фунгициду, так как патоген при благоприятных погодных условиях способен давать до 6 уредогенераций в год (Markelova, 2013).

В работах Ю.Т. Дьякова применение высоких доз фунгицида сопровождалось падением патогенности (Dyakov, 1998), что подтверждает наши результаты, но в последующие годы этот показатель возрастал или превосходил исходное значение (Derevyagina et al., 1999; Dyakov et al., 2007).

Наблюдается снижение чувствительности фитопатогена *Fusarium graminearum* к действующим веществам метконазол и тебуконазол после его широкого применения на посевах озимой пшеницы в США (Anderson et al., 2020).

В Китае двукратное применение препарата на основе тебуконазола способствовало более высокому селективному давлению на популяцию *Aspergillus fumigatus* томата, что способствовало появлению триазолрезистентных форм (Cao et al., 2020).

Сильное ингибирующее действие на ооспорообразование возбудителя фитофтороза картофеля (*Phytophthora infestans*) отмечено при применении фунгицидов с действующими веществами флудиоксонил (фенилпирролы) и дифеноконазол (триазолы). С увеличением концентрации фунгицида эффект подавления образования ооспор был наиболее выражен (Mita, 2015).

Под действием водного раствора бензимидазола (40 мг/л) отмечена авирулентность возбудителя листовой ржавчины ржи (*Puccinia dispersa*). При этом снижались и показатели агрессивности (количество пустул на единицу площади листовой поверхности, спорулирующая способность пустул) в сравнении с контролем (Tyryshkin, 2017).

Установлено влияние комбинированного фунгицида Рекс дуо, КС (310 + 87 г/л) на структуру популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы *P. triticina* (Kolbin et al., 2010). Применение препарата сопровождалось элиминацией изолятов, вирулентных к *Lr15*, *Lr20*, *Lr21*, *Lr25*, *Lr29*, *Lr36* и снижением частоты встречаемости генов *p3bg*, *p18*, *p23*, *p28*, *p33*. Средняя вирулентность популяции при этом снижалась.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований установлено, что фунгицид триазолового класса Колосаль, КЭ (д.в. тебуконазол, 250 г/л) эффективен против возбудителя бурой ржавчины, но рекомендуемая для сельскохозяйственного производства против данного патогена норма применения 0.5 л/га уже не обеспечивает полного подавления развития патогена. Биологическая эффективность составила 77.5%. При повышении нормы применения до 0.6 и 0.7 л/га эффективность увеличилась и достигала 82.4 и 87.3% соответственно. Таким образом, можно предположить, что в северокавказской популяции *P. triticina* существует сдвиг чувствительности к фунгициду триазолового класса Колосаль, КЭ. Показатели СК<sub>50</sub> и СК<sub>95</sub> для препарата Колосаль, КЭ составили 63 мг/мл и 217 мг/мл соответственно, что выше рекомендованной концентрации в рабочем растворе (СК<sub>95</sub> – 125 мг/мл).

Определено влияние повышения нормы применения фунгицида на показатели агрессивности. С увеличением нормы применения фунгицида снижалась жизнеспособность спор, она варьировала от 100% (контроль без обработки) до 21.5% (норма применения 0.7 л/га). Снижалась спорулирующая способность и длительность споруляции с 0.07 мг спор с одной пустулы и 13 суток (контроль без обработки) до 0.02 мг спор с одной пу-

стулы и 8 суток (норма применения 0.7 л/га). Увеличивалась длительность латентного периода с 168 ч (контроль без обработки) и до 233 часов (норма применения 0.7 л/га). Установлено влияние разных норм применения фунгицида на вирулентность и изменение фенотипического состава. Средняя вирулентность популяции *P. triticina* снижалась от 31.7% (контроль, без обработки) до 19.9% (норма применения 0.7 л/га). Согласно индексу Нея выявлены незначительные изменения в структуре популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы под влиянием тебуконазола. Под влиянием разных концентраций препарата меняется фенотипический состав. Выявлены 6 различных фенотипов: PHSTG (норма применения 0.3 л/га), PHSTQ (0.4 л/га), PHSRG (0.5 л/га), PHSTQ (0.6 л/га), MHJTQ (0.7 л/га), MHSTQ (без обработки фунгицидом).

Проведенные исследования позволяют прогнозировать изменения в генофонде вирулентности популяции возбудителя бурой ржавчины пшеницы под действием фунгицида и в дальнейшем корректировать применение химических средств.

Для снижения развития резистентности необходимо проводить мониторинг посевов для контроля заболевания и применять фунгициды, когда развитие болезни достигло ЭПВ. Важно использовать фунгициды в интегрированной системе защиты с рекомендованной нормой применения, обеспечивающей эффективный контроль заболевания, а также фунгициды с различным механизмом действия (Fungicide performance..., 2018). Использование смеси препаратов из разных химических классов позволит контролировать большой спектр заболеваний, а также предотвратит распространение устойчивых рас патогена при наличии резистентности (Fungicide resistance management..., 2019; FRAC recommendations..., 2010).

Исследования выполнены согласно государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № FGRN-2022-0004.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Anderson N.R., Freije A.N., Bergstrom G.C. et al. Sensitivity of *Fusarium graminearum* to metconazole and tebuconazole fungicides before and after widespread use in wheat in the United States. Plant Health Progress. 2020. V. 21. № 2. P. 85–90.
- Anpilogova L.K., Volkova G.V. Methods for creating artificial infectious backgrounds and assessing wheat cultivars for resistance to harmful diseases (fusarium ear blight, rust, powdery mildew). Recommendations. Krasnodar, 2000 (in Russ.).
- Arduim F.S., Reis E.M., Barcellos A.L. et al. In vivo sensitivity reduction of *Puccinia triticina* races, causal agent of wheat leaf rust, to DMI and QoI fungicides. Summa Phytopathologica. 2012. V. 38. P. 306–311.

- Batmanova A.A.* Induction of resistance of fungi and plants when using fungicides. *Biotika*. 2015. № 3. P. 3–6 (in Russ.).
- Bounds P., Blake J., Fraaije B.* Project Report N 488. Fungicide performance on winter wheat. 2012.
- Brent K.J., Hollomon D.W.* Fungicide resistance in crop pathogens: how can it be managed? Published by the Fungicide Resistance Action Committee. FRAC. Monograph N 1. Basel, 2007.
- Brent K.J., Hollomon D.W.* Fungicide resistance: the assessment of risk. Monograph. Basel, 2007.
- Cao D., Wu R., Dong S. et al.* Triazole resistance in *Aspergillus fumigatus* in crop plant soil after tebuconazole applications. *Environmental Pollution*. V. 2020. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.115124>
- Chekmarev V.V.* Changes in the species composition of the *Fusarium* under the influence of disinfectants. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2012. № 2. P. 27–28 (in Russ.).
- Country overview of the production and use of highly hazardous pesticides in Russia. Moscow, 2020. (Country overview) [https://ipen.org/sites/default/files/documents/final\\_russia\\_hhp\\_country\\_situation\\_report\\_ru\\_and\\_en\\_14\\_may\\_2020.pdf](https://ipen.org/sites/default/files/documents/final_russia_hhp_country_situation_report_ru_and_en_14_may_2020.pdf). Accessed: 17.01.2021 (in Russ.).
- Damicone J.P.* Fungicide resistance management. Oklahoma cooperative extension. [https://shareok.org/bitstream/handle/11244/319916/oksa\\_epp\\_7663\\_2014-02.pdf?sequence=1](https://shareok.org/bitstream/handle/11244/319916/oksa_epp_7663_2014-02.pdf?sequence=1)
- Derevyagina M.K., Elansky S.N., Dyakov Yu.T.* Resistance of *Phytophthora infestans* to the dimethomorph fungicide. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1999. V. 33 (3). P. 208–213 (in Russ.).
- Dubrovskaya N.N.* A new method of studying the resistance of the *Fusarium* fungi to fungicides. In: *Russian science in the modern world* Moscow, 2019. P. 5–7 (in Russ.).
- Dyakov Yu.T.* Population biology of phytopathogenic fungi. Moscow, 1998 (in Russ.).
- Dyakov Yu.T., Elansky S.N.* Population genetics of *Phytophthora infestans*. In: *Mycology today*. V. 1. Moscow, 2007. P. 107–139 (in Russ.).
- Elansky S.N., Dyakov Yu.T., Milyutina D.I.* Populations of the causative agent of potato late blight in Russia. In: *Potato growing in Russia: topical problems of science and practice*. Moscow, 2007. P. 103–111 (in Russ.).
- Filippov A.V., Kuznetsova M.A., Rogozhin A.N.* How to maintain the resistance of potatoes to fungicides. *Kartofel i ovoshchi*. 2016. V. 4. P. 26–28 (in Russ.).
- FRAC recommendations for fungicide mixtures designed to delay resistance evolution. FRAC. Basel, 2010.
- FRAC. Pathogen risk list. Basel, 2019.
- Fungicide performance update for wheat, barley and oilseed rape. NIAB, Edgmond, 2018. [ahdb.org.uk/knowledge-library/fungicide-performance](http://ahdb.org.uk/knowledge-library/fungicide-performance)
- Fungicide resistance management in cereals FRAG-UK, Kenilworth, 2019.
- Guidelines for state testing of fungicides, antibiotics and seed dressing for agricultural crops. Moscow, 1985.
- Gulyaeva E.I., Gasich E.L., Levitin M.M. et al.* Diseases of cereals and rapeseed in the northwest region in 2016. *Zashchita i karantin rasteniy*. 2017. № 4. P. 27–29 (in Russ.).
- Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Kazartsev I.A. et al.* The structure of Russian populations of the fungus *Puccinia triticina* Erikss. *Vestnik zashchity rasteniy*. 2015. № 3 (85). P. 5–10 (in Russ.).
- HGCA project report N 68. Fungicide insensitivity in cereal brown rust fungi. Kenilworth, 1992.
- HGCA Topic Sheet 120/Winter 2012 Wheat brown rust management. Kenilworth, 2012.
- Kartashov M.I., Shcherbakova L.A., Statsyuk N.V. et al.* So-application of difenoconazole with thymol results in suppression of a *Parastagonospora nodorum* mutant strain resistant to this triazole. *Adv. Engineering Res*. 2019. V. 183. P. 1–5.
- Klimova E.V.* Resistance of the population of the fungus *Fusarium nivale* to foundazol. *Ekologicheskaya bezopasnost v agropromyshlennom komplekse*. 2003. № 2. P. 466 (in Russ.).
- Kolbin D.A., Volkova G.V.* The effect of fungicides of different chemical classes on the virulence gene pool of the North Caucasian population of wheat brown rust (causative agent puccinia triticina eriks.) In the south of Russia. *Elektronnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. 2010. № 62. P. 128–137 (in Russ.).
- Lapach S.N., Chubenko A.V., Babich P.N.* Statistical methods in biomedical research using Excel. Kiev, 2000 (in Russ.).
- Levitin M.M., Mironenko N.V.* The structure and areas of populations of phytopathogenic fungi. *Biosfera*. 2016. V. 8. № 2. P. 216–225 (in Russ.).
- Levshakov L.V., Rusanova Yu.Yu.* The use of fungicides on winter wheat crops and their impact on yield and grain quality on gray forest soils of the Central Chernozemye. *Vestnik Kurskoy selkhozakademii*. 2015. № 6. P. 45–46 (in Russ.).
- Lobodina E.V., Astapchuk I.L., Nasonov A.I.* The sensitivity of the population of the causative agent of apple scab *Venturia inaequalis* to difenoconazole. *Nauchnye trudy Severokavkazskogo nauchnogo tsentra sadovodstva, vinogradarstva, vinodeliya*. 2019. V. 26. P. 165–169 (in Russ.).
- Markelova T.S., Ivanova O.V., Naryshkina E.A. et al.* Biological features of wheat brown rust. In: *Problems of mycology and phytopathology in the XXI century: materials of the International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the birth of corresponding member of the USSR Academy of Sciences, Professor Artur Arturovich Yachevsky: collection of scientific papers*. SPb., 2013. P. 177–179 (in Russ.).
- Mikhaylova L.A., Gulyaeva E.I., Mironenko N.V.* Methods for studying the population structure of the causative agent of wheat brown rust *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*. Immunogenetic methods for creating varieties resistant to pests (Guidelines). *VIZR*, SPb., 2003 (in Russ.).
- Mytsa E.D.* Effect of some pesticides on causative agents of fungal diseases of potato (*Solanum tuberosum* L.) and tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Abstract of thesis. ... Cand. Biol. MGU, Moscow, 2015 (in Russ.).
- Pasko T.I.* The effectiveness of fungicides on winter wheat // *International Journal of Humanities and Natural Sciences*. 2018. № 3. P. 1–3 (in Russ.).
- Pathogen risk list. FRAC, Basel, 2019.

- Poloni N.M., Carvalho G., Nunes Campos Vicentini S. et al.* Widespread distribution of resistance to triazole fungicides in Brazilian populations of the wheat blast pathogen. *Plant Pathol.* 2021.
- Price C.L., Parker J.E., Warrilow A.G. et al.* Azole fungicides – understanding resistance mechanisms in agricultural fungal pathogens. *Pest. Manag. Sci.* 2015. V. 71. P. 1054–1058. <https://doi.org/10.1002/ps.4029>
- Pyzhikova G.V.* Influence of temperature on infection and development of yellow rust in wheat. *Mikologiya i fitopatologiya.* 1972. V. 6 (3). P. 51–53 (in Russ.).
- Sanin S.S.* Plant disease epidemics: monitoring, prognosis, control. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2018. № 1. P. 35–36 (in Russ.).
- Sanin S.S., Shinkarev V.P., Kaydash A.S.* Methods for determining the number of spores formed by rust and other phytopathogenic fungi. *Mikologiya i fitopatologiya.* 1975. V. 9 (3). P. 443–445 (in Russ.).
- Savchenko A.A.* Productivity and grain quality of spring wheat under the influence of fungicides and growth regulators. *Vestnik Krasnodarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta.* 2007. № 2. P. 324–326 (in Russ.).
- Shcherbakova L.A.* Development of resistance to fungicides in phytopathogenic fungi and their chemosensitization as a way to increase the protective efficacy of triazoles and strobilurins (review) // *Agricultural biology.* 2019. T. 54. № 5. S. 875–891 (in Russ.).
- Stammler G., Cordero J., Koch A. et al.* Role of the Y134F mutation in *cyp51* and overexpression of *cyp51* in the sensitivity response of *Puccinia triticina* to epoxiconazole. *Crop Protection.* 2009. V. 28 (10). P. 891–897.
- Strategy for preventing the spread of antimicrobial resistance in the Russian Federation for the period up to 2030 Order of the Government of the Russian Federation. Moscow, 2017 (in Russ.).
- Sukhoruchenko G.I.* (Sukhoruchenko) Pest resistance to pesticides in Russia. *Zashchita i karantin rasteniy.* 2020 (1). P. 14–18 (in Russ.).
- Tonin R.F.B., Reis E.M., Danelli A.L.D.* Etiologia e quantificação dos agentes causais de manchas foliares na cultura do trigo nas safras 2008 a 2011. *Summa Phytopathologica.* 2013. V. 39. P. 102–109.
- Tyryshkin L.G., Sidorov A.V.* Changes in virulence and aggressiveness of the causative agent of rye leaf rust under the influence of abiotic factors and the possibility of its practical application. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo agrarnogo universiteta.* 2017. № 1 (46). P. 58–63 (in Russ.).
- Volkova G.V.* Resistance of wheat yellow rust pathogen to bayleton. Abstract of thesis. ... Cand. Biol. Krasnodar, 1996 (in Russ.).
- Volkova G.V.* Fungicide-resistant form of wheat yellow rust pathogen. *Agrokimiya.* 1995. № 1. P. 79–83 (in Russ.).
- Volkova G.V.* Generation of resistance in wheat yellow rust (causative agent *Puccinia striiformis*) to fungicides. *Vestnik zashchity rasteniy.* 2001. № 2. P. 29–34 (in Russ.).
- Volkova G.V.* The structure and variability of populations of pathogens of brown and yellow rust of wheat in the North Caucasus and the substantiation of methods for managing intrapopulation processes. Thesis ... Dr. Sci. Biol. All-Russian Research Institute for Plant Protection, SPb., 2006 (in Russ.).
- Volkova G.V.* Anti-resistance strategy for the use of fungicides based on triadimefon against the causative agent of wheat yellow rust in the North Caucasus. *Nauka Kubani.* 2007. № 2. P. 39–43 (in Russ.).
- Volkova G.V., Anpilogova L.K., Alekseeva T.P. et al.* Study and monitoring of patterns and mechanisms of the formation of resistance to fungicides in populations of pathogens of economically significant wheat diseases. *Nauka Kubani.* 2009. № 3. P. 50–53 (in Russ.).
- Wolfe M.S., Schwarzbach E.* The use of virulence analysis in cereal mildews. *Phytopath. Ztschr.* 1975. V. 82 (4). P. 297–307.
- Zakharenko V.A.* Pest resistance to pesticides is a global problem. *Vestnik zashchity rasteniy.* 2001. № 1. P. 3–17 (in Russ.).
- Zakharychev V.V.* Fungi and fungicides: a tutorial. Lan, SPb., 2019 (in Russ.).
- Zeleneva Yu.V., Afanasenko O.S., Sudnikova V.P.* Species composition of wheat disease pathogens in the Central Black Earth Region. *Vestnik Michurinskogo gosudarstvennoho agrarnogo universiteta.* 2019. № 3 (58). P. 58–63 (in Russ.).
- Анпилогова Л.К., Волкова Г.В.* (Anpilogova, Volkova) Методы создания искусственных инфекционных фонов и оценки сортообразцов пшеницы на устойчивость к вредоносным болезням (фузариозу колоса, ржавчинам, мучнистой росе). Рекомендации. Краснодар, 2000. 28 с.
- Батманова А.А.* (Batmanova) Индукция резистентности грибов и растений при применении фунгицидов // *Биотика.* 2015. № 3. С. 3–6.
- Волкова Г.В.* (Volkova) Фунгицидоустойчивая форма возбудителя желтой ржавчины пшеницы // *Агрoхимия.* 1995. № 1. С. 79–83.
- Волкова Г.В.* (Volkova) Резистентность возбудителя желтой ржавчины пшеницы к байлетону. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Краснодар: ВНИИ биол. защиты растений, 1996. 21 с.
- Волкова Г.В.* (Volkova) Генерация резистентности у желтой ржавчины пшеницы (возбудитель *Puccinia striiformis* West.) к фунгицидам // *Вестник защиты растений.* 2001. № 2. С. 29–34.
- Волкова Г.В.* (Volkova) Структура и изменчивость популяций возбудителей бурой и желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе и обоснование приемов управления внутривидовыми процессами. Дисс. ... докт. биол. наук. СПб.: ВИЗР, 2006.
- Волкова Г.В.* (Volkova) Антирезистентная стратегия применения фунгицидов на основе триадимефона против возбудителя желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе // *Наука Кубани.* 2007. № 2. С. 39–43.
- Волкова Г.В., Анпилогова Л.К., Алексеева Т.П. и др.* (Volkova et al.) Изучение и мониторинг закономерностей и механизмов формирования резистентности к фунгицидам в популяциях возбудителей экономически значимых болезней пшеницы // *Наука Кубани.* 2009. № 3. С. 50–53.

- Гультяева Е.И., Гасич Е.Л., Левитин М.М. и др. (Gulytaeva et al.) Болезни зерновых культур и рапса в Северо-Западном регионе в 2016 г. // Защита и карантин растений. 2017. № 4. С. 27–29.
- Гультяева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Казарцев И.А. и др. (Gulytaeva et al.) Структура российских популяций гриба *Rhizoctonia tritici* Erikss. // Вестник защиты растений. 2015. № 3 (85). С. 5–10.
- Деревягина М.К., Еланский С.Н., Дьяков Ю.Т. (Derevyagina et al.) Резистентность *Phytophthora infestans* к фунгициду диметоморфу // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 3. С. 208–213.
- Дубровская Н.Н. (Dubrovskaya) Новый способ изучения резистентности видов грибов рода *Fusarium* к фунгицидам // Российская наука в современном мире: сборник статей XX международной научно-практической конференции. Москва, 2019. С. 5–7.
- Дьяков Ю.Т. (Dyakov) Популяционная биология фитопатогенных грибов. М., 1998. 377 с.
- Дьяков Ю.Т., Еланский С.Н. (Dyakov et al.) Популяционная генетика *Phytophthora infestans* // Микология сегодня. Т. 1. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 107–139.
- Еланский С.Н., Дьяков Ю.Т., Милютин Д.И. (Elansky et al.) Популяции возбудителя фитофтороза картофеля в России // Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. Материалы Международного конгресса “Картофель. Россия – 2007”. Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, Российская академия сельскохозяйственных наук. Москва, 2007. С. 103–111.
- Захаренко В.А. (Zakharenko) Проблема резистентности вредных организмов к пестицидам – мировая проблема // Вестник защиты растений. 2001. № 1. С. 3–17.
- Захарычев В.В. (Zakharuchev) Грибы и фунгициды: учебное пособие. 2-е изд., перераб. Санкт-Петербург: Лань, 2019. 272 с.
- Зеленева Ю.В., Афанасенко О.С., Судникова В.П. (Zeleneva) Видовой состав возбудителей болезней пшеницы в ЦЧР // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета. 2019. № 3 (58). С. 58–63.
- Климова Е.В. (Klimova) Резистентность популяции гриба *Fusarium nivale* к фундазолу // Экологическая безопасность в АПК. Реферативный журнал. 2003. № 2. С. 466.
- Кольбин Д.А., Волкова Г.В. (Kolbin, Volkova) Воздействие фунгицидов разных химических классов на генофонд вирулентности северокавказской популяции бурой ржавчины пшеницы (возбудитель *Rhizoctonia tritici* Erikss.) на юге России // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. 2010. № 62. С. 128–137.
- Лапач С.Н., Чубенко А.В., Бабич П.Н. (Lapach et al.) Статистические методы в медико-биологических исследованиях с использованием Excel. Киев: Морин, 2000. 320 с.
- Левитин М.М., Мироненко Н.В. (Levitin, Mironenko) Структура и ареалы популяций фитопатогенных грибов // Биосфера. 2016. Т. 8. № 2. С. 216–225.
- Левшаков Л.В., Русанова Ю.Ю. (Levshakov, Rusanova) Применение фунгицидов на посевах озимой пшеницы и их влияние на урожайность и качество зерна на серых лесных почвах ЦЧЗ // Вестник Курской государственной сельскохозяйственной академии. 2015. № 6. С. 45–46.
- Лободина Е.В., Астапчук И.Л., Насонов А.И. (Lobodina et al.) Чувствительность популяции возбудителя парши яблони *Venturia inaequalis* к дифеноконазолу // Научные труды Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019. Т. 26. С. 165–169.
- Маркелова Т.С., Иванова О.В., Нарышкина Е.А. и др. (Markelova) Биологические особенности бурой ржавчины пшеницы // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: материалы Международной научной конференции, посвященной 150-летию со дня рождения члена-корреспондента АН СССР, профессора Артура Артуровича Ячевского: сборник научных статей. СПб., 2013. С. 177–179.
- Методические указания по государственным испытаниям фунгицидов, антибиотиков и протравителей семян сельскохозяйственных культур (Methodical). Под ред. К.В. Новожилова. М., 1985. 130 с.
- Михайлова Л.А., Гультяева Е.И., Мироненко Н.В. (Mikhaylova et al.) Методы исследования структуры популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Rhizoctonia recondita* Rob. ex Desm. f.sp. *tritici* // Иммуногенетические методы создания устойчивых к вредным организмам сортов (Методические рекомендации). СПб.: ВИЗР, 2003. 26 с.
- Мыца Е.Д. (Mytsa) Влияние некоторых пестицидов на возбудителей грибных болезней картофеля (*Solanum tuberosum* L.) и томата (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2015.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2020 году и прогноз развития вредных объектов в 2021 году (Overview of phytosanitary status) / под ред. Д.Н. Говоров 132 стр. 2021 г. Министерство сельского хозяйства РФ, ФГБУ Российский сельскохозяйственный центр.
- Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2019 году и прогноз развития вредных объектов в 2020 году (Overview of phytosanitary status) / Д.Н. Говоров 897 стр. 2020 г. Министерство сельского хозяйства РФ, ФГБУ Российский сельскохозяйственный центр.
- Пасько Т.И. (Pasko) Эффективность фунгицидов на озимой пшенице // Международный журнал гуманитарных и естественных наук. 2018. № 3. С. 1–3.
- Пыжикова Г.В. (Pyzhikova) Влияние температуры на инфекцию и развитие желтой ржавчины пшеницы // Микология и фитопатология. 1972. Т. 6. № 3. С. 51–53.
- Савченко А.А. (Savchenko) Урожайность и качество зерна яровой пшеницы под влиянием фунгицидов и регуляторов роста // Вестник КрасГАУ. 2007. № 2. С. 324–326.
- Санин С.С. (Sanin) Методы определения количества спор, образуемых ржавчинными и другими фитопатогенными грибами // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9. № 3. С. 443–445.

- Санин С.С. (Sanin) Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль // Защита и карантин растений. 2018. № 1. С. 35–36.
- Страновой обзор производства и использования особо опасных пестицидов в России. Москва, Россия, 2020. (Country overview) [https://ipen.org/sites/default/files/documents/final\\_russia\\_hhp\\_country\\_situation\\_report\\_ru\\_and\\_en\\_14\\_may\\_2020.pdf](https://ipen.org/sites/default/files/documents/final_russia_hhp_country_situation_report_ru_and_en_14_may_2020.pdf) (дата обращения: 17.01.2021).
- Стратегия предупреждения распространения антимикробной резистентности в Российской Федерации на период до 2030 года. Распоряжение Правительства РФ 2045-р от 25 сентября 2017 г. (Strategy). М., 2017.
- Сухорученко Г.И. (Sukhoruchenko) Резистентность вредных организмов к пестицидам в России // Защита и карантин растений. 2020. № 1. С. 14–18.
- Тырышкин Л.Г., Сидоров А.В. (Tyryshkin, Sidorov) Изменение вирулентности и агрессивности возбудителя листовой ржавчины ржи под действием абиотических факторов и возможность его практического применения // Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. 2017. № 1 (46). С. 58–63.
- Филиппов А.В., Кузнецова М.А., Рогожин А.Н. (Filipov et al.) Как сохранить устойчивость картофеля к фунгицидам // Картофель и овощи. 2016. № 4: 26–28.
- Чекмарев В.В. (Chekmarev) Изменение видового состава грибов рода *Fusarium* под действием протравителей // Защита и карантин растений. 2012. № 2. С. 27–28.
- Щербакова Л.А. (Shcherbakova) Развитие резистентности к фунгицидам у фитопатогенных грибов и их хемосенсибилизация как способ повышения защитной эффективности триазолов и стробилуринов (обзор) // Сельскохозяйственная биология. 2019. Т. 54. № 5. С. 875–891.

## Influence of the Kolosal Fungicide on the Population Structure of the Wheat Leaf Rust Pathogen by Signs of Pathogenicity and Sensitivity

M. S. Gvozdeva<sup>a,#</sup> and G. V. Volkova<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Federal Scientific Center for Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

<sup>#</sup>e-mail: maria-v23@mail.ru

Modern agriculture provides for the use of chemical plant protection agents against phytopathogens, which can significantly reduce crop losses. But harmful organisms are able to adapt to the action of pesticides, developing resistance to them, which further serves as a serious obstacle to the effective use of drugs. The studies were carried out to study the effect of a chemical fungicide based on tebuconazole on the intrapopulation structure of the causative agent of wheat brown rust (*Puccinia triticina*) and its sensitivity to the toxicant. The indicators of aggressiveness (viability, sporulating ability, duration of sporulation and latency period), virulence (type of reaction to infection) of the North Caucasian population of the pathogen, biological effectiveness and toxicological indicators CK50 and CK95 of the fungicide Kolosal, EC (250 g/L tebuconazole), widely used on wheat against brown rust in various application rates. The work was carried out according to generally accepted methods in the laboratory and greenhouse conditions of the Federal State Budgetary Scientific Institution FNCBZR, where favorable conditions were created for the growth and development of the host plant and the pathogen: temperature 20–22°C, daylight hours 16 hours, illumination intensity 13–15 thousand lux, relative air humidity 60–70%. It was found that with an increase in the rate of fungicide application, the viability of spores decreased [from 100% (control, without treatment) to 21.5% (application rate 0.7 l/ha)], sporulating ability [(from 0.07 mg of spores (control, without treatment) to 0.02 mg spores (0.7 l/ha)] and the duration of sporulation [from 13 days (control, no treatment) to 8 days (0.7 l/ha)]. Under the influence of increased rates of the drug (0.7 l/ha), the duration of the latent period increased from 168 h (control, without treatment) to 233 h. A decrease in the average virulence of the *P. triticina* pathogen population was revealed from 31.7% (control, without treatment) to 19.9% (application rate 0.7 l/ha). The type of reaction to infection with the causative agent of the disease of varieties of differentiators changed in comparison with the initial (untreated) population. The type of lesion in isogenic lines carrying resistance genes *Lr2c*, *Lr3ka* in the variant with an increased rate of drug use (0.7 l/ha) decreased from three to two points. Under the influence of the fungicide, regardless of the drug norm, the type of lesion in the line with the *Lr24* resistance gene decreased from two points to one. As a result of changes in the aggressiveness and virulence of the *P. triticina* population under the action of the fungicide Kolosal, CE, its sensitivity to the toxicant decreased. When assessing the sensitivity of the wheat leaf rust pathogen to the fungicide based on tebuconazole, the CK50 and CK95 values were 63 mg/ml and 217 mg/ml, respectively, which is significantly higher than the recommended concentrations in the working solution (65 and 125 mg/ml) used to protect the crop. Thus, the population of the leaf rust pathogen treated with a chemical fungicide based on tebuconazole is characterized by a structural change in aggressiveness and virulence and a decrease in sensitivity to the toxicant.

**Keywords:** aggressiveness, efficacy, fungicide, resistance, sensitivity reduction, *Puccinia triticina*, virulence

УДК 582.28 (092)

## ПАМЯТИ ИГОРЯ ВАСИЛЬЕВИЧА КАРАТЫГИНА (1941–2021) In Memoriam. Igor Vasilyevich Karatygin (1941–2021)

DOI: 10.31857/S0026364822010056



11 июля 2021 г. на 81-м году жизни скончался большой ученый, доктор биологических наук, главный научный сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН РАН) Игорь Васильевич Каратыгин, один из крупнейших отечественных микологов, теоретик микологии, как его называли отечественные коллеги.

Игорь Васильевич Каратыгин родился 6 февраля 1941 г. в Ленинграде в семье Василия Федоровича Каратыгина и Клавдии Иосифовны Лукьяновой, отец его служил в Кронштадте на Балтийском флоте. Более года он прожил в блокадном Ленинграде, с сентября 1942 г. был в эвакуации в Ярославской обл., в 1945 г. возвратился в Ленинград и долгие годы проживал на Петроградской стороне, в д. 7 по ул. Ленина.

В 1964 г. И.В. Каратыгин окончил кафедру ботаники биолого-почвенного факультета Ленинградского государственного университета и в 1965 г. поступил в Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН в качестве стажера-исследователя в группу изучения патологических новообразований у растений, руководимой д.б.н. Эриком Иосифовичем Слепяном. Группа была создана в БИНе с целью изучения проблем тератогенеза у растений как под воздействием различных фитопатогенов, так и под влиянием канцерогенов и других неблагоприятных факторов среды. Э.И. Сле-

пян предложил И.В. Каратыгину изучить цитоморфологические аспекты развития гриба *Ustilago maydis* – возбудителя пузырчатой головни кукурузы в тканях растения-хозяина, а также влияние этого фитопатогена на процессы формирования галлов и морфогенеза растения-хозяина. В течение 6 лет И.В. Каратыгин накапливал экспериментальный материал по кариологии и изменчивости *U. maydis*, цитоморфологии и гистологии пораженного растения, классификации и внутривидовой морфофизиологической изменчивости патогена и в 1971 г. защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по теме “Развитие в тканях *Zea mays* L. возбудителя пузырчатой головни *Ustilago maydis* (DC.) Sda. в связи с его жизненным циклом”.

После блестящей защиты кандидатской диссертации И.В. Каратыгин продолжил изучение головневых грибов (порядок *Ustilaginales*) в качестве монографа-систематика, но новейшие экспериментальные данные по изучению сложных для идентификации организмов, какими являются устилагиномицеты, продолжали привлекать его внимание. В этот период он сделал несколько теоретических обобщений относительно роли полимеризации и олигомеризации в эволюции базидиомицетов и досконально изучил адаптивные явления в жизненном цикле головневых грибов, а также вопросы коэволюции партнеров в паразитохозяиновых системах. Эти данные обобщены в его докторской диссертации “Головневые грибы: онтогенез и филогенез”, защищенной в 1982 г.

С 1983 г. до конца своей профессиональной карьеры И.В. Каратыгин работал в лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН и с самого начала активно включился в тематику этого подразделения, связанную с экспедициями в малоизученные в микологическом отношении районы СССР. Он исследовал таксономический состав и географию паразитных грибов Арктики, Дальнего Востока, Алтая и других регионов России, а также Средней Азии и Кавказа. Материалы этих экспедиций легли в основу опубликованных Игорем Васильевичем монографий, в частности, из серии “Определитель грибов России”.

Особое внимание И.В. Каратыгин уделял вредоносным возбудителям болезней зерновых культур, прежде всего, головни злаков. Почетное место в библиотеке фитопатолога занимает монография “Возбудители головни зерновых культур”,



завершенная Игорем Васильевичем в 1986 г. В этой книге рассмотрены особенности биологии более 20 видов головневых грибов, приведены сведения об их морфологии, экологии, кариологии, а также по симптоматологии и патогенезу заболеваний. Рассмотрены вопросы, касающиеся циклов развития патогенов, их происхождения и основных мер борьбы с возбудителями.

Большую известность в более широких кругах биологов И.В. Каратыгин приобрел после выхода в свет его монографии “Козволюция грибов и растений” (1993), где он развивал свои теоретические представления о паразитохозяиных взаимоотношениях в контексте эволюции растительного мира. Его подход к изучению взаимоотношений растений и грибов в процессе коэволюции оказался очень плодотворным и был положительно воспринят ботаническим и микологическим научным сообществом. Прежде всего, как справедливо отметил Игорь Васильевич, в связи с тем, что “растения эволюционировали в сцепках с филогенетически отдаленными от них организмами, наиболее важную роль среди которых играли грибы”, проблему взаимоотношений грибов и растений в процессе их выхода на сушу “..необходимо рассматривать в рамках единого трофического контура общего круговорота веществ в первичных наземных ценозах”. Автор подробно анализировал закономерности, а также филогенетические и экологические последствия коэволюции грибов и растений, критически оценивал различные коэволюционные гипотезы освоения суши грибоводорослевыми ассоциациями и предложил оригинальный трофоценотический сценарий их выхода на сушу как закономерный акт экосистемной эволюции, рассматривал значение микоризы, эндофитизма, а также сапротрофных грибов для эволюции растительных сообществ в разные геологические периоды. Эта увлекательно написанная книга дала новый импульс теоретическим исследованиям в микологии и оказала большое влияние на научный язык новых поколений отечественных микологов.

С середины 1990-х гг. И.В. Каратыгин возглавил коллектив, поставивший и успешно решивший грандиозную задачу обобщения многолетних исследований арктической микобиоты. Подготовленная и изданная под его руководством монография “Грибы Российской Арктики” (в соавторстве с Э.Л. Нездойминого, Ю.К. Новожиловым и М.П. Журбенко) представляла обширный флористический реестр, включавший сведения о 1750 видах грибов и грибообразных организмов практически всех экологических групп, зарегистрированных на территории российской Арктики с конца XIX в. по конец XX в., с указанием районов и пунктов сбора, синонимии, дат сбора, фамилий коллекторов и литературных источников, включая виды, изученные непосредственно авторами этой книги. Вводная часть монографии содержала очерк истории исследований российской Арктики и полную библиографию предшество-

вавших микологических работ, связанных с изучением микобиоты Арктики (более 280 источников), а также богатый справочный аппарат.

Большое внимание Игорь Васильевич уделял изучению двух малоизвестных групп паразитических грибов — тафриновых и экзобазидиевых. В 2002 г. в серии “Определитель грибов России” он впервые в мире на современном уровне свел информацию о порядках *Exobasidiales*, *Microstromatales* (*Basidiomycota*), *Taphrinales* и *Protomycetales* (*Ascomycota*).

На рубеже веков И.В. Каратыгин несколько раз высказывался по поводу макроэволюции грибов, а также оценил роль и перспективы молекулярного подхода в таксономической практике, указав, что “..по-видимому, в XXI в. будет наблюдаться более прагматичный подход к макросистематике грибов, использующий методы молекулярной биологии. Необходимость построения филогенетических систем грибов, основанных на принципах родства, будет диктоваться и определяться в первую очередь нуждами биотехнологии и генной инженерии. Глобальные труднодоказуемые обобщения, мега- и макросистемы уступят место для систематики таксонов более низкого ранга, более доступных для верификации и более удобных для практического использования” (1999 г.).

В рамках научной темы по Программе РАН “Эволюция биосферы” в творческом сотрудничестве с Н.С. Снигиревской и ее коллегами-палеоботаниками (в частности, С.В. Викулиным), И.В. Каратыгин занимался исследованиями микрофоссилий с использованием электронного микроскопа. Оказалось, что структуры, на которые раньше специалисты, как правило, не обращали особого внимания, оказались гифами грибов, остатками лишайников, нитями цианобактерий. Большая часть этих работ посвящена ископаемому роду *Glomites*. Этот интерес к палеомикологии сохранился у него до конца работы в лаборатории систематики и географии грибов. Особое внимание Игорь Васильевич уделял проблемам палеомикологии девона и роли грибов в становлении и стабилизации первых наземных экосистем.

И.В. Каратыгин был блестящим оратором и его охотно приглашали докладчиком на различных микологических конференциях и съездах. Он выступил на Первом Делегатском съезде Российского ботанического общества (1993 г., Ульяновск) и Первом съезде Национальной академии микологии (2003 г., Москва).

Велик был и научно-организационный потенциал И.В. Каратыгина. Долгие годы он был членом ученого совета БИН РАН. С 2002 по 2008 г. он был заместителем главного редактора журнала “Микология и фитопатология”, оставаясь в дальнейшем членом редакционной коллегии этого журнала. Игорь Васильевич являлся также членом редколлегии ежегодника “Новости систематики низших растений” и членом совета Русского ботанического общества (РБО). Он был научным консультантом докторской диссертации Ю.К. Ново-

жилова, посвященной грибообразным протистам — миксомицетам.

И.В. Каратыгин — автор 8 монографий и около 170 статей по вопросам микологии, фитопатологии, систематики, палеоботаники, эволюционной биологии.

Уход И.В. Каратыгина — большая утрата для отечественной и мировой микологии. Всем нам его будет очень не хватать.

## ОСНОВНЫЕ НАУЧНЫЕ РАБОТЫ И.В. КАРАТЫГИНА

*Каратыгин И.В.* Современные методы исследования патогенных грибов в тканях растений // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1. № 1. С. 73—82.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Продуктивно-некротическая эритродермия — первичный симптом *Ustilago maydis* (DC.) Cda. на листьях *Zea mays* L. // Доклады АН СССР. 1968. Т. 178. № 5. С. 1212—1215.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Взаимоотношение гриба *Ustilago maydis* (DC.) Corda и ткани листьев кукурузы в процессе формирования волнообразной формы пузырчатой головни // Микология и фитопатология. 1969. Т. 2. № 1. С. 49—53.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Диморфизм прорастания спор *Ustilago maydis* (DC.) Cda. на листьях *Zea mays* L. // Доклады АН СССР. 1968. Т. 183. № 6. С. 1458—1460.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Многорядно-бугристая форма пузырчатой головни на листьях *Zea mays* L. // Ботанический журнал. 1968. Т. 53. № 11. С. 1617—1621.

*Каратыгин И.В.* Строение патогена и его развитие в тканях растения-хозяина как критерий устойчивости растений к грибной инфекции // Микология и фитопатология. 1968. Т. 2. № 5. С. 414—420.

*Каратыгин И.В.* Формирование соросов и дифференциация спор *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Доклады АН СССР. 1969. Т. 186. № 3. С. 717—719.

*Каратыгин И.В.* (рец.). Дж. Джинкс и Дж. Симхен. Последовательная номенклатура для ядерного состояния клетки // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. № 3. С. 281—283.

*Каратыгин И.В.* Генетическая характеристика цикла развития *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. № 4. С. 368—376.

*Каратыгин И.В.* Формирование футляров вокруг гиф *Ustilago maydis* (DC.) Cda. при их внедрении в клетки *Zea mays* L. как защитная реакция растения-хозяина // Труды Всесоюзного совещания по иммунитету растений. Киев, 1969. С. 94—97.

*Каратыгин И.В.* О номенклатуре возбудителя пузырчатой головни кукурузы // Новости систематики низших растений. 1970. Т. 6. С. 159—161.

*Каратыгин И.В.* Географическое распространение *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Новости систематики низших растений. 1970. Т. 6. С. 161—170.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Тератологическая изменчивость спор *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Новости систематики низших растений. 1970. Т. 6. С. 171—173.

*Каратыгин И.В.* О филогении и систематике порядка *Ustilaginales* // IV Московское совещание по филогении растений. М., 1971. С. 66—70.

*Каратыгин И.В.* Мицелий *Ustilago maydis* (DC.) Cda. в тканях патологических новообразований при пузырчатой головне кукурузы // Доклады АН СССР. 1971. Т. 201. № 6. С. 1500—1503.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Цитотропная специализация *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Научные доклады высшей школы. 1973. Т. 7. С. 64—67.

*Каратыгин И.В.* Половая несовместимость видов порядка *Ustilaginales* в связи с изменчивостью физиологических рас // Журнал общей биологии. 1973. Т. 34. № 6. С. 916—922.

*Каратыгин И.В.* Вопросы эволюции и филогении головневых грибов // Проблемы филогении низших растений. М., 1974. С. 61—71.

*Каратыгин И.В., Дзюба К.Л.* Биометрическое исследование внутривидовой изменчивости спор *Sorosporium reilianum* (Kuehn) McAlr. // V конференция по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 159—160.

*Каратыгин И.В.* Соматическое деление ядер в клетках мицелия *Ustilago maydis* (DC.) Cda. в тканях *Zea mays* L. // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 460—464.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Тафриновые грибы // Жизнь растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1976. С. 108—111.

*Каратыгин И.В., Слепян Э.И.* Головневые грибы // Жизнь растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1976. С. 346—353.

*Каратыгин И.В.* Значение полимеризации в происхождении и эволюции головневых грибов (порядок *Ustilaginales*) // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977. С. 70—72.

*Каратыгин И.В.* Генетика головневых грибов // Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л., 1977. С. 95—108.

*Попова Л.И., Каратыгин И.В.* Ультраструктура гаусторий *Plasmopara viticola* (Berk. et Curt.) Berl. et de T. // Микология и фитопатология. 1978. Т. 1. № 12. С. 373—378.

*Каратыгин И.В.* К происхождению головневых грибов // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13. № 2. С. 153—160.

*Каратыгин И.В.* Головневые грибы: онтогенез и филогенез. Л.: Наука, 1981. 216 с.

*Каратыгин И.В.* Головневые грибы рода *Anthracoidea* из некоторых районов советской Арктики // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16. № 2. С. 104—110.

*Каратыгин И.В., Азбукина З.М., Хавкина О.К.* Новые и редкие для СССР головневые грибы с Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1983. Т. 20. С. 85—86.

*Каратыгин И.В.* Место головневых в системе грибных организмов // Эволюция и систематика грибов. Л., 1984. С. 110—118.

*Каратыгин И.В.* Структура грибной клетки как основа для макросистематики // Труды VII конференции по спорным растениям Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1984. С. 160—161.

*Каратыгин И.В., Симонян М.А.* Новые и редкие для СССР виды головневых грибов из Армении и Грузии // Новости систематики низших растений. 1985. Т. 22. С. 119—121.

*Каратыгин И.В.* Возбудители головни зерновых культур. Л.: Наука, 1986. 110 с.

*Говорова О.К., Каратыгин И.В.* К систематике видов рода *Ustilago* на *Polygonaceae* // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21. № 1. С. 26—32.

*Karatygin I.V.* Class *Ustomycetes*: infrastructure and origin // Tenth Congress of European Mycologists. Tallinn, 1989. P. 53.

*Каратыгин И.В., Азбукина З.М.* Определитель грибов СССР. Головневые. 1. Семейство устилаговые. Л.: Наука, 1989. 220 с.

*Каратыгин И.В.* Козволюция грибов и растений: филогенетические и экологические последствия // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 8. С. 1049—1060.

- Каратыгин И.В.* Порядок тафриновые // Мир растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1991. С. 104–107.
- Каратыгин И.В.* Порядок головневые // Мир растений. Т. 2. М.: Просвещение, 1991. С. 338–346.
- Каратыгин И.В.* Эктомикориза: происхождение, эволюция и значение для растительных сообществ // Экология и плодonoшение макромицетов-симбиотрофов древесных растений. Петрозаводск, 1992. С. 35–36.
- Каратыгин И.В.* Коэволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. 118 с.
- Каратыгин И.В.* Грибные организмы и их роль в эволюции экосистем // Ботанический журнал. 1994. Т. 79. № 2. С. 13–20.
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л.* Предварительные итоги и перспективы исследования микофлоры Российской Арктики // Микология и фитопатология. 1994. Т. 28. № 3. С. 70–83.
- Novozhilov Yu. K., Karatygin I. V., Golubeva O., Nezdoimnogo E.* Preliminary review of Russian Arctic Mycoflora investigations // Abstracts of 5th International Mycological Congress. Vancouver, 1994. P. 159.
- Азбукина З.М., Каратыгин И.В.* Определитель грибов России. Головневые. 2. Семейство тиллетиевые. СПб., Наука, 1995. 262 с.
- Азбукина З.М., Каратыгин И.В., Говорова О.К.* Класс Ustomycetes // Низшие растения, грибы и мохообразные советского Дальнего Востока. Т. 3. Грибы. СПб.: Наука, 1995. 206 с.
- Каратыгин И.В., Азбукина З.М.* Ржавчинные грибы (порядок Uredinales) Российской Арктики // Микология и фитопатология. 1996. Т. 30. № 5–6. С. 24–36.
- Karatygin I. V.* Results and prospects of researches of Russian Arctic mycobiota // Arctic and Alpine Mycology. The Fifth International Symposium on Arct-Alpine Mycology. Ekaterinburg, 1996. P. 18–19.
- Karatygin I. V., Golubeva O. G., Novozhilov Yu. K.* Selected bibliography of fungi of the Russian Arctic // Arctic Centre Reports. 1996. V. 13. P. 43–48.
- Каратыгин И.В.* Тафриновые грибы Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 20–22.
- Karatygin I. V.* Results and some aspects of exploration of the Russian Arctic mycobiota // Proceed. 5th Symp. Arct-Alpine Mycol. Ekaterinburg, 1998. P. 59–66.
- Каратыгин И.В.* Паразитные грибы тундрового и гольцового поясов Хибинских гор // Новости систематики низших растений. 1999. Т. 33. С. 82–87.
- Каратыгин И.В.* Проблемы макросистематики грибов // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 3. С. 150–165.
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л., Новожил Ю.Т., Журбенко М.П.* Грибы Российской Арктики. СПб.: Изд. хим.-фарм. акад., 1999. 212 с.
- Васильев Н.П., Каратыгин И.В.* Экзобазидиоз рододендронов в саду Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. СПб.: Изд-во Химико-фарм. акад., 2000. С. 83–84.
- Каратыгин И.В.* Макросистематика грибов на современном этапе // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. № 6. С. 19–34.
- Каратыгин И.В.* Порядок Exobasidiales: положение в системе класса Ustilaginomycetes и ключ для определения видов рода Exobasidium // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 6. С. 23–31.
- Каратыгин И.В.* Андрей Сергеевич Фаминцын (1835–1918) – значение его работ для микологии и обшей биологии // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34. № 3. С. 81–85.
- Каратыгин И.В.* Определитель грибов России. Порядок Exobasidiales, Taphrinales, Protomycetales, Microstromatales. Л.: Наука, 2002. 137 с.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С.* Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 5. С. 15–31.
- Каратыгин И.В.* Грибы как компоненты экосистем прошлого // Ботанический журнал. 2005. Т. 90. № 9. С. 1297–1318.
- Каратыгин И.В., Демченко К.Н., Снигиревская Н.С.* Новый вид рода Glomites – микобионт растений раннего девона // Междунар. рабочее совещание “Происхождение и эволюция биосферы”. Новосибирск, 2005. С. 224.
- Снигиревская Н.С., Белякова Р.Н., Демченко К.Н., Каратыгин И.В.* Новые данные о симбиотическом организме Winfrenatia reticulata в составе райниевой флоры (ранний девон, Шотландия) // Междунар. рабочее совещание “Происхождение и эволюция биосферы”. Новосибирск, 2005. С. 261.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Демченко К.Н.* Эндомикориза растений в экосистемах раннего девона // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40. № 6. С. 494–501.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Демченко К.Н.* Виды рода Glomites как микобионты растений экосистем раннего девона // Палеонтологический журнал. 2006. Т. 5. С. 1–9.
- Karatygin I. V., Snigirevskaya N. S., Vikulin S. V.* Two types of symbiosis with participation of fungi from Early Devonian ecosystems // XV Congr. of European Mycologists (St. Petersburg, Russia, September 16–21, 2007). Abstracts. SPb., 2007. P. 226.
- Karatygin I. V., Snigirevskaya N. S., Vikulin S. V.* The most ancient terrestrial lichen Winfrenatia reticulata: a new find and new interpretation // Paleontol. J. 2009. Vol. 43. N 1. P. 107–114.
- Каратыгин И.В.* Ископаемые грибы: современное состояние проблемы // Микология сегодня. Т. 1. М.: Национальная академия микологии, 2007. С. 10–28.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С.* Палеонтологические свидетельства о происхождении основных таксономических групп грибов // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38. № 5. С. 15–31.
- Азбукина З.М., Каратыгин И.В.* Мелампсороидная группа ржавчинных грибов в России: таксономические ревизии последних лет // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 3. С. 177–196.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С., Видулин С.В.* Симбиоз гриба и цианобактерий в девоне // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. № 1. С. 31–36.
- Каратыгин И.В., Снигиревская Н.С.* Симбиотрофные грибы в палеоэкосистемах девона // Актуальные проблемы биологии и экологии. Сб. науч. трудов, посвящ. 80-летию Э.И. Слепяна. СПб., 2011. С. 159–169.
- Каратыгин И.В.* Головневые грибы Европейской части России. Предварительный каталог // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. № 2. С. 41–53.
- Каратыгин И.В.* Закон гомологических рядов и его значение для систематики грибов (по поводу статьи Ю.Т. Дьякова и И.И. Сидоровой) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 2. С. 73–77.

*Редколлегия журнала “Микология и фитопатология”*

ADDENDA

УДК 582.28 : 581.95

**“NEW SPECIES OF MACROMYCETES FOR REGIONS  
OF THE RUSSIAN FAR EAST. 2”:  
DRAWINGS OF RARE AND INTERESTING SPECIES**

© 2022 г. Yu. A. Rebriev<sup>1,\*</sup>, A. V. Bogacheva<sup>2,\*\*</sup>, H. J. Beker<sup>3,4,\*\*\*</sup>, U. Eberhardt<sup>5,\*\*\*\*</sup>,  
N. A. Kochunova<sup>6,\*\*\*\*\*</sup>, H. Kotiranta<sup>7,\*\*\*\*\*</sup>, E. S. Popov<sup>8,\*\*\*\*\*</sup>, N. A. Sazanova<sup>9,\*\*\*\*\*</sup>,  
A. G. Shiryaev<sup>10,\*\*\*\*\*</sup>, O. S. Shiryaeva<sup>10,\*\*\*\*\*</sup>, and E. A. Zvyagina<sup>11,12,\*\*\*\*\*</sup>

<sup>1</sup>*Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,  
344006 Rostov-on-Don, Russia*

<sup>2</sup>*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,  
690022 Vladivostok, Russia*

<sup>3</sup>*Royal Holloway College, University of London, Egham, United Kingdom*

<sup>4</sup>*Plantentuin Meise, B-1860 Meise, Belgium*

<sup>5</sup>*Staatliches Museum für Naturkunde D-70191 Stuttgart, Germany*

<sup>6</sup>*Amur Branch of Botanical Garden-Institute of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,  
675000 Blagoveshensk, Russia*

<sup>7</sup>*Finnish Environment Institute, FI-00790 Helsinki, Finland*

<sup>8</sup>*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences,  
197376 St. Petersburg, Russia*

<sup>9</sup>*Institute of Biological Problems of the North of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences,  
685000 Magadan, Russia*

<sup>10</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,  
620144 Ekaterinburg, Russia*

<sup>11</sup>*Lomonosov Moscow State University,  
119991 Moscow, Russia*

<sup>12</sup>*Surgut State University, 628412 Surgut, Russia*

\*e-mail: rebriev@yandex.ru

\*\*e-mail: anya.bogachewa@yandex.ru

\*\*\*e-mail: henry@hjbeker.com

\*\*\*\*e-mail: ursula.eberhardt@smns-bw.de

\*\*\*\*\*e-mail: taraninan@yandex.ru

\*\*\*\*\*e-mail: heikki.kotiranta@syke.fi

\*\*\*\*\*e-mail: pezicula@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: nsazanova\_mag@mail.ru

\*\*\*\*\*e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

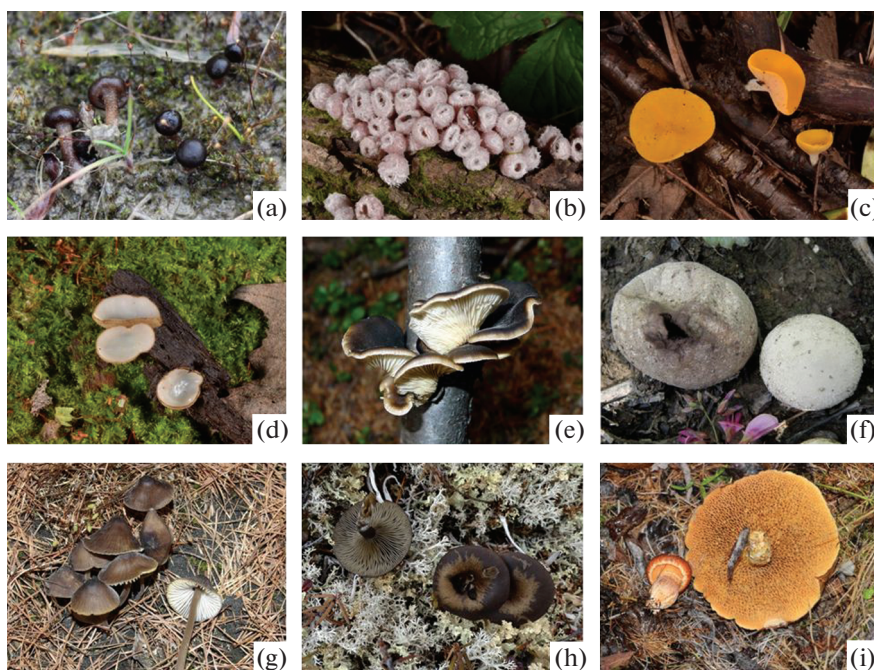
\*\*\*\*\*e-mail: olga.s.shiryaeva@gmail.com

\*\*\*\*\*e-mail: mycena@yandex.ru

DOI: 10.31857/S002636482201010X

In 2021, the second paper devoted to new finds of macrofungi in regions of the Russian Far East was published (Rebriev et al., 2021). The images of some interesting finds are given below. There are new species to Russia (*Microstoma aggregatum*, *Sarcoscypha korfiiana*,

*Trichophaea variornata*) and new for the Russian Far East (*Hohenbuehelia grisea*, *Mycena silvae-nigrae*, *Omphaliaster borealis*, *Sarcoleotia globosa*, *Suillus aurihymenius*), as well as new for Primorskiy Krai *Lycoperdon atropurpureum*.



**Fig. 1.** Fruit bodies of some rare species of macromycetes in Russia: a – *Sarcoleotia globosa* MAG 5460 (foto by N. Sazanova); b – *Microstoma aggregatum* LE 324100 (photo by E. Popov); c – *Sarcoscypha korfiana* LE 324103 (photo by E. Popov); d – *Trichophaea variornata* LE 324099 (photo by E. Popov); e – *Hohenbuehelia grisea* MAG 5304 (foto by M. Pakhomov); f – *Lycoperdon atropurpureum* YuR 3537 (foto by Y. Rebriev); g – *Mycena silvae-nigrae* MAG 5430 (foto by S. Yarysheva); h – *Omphaliaster borealis* MAG 5353 (foto by E. Andriyanova); i – *Suillus aurihymenius* MAG 5109 (foto by N. Sazanova).

REFERENCES

Rebriev Yu.A., Bogacheva A.V., Beker H.J. et al. New species of macromycetes for regions of the Russian Far

East. 2. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (5). P. 318–330.  
<https://doi.org/10.31857/S002636482105007X>

**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ ТОМА 55,  
“МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ”  
AUTHORS INDEX (“MYCOLOGY AND PHYTOPATHOLOGY”, V. 55, 2021)**

DOI: 10.31857/S0026364822010032

	№	Стр.
<i>Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А.</i> Исследование ультраструктуры оппортунистического грибкового патогена <i>Rhizomucor pusillus</i> ( <i>Mucoromycetes</i> ).....	6	387
<i>Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Белякова Г.А., Дунаевский Я.Е.</i> О присут- ствии глютенрасщепляющей активности у штаммов <i>Sodiomyces alkalinus</i> и <i>S. magadiensis</i> .....	6	440
<i>Арефьев С.П.</i> см. Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Арефьев С.П., Капитонов В.И. ....	5	382
<i>Астапчук И.Л.</i> см. Насонов А.И., Якуба Г.В., Астапчук И.Л. ....	4	297
<i>Афанасенко О.С.</i> см. Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А., Зубкович А.А., Афанасенко О.С.	1	51
<i>Ахмеджанов И.Г.</i> см. Хотамов М.М., Ахмеджанов И.Г. ....	2	148
<i>Баранова Н.А.</i> см. Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С. ....	3	225
<i>Баранова О.А.</i> см. Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А., Зубкович А.А., Афанасенко О.С.	1	51
<i>Бекер Г.Дж.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Белова Н.В., Пеурцева Н.В.</i> Серосодержащие ароматические соединения, токсины и фармакологиче- ски активные метаболиты макромицетов.....	1	3
<i>Белова Н.В.</i> К вопросу о пентациклических тритерпеноидах <i>Inonotus obliquus</i> (чага).....	5	371
<i>Белозерский М.А.</i> см. Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Белякова Г.А., Дунаевский Я.Е. ....	6	440
<i>Белякова Г.А.</i> см. Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Белякова Г.А., Дунаевский Я.Е. ....	6	440
<i>Берестецкий А.О.</i> см. Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. ....	3	203
<i>Бирюков М.В.</i> см. Никитин Д.А., Садыкова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В. ....	1	36
<i>Богачева А.В.</i> Сведения о дискомицетах Шантарских островов (Хабаровский край России).....	3	157
<i>Богачева А.В.</i> Дискомицеты хребта Мяо-Чан (Хабаровский край).....	4	231
<i>Богачева А.В.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Богомолова Т.С.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Большаков С.Ю.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Арефьев С.П., Капитонов В.И.</i> К юбилею Соломона Павловича Вассера .....	5	382
<i>Бондарцева М.А., Змитрович И.В.</i> Род <i>Rhizoctonia</i> ( <i>Cantharellales</i> ) в России.....	6	396

<i>Боровичев Е.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Босак И.А.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Боталов В.С.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Ботяков В.Н.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Булах Е.М.</i> см. Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Кочунова Н.А., Булах Е.М. ....	2	119
<i>Булах Е.М.</i> см. Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Булах Е.М. ....	6	423
<i>Булгаков Т.С., Ширяев А.Г.</i> Новые находки филлотрофных фитопатогенных микромицетов в г. Екатеринбурге и его пригородах. ....	6	405
<i>Буркин А.А.</i> см. Кононенко Г.П., Пирязева Е.А., Буркин А.А. ....	4	285
<i>Бухарова Н.В.</i> см. Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Кочунова Н.А., Булах Е.М. ....	2	119
<i>Бухарова Н.В.</i> см. Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Булах Е.М. ....	6	423
<i>Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Перминова Е.М.</i> Биомасса грибов и разнообразие культивируемых микромицетов в сезонноталом слое бугристых торфяников южной тундры. ....	2	105
<i>Вишняков А.Э.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Власенко А.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Власов Д.Ю.</i> см. Кирцидели И.Ю., Лукина Е.Г., Ильюшин В.А., Власов Д.Ю. ....	3	178
<i>Волобуев С.В.</i> Материалы к изучению афиллофороидных грибов ( <i>Basidiomycota</i> ) федерального заказ- ника “Глярятинский” (Дагестан) ....	5	311
<i>Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В.</i> Новые виды для микобиот регионов России. 6. Информационное сообщение – 2021 ....	6	411
<i>Гавричкова О.В.</i> см. Корнейкова М.В., Сошина А.С., Гавричкова О.В. ....	4	256
<i>Гагкаева Т.Ю.</i> см. Гомжина М.М., Гасич Е.Л., Гагкаева Т.Ю., Ганнибал Ф.Б. ....	5	353
<i>Ганнибал Ф.Б.</i> см. Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. ....	3	203
<i>Ганнибал Ф.Б.</i> см. Гомжина М.М., Гасич Е.Л., Гагкаева Т.Ю., Ганнибал Ф.Б. ....	5	353
<i>Гасич Е.Л.</i> см. Гомжина М.М., Гасич Е.Л., Гагкаева Т.Ю., Ганнибал Ф.Б. ....	5	353
<i>Головина Т.А.</i> см. Красуцкий Б.В., Головина Т.А. ....	4	271
<i>Гомжина М.М., Гасич Е.Л., Гагкаева Т.Ю., Ганнибал Ф.Б.</i> Микобиота черники, произрастающей на северо-западе России и в Финляндии ....	5	353

<i>Грекова А.Б., Побединская М.А., Чудинова Е.М., Еланский С.Н.</i> Устойчивость оомицета <i>Phytophthora infestans</i> , возбудителя фитофтороза картофеля и томата, к фунгициду мандипропамид .....	4	291
<i>Дах А.Г.</i> см. Никитин Д.А., Садыкова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В.	1	36
<i>Дудка В.А., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф., Жукова Е.А.</i> Микориза липы ( <i>Tilia</i> spp.) в искусственных насаждениях Санкт-Петербурга .....	1	11
<i>Дудка В.А., Змитрович И.В.</i> Микромицеты России: географические и таксономические заметки. 4. <i>Sphacelotheca hydropiperis</i> и <i>Microbotryum cordae</i> ( <i>Pucciniomycotina</i> , <i>Microbotryomycetes</i> ), два сложных для выявления <i>Persicaria</i> -ассоциированных вида микромицетов, новые для Волгоградской области (Россия) .....	6	457
<i>Дунаевский Я.Е.</i> см. Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Белякова Г.А., Дунаевский Я.Е. ....	6	440
<i>Дэжидмаа Т.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Егоров Н.С.</i> см. Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С. ....	3	225
<i>Ежов О.Н.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Еланский С.Н.</i> см. Грекова А.Б., Побединская М.А., Чудинова Е.М., Еланский С.Н. ....	4	291
<i>Ермолаева А.А.</i> см. Иванов А.И., Ермолаева А.А. ....	4	239
<i>Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Кочунова Н.А., Булах Е.М.</i> Новые сведения о редких охраняемых видах базидиомицетов Хабаровского края .....	2	119
<i>Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Булах Е.М.</i> Новые сведения о базидиальных макромицетах Еврейской автономной области (Россия) .....	6	423
<i>Ефимова А.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Железова А.Д.</i> см. Никитин Д.А., Семенов М.В., Железова А.Д., Кутовая О.В. ....	3	189
<i>Жукова Е.А.</i> см. Дудка В.А., Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф., Жукова Е.А. ....	1	11
<i>Звонарева Е.С.</i> см. Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С. ....	3	225
<i>Звягина Е.А.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Звягина Е.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Змитрович И.В., Сытин А.К.</i> Микологическое наследие Иоганна Буксбаума. 1. Грибы, описанные в первой “Центурии” (1728) .....	1	67
<i>Змитрович И.В., Сытин А.К.</i> Микологическое наследие Иоганна Буксбаума. 2. Грибы, описанные во второй “Центурии” (1728) .....	3	219
<i>Змитрович И.В., Сытин А.К.</i> Микологическое наследие Иоганна Буксбаума. 3. Грибы, описанные в четвертой “Центурии” (1733). 1. Клавариоидные и сходные с ними таксоны .....	5	377
<i>Змитрович И.В.</i> см. Ширяев А.Г., Змитрович И.В., Ширяева О.С. ....	5	340



<i>Змитрович И.В.</i> (рец.) Юрченко Е.О. Определитель кортициоидных грибов Беларуси .....	5	380
<i>Змитрович И.В.</i> см. Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Арефьев С.П., Капитонов В.И. ....	5	382
<i>Змитрович И.В.</i> см. Бондарцева М.А., Змитрович И.В. ....	6	396
<i>Змитрович И.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Змитрович И.В.</i> см. Дудка В.А., Змитрович И.В. ....	6	457
<i>Зубкович А.А.</i> см. Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А., Зубкович А.А., Афанасенко О.С.	1	51
<i>Иванов А.И., Ермолаева А.А.</i> Влияние экологических факторов на пространственное распределение напочвенных агарикомицетов ( <i>Agaricomycetes</i> ) в пойменных местообитаниях .....	4	239
<i>Иванова А.Н.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Ильюшин В.А., Кирцидели И.Ю.</i> Динамика комплексов микроскопических грибов в процессе зарастания породных отвалов угольных шахт в зоне южной тундры (Республика Коми) .....	2	129
<i>Ильюшин В.А.</i> см. Кирцидели И.Ю., Лукина Е.Г., Ильюшин В.А., Власов Д.Ю. ....	3	178
<i>Исакова Е.А., Корнейкова М.В.</i> Оппортунистические грибы прибрежных территорий Кольского залива Баренцева моря .....	3	165
<i>Калинина Л.Б.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Капитонов В.И.</i> см. Бондарцева М.А., Змитрович И.В., Арефьев С.П., Капитонов В.И. ....	5	382
<i>Капитонов В.И.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Карпов С.А.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Кириллов Д.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Кирцидели И.Ю.</i> см. Ильюшин В.А., Кирцидели И.Ю. ....	2	129
<i>Кирцидели И.Ю., Лукина Е.Г., Ильюшин В.А., Власов Д.Ю.</i> Разнообразие микроскопических грибов на древесине в береговой зоне Гренландского моря (архипелаг Шпицберген) .....	3	178
<i>Ковалева В.А.</i> см. Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Перминова Е.М.	2	105
<i>Кононенко Г.П., Пирязева Е.А., Буркин А.А.</i> Интенсивность токсинообразования <i>Penicillium roqueforti</i> , <i>P. brevicompactum</i> , <i>P. chrysogenum</i> на зерновых субстратах .....	4	285
<i>Корнейкова М.В.</i> см. Исакова Е.А., Корнейкова М.В. ....	3	165
<i>Корнейкова М.В., Сошина А.С., Гавричкова О.В.</i> Условно-патогенная микобиота пыли в городах разных климатических зон на примере Мурманска и Москвы .....	4	256
<i>Корниенко Е.И.</i> см. Фокичев Н.С., Корниенко Е.И., Шаркова Т.С., Крейер В.Г., Осмоловский А.А. ...	6	449
<i>Косолапов Д.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411

<i>Котиранта Х.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Коткова В.М.</i> см. Руоколайнен А.В., Коткова В.М. ....	5	331
<i>Котова И.Б.</i> см. Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С. ....	3	225
<i>Кочунова Н.А.</i> см. Ерофеева Е.А., Бухарова Н.В., Кочунова Н.А., Булах Е.М. ....	2	119
<i>Кочунова Н.А.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Кочура Д.С.</i> см. Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. ....	3	203
<i>Красуцкий Б.В., Головина Т.А.</i> Новые данные о ксилотрофных базидиомицетах памятников природы “Челябинский (городской) бор” и “Каштакский бор” (Челябинская область, Россия) .....	4	271
<i>Крейер В.Г.</i> см. Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С. ....	3	225
<i>Крейер В.Г.</i> см. Фокичев Н.С., Корниенко Е.И., Шаркова Т.С., Крейер В.Г., Осмоловский А.А. ....	6	449
<i>Куварина А.Е.</i> см. Никитин Д.А., Садыкова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В. ....	1	36
<i>Кураков А.В.</i> см. Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Белякова Г.А., Дунаевский Я.Е. ....	6	440
<i>Кутовая О.В.</i> см. Никитин Д.А., Семенов М.В., Железова А.Д., Кутовая О.В. ....	3	189
<i>Лаптева Е.М.</i> см. Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Перминова Е.М. ....	2	105
<i>Лашина Н.М.</i> см. Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А., Зубкович А.А., Афанасенко О.С. ..	1	51
<i>Леострин А.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Лукина Е.Г.</i> см. Кирцидели И.Ю., Лукина Е.Г., Ильюшин В.А., Власов Д.Ю. ....	3	178
<i>Мальшева В.Ф.</i> см. Дудка В.А., Мальшева Е.Ф., Мальшева В.Ф., Жукова Е.А. ....	1	11
<i>Мальшева Е.Ф.</i> см. Дудка В.А., Мальшева Е.Ф., Мальшева В.Ф., Жукова Е.А. ....	1	11
<i>Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А., Зубкович А.А., Афанасенко О.С.</i> Гибридизация между формами <i>Ryrenophora teres</i> в природных популяциях России и Республики Беларусь .....	1	51
<i>Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К.</i> Миксомицеты ( <i>Muxomycetes</i> = <i>Muxogastrea</i> ) листового опада черноольшаников национального парка “Нарочанский” (Республика Беларусь) .....	6	431
<i>Насонов А.И., Якуба Г.В., Астапчук И.Л.</i> Чувствительность краснодарской популяции <i>Venturia inaequalis</i> к дифеноконазолу, ингибитору деметилирования стеринов .....	4	297
<i>Никитин Д.А., Садыкова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В.</i> Ферментативная и антимикробная активность полярных штаммов почвенных микроскопических грибов .....	1	36
<i>Никитин Д.А.</i> Экологические особенности грибов Антарктиды .....	2	79
<i>Никитин Д.А., Семенов М.В., Железова А.Д., Кутовая О.В.</i> Влияние технологии no-till на численность и таксономический состав микроскопических грибов в южных агрочерноземах .....	3	189
<i>Новожилов Ю.К.</i> см. Мороз Е.Л., Новожилов Ю.К. ....	6	431
<i>Орина А.С.</i> см. Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. ....	3	203
<i>Осмоловский А.А., Звонарева Е.С., Крейер В.Г., Баранова Н.А., Котова И.Б., Егоров Н.С.</i> Тромболитический потенциал внеклеточной протеиназы микромицета <i>Aspergillus terreus</i> 2 .....	3	225
<i>Осмоловский А.А.</i> см. Фокичев Н.С., Корниенко Е.И., Шаркова Т.С., Крейер В.Г., Осмоловский А.А. ....	6	449
<i>Паламарчук М.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставищенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411

<i>Паломожных Е.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Переведенцева Л.Г.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Перминова Е.М.</i> см. Виноградова Ю.А., Лаптева Е.М., Ковалева В.А., Перминова Е.М. ....	2	105
<i>Пирязева Е.А.</i> см. Кононенко Г.П., Пирязева Е.А., Буркин А.А. ....	4	285
<i>Побединская М.А.</i> см. Грекова А.Б., Побединская М.А., Чудинова Е.М., Еланский С.Н. ....	4	291
<i>Покровская Ю.С.</i> см. Алкин Н.А., Покровская Ю.С., Белозерский М.А., Кураков А.В., Беякова Г.А., Дунаевский Я.Е. ....	6	440
<i>Попов Е.С.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Попов Е.С.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Попова Э.В., Коваленко Н.М.</i> Фунгистатическая и индуцирующая активность бензойных кислот в патосистеме “пшеница – <i>Cochliobolus sativus</i> ” ....	1	59
<i>Попыванов Д.В., Широких А.А.</i> Видовой состав и способность агарикомицетов к аккумуляции тяжелых металлов в условиях урбозкосистемы ....	2	138
<i>Потапов К.О.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Псурцева Н.В.</i> см. Белова Н.В., Псурцева Н.В. ....	1	3
<i>Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А.</i> Новые для регионов Российского Дальнего Востока виды макромицетов. 2 ....	5	318
<i>Ребриев Ю.А.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Руоколайнен А.В., Коткова В.М.</i> Афиллофороидные грибы ( <i>Basidiomycota</i> ) заказника “Муромский” и его окрестностей (Республика Карелия, Россия) ....	5	331
<i>Садькова В.С.</i> см. Никитин Д.А., Садькова В.С., Куварина А.Е., Дах А.Г., Бирюков М.В. ....	1	36
<i>Сазанова Н.А.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О.</i> Идентификация и токсикологическая характеристика штаммов <i>Alternaria japonica</i> ....	3	203
<i>Семенов М.В.</i> см. Никитин Д.А., Семенов М.В., Железова А.Д., Кутовая О.В. ....	3	189
<i>Сокорнова С.В.</i> см. Салимова Д.Р., Кочура Д.С., Сокорнова С.В., Орина А.С., Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. ....	3	203
<i>Сошина А.С.</i> см. Корнейкова М.В., Сошина А.С., Гавричкова О.В. ....	4	256

<i>Ставишенко И.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Сытин А.К.</i> см. Змитрович И.В., Сытин А.К. ....	1	67
<i>Сытин А.К.</i> см. Змитрович И.В., Сытин А.К. ....	3	219
<i>Сытин А.К.</i> см. Змитрович И.В., Сытин А.К. ....	5	377
<i>Фокичев Н.С., Корниенко Е.И., Шаркова Т.С., Крейер В.Г., Осмоловский А.А.</i> Тромболитическая активность и свойства препарата протеиназ, образуемых микромицетом <i>Tolypodcladium inflatum</i> k1	6	449
<i>Химич Ю.Р.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Хотамов М.М., Ахмеджанов И.Г.</i> Исследование патогенеза вертициллезного вилта у различных генотипов хлопчатника .....	2	148
<i>Чилина Г.А.</i> см. Авдеенко Ю.Л., Вишняков А.Э., Чилина Г.А., Босак И.А., Иванова А.Н., Богомолова Т.С., Карпов С.А. ....	6	387
<i>Чудинова Е.М.</i> см. Грекова А.Б., Побединская М.А., Чудинова Е.М., Еланский С.Н. ....	4	291
<i>Шаркова Т.С.</i> см. Фокичев Н.С., Корниенко Е.И., Шаркова Т.С., Крейер В.Г., Осмоловский А.А. ....	6	449
<i>Шахова Н.В.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Широких А.А.</i> см. Попыванов Д.В., Широких А.А. ....	2	138
<i>Ширяев А.Г.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Ширяев А.Г., Змитрович И.В., Ширяева О.С.</i> Видовое богатство агарикомицетов на лианах в г. Екатеринбурге .....	5	340
<i>Ширяев А.Г.</i> см. Булгаков Т.С., Ширяев А.Г. ....	6	405
<i>Ширяев А.Г.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Ширяева О.С.</i> см. Ширяев А.Г., Змитрович И.В., Ширяева О.С. ....	5	340
<i>Шишигин А.С.</i> см. Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Химич Ю.Р., Ширяев А.Г., Ребриев Ю.А., Потапов К.О., Попов Е.С., Капитонов В.И., Паламарчук М.А., Калинина Л.Б., Косолапов Д.А., Ставишенко И.В., Переведенцева Л.Г., Власенко В.А., Ежов О.Н., Кириллов Д.В., Ботяков В.Н., Паломожных Е.А., Боталов В.С., Звягина Е.А., Дэжидмаа Т., Леострин А.В., Ефимова А.А., Боровичев Е.А., Шахова Н.В., Шишигин А.С., Власенко А.В., Змитрович И.В. ....	6	411
<i>Эберхардт У.</i> см. Ребриев Ю.А., Богачева А.В., Бекер Г.Дж., Эберхардт У., Кочунова Н.А., Котиранта Х., Попов Е.С., Сазанова Н.А., Ширяев А.Г., Звягина Е.А. ....	5	318
<i>Якуба Г.В.</i> см. Насонов А.И., Якуба Г.В., Астапчук И.Л. ....	4	297